Juliana Ranzani de Luca

Mosaicos sucessionais em florestas tropicais: efeitos
sobre o forrageio e deposição de fezes pela anta *Tapirus*
terrestris (PERISSODACTYLA: Tapiridae)

Successional mosaics in tropical forests: effects on foraging
and dung deposition by tapirs *Tapirus terrestris*
(PERISSODACTYLA: Tapiridae)

São Paulo

2012

Juliana Ranzani de Luca

Mosaicos sucessionais em florestas tropicais: efeitos
sobre o forrageio e deposição de fezes pela anta *Tapirus*
terrestris (PERISSODACTYLA: Tapiridae)

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

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Renata Pardini

São Paulo

2012

Ficha Catalográfica

Luca, Juliana Ranzani de

Mosaicos sucessionais em florestas tropicais: efeitos sobre o forrageio e deposição de fezes pela anta *Tapirus terrestris*

(PERISSODACTYLA: Tapiridae)

67 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Forrageio ótimo 2. Sucessão florestal 3. Herbivoria
4. Translocação de nutrientes 5. Ungulados podadores 6. Floresta Atlântica I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof^a. Dr^a. Renata Pardini

Orientadora

Tapirus terrestris – Estação Biológica de Boracéia (Abril, 2011).

Dedico este trabalho à população remanescente de antas que ainda persiste na região da Serra do Mar de Boracéia, Estado de São Paulo, apesar da intensa atividade de caça, da constante atividade ilegal de extração do palmito jussara e da crescente especulação imobiliária que cada vez mais destroem as poucas áreas remanescentes de vegetação nativa da Floresta Atlântica do planalto e da planície litorânea.

Dedico este trabalho aos colegas, anônimos ou não, que direcionam sua existência em prol da preservação dos biomas terrestres.

Agradecimentos

Dedico meus agradecimentos a todos que me ajudaram a tornar este projeto possível:

Agradeço imensamente à Prof^a. Dr^a. Renata Pardini pela orientação e dedicação para minha formação acadêmica científica. Agradeço seu interesse, seu aceite e seu empenho em me orientar, sem o qual este projeto não teria sido realizado. Muito obrigada Rê, minha eterna gratidão e amizade.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, em especial aos coordenadores Antônio Carlos Marques e Marcelo Rodrigues de Carvalho pela atenção durante a vigência de meu mestrado;

Aos Programas PROAP e PROEX da CAPES, pelos auxílios financeiros durante as campanhas de campo;

Ao apoio do CNPq, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – Brasil – pela bolsa de estudos concedida através da cota departamental;

Ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), em especial à Dona Mercedes A. da Silva e Carlos Campaner (chefe da E.B.B.) pela autorização e apoio para execução deste projeto na Estação Biológica de Boracéia;

Ao Prof. Dr. Mario de Vivo, pela orientação, pelo apoio e pela oportunidade de aprendizado junto ao Laboratório de Mamíferos do Museu de Zoologia da USP;

Aos Profs. Drs. Glauco Machado, Paulo Inácio K.L. Prado e Alexandre Adalardo Oliveira pela oportunidade de realizar o Curso de Ecologia de Campo da Mata Atlântica e pela contribuição para minha formação acadêmica científica;

À Patrícia E. Médici pela atenção e por disponibilizar o acesso às publicações sobre *Tapirus* spp.;

Ao Ciro K. Matsukuma, chefe da Seção de Manejo e Inventário Florestal (Divisão de Dasonomia) do Instituto Florestal, pelas ortofotos cedidas da região de estudo;

Aos funcionários da Estação Biológica de Boracéia, Sr. Firmino e Sr. Geraldo, pelo grande apoio e amizade durante as campanhas de campo;

À SABESP, unidade da Estação de Tratamento de Água de Casa Grande, em Biritiba Mirim e ao Anderson Luiz Amorin (técnico) pelo grande apoio e amizade, e pela ajuda irrestrita durante as campanhas de campo;

A todos os seguranças da SABESP - ETA Casa Grande, que zelaram pelo bem estar das equipes em campo;

À família Cardoso de Salesópolis, pela confiança e por permitir o acesso a um dos sítios de amostragem, em especial ao Lourenço por sua atenção;

À Daniela de Cassia Bená (IB USP) e Juarez Fuhrmann (MZUSP) pela identificação dos besouros Scarabaeidae encontrados nas amostras de fezes de *Tapirus terrestris*.

Ao pessoal do Laboratório de Diversidade e Conservação de Mamíferos (DICOM-IB USP) que me ajudaram imensamente no desenvolvimento deste trabalho. Em especial a Bruno T. Pinotti, Camila Cassano, Camila Barros, Gustavo Oliveira e Thomas Püttker;

Às queridas amigas Aline Van Langendonck, Camilla P. Pagotto, Christina S. de Queiroz, Natália C. Albuquerque e Thais Kubik, pelo carinho, apoio e amizade;

Aos meus pais Leonilda R. de Luca e Luiz Gonzaga de Luca, pelo apoio e amor incondicional e pela ajuda na revisão ortográfica e na formatação deste trabalho;

Por fim, agradeço imensamente a todas as pessoas que me auxiliaram em campo. Meus sinceros agradecimentos e meus votos de sucesso a todos: Adaliana S. Mousessian, Alex P. Silva, Alexandre M. O. Filho, Aline P. Rosetto, Anderson L. Amorin, Bruno T. Pinotti, Camilla P. Pagotto, Christina S. de Queiroz, Caroline L. G. Mendes, Debora S. Mota, Enrico Frigeri, Fernando S. Ribeiro, Gabriela D. Frigo, Gabriela L. Marin, Gustavo W. Santos, Julia Z. Rocca, Juliana Isabel, Karina C. Tisovec, Leandro F. Silva, Matheus P. F. Silva, Natalia C. Albuquerque, Patrícia O. V. Lima, Raphaella Coutinho, Ricardo Miranda, Rodrigo Brito, Thais Kubik, Vanessa B. Teixeira e Vinícius M. Parajara. Obrigada pessoal!

Fruto de *Campomanesia phaea* O. Berg. (cambuci)

Consequentemente, a maneira apropriada de nos aproximarmos da natureza para aprender acerca da sua complexidade e da sua beleza não é por meio da dominação e do controle, mas sim, por meio do respeito, da cooperação e do diálogo.

Fritjof Capra

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO	5
OBJETIVOS	11
MATERIAIS E MÉTODOS	11
Área de estudo	11
Delineamento amostral	13
Coleta de dados	13
<i>Tapirus terrestris</i>	13
Vegetação	15
Variáveis dependentes	18
Variáveis independentes	19
Análise de dados	21
Intensidade de forrageio ao longo das sessões de amostragem	21
Intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem	22
Número total de amostras de fezes	23
Seleção de modelos	24
RESULTADOS	24
Intensidade de forrageio ao longo das sessões de amostragem	25
Intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem	26
Número total de amostras de fezes	26
DISCUSSÃO	27
Forrageio e deposição de fezes por <i>Tapirus terrestris</i>	29
Implicações	32
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34
ANEXOS	59

RESUMO

Grandes mamíferos herbívoros exercem papel fundamental para a função e estrutura dos ecossistemas terrestres, através principalmente da herbivoria e da deposição de fezes e urina, que influenciam a germinação e crescimento de plantas, a composição e diversidade de comunidades vegetais, a ciclagem e translocação de nutrientes, o estoque de carbono e a frequência de distúrbios como o fogo. Entretanto, em florestas tropicais, o papel de grandes mamíferos herbívoros foi pouco estudado até o momento. De acordo com a Teoria de Forrageio Ótimo, a seleção de recursos alimentares é resultado do balanço entre o ganho energético e o gasto com a procura, captura e ingestão do alimento. Na escala da paisagem, um dos processos que pode gerar manchas com diferentes qualidades nutricionais para herbívoros é a sucessão da vegetação. Estádios iniciais de sucessão, por serem dominados por espécies de plantas de baixa estatura e crescimento rápido, com folhas tenras, alto conteúdo de nitrogênio, poucos compostos secundários e mais palatáveis, deveriam ser preferidos por grandes mamíferos herbívoros. No entanto, para herbívoros podadores, que incluem frutos na dieta, a disponibilidade destes itens, que são mais nutritivos que a folhagem, deve também influenciar o forrageio. Neste trabalho investigamos como varia a intensidade de forrageio e a deposição de fezes por *Tapirus terrestris* entre estádios sucessionais, visando contribuir para o entendimento do papel do maior herbívoro terrestre sul-americano para a regeneração da floresta e a translocação de nutrientes. Investigamos se *T. terrestris* forrageia mais intensamente em manchas de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão, se esta preferência é mais forte quando não há a oferta de um recurso alimentar muito nutritivo, os frutos de cambuci (*Campomanesia phaea*), e se deposita maior quantidade de fezes onde forrageia mais intensamente e assim não transloca nutrientes. Para tanto, em uma paisagem de 20.000 ha de Floresta Atlântica contínua, foram alocados 12 sítios de amostragem em manchas com diferentes proporções de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão. Em cada sítio, a amostragem foi realizada em quatro transecções perpendiculares de 160 m cada durante seis sessões entre março e agosto de 2011. A anta foi registrada através de armadilhas fotográficas e de rastros e fezes localizados e removidos no início e no final de cada sessão. Foram também quantificados a proporção das transecções ocupada por estádios iniciais de sucessão (estádios pioneiro, inicial e médio), o número de clareiras, e o número de pontos das transecções onde a densidade do sub-bosque, do estrato herbáceo e de árvores com DAP até 5 cm foi considerada alta ou muito alta. A frutificação do cambuci foi acompanhada ao longo

do período de estudo, tendo sido registrada em metade das sessões de amostragem. Através da abordagem de seleção de modelos, comparamos um conjunto de modelos candidatos para três variáveis dependentes: **(a)** parâmetro abundância (λ , interpretado como a intensidade de forrageio ao longo das sessões de amostragem) em modelos de abundância (que assumem que não há variações temporais na abundância), considerando apenas modelos simples com cada uma das variáveis explanatórias associadas à proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão; **(b)** número de setores com rastros (interpretado como a intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem) em modelos mistos (GLMMs), considerando estes mesmos modelos simples e mais um grupo de modelos compostos que incluem uma variável temporal relacionada à frutificação do cambuci; e **(c)** número total de fezes em modelos lineares (GLMs), considerando todos os modelos descritos anteriormente e um modelo com o número total de setores com rastros (interpretado como a intensidade de forrageio total). Nossos resultados indicam que, como esperado pela Teoria de Forrageio Ótimo, *Tapirus terrestris* seleciona manchas de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão, particularmente áreas com maior densidade de árvores pequenas e com maior número de clareiras, e especialmente quando não há oferta de frutos de cambuci. Embora o número total de fezes seja melhor explicado pelo número total de setores com rastros, a relação do número total de fezes com a proporção de estádios iniciais tende a ser negativa, sugerindo que possa haver alguma translocação de nutrientes dos estádios jovens para os tardios. Embora inferências sobre o efeito de *T. terrestris* sobre a comunidade de plantas dependam de estudos complementares em escalas menores, nossos resultados sugerem que: a herbivoria afeta estádios iniciais de sucessão, onde pode resultar no aumento da diversidade de plantas; antas podem ser agentes de translocação de nutrientes de estádios ricos (iniciais) para aqueles onde nutrientes tendem a ser limitantes (tardios), e a espécie é um potencial agente dispersor do cambuci, espécie ameaçada de extinção.

ABSTRACT

Large herbivorous mammals play a crucial role to the function and structure of terrestrial ecosystems, mainly through herbivory and deposition of dung and urine, which influence plant germination and growth, composition and diversity of plant communities, nutrient cycling and translocation, carbon storage and the frequency of disturbances such as fire. So far, however, the role of large herbivorous mammals in tropical forests has been poorly studied. According to the Optimal Foraging Theory, selection of food resources results from the balance between energy intake and costs to search, capture and ingest the food. At the landscape scale, a process that can generate patches with different nutritional quality for herbivores is vegetation succession. Early successional stages should be preferred by large herbivorous mammals because they are dominated by plant with low height and fast growth, with leaves that are tender, present high nitrogen content and few secondary compounds, and are more palatable. However, for herbivore browsers, which include fruits in their diet, the availability of these items that are more nutritious than foliage should also affect foraging. Here, we investigate how foraging intensity and dung deposition by *Tapirus terrestris* vary among successional stages, aiming at contributing to the understanding of the role of the largest South American terrestrial herbivore to forest regeneration and nutrient translocation. We investigated if *T. terrestris* forages more intensively in earlier successional stages, if this preference is stronger when there is no availability of a highly nutritious food resource, the fruits of cambuci (*Campomanesia phaea*), and if it deposits larger amounts of dung where it forages more intensively, not translocating nutrients. In a 20,000 ha landscape of continuous Atlantic Forest, we allocated 12 sampling sites in patches with different proportion of vegetation in early successional stages. At each site, samplings were conducted in four 160 m long perpendicular transects during six sessions between March and August 2011. Tapir were registered by camera traps and tracks and dung located and cleared at the beginning and end of each session. We also quantified the proportion of transects occupied by early successional stages (pioneer, initial, and mid stage), the number of gaps, and the number of points in transects where the density of the understory, of herbaceous vegetation and of trees with DBH up to 5cm was considered high or very high. The fruiting of cambuci was registered throughout the study period, and was recorded in half of the sampling sessions. Using a model selection approach, we compared a set of candidate models for three dependent variables: (a) the parameter abundance (λ , interpreted as foraging intensity along sampling sessions) in abundance models (which assume no temporal variations in abundance), considering only

simple models containing each of the explanatory variables associated with the proportion of earlier successional stages, (b) the number of transect sectors with tracks (interpreted as foraging intensity within sampling sessions) in mixed-effects models (GLMMs), considering these same simple models and a group of composite models that included a temporal variable related to cambuci frutification, and (c) the total number of dung piles in linear models (GLMs), considering all models described above and a model with the total number of transect sectors with tracks (interpreted as total foraging intensity). Our results indicate that, as expected by the Optimal Foraging Theory, *Tapirus terrestris* selects patches of vegetation in earlier successional stages, in particular areas with higher density of small trees and higher number of gaps, and especially when there is no availability of cambuci fruits. Although the total number of dung piles is better explained by the total number of transect sectors with tracks, the relationship between the number of dung piles and the proportion of earlier successional stages tends to be negative, suggesting that there may be translocation of nutrients from initial to later successional stages. Although conclusions on the effect of *T. terrestris* on plant communities depend on complementary studies at smaller scales, our results suggest that: herbivory affects early successional stages, where it can result in increased plant diversity; tapirs may act as agents of nutrient translocation from nutrient-rich stages (earlier) to those where nutrients tend to be limiting (later); and tapirs are a potential disperser of cambuci, an endangered plant species.

INTRODUÇÃO

Grandes mamíferos herbívoros, como elefantes (Proboscidea) e ungulados (Artiodactyla e Perissodactyla), exercem papel fundamental para a função e estrutura dos ecossistemas terrestres (Danell et al. 2006, Augustine & McNaughton 1998, Hobbs 1996). Através da herbivoria, do pisoteio, de suas carcaças e da deposição de saliva, urina e fezes, estes grandes herbívoros afetam não só a estrutura e dinâmica de comunidades de plantas (Hester et al. 2006), como também a composição e diversidade de outras taxa (Suominen & Danell 2006). Isso porque são fontes de recursos para outros organismos, ingerem acidentalmente fungos e invertebrados presentes na vegetação (Tscharntke 1997), compactam o solo, competem com polinizadores, granívoros, frugívoros e outros herbívoros, e alteram o habitat de comunidades como pequenos mamíferos, aves e macro invertebrados (Suominen & Danell 2006). Modulam também funções do ecossistema, alterando vias de fluxo de energia, a ciclagem de nutrientes, a produtividade primária das plantas, os regimes de distúrbios (Hobbs 2006, Huntly 1991) e o estoque de carbono (Tanentzap & Coomes 2012).

A herbivoria é o processo mais estudado através do qual grandes mamíferos herbívoros influenciam os indivíduos de espécies vegetais, as comunidades de plantas e as funções do ecossistema e, também, o processo mais enfatizado para explicar o efeito de grandes mamíferos herbívoros sobre outras taxa. A herbivoria causa perda de tecido vegetal, alterando a germinação, estabelecimento, crescimento e produção de sementes das espécies de plantas consumidas (Hester et al. 2006). Em escala maior, o balanço entre a herbivoria seletiva sobre plantas palatáveis (i.e. baixa concentração de compostos secundários) com alta qualidade nutricional (baixa razão C:N ou C:P) (Hobbs 1996) e a tolerância das espécies de plantas à herbivoria (i.e. capacidade de compensar tecidos perdidos, Briske 1996, McNaughton 1983) pode induzir modificações na composição e diversidade da comunidade de plantas e influenciar o processo sucessional (Gill 2006, Olff et al. 1999). Além disso, como a palatabilidade é positivamente correlacionada à taxa de crescimento da planta (Herms & Mattson 1992, Bryant et al. 1989, Coley et al. 1985) e à taxa de decomposição do material vegetal (Grime et al. 1996, McClaugherty et al. 1985, Melillo et al. 1982), a herbivoria influencia processos ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes e vias de fluxo de energia (Hobbs 2006, Hobbs 1996), pois altera a qualidade do material vegetal que retorna à serrapilheira (Pastor & Cohen 1997, Loreau 1995, Pastor & Naiman 1992). O estoque de carbono também é influenciado, tanto pela alteração da biomassa vegetal acima do solo, como pela qualidade do material vegetal que retorna à camada húmifera (Tanentzap & Coomes

2012). Também, ao reduzir a biomassa vegetal, a herbivoria cria manchas de vegetação menos susceptíveis ao fogo, alterando assim a frequência, intensidade e distribuição espacial deste distúrbio (Hobbs 2006, Bachelet et al. 2000, Hobbs et al. 1991). Entretanto, a herbivoria pode favorecer o alastramento do fogo quando se dá sobre plantas lenhosas e as mantêm menores, mais susceptíveis ao fogo, e quando favorece a dominância de plantas impalatáveis que apresentam compostos voláteis (ex. resinas, óleos voláteis) altamente inflamáveis (Hobbs 2006).

O efeito da herbivoria por grandes mamíferos herbívoros sobre a estrutura e função dos ecossistemas foi bem mais estudado em ambientes de florestas temperadas, savanas e pradarias (Olf & Ritchie 1998) do que em florestas tropicais. Provavelmente isso se deve ao fato de que em florestas tropicais a biomassa de grandes mamíferos herbívoros terrestres é menor (Mandujano & Naranjo 2010, Bennett & Robinson 2000) representando somente 5% da biomassa típica das savanas (Karanth & Sunquist 1992). Além disso, ao contrário de ambientes abertos onde estes animais se concentram em grandes grupos, em ambientes florestais a maioria das espécies é solitária (Fritz & Loison 2006) e, portanto, mais secretivas.

Embora as taxas de herbivoria sejam menores nas florestas temperadas do que em florestas tropicais, a maior parte do dano nestas últimas é causado por insetos ou patógenos e concentrada em folhas novas do sub-bosque da floresta (Coley & Barone 1996). Alguns dos poucos estudos que avaliaram o efeito da herbivoria por mamíferos em florestas tropicais compararam áreas de intensa atividade de caça com áreas de menor intensidade e, portanto, maior riqueza e abundância da comunidade de mamíferos (Dirzo & Miranda 1990). Estes estudos apontam que a herbivoria por mamíferos aparentemente altera a composição de espécies de plântulas e plantas jovens no sub-bosque das florestas tropicais (Stoner et al. 2007). Entretanto, na ausência de mamíferos herbívoros, podem ocorrer efeitos distintos quanto à densidade e diversidade de plântulas e plantas jovens: a densidade de plântulas pode aumentar (Silman et al. 2003, Dirzo & Miranda 1990), diminuir (Roldán & Simonetti 2001), ou permanecer inalterada (Wright et al. 2007); já a diversidade de plântulas e plantas jovens pode diminuir (Dirzo & Miranda 1990) ou não sofrer efeito algum (Wright et al. 2007, Roldán & Simonetti 2001). Estudos com parcelas de exclusão demonstraram que grandes mamíferos herbívoros (> 20 kg) não alteram em curto prazo a riqueza total e a densidade de herbáceas do sub-bosque (Royle & Carson 2005) e não exercem efeito sobre nenhum estágio da sobrevivência de plântulas, que são afetadas negativamente por pequenos e médios mamíferos (até 12 kg) (Paine & Beck 2007).

Além da herbivoria, a deposição de fezes e urina é também um processo importante através do qual grandes mamíferos herbívoros afetam as comunidades e ecossistemas. Embora a deposição diretamente sobre plantas pode causar danos físicos ou efeitos tóxicos locais (Haynes & Willian 1993, Harper 1977), o principal efeito da deposição de fezes e urina por grandes mamíferos herbívoros é influenciar diretamente a quantidade de nutrientes no solo e, por consequência, a ciclagem de nutrientes (Hester et al. 2006, Cohen et al. 2000, Pastor & Cohen 1997, Loreau 1995, Pastor et al. 1993, DeAngelis 1992). Fezes e urina ficam concentrados em pontos na paisagem (Pastor et al. 2006) e, por conterem matéria orgânica decomposta e elementos químicos mineralizados (Frost & Hunter 2007, Vanni 2002, Wardle et al. 2002), aumentam as concentrações de nutrientes da camada húmifera (Waal et al. 2011, Mikola et al. 2009, Fornara & Du Toit 2008), que podem ser prontamente assimilados pelas plantas (Treydte et al. 2010, Danell et al. 2002, Ruess & Seagle 1994, Ruess & McNaughton 1987). Pelo fato de muitos mamíferos usarem as fezes e urina para marcação e comunicação odorífera, muitas vezes defecando em latrinas ou em locais específicos (Darden et al. 2008, Brashares & Arcese 1999, Macdonald 1979), pode haver diferença entre os locais de forrageio e os locais de defecação. Assim, através da deposição de fezes, grandes herbívoros potencialmente podem translocar nutrientes dentro de seus territórios (Schütz et al. 2006, Suominen & Danell 2006). Hipopótamos (*Hippopotamus amphibius*) translocam nutrientes entre habitats, pois se alimentam em terra firme e defecam dentro da água e suas fezes são a maior fonte de recurso para a comunidade aquática que vive em um ambiente pobre em nutrientes (Palm 1993). Em florestas tropicais, estudos sobre a contribuição de fezes de herbívoros para o estoque ou translocação de nutrientes são escassos e foram investigados apenas para primatas do gênero *Alouatta*, demonstrando que suas fezes aumentam as concentrações de C e N nos locais onde foram depositadas (Neves et al. 2010, Feeley & Terborgh 2005).

Esclarecer o papel que grandes mamíferos herbívoros exercem nos ecossistemas através da herbivoria e da deposição de fezes depende de se compreender como estes animais selecionam as plantas e partes das plantas das quais se alimentam, assim como as áreas ou manchas em que preferem forragear. Segundo a Teoria de Forrageio Ótimo, a estratégia de forrageio de organismos é resultado da maximização da taxa líquida de ingestão de energia de acordo com a disponibilidade e qualidade do alimento e da heterogeneidade ambiental (MacArthur & Pianka 1966). Desta maneira, a seleção de recursos alimentares está associada

ao balanço entre o ganho energético e o gasto com a procura, captura e ingestão do alimento (Owen-Smith 2002, Stephens & Krebs 1986, Crawley 1983, Belovsky 1978).

Grandes herbívoros são confrontados com uma ampla variedade de materiais vegetais que diferem em suas propriedades nutricionais (Belovsky 1984, Westoby 1978) e tomam decisões de forrageio numa gama de escalas espaciais (de mordidas a paisagens) e temporais (de segundos a anos) (Senft et al. 1987). As plantas também respondem ao impacto de herbívoros numa gama similar de escalas (parte da planta a comunidade) (Crawley 1997, Bailey et al. 1996, Hodgson & Illius 1996). Assim, as estratégias de forrageio por grandes mamíferos herbívoros devem ser avaliadas de maneira hierárquica, em múltiplas escalas espaciais (Senft et al. 1987).

De modo geral, três abordagens espaciais podem ser adotadas para considerar os recursos alimentares selecionados por grandes mamíferos herbívoros: 1) comunidade de plantas, em que as unidades de seleção são plantas, estações de alimentação ou micro manchas; 2) paisagem, em que as unidades de seleção são comunidades de plantas ou grandes manchas de vegetação; e 3) região, em que as unidades de seleção são as paisagens, principalmente no caso de espécies nômades ou migratórias. Assim, os herbívoros podem permanecer varias horas ou dias se alimentando dentro de uma associação particular de vegetação, em certas manchas de vegetação da paisagem, ou em determinadas paisagens da região (Owen-Smith 2002).

Na escala da paisagem, um dos fatores que pode gerar manchas de vegetação com diferentes qualidades nutricionais para herbívoros é o estágio sucessional da vegetação. O processo de sucessão refere-se a mudanças na composição da vegetação ao longo do tempo em resposta a um distúrbio externo (McCook 1994, Connell & Slatyer 1977). Estas mudanças de composição, por sua vez, estão associadas à variação nas estratégias das plantas quanto à alocação de recursos e às demandas conflitantes (tradeoffs) entre funções fisiológicas (Lambers et al. 2008, McCook 1994). A comunidade de plantas que coloniza os estágios iniciais da sucessão é dominada por espécies que apresentam taxas de crescimento altas e grande capacidade de dispersão, mas tempo de vida curto, menores alturas e menor tolerância a crescer sob a sombra de outras plantas. Características opostas são observadas nas espécies que dominam os estágios mais avançados (McCook 1994). O investimento em compostos secundários de defesa contra herbivoria é favorável à planta quando o custo para reparar tecidos injuriados é maior do que o custo para produzir os compostos secundários. Menor

investimento em defesas é observado em plantas de crescimento rápido e vida curta, que estão presentes em ambientes mais produtivos como os estádios iniciais de sucessão, enquanto que plantas de crescimento lento e vida longa, presentes em ambientes menos produtivos como os estádios mais tardios de sucessão, investem mais na defesa contra herbívoros (Herms & Mattson 1992). Assim, plantas que investem na rápida aquisição de recursos (apresentam alta taxa de crescimento) apresentam folhas grandes e finas, de textura tenra e macia, com alto conteúdo de nitrogênio e água, altas taxas de decomposição e são mais palatáveis a herbívoros (Díaz et al. 2004, Poorter et al. 2004, Cates & Oriens 1975).

É de se esperar, portanto, que estádios mais iniciais de sucessão representem manchas de vegetação com maior qualidade nutricional para herbívoros (Coley 1982). A influência dos estádios sucessionais sobre o forrageio de herbívoros foi melhor estudada para insetos. Nos estágios iniciais de sucessão, 93% da comunidade de insetos é composta por herbívoros e esta proporção diminui ao longo do processo de sucessão (Schulze et al. 2002). Além disso, a taxa de herbivoria por insetos é maior sobre plantas de crescimento rápido do que em plantas de crescimento lento (Ruiz-Guerra et al. 2010, Bach 1990), declinando com a posição sucessional das espécies (Poorter et al. 2004). Embora o impacto da herbivoria por grandes mamíferos herbívoros sobre a regeneração tenha sido amplamente estudado (Danell et al. 2006), há poucos estudos que testaram o efeito do estágio sucessional sobre a intensidade de forrageio para este grupo. Entretanto, há evidência de que grandes mamíferos herbívoros forrageiam mais em estádios iniciais de sucessão (Relva et al. 2009, Kuijper et al. 2009, Cadenasso & Picket 2000, Pastor et al. 1999, Pastor e Naiman 1992). Essa seleção de estádios mais iniciais para forrageio possivelmente explica porque nas florestas tropicais, as áreas de floresta secundária concentram maior abundância de mamíferos ungulados (Parry et al. 2007).

Em ambientes de florestas, muitos ungulados são solitários e podadores (i.e. a dieta é composta principalmente de folhagem de dicotiledôneas, diferentemente de pastadores que se alimentam principalmente de gramíneas e outras monocotiledôneas, Janis 1988) e potencialmente incluem frutos na dieta, os quais apresentam grande qualidade nutricional (Demment & Van Soest 1985, Van Soest 1982), mas são mais escassos do que folhagem (Foose 1982, Bell 1971). Assim, é de se esperar que a disponibilidade espacial e temporal de frutos, além dos estádios sucessionais, também afete o forrageio destes animais (Bodmer 1990a, Foose 1982, Bell 1971), particularmente em florestas tropicais, onde frutos grandes e carnosos são bastante abundantes (Terlborg 1986).

As antas (*Tapirus* spp.) são os maiores mamíferos herbívoros terrestres das florestas tropicais da América do Sul. São animais de hábito solitário e herbívoro/podador que se alimentam de uma ampla variedade de espécies e partes de plantas (Tobler 2008, Tófoli 2006, Tobler 2002, Salas & Fuller 1996, Naranjo 1995, Bodmer 1991a, Williams 1984, Janzen 1982, Terwilliger 1978). No Brasil, ocorre uma única espécie, a anta brasileira (*Tapirus terrestris*), que chega a pesar entre 150 a 250 kg (Padilla & Dowler 1994). As antas devem exercer papel fundamental na função e estrutura das florestas tropicais - através da herbivoria e deposição de fezes - dado o grande tamanho corporal, as grandes áreas de vida, que variam em média de 220 a 470 ha (Médici 2010, Tobler 2008, Ayala 2003), a grande porcentagem de tempo de atividade despendido em forrageio (90%, Médici 2010), a grande quantidade de alimento consumido (Médici 2010, Clauss et al. 2009, Médici 2001, Foerster 1998), e o comportamento de defecar em grandes acúmulos, chamados latrinas (Tófoli 2006, Galetti et al. 2001, Painter & Rumiz 1999, Varela & Brown 1995), ou dentro da água (Bodmer 1991a, Eisenberg 1989).

Apesar de haver muitos estudos sobre a dieta da espécie, a grande maioria baseia-se na identificação das sementes encontradas nas fezes e conteúdos estomacais (Galetti et al. 2001, Fragoso & Huffman 2000, Henry et al. 2000, Fragoso 1997, Salas & Fuller 1996, Rodrigues et al. 1993, Bodmer 1991b, Bodmer 1990a) e somente Hibert e colaboradores (2011) identificaram também a folhagem encontrada nas fezes de *T. terrestris*. Entretanto, a maior parte do alimento ingerido por *T. terrestris* é constituído de fibras e folhas e a importância dos frutos varia de 17 a 56% do peso seco total das fezes (Tófoli 2006, Henry et al. 2000, Herrera et al. 1999, Affonso 1998, Bodmer 1990a). Porém, sabe-se que grandes frutos, como os de palmeiras, são importantes recursos alimentares para a espécie (Tobler 2008, Tófoli 2006, Galetti et al. 2001, Fragoso & Huffman 2000, Fragoso 1997, Bodmer 1991a), quando estão disponíveis em grande quantidade (Tobler 2008, Tófoli 2006, Foerster & Vaughan 2002, Fragoso & Huffman 2000, Henry et al. 2000, Fragoso 1997, Salas & Fuller 1996, Bodmer 1991a, Bodmer 1990a).

Por outro lado, o número de estudos sobre seleção de habitats pelas antas é menor. Estes estudos abordaram principalmente aspectos do habitat relacionados à declividade (topos de morros, encostas, planícies) e à umidade da paisagem (habitats secos, úmidos, alagados, rios e riachos) (Tobler 2002, Salas & Fuller 1996, Salas 1996, Naranjo 1995, Bodmer 1991a), e apresentam metodologias e delineamento amostral nem sempre adequados bem como resultados sobre a seleção de estádios mais iniciais de sucessão contraditórios. Foerster e

Vaughan (2002), Naranjo (1995) e Fragoso (1991) verificaram que *T. bairdii* utiliza áreas secundárias com maior frequência. Entretanto, Médici (2010) observou que *T. terrestris* evita áreas secundárias em Floresta Atlântica de interior. O uso de clareiras dentro de florestas tropicais pelas antas também já foi documentado (Salas 1996, Fragoso 1991), tendo sido levantada a hipótese de que essas áreas são selecionadas pela maior abundância de plantas palatáveis. Por fim, os locais de deposição de fezes e o papel das antas como potenciais agentes de translocação de nutrientes em florestas tropicais não foram estudados. Assim, apesar da potencial importância das antas para o funcionamento das florestas tropicais, pouco se sabe sobre quais fatores influenciam seu forrageio e a distribuição de suas fezes.

OBJETIVOS

Neste trabalho, investigamos como varia o forrageio e a deposição de fezes por *Tapirus terrestris* entre estádios sucessionais, visando contribuir para o entendimento do papel do maior herbívoro terrestre sul-americano na regeneração da floresta e na translocação de nutrientes. Em primeiro lugar, investigamos se *T. terrestris* forrageia mais intensamente em estádios mais iniciais de sucessão - seja pela maior abundância de plantas palatáveis, ou pela maior disponibilidade de vegetação a alturas acessíveis à espécie – e se esta preferência é mais forte quando não há a oferta de um recurso alimentar mais nutritivo, os frutos de cambuci (*Campomanesia phaea*). Em segundo lugar, investigamos se *T. terrestris* deposita maior quantidade de fezes onde forrageia mais intensamente e assim não transloca nutrientes entre os estádios sucessionais da floresta.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A região de estudo localiza-se aproximadamente a 900 m acima do nível do mar, no planalto formado no topo do escarpamento da Serra do Mar (23° 38 Sul; 45° 52 Oeste) a 12 km da costa Atlântica (Heyer et al. 1990), entre os municípios de Biritiba Mirim, Salesópolis e Bertioga, no Estado de São Paulo. Nesta região, o escarpamento da Serra do Mar e a porção adjacente do planalto são largamente florestados. No planalto, a faixa de floresta, com cerca de 10 km de largura, se estende por pelo menos 100 km de comprimento ao longo do escarpamento costeiro (Heyer et al. 1990, Hueck 1972), coincidindo com as dimensões do

Parque Estadual da Serra do Mar (Instituto Florestal) (Figura 1). Também na área do planalto localiza-se uma reserva com 16.450 ha para proteção dos mananciais que abastecem a cidade de São Paulo, a Adutora do Rio Claro, SABESP. Dentro da Reserva da SABESP está inserida a Estação Biológica de Boracéia (E.B.B.), com 96 ha, pertencente ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo e que é destinada a pesquisas biológicas. A floresta da região de estudo é contínua, exceto nos locais da estreita estrada de acesso, das clareiras feitas ao redor das instalações da E.B.B., da linha de transmissão elétrica (que corta a reserva em sua porção sul) e do aqueduto subterrâneo (Adutora do Rio Claro), que leva água por aproximadamente 10 km até o reservatório de tratamento de água da Casa Grande (ETA Casa Grande - SABESP). No planalto, muitas plantações de eucalipto fazem divisa com a faixa de floresta preservada, assim como com áreas de floresta secundária e pequenas propriedades rurais (Figura 2).

O planalto é drenado por um sistema complexo de cursos d'água que escoam do norte para o Rio Tietê; e do sul, eventualmente, para a planície litorânea. A rede hidrográfica da região de estudo é formada principalmente por córregos e riachos e pelos rios Guaratuba e Rio Claro. Este último é o principal curso d'água da região, com cerca de 10 m de largura. Em dois outros pontos há lagoas formadas pelo represamento das águas para captação pelo aqueduto. Ainda, na região leste da E.B.B., localiza-se a represa Ribeirão do Campo (DAE), que represa água de um afluente do Rio Claro (Figura 2).

A região está entre as mais úmidas do Brasil (Heyer et al. 1990, Hueck 1972). Ocorrem, com muita frequência, chuvas e/ou nevoeiros úmidos, sendo dezembro, janeiro e fevereiro os meses de maior precipitação (com média de 222, 246, 238 mm, respectivamente) e junho, julho e agosto os meses mais secos (com média de 55, 46 e 54 mm, respectivamente). Janeiro corresponde ao mês de maior temperatura (média de 22° C) e julho o mês mais frio (média de 15,1° C) (Leemans & Cramer 1991). A região está contida no domínio de Floresta Atlântica e, segundo a definição do CONAMA (Conselho Nacional do Meio Ambiente) de 1992, a vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa (Ellemberg & Mueller-Dombois 1965/66 apud IBGE 1992), caracterizada por uma mata perenifólia com dossel alto (acima de 15 metros de altura) e densa vegetação arbustiva, com ocorrência de fanerófitos, além de lianas e epífitas (IBGE 1992). Uma descrição de espécies vegetais mais abundantes presentes na E.B.B. pode ser encontrada em Custódio-Filho (1989).

Delineamento amostral

O escopo espacial do estudo abrange parte da região do planalto da Serra do Mar, correspondendo a uma faixa de floresta contínua de 10 km de largura e cerca de 20 km de comprimento ao longo do planalto (20.000 ha) (Figura 1). Esta área inclui a Estação Biológica de Boracéia (E.B.B.), parte da Reserva da SABESP (Adutora do Rio Claro), parte do Parque Estadual da Serra do Mar (Instituto Florestal) e algumas propriedades particulares. Grandes manchas de vegetação em estágio mais inicial e mais avançado de sucessão foram identificadas a partir de imagens de satélite do ano de 2009 (Google Earth™ Digital Globe/Geoeye 2010) e ortofotos do ano de 2001 (Instituto Florestal) e visitadas em campo para checagem da vegetação em setembro de 2009 (Figura 2).

Foram alocados 12 sítios de amostragem em manchas de vegetação que: (1) são, nas imagens de satélite e fotografias aéreas, predominantemente ocupadas por um de dois estádios de sucessão (mais inicial ou mais avançado - seis sítios em cada um deles); (2) estão conectadas diretamente ao contínuo florestal, sem interceptação por estradas com trânsito intenso de veículos e pessoas, nem plantações de eucalipto ou habitações rurais; (3) tenham no mínimo uma área de ≈ 12 ha; (4) são acessíveis, considerando a distância máxima de 1000 m em linha reta a partir de estradas rurais, a declividade do terreno e, em alguns casos, a travessia de rios; e (5) estão a no mínimo 1000 m uma da outra, para maximizar a independência espacial das unidades amostrais. Além disso, evitamos a concentração de sítios do mesmo estágio de sucessão (mais inicial ou mais avançado) numa mesma porção da paisagem (Figura 2), e evitamos locais onde foram observados indícios de caça, como instalações feitas por caçadores dentro da mata (“espera de caça”, jiraus, cevas, ranchos, etc.).

Em cada sítio de amostragem foi estabelecido um ponto central de onde partiam quatro transecções de 160 m de comprimento cada, perpendiculares entre si, e marcadas a cada 20 m. Desta maneira, cada sítio de amostragem corresponde a uma circunferência de 160 m de raio e 7,07 ha de área.

Coleta de dados

Tapirus terrestris

O escopo temporal do estudo abrangeu seis meses consecutivos, de março a agosto de 2011. A coleta de dados foi realizada em seis sessões de amostragem, durante as quais todos

os sítios foram amostrados. Na primeira sessão de amostragem, cada sítio foi amostrado por sete noites e nas demais sessões, por quatro noites. Ocorreram duas exceções: na primeira sessão, um sítios foi amostrado por 10 noites e, na terceira sessão, outro sítio foi amostrado por oito noites, devido à cheia do Rio Claro, que impossibilitou sua travessia nos períodos em questão. O intervalo entre as sessões de amostragens de um mesmo sítio variou de 16 a 27 noites (Anexo 1). Foram necessários 97 dias para realizar seis sessões de amostragem nos 12 sítios, sendo que as seis campanhas de campo tiveram duração média de 16 dias.

Em cada sessão de amostragem, cada um dos sítios foi visitado duas vezes. Na primeira visita, eram instaladas duas armadilhas fotográficas (câmeras de filme equipadas com sensor infravermelho, Trapa-câmera ®), presas às árvores a uma altura de 20 cm do solo, no ponto central das transecções. Não foram utilizadas iscas atrativas. As armadilhas eram posicionadas uma de frente a outra, com leve desvio de angulação, para que o sensor ou o flash de uma câmera não interferisse na outra e fosse possível fotografar o animal em dois ângulos diferente ao mesmo tempo. Além disso, as quatro transecções eram percorridas para contar e apagar rastros e retirar e coletar fezes de *T. terrestres* em uma faixa de 1,5 m de largura em cada lado das transecções. Para cada rastro de *T. terrestris*, foi anotada a metragem ao longo da transecção e a coordenada geográfica com uso de GPS (GPS Garmin GPS Map 60 CSx). Os rastros eram distinguidos uns dos outros pela direção (cruzando perpendicularmente; cruzando diagonalmente, ou seguindo pela transecção) e sentido. Para cada amostra de fezes (i.e., cada acúmulo de sílabas de fezes identificado como um único episódio de defecação) anotamos a metragem ao longo da transecção, a distância da amostra em relação à transecção, a coordenada geográfica, o local de deposição (sobre folhiço ou dentro d'água – em riacho, córregos, etc.) e se a amostra foi depositada isoladamente ou se havia mais amostras de fezes de diferentes idades (latrina).

Depois de quatro ou sete noites, os sítios eram revisitados para recolher as armadilhas fotográficas e repetir a contagem de rastros e a coleta de fezes exatamente como na primeira visita. Assim, os indícios da presença anta (rastros e fezes) eram eliminados na primeira visita, e verificava-se o uso por *T. terrestris* (através de rastros, fezes e registro fotográfico) na segunda visita. Como os dados de rastros e fezes foram coletados na primeira e segunda visita aos sítios de amostragem em todas as campanhas de campo, obtivemos dados que se referem ao período entre (primeira visita) e durante (segunda visita) as sessões de amostragem com armadilhas fotográficas.

As amostras de fezes de *T. terrestris* coletadas foram primeiramente colocadas dentro de cestos plásticos forrados com peneira de malha 5 x 5 mm para que escorresse o excesso d'água. Depois, as amostras foram transferidas para bandejas plásticas e colocadas em estufa a 30-40°C até apresentarem-se completamente secas. As amostras de fezes secas foram então pesadas em balança digital de precisão com gradação de 1g (PLENNA digital/Precisão).

Vegetação

Em cada sítio de amostragem e em cada uma das quatro transecções, foram mapeados os estádios de sucessão e a estrutura da vegetação, assim como a distribuição de clareiras. Tanto as classes de estrutura da vegetação como os estádios de sucessão foram baseados na Resolução CONAMA n.º 001 (31 de Janeiro, 1994) e em Clark (1996).

A cada 10 m a vegetação dos dois lados de cada transecção foi categorizada em quatro estádios de sucessão:

- (1) Pioneiro: Vegetação com fisionomia geralmente campestre, com predomínio de estratos herbáceo ou arbustivo. O estrato arbustivo pode ser aberto ou fechado, com altura geralmente uniforme, em torno de 2 m. Os arbustos apresentam ao redor de 3 cm de diâmetro do caule ao nível do solo. Não ocorrem epífitas. Trepadeiras podem ou não estar presentes e, se presentes, são geralmente herbáceas. A camada de serrapilheira, se presente, é descontínua e/ou incipiente. As espécies vegetais mais abundantes são tipicamente heliófilas, incluindo forrageiras, espécies exóticas e invasoras. A diversidade biológica é baixa com poucas espécies dominantes.
- (2) Inicial: Vegetação com fisionomia que varia de savânica a florestal baixa. Podem ocorrer pequenas árvores, porém o estrato herbáceo é dominante. O estrato lenhoso varia de aberto a fechado e apresenta plantas com altura entre 1,5 m e 8,0 m. O diâmetro médio dos troncos na altura do peito (DAP) é de até 10 cm, sendo que a distribuição diamétrica apresenta pequena amplitude. As epífitas, quando presentes, são pouco abundantes, representadas por musgos, líquens, polipodiáceas e tilândsias pequenas. Trepadeiras, se presentes, podem ser herbáceas ou lenhosas. A serrapilheira, quando presente, pode ser contínua ou não, formando uma camada fina pouco decomposta. No sub-bosque podem ocorrer plantas jovens de espécies

arbóreas dos estágios mais maduros. A diversidade biológica é baixa, geralmente com dez espécies arbóreas ou arbustivas dominantes.

- (3) Médio: Vegetação com fisionomia florestal, apresentando árvores de várias alturas e, assim, podendo apresentar vários estratos, com dossel variando de aberto a fechado. O dossel pode ser uniforme ou pode ter a presença de árvores emergentes. A altura das árvores varia de 4 a 12 m e o DAP médio pode atingir até 20 cm. A distribuição diamétrica das árvores apresenta amplitude moderada, com predomínio de pequenos diâmetros. As epífitas aparecem em maior número de indivíduos e espécies (líquens, musgos, hepáticas, orquídeas, bromélias, cactáceas, piperáceas etc.). Trepadeiras, quando presentes, são geralmente lenhosas. A serrapilheira pode apresentar variações de espessura de acordo com a localização e a estação do ano. No sub-bosque é comum a ocorrência de arbustos umbrófilos, principalmente de espécies de rubiáceas, mirtáceas, melastomatáceas e meliáceas. A diversidade biológica é significativa, em alguns casos pode haver a dominância de poucas espécies, geralmente de plantas de crescimento rápido e vida curta. Além destas, o palmito (*Euterpe edulis*), outras palmáceas e samambaias aparecem neste estágio.
- (4) Estádios mais avançados: Fisionomia florestal fechada, com tendência a apresentar distribuição contígua de copas, podendo o dossel apresentar ou não árvores emergentes. Existe grande número de estratos, com árvores, arbustos, ervas terrícolas, trepadeiras, epífitas etc. Em geral, as copas das árvores superiores são horizontalmente amplas. A altura máxima das árvores ultrapassa 10 m, sendo o DAP médio dos troncos sempre superior a 20 cm e distribuição diamétrica com grande amplitude. As trepadeiras são geralmente lenhosas (principalmente leguminosas, bignoniáceas, compostas, malpighiáceas e sapindáceas) sendo mais abundantes e mais ricas em espécies. A serrapilheira é presente e, geralmente, apresenta intensa decomposição. No sub-bosque, os estratos arbustivos e herbáceos aparecem com maior ou menor frequência. Os estratos arbustivos são compostos predominantemente por arbustos ombrófilos e o estrato herbáceo por bromeliáceas, aráceas, marantáceas e heliconiáceas, notadamente nas áreas mais úmidas. A diversidade biológica é muito grande assim como a complexidade estrutural. É comum a ocorrência de espécies de árvores de crescimento lento e vida longa, típicas de mata madura, como jequitibás (*Cariniana estrellensis*),

imbuia (*Ocotea porosa*), figueira (*Ficus enormis*), perobas e guatambus (*Aspidosperma olivaceum*), entre outras.

A estrutura da vegetação foi quantificada a cada 20 m em cada transecção, totalizando 33 pontos de coleta de dados em cada sítio. Em cada ponto, a densidade do sub-bosque, do estrato herbáceo e de árvores com DAP até 5 cm foi estimada em quatro classes: ausente (0), baixa (1), alta (2) e muito alta (3). Além disso, foi registrada a presença ou ausência de clareiras visíveis a partir do ponto de observação.

Além dos dados espaciais relacionados à distribuição de estádios sucessionais e estrutura da vegetação, coletamos dados a respeito da disponibilidade temporal de um recurso altamente nutritivo, e muito consumido por *Tapirus terrestris* na área de estudo: os frutos de cambuci, *Campomanesia phaea* (O.Berg.), família Myrtaceae. Para tanto, em todas as sessões de amostragem com armadilhas fotográficas foi registrada a presença ou não de frutos na área de estudo. Foi registrada, também, a data de coleta de fezes de *T. terrestris* que continham cascas do fruto cambuci, como um indicativo do período da disponibilidade do fruto e uso deste recurso alimentar por *T. terrestris*. O cambuci está entre as plantas mais conhecidas e apreciadas pela população da região, que consome os frutos na forma de sucos, doces caseiros, sorvetes ou como aromatizantes na preparação de cachaças artesanais (Santos et al. 2009, Vallilo et al. 2005). Atualmente é considerada vulnerável à extinção pela IUCN (2011), sendo encontrada apenas em localidades do Parque Estadual da Serra do Mar, perto de São Paulo, e em Teresópolis, RJ, no Parque Nacional da Serra dos Órgãos. As árvores têm crescimento lento, podem atingir até 10 m de altura (Adati 2001) e são higrófitas e heliófitas. Apesar de ser uma árvore não muito comum, apresenta frutificação abundante. Os frutos apresentam cor verde mesmo quando maduros e medem de 5 a 6 cm de diâmetro na sua região mediana, e de 3 a 4 cm de comprimento em seu eixo central. Apresentam polpa carnosa doce-acidulada, com alto teor de umidade (89%), ácido ascórbico (33,4 mg 100 g⁻¹), lipídios (1,5%) e carboidratos (5%), e valor energético de 35,5 kcal 100g⁻¹. Os frutos também são importantes fontes de sódio, potássio, fósforo, magnésio e cálcio (Vallilo et al. 2005). A dispersão dos frutos é zoocórica, sendo muito apreciados pela avifauna silvestre (Lorenzi, 1992; Jorge, 1992) e por mamíferos (Vallilo et al. 2005), como pacas e a antas, como atestam relatos de moradores locais (com. pess.).

Variáveis dependentes

Dado que antas passam de 70% (Foerster 1998) a 90% (Médici 2010) de seu tempo de atividade em comportamento de forrageio, assumimos que, quando registramos a espécie nos sítios de amostragem, as antas estavam em atividade de forrageio. Assim, para quantificar a intensidade com que as antas forrageiam nos sítios de amostragem, consideramos dois tipos de variáveis:

- (1) Intensidade de forrageio ao longo das sessões de amostragem (FL): estimada a partir do parâmetro abundância (λ) nos modelos de abundância de Royle & Nichols (2003), modificados a partir dos modelos de ocupação (Mackenzie et al. 2002). Os modelos de ocupação estimam os parâmetros de probabilidade de detecção (p) e probabilidade de ocupação (ψ) usando dados de presença e ausência em múltiplas visitas a um conjunto de sítios de amostragem. Já os modelos de abundância consideram que a variação na probabilidade de detecção (p) entre sítios é principalmente causada pela variação na abundância da espécie (Royle & Nichols 2003), o que permite que a abundância nos sítios seja modelada e estimada usando co-variáveis (Stanley & Royle 2005). Os modelos de abundância estimam os parâmetros abundância (λ) e probabilidade de detecção (r), que corresponde à probabilidade de um indivíduo em particular ser detectado (diferindo do parâmetro p dos modelos de ocupação que consideram a probabilidade de detecção da espécie) (Stanley & Royle 2005, Royle & Nichols 2003). Dado o pequeno tamanho dos sítios de amostragem em relação à área de vida de *T. terrestris* (média de $\simeq$ 500 ha, segundo Médici, 2010) interpretamos a estimativa de abundância (parâmetro λ) como uma medida de intensidade de uso do sítio de amostragem (Milner-Gulland & Rowcliffe 2007), assumindo que o deslocamento da anta é aleatório dentro e fora do sítio de amostragem durante cada sessão de amostragem. Em cada uma das seis sessões de amostragem, a espécie *T. terrestris* foi considerada presente quando foi registrada, na segunda visita ao sítio de amostragem, através de alguma das metodologias utilizadas (registro fotográfico através do uso de armadilhas fotográficas e/ou a presença de rastros e/ou fezes ao longo das transecções). A vantagem de se utilizar dados de presença e ausência é a possibilidade do emprego de metodologias complementares para o registro da espécie, o que aumenta a probabilidade de detecção. Entretanto, os dados de presença e ausência são pouco informativos quanto à intensidade de uso dentro de

cada sessão. A espécie é igualmente considerada presente quando houve um ou vários registros;

- (2) Intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem (FD): estimada como o número de setores de 20 m das quatro transecções em cada sítio de amostragem (total de 32 setores) com presença de rastros de *T. terrestris* em cada uma das sessões com armadilhas fotográficas, ou seja, considerando os rastros encontrados na segunda visita a cada sítio.

Para estimar a quantidade de fezes que antas depositam em cada sítio de amostragem, consideramos a seguinte variável dependente:

- (3) Número total de amostras de fezes (NF): estimada como o número total de amostras encontradas em cada sítio de amostragem, considerando os períodos *dentro* das e *entre* as sessões de amostragem com armadilhas fotográficas, ou seja, o total de amostras acumuladas durante todo tempo de monitoramento. Como o número total de amostras de fezes é altamente correlacionado ao peso seco total das amostras de fezes (Pearson: $r = 0,93$, $p < 0,001$, Anexo 2), interpretamos o número de amostras como uma aproximação da biomassa defecada. Optamos pelo uso da variável número de amostras (ao invés do peso seco), pois esta pode ser modelada de forma adequada como uma variável de distribuição binomial negativa.

Variáveis independentes

Como a priori não tínhamos como inferir quão inicial seria a vegetação selecionada por *T. terrestris*, optamos por variáveis operacionais que consideram diferentes porções do gradiente de estádios iniciais de sucessão. Assim, para mensurar a proporção de estádios mais iniciais de sucessão em cada sítio, utilizamos as seguintes variáveis (Anexo 3):

- (1) Estádio Pioneiro (EP): soma do comprimento de cada lado das quatro transecções de cada sítio com ocorrência de vegetação classificada em estágio pioneiro de regeneração;

- (2) Estádio Pioneiro e Inicial (EPI): soma do comprimento de cada lado das quatro transecções de cada sítio com ocorrência de vegetação classificada em estágio pioneiro ou inicial de regeneração;
- (3) Estádio Pioneiro, Inicial e Médio (EPIM): soma do comprimento de cada lado das quatro transecções de cada sítio com ocorrência de vegetação classificada em estágio pioneiro, inicial ou médio de regeneração;
- (4) Sub-bosque 1 (SB1): número de pontos ao longo das quatro transecções de cada sítio (33 pontos no total) em que a densidade do sub-bosque é “muito alta”;
- (5) Sub-bosque 2 (SB2): número de pontos ao longo das quatro transecções de cada sítio em que a densidade do sub-bosque é “muito alta” ou “alta”;
- (6) Estrato herbáceo 1 (EH1): número de pontos ao longo das quatro transecções de cada sítio em que a densidade do estrato herbáceo é “muito alta”;
- (7) Estrato herbáceo 2 (EH2): número de pontos ao longo das quatro transecções de cada sítio em que a densidade do estrato herbáceo é “muito alta” ou “alta”;
- (8) DAP até 5 cm 1 (DAP1): número de pontos ao longo das quatro transecções de cada sítio em que a densidade de árvores com DAP até 5 cm é “muito alta”;
- (9) DAP até 5 cm 2 (DAP2): número de pontos ao longo das quatro transecções de cada sítio em que a densidade de árvores com DAP até 5 cm é “muito alta” ou “alta”;
- (10) Clareiras (CL): número de pontos ao longo das quatro transecções de cada sítio (33 pontos no total) onde clareiras eram visíveis.

Como o forrageio da anta pode estar associado não só aos estádios mais iniciais de sucessão, mas também ao número de clareiras, que geralmente é maior nos estádios mais tardios de sucessão, incluímos ainda variáveis independentes que representam o número de clareiras (CL) associado às demais variáveis relacionadas à proporção de estádios mais iniciais de sucessão. Assim, construímos variáveis que são a soma da variável clareira (CL) com as demais variáveis (EP, EPI, EPIM, SB1, SB2, EH1, EH2, DAP1 e DAP2), separadamente para cada uma delas. Para padronizar as variáveis, a fim de tornar possível sua

soma, para cada valor subtraímos a média e dividimos pelo desvio padrão, procedimento este que coloca todas as variáveis na mesma escala (Magnusson & Mourão 2005).

Para mensurar onde, no total do período de monitoramento, as antas forrageiam mais (e, portanto, defecariam mais), consideramos a seguinte variável independente:

(11) Intensidade de forrageio total (IFT): estimada como a soma do número de setores das transecções de cada sítio de amostragem com presença de rastros, considerando os períodos *dentro* das e *entre* as sessões de amostragem com armadilhas fotográficas, ou seja, o total de setores com rastros durante todo o período de monitoramento.

O período de frutificação do cambuci na área de estudo, ocorreu nos meses de abril, maio e junho de 2011, durante a segunda, terceira e quarta sessão de amostragem com armadilhas fotográficas. Fezes de *T. terrestris* contendo cascas de cambuci foram encontradas na primeira visita aos sítios durante a segunda sessão de amostragem até a segunda visita aos sítios durante a quarta sessão de amostragem, indicando que a frutificação iniciou-se durante o primeiro intervalo entre as sessões e finalizou-se durante a quarta sessão de amostragem, que estendeu-se até o final de junho. Nos meses de março, julho e agosto de 2011, durante a primeira, quinta e sexta sessão de amostragem com armadilhas fotográficas, não foi observado frutos em árvores da região. Visto que nenhuma amostra de fezes contendo cascas de cambuci foi encontrada a partir da primeira visita aos sítios durante a quinta sessão de amostragem com armadilhas fotográficas, os dois últimos intervalos entre as sessões de amostragem foram considerados épocas sem a presença dos frutos na região.

Análise de dados

Intensidade de forrageio ao longo das sessões de amostragem

Para investigar os efeitos das variáveis independentes associadas à proporção da vegetação em estádios mais iniciais de sucessão sobre a intensidade de forrageio de *T. terrestris*, ao longo das sessões de amostragem, utilizamos modelos de abundância (Royle & Nichols 2003). Estes modelos consideram que a população em cada sítio de amostragem é fechada durante o período total de amostragem, ou seja, o parâmetro abundância é considerado constante ao longo do tempo não sendo possível modelá-lo em função de variáveis temporais, como a época de frutificação do cambuci. As variáveis associadas à

proporção da vegetação em estádios mais iniciais de sucessão foram usadas como co-variáveis apenas do parâmetro abundância (λ), em modelos que mantiveram o parâmetro probabilidade de detecção (r) constante. Como a duração das sessões de amostragem com armadilhas fotográficas variou ao longo do período de estudo (Anexo 1), consideramos também um modelo em que o esforço (i.e. noites de amostragem de cada sessão) foi utilizado como co-variável do parâmetro probabilidade de detecção (r) e o parâmetro abundância (λ) foi considerado constante. Assim, consideramos o seguinte conjunto de modelos candidatos:

- (1) um modelo sem efeito de nenhuma variável associada à proporção de vegetação em estádios mais iniciais (ambos parâmetros r e λ constantes);
- (2) 19 modelos contendo cada uma das 19 variáveis associadas à proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão como co-variáveis do parâmetro abundância (λ);
- (3) um modelo contendo o esforço como co-variável do parâmetro probabilidade de detecção (r).

Intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem

Para investigar os efeitos das variáveis independentes associadas à proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão sobre a intensidade de forrageio de *T. terrestris* dentro das sessões de amostragem, e se estes efeitos dependem da época de frutificação do cambuci, utilizamos modelos generalizados de efeito misto (*generalized linear mixed-effects models*, GLMM). Os GLMMs são modelos que permitem incorporar a dependência espacial e temporal dos dados como efeitos aleatórios (Bolker et al. 2009). A variável dependente intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem (número de setores com rastros em cada sessão) foi modelada como variável Poisson e os modelos usaram a função de ligação log. Como o esforço em cada sessão de amostragem com armadilhas fotográficas variou entre os sítios, foi inserido o logaritmo do esforço (noites de amostragem) nos modelos como uma variável *offset* (coeficiente de regressão igual a 1); assim a variável dependente foi dividida por este termo (Crawley 2007, Venables & Ripley 2002, McCullagh & Nelder 1989). Como variáveis aleatórias, consideramos as sessões e os sítios de amostragem. Como variáveis de efeito fixo, consideramos as 19 variáveis independentes

associadas à proporção da vegetação em estádios mais iniciais de sucessão. Desta forma, consideramos o seguinte conjunto de modelos candidatos:

- (1) um modelo sem efeito de fatores fixos (função constante);
- (2) 19 modelos simples contendo como fatores de efeito fixo cada uma das 19 variáveis associadas à proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão, que não consideram a época de frutificação do cambuci;
- (3) 19 modelos compostos que consideram que, na época de frutificação do cambuci, a intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem não é influenciada pela proporção de vegetação em estádio mais iniciais de sucessão, e, na época sem a presença dos frutos de cambuci, a intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem é influenciada pela proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão. Cada modelo composto inclui a combinação de uma função constante (modelo sem efeito de fatores fixos para os dados da época com presença de frutos de cambuci) e uma função linear generalizada mista contendo como fatores de efeito fixo cada uma das 19 variáveis associadas à proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão (para os dados da época de ausência de frutos de cambuci). A máxima verossimilhança de cada modelo composto foi calculada como a soma das máximas verossimilhanças de suas funções componentes.

Número total de amostras de fezes

Para investigar se o número total de amostras de fezes é melhor explicado pela intensidade de forrageio total ou pelas mesmas variáveis que imaginamos influenciar a intensidade de forrageio da anta, utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) nos quais a variável dependente, número total de amostras de fezes, foi modelada como binomial negativa e os modelos usaram a função de ligação log. Os modelos candidatos incluem:

- (1) um modelo sem efeito de nenhuma variável (função constante);
- (2) um modelo simples contendo a variável independente intensidade de forrageio total (IFT);

- (3) 19 modelos simples contendo cada uma das 19 variáveis associadas à proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão, que não consideram a época de frutificação do cambuci;
- (4) 19 modelos compostos (análogos aos descritos acima), que consideram que, na época de frutificação do cambuci, o número total de amostras de fezes não é influenciado pela proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão, e, na época sem a presença dos frutos de cambuci, o número total de amostras de fezes é influenciado pela proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão. Cada modelo composto inclui a combinação de uma função constante (modelo sem efeito de variáveis independentes para os dados da época com presença de frutos de cambuci) e uma função linear contendo cada uma das 19 variáveis associadas à proporção de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão (para os dados da época de ausência de frutos de cambuci).

Seleção de modelos

Em todos os casos, a seleção entre os modelos candidatos foi realizada através do Critério de Informação de Akaike para amostras pequenas (AICc) (Burnham & Anderson 2002). O AICc é calculado para cada modelo a partir de suas verossimilhanças e do número de parâmetros (Batista 2009, Hobbs & Hilborn 2006, Anderson et al. 2000). A plausibilidade de cada modelo alternativo em relação ao melhor é estimada por diferenças em seus valores de AICc ($\Delta AICc$), sendo que um valor de $\Delta AICc \leq 2$ indica modelos igualmente plausíveis (Burnham & Anderson 2004, Burnham & Anderson 2002). Todas as análises foram efetuadas no programa R (R Development Core Team 2010) utilizando o pacote “Unmarked” para os modelos de abundância, o pacote “Lme4a” para os modelos mistos, e os pacotes “stats” e “MASS” para os modelos lineares generalizados.

RESULTADOS

Os rastros foram responsáveis pela maior parte dos registros de presença de *T. terrestris* nos sítios de amostragem. Em todas as ocasiões em que as demais metodologias (fezes e/ou foto) registraram a presença da espécie, *T. terrestris* também foi registrada através de seus rastros (Anexo 4). Todos os sítios de amostragem estiveram ocupados por *T. terrestris*

durante o período de amostragem, i.e., todos os sítios apresentaram registros em pelo menos uma das seis sessões de amostragem com armadilhas fotográficas, sendo que o número de sessões com registro variou amplamente entre os sítios, de uma a seis sessões (Anexo 5).

Considerando somente as sessões de amostragem com armadilhas fotográficas, em 48 de 72 ocasiões possíveis (i.e. sitio por sessão) foram encontrados rastros de *T. terrestris*, e o número de setores com rastros por sessão variou de zero a 10 entre os sítios (Anexo 6). Ao longo de todo período de estudo (*dentro* das e *entre* as sessões de amostragem), a soma do número de setores com rastros variou de 13 a 87 entre os sítios de amostragem (Anexo 6). Neste mesmo período, a soma do número total de amostras de fezes variou de zero a 14 e a soma do peso seco das fezes variou de zero a 6336 g entre os sítios de amostragem, representando uma taxa de deposição de fezes média de 63,6 g/dia/ha (Anexo 7).

A análise de correlação de Pearson entre as variáveis independentes, associadas à proporção de estádios mais iniciais de sucessão, revelou que cada variável apresenta correlação significativa ($p < 0,05$) com, pelo menos, uma outra variável. As variáveis dos pares relacionados à densidade do sub-bosque (SB1 e SB2), estrato herbáceo (EH1 e EH2) e de árvores com DAP de até 5 cm (DAP1 e DAP2) foram positivamente correlacionadas entre si. Houve também correlação positiva e significativa entre as proporções de vegetação em estágio pioneiro (EP) e estágio pioneiro e inicial (EPI), e entre estágio pioneiro, inicial e médio (EPIM) e estágio pioneiro e inicial (EPI), embora a correlação não tenha sido significativa entre a proporção de vegetação em estágio pioneiro (EP) e estágio pioneiro, inicial e médio (EPIM). A proporção de estágio pioneiro (EP) não foi correlacionada com nenhuma das variáveis de estrutura da vegetação. Já a proporção de estágio pioneiro e inicial (EPI) foi correlacionada positivamente com o número de pontos com densidade alta e muito alta de árvores com DAP até 5 cm (DAP1 e DAP2), enquanto a proporção de estágio pioneiro, inicial e médio (EPIM) é correlacionada com todas as variáveis de estrutura da vegetação. Como o esperado, o número de clareiras (CL) foi negativamente correlacionado à proporção ocupada por estádios iniciais de sucessão (EPI e EPIM) e ao número de pontos com densidade alta e muito alta de árvores com DAP até 5 cm (DAP1 e DAP2) (Anexo 8).

Intensidade de forrageio ao longo das sessões de amostragem

Três modelos de abundância foram selecionados, sendo aquele que não contém nenhuma co-variável, com ambos os parâmetros (λ e r) constantes, o melhor entre eles. No

entanto, dois outros modelos (ambos com coeficiente positivo) foram igualmente plausíveis: um modelo que contém - como co-variáveis do parâmetro abundância - o número de clareiras somado ao número de pontos com densidade alta ou muito alta de árvores pequenas (CL+DAP2), e outro modelo que contém o número de clareiras somado à proporção de estágio pioneiro (CL+EP). Estes foram os dois modelos que apresentaram maior valor de verossimilhança e, portanto, melhor ajuste aos dados, entre todos os modelos candidatos, mas apresentaram maior número de parâmetros que o melhor modelo sem efeito de nenhuma co-variável. O resultado da seleção também indicou que a variação no esforço de amostragem não influenciou a probabilidade de detecção, dado que este modelo foi o penúltimo ranqueado (Tabela 1). A estimativa média de abundância (λ) dos sítios de amostragem, dada pelo modelo sem nenhuma co-variável (primeiro modelo selecionado), indicou que 5,3 (erro padrão = 3,8) indivíduos de *T. terrestris* utilizaram cada sítio de amostragem ao longo do período de estudo.

Intensidade de forrageio dentro das sessões de amostragem

Três modelos generalizados de efeito misto foram selecionados. O melhor entre eles (coeficiente positivo) foi o que contém como variável de efeito fixo o número de clareiras somado ao número de pontos com densidade alta ou muito alta de árvores pequenas (CL+DAP2) (Figura 3A), que também esteve entre os selecionados nos modelos de abundância. Em segundo lugar, também com coeficiente positivo, esteve o modelo que contém o número de clareiras somado à proporção de estágio pioneiro, inicial e médio (CL+EPIM) (Figura 3B). Em terceiro lugar, o modelo sem efeito de fatores fixos foi selecionado como igualmente plausível. Entretanto, este último modelo apresentou menor número de parâmetros e menor valor de verossimilhança e, portanto, pior ajuste aos dados. Ranqueado em quarto lugar esteve um modelo composto, com um número muito maior de parâmetros (7) e o melhor ajuste aos dados de todo o conjunto de modelos candidatos, que considera a época de frutificação do cambuci e contém, como variável de efeito fixo para os dados da época sem este fruto, o número de clareiras somado ao número de pontos com densidade alta ou muito alta de árvores pequenas (CL+DAP2) (Figura 3C, Tabela 2).

Número total de amostras de fezes

Dentre os modelos generalizados lineares (GLM), que consideraram o número total de amostras de fezes de *T. terrestris*, dois modelos foram selecionados. Em primeiro lugar, com

maior valor de verossimilhança e melhor ajuste aos dados, esteve o modelo que contém como variável a intensidade de forrageio total (IFT) com coeficiente positivo (Figura 4). Em segundo lugar, esteve o modelo sem variáveis que aparece como igualmente plausível. Nenhum modelo que contém as variáveis relacionadas à proporção de vegetação em estágio mais iniciais de sucessão foi selecionado. A maioria dos modelos contendo estas variáveis apresentou coeficientes negativos, inclusive os 11 modelos ranqueados na sequência dos modelos selecionados. Por fim, todos os modelos compostos que consideram a época de frutificação do cambuci foram ranqueados por último, apresentando menor valor de verossimilhança e, portanto, o pior ajuste aos dados dentre todos os demais modelos (Tabela 3).

DISCUSSÃO

Nossos dados indicam que a Serra do Mar, na região de estudo, abriga uma população expressiva de *T. terrestris*, dado que todos os sítios de amostragem estiveram ocupados por, em média, 5,3 indivíduos, e que antas são frequentemente avistadas na região (obs. pess.). Dentre todas as quatro espécies de antas, *Tapirus terrestris* tem a maior distribuição geográfica, ocorrendo na América do Sul em 11 países. Entretanto, a espécie é considerada extinta em 14% de sua área de distribuição, incluindo extensas áreas na Argentina, Brasil, Colômbia e Venezuela (Taber et al. 2008). No Brasil, *T. terrestris* está extinta nos biomas Caatinga e Campos Sulinos e a probabilidade de sobrevivência da espécie nos próximos 100 anos é considerada baixa em praticamente todas as áreas dos biomas Cerrado e Floresta Atlântica (Taber et al. 2008). Nestes biomas, a previsão é de que somente poucas populações pequenas, dispersas e isoladas devam persistir (Taber et al. 2008). A espécie não ocorre mais em muitos fragmentos florestais do interior do Estado de São Paulo (Espartosa et al. 2011, Oliveira 2011) assim como em grandes fragmentos do sul da Bahia (Cassano 2011), e tende a desaparecer conforme aumenta a fragmentação e isolamento da floresta (Chiarello 1999) e a pressão de caça (Cullen et al. 2000). Dado que a Floresta Atlântica foi reduzida entre 11% e 16% de sua cobertura original e que a maior concentração de áreas contínuas está na região da Serra do Mar e do Vale do Ribeira no sudeste do Brasil (Ribeiro et al. 2009), a população aparentemente numerosa da área de estudo deve ser considerada importante para a preservação da espécie neste bioma.

Os nossos dados também sugerem que a detecção de *Tapirus terrestris* através de rastros na floresta, mesmo sem a necessidade da instalação de parcelas de areia, é um método mais eficiente do que armadilhas fotográficas para o registro desta espécie de grande porte, cujas pegadas são visíveis em muitos substratos e por muito tempo. Para outras espécies de mamíferos de médio porte, embora as taxas de registros possam diferir entre estes dois métodos, geralmente a contagem de rastros registra as espécies presentes em menor tempo do que armadilhas fotográficas (Espartosa et al. 2011, Lyra-Jorge et al. 2008, Barea-Azcón et al. 2007). Já para carnívoros, a contagem de rastros é uma metodologia menos eficiente para estimativas de abundância (Balme et al. 2009, Harrison et al. 2002). Entretanto, para a contagem de rastros destas espécies de médio porte ser eficiente, é necessário ou o condicionamento da amostragem ao longo de estradas com substrato adequado (Silveira et al. 2003) - o que limita a comunidade amostrada (Harmsen et al. 2010, Weckel et al. 2006) - ou a instalação de parcelas de areia (Espartosa et al. 2011, Lyra-Jorge et al. 2008), cuja eficiência depende do tamanho das unidades amostrais, de iscas atrativas e de condições climáticas (Espartosa et al. 2011, Lyra-Jorge et al. 2008, Silveira et al. 2003). Assim, o registro de rastros parece ser muito mais adequado em estudos sobre a anta do que para outras espécies menores de mamíferos terrestres.

Também descrevemos pela primeira vez a taxa de deposição de fezes de *Tapirus terrestris* (peso seco: 63,6 g/dia/ha), que indica que a espécie deve ser um importante agente para o estoque ou translocação de nutrientes nas florestas tropicais. Embora não haja estudos que descrevam a taxa de deposição de fezes para mamíferos, todos os herbívoros aumentam a ciclagem de N através de suas fezes e urina (Frank et al. 2000, Hobbs 1996, Day & Detling 1991, Ruess & McNaughton 1987). As fezes são mais facilmente decompostas do que o material vegetal da serapilheira devido à razão favorável de C/N das fezes (Frank & Groffman 1998, Hobbs 1996, Pastor et al. 1993). Como consequência, o fluxo de nutrientes no ecossistema é acelerado (Frank et al. 2000, Hobbs 1996, Day & Detling 1991), influenciando a produtividade primária das plantas. De fato, fezes da anta foram algumas vezes observadas envolvidas por raízes na região de estudo. Fezes de mamíferos de maior porte são também importantes para comunidades de fungos e animais, como besouros rola-bosta (Nichols et al. 2009, Nyberg & Persson 2002). Embora não existam estudos sobre a importância das fezes de *Tapirus terrestris* para estas comunidades, observamos frequentemente besouros rola-bostas (*Onterus* sp. e outra espécie da tribo Aphodini), fungos e larvas associados às fezes de antas na região de estudo.

Por fim, é importante salientar que a correlação entre as variáveis associadas à vegetação, quantificadas nos sítios de amostragem, sugere uma coerência entre a classificação dos estádios de sucessão e a estrutura da vegetação. De fato, vários estudos identificam que atributos da vegetação relacionados a clareiras, diâmetro, altura e densidade das árvores, cobertura de herbáceas e arbustos do sub-bosque e árvores mortas são aqueles que mais eficientemente distinguem diferentes estádios sucessionais (DeWalt et al. 2003, Ziegler 2000, Tyrrel & Crow 1994, Spies & Franklin 1991). No entanto, embora a quantificação de atributos da vegetação seja comum em estudos ecológicos, poucos fornecem evidências quantitativas da importância destes atributos na definição da qualidade do habitat para a fauna (McElhinny et al. 2005), como fizemos neste estudo.

Forrageio e deposição de fezes por *Tapirus terrestris*

A hipótese de que antas selecionam os estádios mais iniciais de sucessão para forragear, pelo menos quando não há oferta de um fruto abundante, foi corroborada em nosso estudo. A seleção de estádios mais iniciais de sucessão por *T. terrestris* está de acordo com a Teoria do Forrageio Ótimo (Stephens & Krebs 1986), uma vez que estes estádios representam manchas de vegetação com maior disponibilidade de plantas mais palatáveis e com alturas mais acessíveis a grandes mamíferos terrestres. Assim, *T. terrestris* deve maximizar seu ganho energético e minimizar o custo com a procura selecionando manchas em estádios mais iniciais de sucessão, onde a produtividade primária é maior nos estratos mais baixos da floresta, ao contrário dos estádios mais avançados de sucessão, onde a produtividade primária é concentrada no dossel da floresta (Bodmer 1989).

A seleção de manchas de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão, ou de plantas pioneiras mais palatáveis, parece ser um padrão recorrente para grandes mamíferos herbívoros. Em florestas boreais, onde as poucas espécies de árvores diferem acentuadamente quanto a distribuição na paisagem e na razão entre C:N (Van Cleve et al. 1983), grandes mamíferos herbívoros como alces (*Alces alces*) forrageiam preferencialmente ao longo de todo o ano (Belovsky 1981, Peterson 1955) em manchas de álamos (*Populus* spp.) e bétulas (*Betula* spp.) - espécies pioneiras e de grande palatabilidade (Bryant & Kuropat 1980) - nos estádios mais iniciais de sucessão (Pastor e Naiman 1992, Pastor et al. 1999). Além disso, há indícios de que *T. terrestris* dentro de florestas maduras utilize e prefira clareiras, onde tendem a consumir a maior parte da planta (Hilbert et al. 2011). Plantas que crescem dentro

de clareiras em florestas tropicais apresentam altas taxas de produção de folhas e investem menos em defesas contra herbívoros (Coley & Barone 1996). O forrageio seletivo sobre plantas em áreas de clareiras foi reportado tanto para antas (Salas 1996, Salas & Fuller 1996) como para outros ungulados em florestas temperadas da Polônia, onde a frequência e o tempo de forrageio dentro de clareiras são maiores do que na floresta madura (Kuijper et al. 2009).

Aparentemente, a seleção por estádios iniciais pela anta está associada à preferência por áreas com maior densidade de árvores com pequenos diâmetros e com maior número de clareiras, não havendo evidência para a preferência de estádios pioneiros ou por áreas com estrato herbáceo denso. Estas variáveis parecem influenciar a intensidade de forrageio da anta em duas escalas temporais distintas: número de meses (sessões) em que os sítios são utilizados, e número ou tempo de visita por sessão (setores com rastros). De fato, Hilbert e colaboradores (2011) identificaram que 1/3 das plantas consumidas por *T. terrestris* são espécies de árvores, 1/3 de arbustos, e apenas 1/4 são herbáceas. Além disso, grande parte das áreas ao longo de nossas transecções em estágio pioneiro era dominada por gramíneas. Gramíneas apresentam fitólitos de sílica (SiO₂) que parecem ter a função primária de defesa contra herbivoria (Raven et al. 1992). A alimentação sobre gramíneas abrasivas tem o custo de desgaste acelerado dos dentes. Dessa forma, somente herbívoros pastadores como cavalos (*Equus caballus*), alces (*Cervus elaphus*) e gado (*Bos primigenius*), cujas primeiras linhagens se originaram na América do Sul a cerca de 10-15 milhões de anos, ao mesmo tempo em que os pastos espalharam-se pelo mundo, apresentam dentes hipsodontes (coroa-alta), de crescimento contínuo, capazes de triturar gramíneas abrasivas (MacFadden 2000, 1997, Janis 1989). O registro fóssil de grandes mamíferos herbívoros mostra também que espécies de hábito podador, como as antas, sempre estiveram relacionadas a ambientes florestais (Agusti & Anton 2002, Yalden 1999). A dieta de espécies podadoras, como girafas (*Giraffa camelopardalis*), alces (*Alces alces*), antílopes (*Capricornis crispus*), cabrito-montês (*Capreolus capreolus*) e veados-de-cauda-branca (*Odocoileus hemionus*) é prevalentemente concentrada em folhas e brotos novos de diversas espécies de árvores e arbustos (Gill 2006) e as espécies podadoras também complementam sua dieta consumindo pequenos galhos de espessura fina (Shipley et al. 1999, Jia et al. 1995).

No entanto, como o esperado pela Teoria de Forrageio Ótimo (Stephens & Krebs 1986), a preferência da anta por estádios sucessionais mais iniciais parece depender da disponibilidade de recursos mais nutritivos, como os frutos. Grandes mamíferos podadores procuram por frutos quando estes ocorrem em manchas suficientemente grandes de vegetação,

são muito abundantes no ambiente ou quando cada fruto contém um alto valor nutricional que compensa o gasto energético com sua procura (Bodmer 1990a). De fato, o consumo de frutos por *T. terrestris* se concentra em frutos carnosos (ex. *Spondias mombin*, *Helicostylis tomentosa*, *Ficus* spp., *Bagassa guianensis*, *Psidium guajava*) ou grandes frutos de espécies de palmeiras (ex. *Mouritia flexuosa*, *Syagrus romanzoffiana*) (Hilbert et al. 2011, Giombini et al. 2009, Galetti et al. 2001, Henry et al. 2000, Olmos et al. 1999, Salas & Fuller 1996), e varia sazonalmente conforme a disponibilidade destes recursos (Hilbert et al. 2011). Também foi demonstrado que, em algumas localidades na Floresta Amazônica, *T. terrestris* se alimenta de frutos de palmeiras de distribuição agregada, que frutificam praticamente durante o ano todo (Bodmer & Ward 2006, Bodmer et al. 1999). Nossos resultados indicam que *T. terrestris* pode também selecionar frutos nutricionalmente ricos e abundantes de espécies de plantas de distribuição não agregada, como os frutos de cambuci (*Campomanesia phae*) na Floresta Atlântica.

A hipótese de que antas depositam maior quantidade de fezes onde forrageiam mais e, portanto, não translocam nutrientes entre estádios sucessionais, foi em parte corroborada, uma vez que o número total de amostras de fezes é positivamente relacionado ao número total de setores com rastros da espécie. Porém, pode haver translocação de nutrientes dos estádios iniciais para os avançados, uma vez que, ao contrário dos rastros, o número de fezes esteve negativamente, embora fracamente, correlacionado com as variáveis associadas à proporção de estádios iniciais de sucessão. Neste caso, as antas estariam translocando nutrientes para os estádios onde estes são mais escassos (Brown & Lugo 1990), e onde as fezes poderiam ser importantes como fonte de nutriente para as plantas. Também estariam translocando substrato e nutrientes para besouros rola-bosta que são importantes agentes de serviços ambientais como dispersão secundária de sementes, ciclagem de nutrientes e controle de parasitas (Nichols et al. 2009, Nichols et al. 2008, Harvey et al. 2006). Estudos sobre translocação de nutrientes através das fezes de mamíferos são muito escassos. Para herbívoros, somente Schütz e colaboradores (2006) demonstraram que o cervo-vermelho (*Cervus elaphus*) não transloca o mineral fósforo (P) entre dois tipos de vegetação (gramíneas baixas e altas) dentro de seus territórios nas pradarias subalpinas da Europa Central. Nosso estudo é o primeiro a investigar a translocação de fezes de mamíferos entre estádios sucessionais. Como *T. terrestris* tem o hábito de defecar muitas vezes dentro d'água, a espécie é potencialmente importante também para a translocação de nutrientes entre ecossistemas terrestres e aquáticos.

Implicações

Nossos resultados apontam que o forrageio de *T. terrestris* está relacionado tanto a estádios mais iniciais de regeneração da floresta (áreas com maior densidade de árvores com pequenos diâmetros) como com estádios mais avançados de regeneração, onde grandes frutos carnosos e clareiras são mais abundantes. Isso indica que mosaicos florestais com diferentes estádios sucessionais são habitats adequados para antas nas florestas tropicais. Distúrbios em florestas maduras - que podem ser causados tanto por eventos naturais (Lambers et al. 2008), como por atividades humanas (Guariguata & Ostertag 2001, Gorchov et al. 1993) - e o processo de sucessão que se segue, formando mosaicos florestais, já foram apontados por outros autores como importantes para a coexistência de espécies e a manutenção da biodiversidade (Rees et al. 2001, Loehle 2000, Souza 1984, Connel 1978). Esta heterogeneidade da vegetação favorece a manutenção da diversidade tanto de plantas (Olf & Ritchie 1998) como da fauna (DeWalt et al. 2003, Cody 1975, Root 1975, Root 1973, Pianka 1967). Uma vez que a taxa de degradação e conversão das florestas tropicais aumenta mundialmente (Wright 2010, Wright & Muller-Landau 2006, Foody et al. 2003, Brown & Lugo 1990) e que áreas de florestas secundárias são cada vez mais frequentes devido ao abandono de áreas de pastagens ou agricultura pela baixa produtividade (Wright & Muller-Landau 2006, Nepstad et al. 1991), a inclusão de áreas de floresta secundárias em reservas formando mosaicos florestais (Chazdon et al. 2009, Norden et al. 2009) é uma alternativa para a preservação de *T. terrestris*. Essa é uma opção interessante para a região do planalto da Serra do Mar, onde muitas áreas de floresta secundária fazem divisa com o Parque Estadual da Serra do Mar.

O efeito que o forrageio por *T. terrestris* pode exercer sobre a comunidade de plantas e a regeneração da floresta certamente depende de estudos futuros, em escalas menores, a respeito das espécies e partes das plantas que são selecionadas dentro das manchas de vegetação. No entanto, nossos resultados indicam que o efeito do maior herbívoro terrestre dos neotrópicos se concentra sobre plantas em manchas em estádios iniciais de sucessão, incluindo clareiras. Geralmente, ungulados podadores modificam o crescimento e a produtividade das plantas consumidas e afetam a germinação e estabelecimento de espécies arbóreas (2007, Gill 2006, Persson et al. 2005a, Horsley et al. 2003, Rooney et al. 2000, Davidson 1993). Embora nem sempre a diversidade da vegetação seja favorecida (Ritchie & Olf 1999, Olf & Ritchie 1998), em muitas situações, herbívoros silvestres são apontados como agentes que induzem e mantêm a heterogeneidade da vegetação, possibilitando a

formação de mosaicos sucessionais (Olf et al. 1999). Os grandes mamíferos herbívoros podem acelerar, reter ou retardar o processo de sucessão dependendo, dentre outros fatores, da intensidade de herbivoria (Hester et al. 2006), da proporção entre espécies de plantas palatáveis e impalatáveis (Olf et al. 1999) e da capacidade das espécies de plantas em se prevenir (escape ou defesa) ou tolerar a herbivoria (Rosenthal & Kotanen 1994, Grubb 1992). Por *T. terrestris* ser uma espécie solitária, a intensidade de herbivoria deve ser baixa em comparação a ungulados sociais, o que sugere que seu forrageio possa favorecer a diversidade de plantas e a regeneração da floresta nas manchas de vegetação em estádios mais iniciais de sucessão.

Além dos potenciais efeitos sobre a heterogeneidade e regeneração da vegetação, nossos resultados indicam que a anta pode ter um papel importante no estoque assim como na translocação de nutrientes dos estádios sucessionais mais produtivos para os menos produtivos dentro de florestas tropicais (Brown & Lugo 1990, Saldarriaga et al. 1988). Uma vez que a maioria das espécies de plantas tropicais apresenta uma resposta positiva de crescimento ao aumento da quantidade de nutrientes (Lawrence 2003), as fezes de *T. terrestris* provavelmente são importantes para a fertilização do solo. Estudos em escalas espaciais mais finas são essenciais para esclarecer a importância da anta para a translocação de nutrientes entre estádios sucessionais ou entre ambientes terrestres e aquáticos.

Por fim, nossos resultados também indicam que *Tapirus terrestris* provavelmente é um importante agente na dispersão de sementes e estabelecimento de plântulas de cambuci, espécie de planta ameaçada de extinção, com distribuição restrita na Floresta Atlântica. Além do transporte das sementes através das fezes, provavelmente os nutrientes das fezes favorecem o estabelecimento das plântulas de cambuci. A dispersão de sementes por mamíferos é um dos mecanismos mais importantes para o recrutamento de plantas em florestas tropicais (Andresen 2000) e antas são frequentemente apontadas como importantes dispersores de sementes (Médici 2010) por se deslocarem muito e por reterem o alimento por um longo período dentro de seu trato gastrointestinal (Clauss et al. 2010). Os nossos resultados, que indicam que mosaicos sucessionais são importantes para *Tapirus terrestris*, sugerem que a espécie pode ter papel importante na translocação de sementes entre estádios sucessionais. É importante que estudos futuros sobre a dieta da espécie procurem verificar se as antas contribuem para o processo de regeneração da floresta através da dispersão de sementes de espécies de plantas pioneiras para os estádios mais avançados e de espécies tardias para os estádios mais iniciais de sucessão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- (IUCN. 2011) World Conservation Monitoring Centre. 1998. *Campomanesia phaea*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Versão 2011.2 Disponível em: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/35332/0>. Acesso em 20/05/2012.
- Acosta, H.; Cavelier, J. & S. Londoño. 1996. Aportes al conocimiento de la biología de la danta de montaña, *Tapirus pinchaque*, em los Andes Centrales de Colombia. *Biotropica*. 28(2): 258-266.
- Adati, R.T. 2001. Estudo Biofarmacognóstico *Campomanesia phaea* (O. Berg.) Landrum. Myrtaceae. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 146 pp.
- Affonso, R.O. 1998. *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758) (Mammalia, Perissodactyla) em uma área de Floresta Subtropical no sul do Brasil: dieta, uso da área e densidade populacional. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 90 pp.
- Agusti, J. & M. Anton. 2002. *Mammoths, Sabertooths and Hominids: 65 million years of mammalian evolution in Europe*. New York: Columbia University Press.
- Anderson, D.R.; Burnham, K.P. & W.L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management*. 64: 912-923.
- Andresen, E. 2000. Ecological roles of mammals: the case of seed dispersal. 3: 11-25. In: Entwistle, A. & N. Dunstone (Eds.). *Priorities for the conservation of mammalian diversity: has the Panda had its today?* Conservation Biology Series. Cambridge: Cambridge University Press.
- Augustine, D.J. & S.J. McNaughton. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*. 62(4): 1165-1183.
- Ayala, G.M.C. 2003. Monitoreo de *Tapirus terrestris* em el Izozog (Cerro Cortado) mediante el uso de telemetria como base para um plan de conservación. Dissertação de Mestrado, Universidad Mayor de San Andres, Santa Cruz, Bolivia. 90 pp.
- Bach, C.E. 1990. Plant successional stage and insect herbivory – flea beetles on sand-dune willow. *Ecology*. 71(2): 598-609.
- Bachelet, D.; Lenihan, J.M.; Daly, C. & R.P. Neilson. 2000. Interactions between fire, grazing and climate change at Wind Cave National Park, SD. *Ecological Modelling*. 134: 229-244.
- Bailey, D.W.; Gross, J.E.; Laca, E.A.; et al. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*. 49(5): 386-400.

- Balme, G.A.; Hunter, L.T.B. & R. Slotow. 2009. Evaluating Methods for Counting Cryptic Carnivores. *Journal of Wildlife Management*. 73(3): 433-441.
- Barea-Azcón, J.M.; Virgós, E.; Ballesteros-Duperón, E.; Moleón, M. & M. Chiroso. 2007. Surveying carnivores at large spatial scales: a comparison of four broad-applied methods. *Biodiversity and Conservation*. 16: 1213-1230.
- Batista, J.L.F. 2009. Verossimilhança e Máxima Verossimilhança. Material de estudo que acompanha aula sobre o tema. Centro de Métodos Quantitativos (<http://cmq.esalq.usp.br/>), Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Campus Piracicaba.
- Bell, R.H.V. 1971. Grazing ecosystem in Serengeti. *Scientific American*. 225(1): 86-&.
- Belovsky, G.E. 1981. Optimal activity times and habitat choice of moose. *Oecologia*. 48 (1): 22: 30.
- Belovsky, G.E. 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of 3 models. *American Naturalist*. 124(1): 97-115.
- Belovsky, G.E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore moose. *Theoretical Populations Biology*. 14(1): 105-134.
- Bennett, E.L. & J.G. Robinson (Eds.). 2000. *Hunting for sustainability in tropical forest*. New York: Columbia Univ. Press.
- Bodmer, R.E. & D. Ward. 2006. Frugivory in large mammalian herbivores. In: Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.
- Bodmer, R.E. 1989. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian forests. *Oecologia*. 81: 547-550.
- Bodmer, R.E. 1990a. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *J. Zool*. 222: 121-128.
- Bodmer, R.E. 1991a. Influence of digestive morphology on resource partitioning in Amazonian ungulates. *Oecologia* 85: 361-365.
- Bodmer, R.E. 1991b. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica*. 23: 255-261.
- Bodmer, R.E.; Puertas, P.E.; Garcia, J.E.; Dias, D.R. & C. Reyes. 1999. Game animals, palms, and people of the flooded forest: management considerations for the Pacaya-Samiria National Reserve, Peru. 13: 217-231. In: Padoch, C.; Ayres, J.M.; PinedoVasquez, M. & A. Henderson (Eds.). *Várzea: diversity, development, and conservation of Amazonia's whitewater floodplains*. Advances in Economic Botany.

- Bolker, B.M.; Brooks, M.E.; Clark, C.J.; Geange, S.W.; Poulsen, J.R.; Stevens, M.H.H. & J.S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolutions*. 24(3): 127-135.
- Brashares J.S. & P. Arcese. 1999. Scent marking in a territorial African antelope: I. The maintenance of borders between male oribi. *Animal Behaviour*. 57: 1-10.
- Briske, D.D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: Hodgson, J. & A.W. Illius (Eds.). *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International.
- Brown, S. & A.E. Lugo. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology*. 6:1-32.
- Bryant, J.P.; Kuropat, P.J.; Cooper, S.; Frisby, K. & N. Owen-Smith. 1989. Resources availability hypothesis of plant antiherbivore defense tested in a South African savanna ecosystem. *Nature*. 340: 227-229.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2004. Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*. 33(2): 261-304.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information - theoretic approach*. New York: Springer.
- Cadenasso, M.L. & T.A. Picket. 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*. 88: 31-44
- Cassano, R.C. 2011. Cobertura florestal e intensificação do manejo: desafios para manutenção de biodiversidade em mosaicos agroflorestais. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 139 pp.
- Cates, R.G. & G.H. Orians. 1975. Successional status and palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology*. 56(2): 410-418.
- Chazdon, R.L.; Peres, C.A.; Dent, D.; Sheil, D.; Lugo, A.E.; Lamb, D.; Stork, N.E. & S.E. Miller. 2009. The potential for species conservation in Tropical Secondary Forest. *Conservation Biology*. 23(6): 1406-1417.
- Chiarello, A.G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation*. 89: 71-82.
- Clark, D.B. 1996. Abolishing Virginity. *Journal of Tropical Ecology*. 12(5): 735-739.
- Clauss, M.; Lang-Deuerling, S.; Müller, D.W.H.; Kienzie E.; Steuer P. & J. Hummel. 2010. Retention of fluid and particles in captive tapirs (*Tapirus* sp.). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 157: 95–101.

- Clauss, M.; Tamsin, W.; Andy, H.; et al. 2009. Diet composition, food intake, body condition, and fecal consistency in captive tapirs (*Tapirus* spp.) in UK Collections. *Zoo Biology*. 28(4): 279-291.
- Cody, M.L. 1975. Towards a theory of continental species diversity. In: Cody, M.L. & J.M. Diamond (Eds.). *Ecology and evolution communities*. Cambridge, MA: Belknap.
- Cohen, Y.; Pastor, J. & T.L. Vincent. 2000. Evolutionary strategies and nutrient cycling in ecosystems. *Evolutionary Ecology Research*. 2(6): 719-743.
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27:305-335.
- Coley, P.D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. In: Leigh E.G.; Rand A.S. & D.M. Windsor (Eds.). *Ecological of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Coley, P.J.; Bryant, J. & F.S. Chapin. 1985. Resources availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230: 895-899.
- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. 111(982): 1119-1144.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*. 199: 1302-1310.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. (*Stud. Ecol.* 10:1-437).
- Crawley, M.J. 2007. *The R book*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Crawley, M.J. (Ed). 1997. *Plant Ecology*. 2° ed. Oxford:Blackwell Science.
- Cullen Jr.L.; Bodmer, E.R. & C. Valladares-Padua. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation*. 95: 49-56.
- Custodio-Filho, A. 1989. A flora da Estação Biológica de Boracéia. Listagem de espécies. Ver. Inst. Florestal, S. Paulo, 1(1): 161-199.
- Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.
- Danell, K.; Berteaux, D. & K.A. Brathen. 2002. Effect of muskox carcasses on nitrogen concentration in tundra vegetation. *Arctic*. 55(4): 389-392.
- Darden, S.K.; Steffensen, L.K. & D. Torben. 2008. Information transfer among widely spaced individuals: latrines as a basis for communication networks in the swift fox? *Animal Behavior*. 75: 425-432.

- Davidson, D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 23–35.
- Day, T.A. & J.K. Detling. 1991. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology*. 71:180–188.
- DeAngelis, D.L. 1992. *Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs*. New York: Chapman & Hall. Kluwer Academic Publishing.
- Demment, M.W. & P.J. Van Soest. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist*. 125(5): 641-672
- Dewalt, S.J.; Maliakal, S.K. & J.S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecol. Manage.* 182, 139–151.
- Díaz, S.; Hodgson, J.G.; Thompson, K.; et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*. 15: 295-304.
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity – a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*. 4(4): 444-447.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics*. Vol. 3. Chicago: University of Chicago Press.
- Ellemberg, H. & D. A. Mueller-Dombois. 1965/66. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. Separata de Ber. Geobot. Inst. ETH, Zurich. *Apud* IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro. 92p. (Séries Manuais Técnicos em Geociências, n. 1). 1992.
- Espartosa, K.D.; Trevisan, B.P. & R. Pardini. 2011. Performance of camera trapping and track counts for surveying large mammals in rainforest remnants. *Biodiversity and Conservation*. 20(12): 2815-2829.
- Feeley, K.J. & J.W. Terborgh. 2005. The effects of herbivore density on soil nutrients and tree growth in Tropical Forest fragments. *Ecology*. 86 (1): 116-124.
- Foerster, C.R. & C. Vaughan. 2002. Home range, habitat use, and activity of Baird's tapir in Costa Rica. *Biotropica*. 34: 423-437.
- Foerster, C.R. 1998. Ecología de la danta centro americana (*Tapirus bairdii*) em un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. Dissertação de Mestrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica. 82 pp.

- Foody, G. M.; Boyd, D. S. & M. E. J. Cutler. 2003. Predictive relations of tropical forest biomass from Landsat TM data and their transferability between regions. *Remote Sensing of Environment*. 85:463–474.
- Foose, T.J. 1982. Trophic strategies of ruminant versus nonruminant ungulates. Dissertation Abstracts International B Sciences and Engineering. 43(3): 615.
- Fornara, D.A. & J.T. Du Toit. 2008. Browsing-induced effects on leaf litter quality and decomposition in a Southern African savana. *Ecosystems*. 11 (2): 238-249.
- Fragoso, J.M.V. & J.M. Huffman. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafauna element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 369-385.
- Fragoso, J.M.V. 1991. The effect of selective logging on Baird's tapir. Pp. 295-304. In: Mares, M.A. & D.J. Schmidly (Eds). *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman & London.
- Fragoso, J.M.V. 1997. Tapir-generated seed shadows: Scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*. 85: 519-529.
- Frank, D.A. & P.M. Groffman. 1998. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology*. 79: 2229–2241.
- Frank, D.A.; Groffman, P.M.; Evans, R.D. & B.F. Tracy. 2000. Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia* 123:116–121
- Fritz, H. & A. Loison. 2006. Large herbivores across biomes. In: Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.
- Frost, C.J. & M.D. Hunter. 2007. Recycling of nitrogen in herbivore feces: plant recovery, herbivore assimilation, soil retention, and leaching losses. *Oecologia*. 151 (1): 42-53.
- Galetti, M.; Keuroghlian, A.; Hanada, L. & M.I. Morato. 2001. Frugivory and Seed Dispersal by the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. *Biotropica*, 33(4): 723-726.
- Gill, R. 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In: Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.
- Giombini, M.I.; Bravo, S.P. & M.F. Martínez. 2009. Seed dispersal of the palm *Syagrus romanzoffiana* by tapirs in the semi-deciduous Atlantic Forest of Argentina. *Biotropica*. 42(4): 408-413.

- Gorchov, D.L.; Cornejo, F.; Ascorra, C. & M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain Forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio*. 107(108): 339-349.
- Grime, J.P.; Cornelissen, H.C.; Thompson, K. & J.G. Hodgson. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and decomposition rate of leaves. *Oikos*. 77: 489-494.
- Grubb, P.J. 1992. A positive distrust in simplicity – lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *Journal of Ecology*. 80: 585-610.
- Guariguata, M.R. & R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary Forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. 148: 185-206.
- Harmsen, B.J.; Foster, R.J.; Silver, S.; et al. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. *Biotropica* 42:126–133
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Harrison, R.L.; Barr, D.J.; Dragoo, J. 2002. A comparison of population survey techniques for swift foxes (*Vulpes velox*) in New Mexico. *American Midland Naturalist*. 148(2): 320-337.
- Harvey, C.A.; Gonzalez, J. & E. Somarriba. 2006. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation*. 15(2): 555-585.
- Haynes, R.J. & P.H. Willian. 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy*. 49: 119-199.
- Henry, O.; Feer, F. & D. Sabatiero. 2000. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. *Biotropica*. 32: 364-368.
- Herms, D.A. & W. J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defended. *Quarterly Review of Biology*. 67: 283-335.
- Herrera, J.C.; Taber, A.B.; Wallace, R.B. & R.L.E. Painter. 1999. Lowland tapir (*Tapirus terrestris*) behavioral ecology in a southern Amazonian tropical forest. *Vida Silvestre Neotropical* 8: 31-37.
- Hester, A.J.; Bergman, M.; Iason, G.R. & J. Moen. 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor (Eds.). *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.

- Heyer, W.R.; Rand, A.S.; Cruz, C.A.G.; Peixoto, O.L. & C.E. Craig. 1990. *Frogs of Boracéia*. Arquivos de Zoologia, MZUSP, São Paulo, vol. 31, Fasc. 4.
- Hilbert, F.; Sabatier, D.; Andrivot, J.; et al. 2011. Botany, genetics and ethnobotany: a crossed investigation on the elusive tapir's diet in French Guiana. *Plos One*. 6(1): e25850, 1-10.
- Hobbs, N.T. & R. Hilborn. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: A Guide to Self-Teaching. *Ecological Applications*. 16: 5–19.
- Hobbs, N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management*. 60(4): 695-713.
- Hobbs, N.T. 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. In: Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor (Eds). *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.
- Hobbs, N.T.; Schimel, D.S.; Owensby, C.E. & D.J. Ojima. 1991. Fire and grazing in the tall grass prairie: contingent effects on nitrogen budgets. *Ecology*. 72: 1374-1382.
- Hodgson, J. & A.W. Illius. 1996. *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, Oxon OX10 8DE, UK.
- Horsley, S.B.; Stout, S.L. & D.S. DeCalesta. 2003. White tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications*. 13: 98–118.
- Hueck, K. 1972. *As florestas da América do Sul*. Universidade de Brasília, Ed. Polígono S. A., São Paulo. 466 p.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review Ecology Systematics*. 22: 477-504.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1992. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro. 92p. (Séries Manuais Técnicos em Geociências, n. 1).
- Janis, C. M. 1989. A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Palaeontology*, part 3. 32:463-481
- Janis, C.M. 1988. New ideas in ungulate phylogeny and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 3(11): 291-297.
- Janzen, D.H. 1982. Seeds in tapir dung in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Brenesia* 19/20: 129-135.
- Jia, J.; Niemelä, P. & K. Danell. 1995. Moose *Alces alces* bite diameter selection in relation to twing quality on four phenotypes of Scots pine *Pinus sylvestris*. *Wildlife Biology*. 1: 47-55.

- Jorge, L.I.F. 1992. Caracterização farmacobotânica e microscopia alimentar de seis espécies brasileiras de Myrtaceae Jussieu. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 140 p.
- Karanth, K.U. & M.E. Sunquist. 1992. Population structure, density and biomass of large herbivores in the tropical forest of Nagarhole, India. *Journal of Tropical Ecology*. 8: 21-35.
- Kuijper, D.P.J.; Cromsigt, J.P.G.M.; Churski, M.; et al. 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*. 258(7): 1528-1535.
- Lambers, H.; Chapin, F.S. & T.L. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. Springer, New York.
- Lawrence, D. 2003. The response of tropical tree seedlings to nutrient supply: meta-analysis for understanding a changing tropical landscape. *Journal of Tropical Ecology*. 19:239-250.
- Leemans, R. & W.P. Cramer. 1991. The IIASA Database from Mean Monthly Values of Temperature, Precipitation, and Cloudiness on a Global. RR-91-18. International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria.
- Loehle, C. 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. *American Naturalist*. 156: 14-33.
- Loreau, M. 1995. Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems. *Am. Nat.* 145: 22-42.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum. 252 p.
- Lyra-Jorge, M.C.; Ciocheti, G.; Pivello, V.R. et al. 2008. Comparing methods for sampling large- and medium sized mammals: camera traps and track plots. *Eur J. Wildl. Res.* 54:739-744.
- MacArthur, R.H. & E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*. 100(916): 603-.
- Macdonald, D.W. 1979. Flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 5(1): 17-38.
- MacFadden, J. B. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *TREE*. Vol.12, 5: 182 – 187
- MacFadden, J. B. 2000. Cenozoic Mammalian Herbivores from the Américas: Reconstructing Ancient Diets and Terrestrial Communities. *Annu. Rev. Syst.* 31:33-59

- MacKenzie, D.I.; Nichols, J.D.; Lechman, G.B.; Sam Droege; Royle, J.A. & C.A. Langtimm. 2002. Estimating site occupancy rates when detections probabilities are less than one. *Ecology*. 83(8): 2248–2255.
- Magnusson, W.E. & G. Mourão. 2005. *Estatística sem matemática: a ligação entre questões e análise*. Londrina: Editora Planta. 138 p.
- Mandujano, S. & E.J. Naranjo. 2010. Ungulate biomass across a rainfall gradient: a comparison of data from neotropical and palaeotropical forests and local analyses in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 26:13–23.
- McClaugherty, C.A.; Pastor, J.; Aber, J.D. & J.M. Melillo. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*. 66: 266-275.
- McCook, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*. 110: 115-147.
- McCullagh, P. & J.A. Nelder. 1989. *Generalized linear models*. Chapman and Hall, London.
- McElhinny, C.; Gibbons, P.; Brack, C.; et al. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*. 218(1-3):1-24
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory growth as a response to herbivory. *Oikos*. 40: 329-336.
- Medici, E.P. 2001. Order Perissodactyla, Family Tapiridae: Tapir Biology. pp. 35-53. In: Fowler, M.E. & Z.S. Cubas (Eds). *Biology, Medicine, and Surgery of South American Wild Animals*. Iowa State University Press/Ames, USA.
- Médici, E.P. 2010. Assessing the viability of lowland tapir populations in a fragmented landscape. Tese de Doutorado, University of Kent Canterbury, United Kingdom. 292 pp.
- Melillo, J.M.; Aber, J.D. & J.F. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*. 63: 621-626.
- Mikola, J.; Setälä, H.; Virkajarvi, P.; Saarijarvi, K.; Ilmarinen, K.; Voigt, W. & M. Vestberg. 2009. Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs*. 79(2): 221-244.
- Milner-Gulland, E.J. & J.M. Rowcliffe. 2007. *Conservation and sustainable use: a handbook of techniques*. Oxford University Press. New York. 310 p.
- Naranjo, E.J. 1995. Abundancia y uso de hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) em um bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical*. 4:20-31.
- Nepstad, D. C.; Uhl, C. & O.A.S. Serra. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio*. 20:248–255.

- Neves, N.; Feer, F.; Salmon, S.; Chateil, C. & J.F. Ponge. 2010. The impact of red howler monkey latrines on the distribution of main nutrients and on topsoil profiles in a tropical rain forest. *Austral Ecology*. 35 (5): 549-559.
- Nichols, E.; Gardnes, T.A.; Peres, C.A.; et al. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*. 118(4): 481-487.
- Nichols, E.; Spector, S.; Louzada, J.; et al. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. 141(6): 1360-1366.
- Norden, N.; Chazdon, R.L.; Chao, A.; Jiang, Y. & B.V. Alvarado. 2009. Resilience of tropical rain forest: tree community reassembly in secondary forest. *Ecology Letters*. 12: 385-394.
- Nyberg, A. & I.L. Persson. 2002. Habitat differences of coprophilous fungi on moose dung. *Mycological*. 106: 1360-1366.
- Olf, H. & M.E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*. 13: 261-265.
- Olf, H.; Vera, F.W.M.; Bokdam, J.; Bakker, E.S.; Gleichman, J.M.; de Maeyer, K. & R. Smit. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology*. 1: 127-137.
- Oliveira, G. 2011. Mamíferos de maior porte em paisagens tropicais alteradas: seu papel em cascatas tróficas e fatores que determinam sua distribuição. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 86 pp.
- Olmos, F.; Pardini, R.; Boulhosa, R.L.P.; Bürgi, R. & C. Morsello. 1999. Do tapirs steal food from palm predators or give them a lift ? *Biotropica*. 31(2): 375-379.
- Owen-Smith, N. 2002. Credible models for herbivore-vegetation systems: towards an ecology of equations. *South African Journal of Science*. 98 (9-10): 445-449.
- Padilla, M. & R.C. Dowler. 1994. *Tapirus terrestris*: Mammalian Species. *American Society of Mammalogists*, Northampton. 481: 1-8.
- Paine, C.E.T. & H. Beck. 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology*. 88(12): 3076-3087.
- Painter, R.L.E. & D.I. Rumiz. 1999. Por qué son importantes los herbívoros terrestres para los bosques de producción forestal? *Revista Boliviana de Ecología* 5: 61-74.
- Palm, A. 1993. Den fyrbenta valen. *Fauna och Flora*. 88: 37-39.
- Parry, L.; Barlow, J. & C.A. Peres. 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forest in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*. 23: 653-662.

- Pastor, J. & R.J. Naiman. 1992. Selective foraging and ecosystem processes in boreal forest. *Am. Nat.* 139: 690-705.
- Pastor, J. & Y. Cohen. 1997. Herbivores, the functional diversity of plants species and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology*. 51: 165-179.
- Pastor, J.; Cohen Y. & N.T. Hobbs. 2006. Large herbivores and nutrient cycles. In: Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor (Eds.). *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.
- Pastor, J.; Cohen, Y. & R. Moen. 1999. Generation of spatial patterns in boreal forest landscapes. *Ecosystems*. 2: 439-450.
- Pastor, J.; Dewey, B.; Naiman, R.J.; McInnes, P.F. & Y. Cohen. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forest of Isle-Royale-National-Park. *Ecology*. 74(2): 467-480.
- Persson, I.L.; Bergstrom, R. & K. Danell. 2007. Browse biomass production and regrowth capacity after biomass loss in deciduous and coniferous trees: responses to moose browsing along a productivity gradient. *Oikos*. 116: 1639–1650.
- Persson, I.L.; Danell, K. & Bergstrom, R. 2005a. Different moose densities and accompanied changes in tree morphology and browse production. *Ecological Applications*. 15: 1296–1305.
- Peterson, R.O. 1955. *North American moose*. Toronto: University of Toronto Press.
- Pianka, E.R. 1967. On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology*. 48: 333-351.
- Poorter, L.; Plassche, M.; Willems, S. & R.G.A. Boot. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical species differing in successional status. *Plant Biology*. 6: 746-754.
- Raven, P.H.; Evert, R.F. & E.E. Susan 1992. *Biology of Plants*. W.H. Freeman and Company, New York, New York and Basingstoke. 6° ed. 906 p.
- Rees, M.; Condit, R.; Crawley, M.; Pacala, S. & D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*. 293: 650-655.
- Relva, M.A.; Westerholm, C.L. & T.S. Kitzberger. 2009. Effects of introduced ungulates on forest understory communities in northern Patagonia are modified by timing and severity of stand mortality. *Plant Ecology*. 201 (1): 11-22.
- Resolução CONAMA nº 001. 1994. Disponível em <www.mma.gov.br/port/conama>, acesso em 18 de dezembro de 2011.

- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Ponzoni, F.; et al. 2009. Brazilian Atlantic Forest: How much is left and how the remaining forest is distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv.* 142:1141–1153.
- Ritchie, M.E. & H. Olff. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. In: Olff, H.; Brown, V.K. & R.H. Drent (Eds.). *Herbivores between plants and predators*. Oxford: Blackwell Science.
- Rodrigues, M.; Olmos, F. & M. Galetti. 1993. Seed dispersal by tapir in southeastern Brazil. *Mammalia*. 57: 460-461.
- Roldán, A.I. & J.A. Simonetti. 2001. Plant-mammal interaction in tropical Bolivian forest with different hunting pressures. *Conservation Biology*. 15(3): 617-623.
- Rooney, T.P.; McCormick, R.J.; Solheim, S.L. & D.M. Waller. 2000. Regional variation in recruitment of hemlock seedlings and saplings in the upper Great Lakes, USA. *Ecological Applications*. 10: 1119–1132.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards. *Ecological Monographs*. 43: 95-124.
- Root, R.B. 1975. Some consequences of ecosystem texture. In: Levin, S.A. (Ed.). *Ecosystem analysis and prediction*. Philadelphia: SIAM.
- Rosenthal, J.P. & P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 145-148.
- Royle, A.A. & W.P. Carson. 2005. The herb community of a tropical forest in central Panamá: dynamics and impact of mammalian herbivores. *Oecologia*. 145: 66-75.
- Royle, J.A. & J.D. Nichols. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*. 84(3): 777-790.
- Ruess, R.W. & S.W. Seagle. 1994. Landscape patterns in soil microbial processes in the Serengeti National-Park, Tanzania. *Ecology*. 75(4): 892-904.
- Ruess, R.W. & S.J. McNaughton. 1987. Grazing and the dynamics of nutrient and energy regulated microbial processes in the Serengeti grasslands. *Oikos*. 49(1): 101-110.
- Ruiz-Guerra, B.; Guevara, R.; Mariano, N.A. & R. Dirzo. 2010. Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos*. 119: 317-325.
- Salas, L.A. & T.K. Fuller. 1996. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in the Tabaro River valley, southern Venezuela. *Canadian Journal of Zoology*. 74: 1444-1451.
- Salas, L.A. 1996. Habitat use by lowlands tapirs (*Tapirus terrestris* L.) in the Tabaro River valley, Southern Venezuela. *Canadian Journal of Zoology*. 74: 1452-1458.

- Saldarriaga, J.G.; West, D.C.; Tharp, M.L. & C. Uhl. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*. 76: 938-958.
- Santos, L.A.; Rodrigues, E.A. & A.C. Mendes. 2009. Produtores de *Campomanesia phaea* em parte da área de amortecimento do Parque Estadual da Serra do Mar, município de Paraibuna, SP. Seminário de Iniciação Científica do Instituto Florestal – 2009. Disponível em: <<http://www.iflorestal.sp.gov.br/pibic/003SeminarioPIBIC/RESUMOS%20EXPANDIDOS/SANTOS,%20L.%20A..pdf>>. Acesso em: 22 de fevereiro, 2012.
- Schulze, E.D.; Beck, E. & K. Müller-Hohensteinl (Eds.). 2002. *Plant Ecology*. New York: Springer.
- Schütz, M.; Risch, A.C.; Achermann, G.; Thiel-Egenter, C.; Page-Dumroese, D.S.; Jurgensen, M.F. & P.J. Edwards. 2006. Phosphorus translocation by red deer on a subalpine grassland in the Central European Alps. *Ecosystems*. 9: 624–633
- Senft, R.L.; Coughenour, M.B.; Bailey, D.W.; et al. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience*. 37(11): 789-&.
- Shipley, L.A.; Illius, A.W. & K. Danell. 1999. Predicting bite size selection of mammalian herbivores: a test of a general model of diet optimization. *Oikos*. 84: 55-68.
- Silman, M.R.; Terborgh, J.W. & R.A. Kiltie. 2003. Population regulation of a dominant-rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology*. 84(2): 432-438.
- Silveira, L.; Jácomo, A.T.A. & J.F. Diniz-Filho. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biological Conservation*. 114: 351-355.
- Souza, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15: 353-391.
- Spies, T.A. & J.F. Franklin. 1991. The structure of natural young, mature, and old-growth Douglas-Fir forests in Oregon and Washington. In: Aubry, K.B.; Brookes, M.H.; Agee, J.K.; Anthony, R.G. & J.F. Franklin (Eds.). *Wildlife and Vegetation of Unmanaged Douglas-Fir Forests*. USDA Forest Service, Portland, Oregon, pp. 91–109.
- Stanley, T.R. & J.A. Royle. 2005. Estimating site occupancy and abundance using indirect detection indices. *Journal of Wildlife Management*. 69(3): 874-883.
- Stephens, D.W. & J.R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Stoner, K.E.; Vulinec, K.; Wright, S.J. & C.A. Peres. 2007. Hunting and plant community dynamics in tropical forest: a synthesis and future directions. *Biotropica*. 39(3): 385-392.

- Suominen, O. & K. Danell. 2006. Effects of large herbivores on other fauna. In: Danell, K.; Bergström, R.; Duncan, P. & J. Pastor (Eds.). *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. New York: Cambridge University Press.
- Taber, A.B.; Chalukian, S.; Minkowski, K.; Sanderson, E.; et al. 2008. Range-wide status analysis of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) and white-lipped peccary (*Tayassu pecari*): Final report. *Wildlife Conservation Society (WCS)*, Buenos Aires, Argentina.
- Tanentzap, A.J. & D.A. Coomes. 2012. Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter. *Biological Reviews*. 87: 72-94.
- Telborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forest. Pp. 371-384. In: Estrada, A. & T.H. Fleming (Eds.). *Frugivores and seed Dispersal*. Dordrecht: Dr. W. Junk Pub.
- Terwilliger, V.J. 1978. Natural history of Baird's tapir on Barro Colorado Island, Panamá Canal Zone. *Biotropica*. 10(3): 211-220.
- Tobler, M.W. 2002. Habitat use and diet of Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) in a Montane Cloud Forest of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Biotropica*. 34(3): 468-474.
- Tobler, M.W. 2008. The ecology of the lowland tapir in Madre de Dios, Peru: Using new technologies to study large rainforest mammals. Tese de Doutorado, University of Texas, USA.
- Tófoli, C.F. 2006. Frugivoria e dispersão de sementes por *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758) na paisagem fragmentada do Pontal do Paranapanema, São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 89 pp.
- Treydte, A.C.; Riginos, C. & F. Jeltsch. 2010. Enhanced use of beneath-canopy vegetation by grazing ungulates in African savannahs. *Journal of Arid Environments*. 74 (12): 1597-1603.
- Tscharntke, T. 1997. Vertebrate effects on plant-invertebrate food-webs. In: Gange A.C. & V.K. Brown (Eds.). *Multitrophic Interactions in Terrestrial Ecosystems*. Oxford, UK: Proceedings of the 36th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science. Pp. 277-297.
- Tyrrell, L.F. & T.R. Crow. 1994. Structural characteristics of old growth hemlock-ardwood forests in relation to age. *Ecology*. 75: 370-386.
- Vallilo, M.I.; Garbelotti, M.L.; Oliveira, E. & L.C.A. Lamardo. 2005. Características físicas químicas dos frutos do cambucizeiro (*Campomanesia phaea*). *Rev. Bras. Frutic.*, Jaboticabal, SP. 27 (2): 241-244.
- Van Cleve, K.; Oliver, L.; Schlentner, R. Viereck, L.A. & C.T. Dyrness. 1983. Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystems. *Can. J. For Res.* 13: 747-66.

- Van Soest, P.J. 1982. *Nutritional ecology of the ruminant. Ruminant metabolism, nutritional strategies, the cellulytic fermentation and the chemistry of forages and plant fibres*. Nutritional Ecology of the Ruminant. O&B, Books, Cornallis, OR.
- Vanni, MJ. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33: 341-370.
- Varela, R.O. & A.D. Brown. 1995. Tapires y pecaríes como dispersores de plantas de los bosques húmedos subtropicales de Argentina. In: Brown, A.D. & H.R. Grau (Eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. pp. 129-140. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- Venables, W.N. & B.D. Ripley. 2002. *Modern applied statistics with S*. 4° ed. Springer-Verlag, New York.
- Waal, C.; Kool, A.; Meijer, S. S.; Kohi, E.; Heitkonig, I.M.A.; et al. 2011. Large herbivores may alter vegetation structure of semi-arid savannas through soil nutrient mediation. *Oecologia*. 165 (4): 1095-1107.
- Wardle, D.A.; Bonner, K.I. & G.M. Barker. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*. 16(5): 585-595.
- Weckel, M.; Giuliano, W. & S. Silver. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *Journal of Zoology*. 270:25–30.
- Westoby, M. 1978. What are biological basis of varied diets. *American Naturalist*. 112 (985): 627-631.
- Williams, K.D. 1984. The central american tapir (*Tapirus bairdii*) in northwestern Costa Rica. Tese de Doutorado, Michigan State University, East Lansing, MI, USA.
- Wright, S.J. & H.C. Miller-Landau. 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica*. 38(3): 287-301.
- Wright, S.J. 2010. The future of tropical forest. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1195: 1-27.
- Wright, S.J.; Hernández, A. & R. Condit. 2007. The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring liana, large seeds and seeds dispersed by bats, birds and wind. *Biotropica*. 39: 363-371.
- Yalden, D. 1999. *The history of British mammals*. London: T. & A. D. Poyser Ltd.
- Ziegler, S.S. 2000. A comparison of structural characteristics between old growth and postfire second growth hemlock-hardwood forests in Adirondack Park, New York, USA. *Global Ecol. Biogeogr.* 9: 373–389.

Tabela 1. Resultado da seleção de modelos de abundância para *Tapirus terrestris* em 12 sítios no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Destacado em cinza estão os modelos selecionados ($\Delta AICc < 2$). Sigla das co-variáveis como explicadas no texto. ESF – esforço em noites de amostragem; Coeficientes - (+) = relação positiva, (-) = relação negativa; K – número de parâmetros; Log-likelihood – estimativa de máxima verossimilhança; AICc – Critério de Informação de Akaike para amostras pequenas; $\Delta AICc$ - diferença entre o AICc do modelo considerado em relação ao melhor modelo ($\Delta AICc = 0$); W_i – peso da evidência; λ – parâmetro abundância; r – parâmetro probabilidade de detecção.

Co-variáveis e Coeficientes		Parâmetro modelado	K	Log-likelihood	AICc	$\Delta AICc$	W_i
Sem efeito		-	2	-44,491	94,315	0	0,18524
CL + DAP2	(+)	λ	3	-43,175	95,351	1,0351	0,11040
CL + EP	(+)	λ	3	-43,548	96,096	1,7801	0,07606
EH2	(-)	λ	3	-44,021	97,042	2,7268	0,04738
DAP1	(-)	λ	3	-44,081	97,161	2,8456	0,04465
EP	(+)	λ	3	-44,081	97,162	2,8461	0,04464
EH1	(-)	λ	3	-44,109	97,218	2,9029	0,04339
CL + EPIM	(+)	λ	3	-44,120	97,241	2,9255	0,04290
DAP2	(+)	λ	3	-44,165	97,330	3,0144	0,04104
SB2	(-)	λ	3	-44,328	97,655	3,3397	0,03488
CL + DAP1	(-)	λ	3	-44,337	97,673	3,3577	0,03456
CL	(+)	λ	3	-44,359	97,717	3,4017	0,03381
CL + EH1	(-)	λ	3	-44,402	97,805	3,4893	0,03236
CL + EH2	(-)	λ	3	-44,410	97,820	3,5041	0,03212
EPI	(-)	λ	3	-44,428	97,857	3,5412	0,03153
CL + SB1	(+)	λ	3	-44,448	97,897	3,5813	0,03091
SB1	(-)	λ	3	-44,477	97,955	3,6394	0,03002
CL + SB2	(-)	λ	3	-44,487	97,974	3,6585	0,02974
CL + EPI	(+)	λ	3	-44,488	97,977	3,6615	0,02969
ESF	(+)	r	3	-44,491	97,981	3,6660	0,02962
EPIM	(-)	λ	3	-45,168	99,335	5,0199	0,01505

Tabela 2. Resultado da seleção de modelos lineares generalizados de efeito misto (GLMM) para a intensidade de forrageio por *Tapirus terrestris* dentro das sessões de amostragem em 12 sítios no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Destacado em cinza escuro estão os modelos selecionados ($\Delta AICc < 2$). Sigla das variáveis de efeito fixo como explicadas no texto. Coeficientes - (+) = relação positiva, (-) = relação negativa; Efeito cambuci – modelos compostos que consideram a época de frutificação de *Campomanesia phaea*; K – número de parâmetros; Log-likelihood – estimativa de máxima verossimilhança; AICc – Critério de Informação de Akaike para amostras pequenas; $\Delta AICc$ - diferença entre o AICc do modelo considerado em relação ao melhor modelo ($\Delta AICc = 0$); W_i – peso da evidência.

Variáveis e Coeficientes	Efeito cambuci	K	Log-likelihood	AICc	$\Delta AICc$	W_i
CL + DAP2	(+)	4	-75,711	160,018	0	0,18055
CL+ EPIM	(+)	4	-76,468	161,532	1,5136	0,08471
Sem Efeito		3	-77,818	161,990	1,9714	0,06738
CL +DAP2	(+) Sim	7	-73,172	162,094	2,0759	0,06395
CL	(+)	4	-77,090	162,776	2,7578	0,04547
EH1	(-)	4	-77,384	163,366	3,3471	0,03387
CL + SB1	(+)	4	-77,408	163,412	3,3939	0,03308
DAP1	(-)	4	-77,420	163,437	3,4183	0,03268
CL + EP	(+)	4	-77,471	163,539	3,5204	0,03106
SB2	(-)	4	-77,517	163,630	3,6120	0,02967
CL + EPI	(+)	4	-77,569	163,736	3,7173	0,02814
EPI	(-)	4	-77,641	163,879	3,8601	0,02621
EH2	(-)	4	-77,675	163,946	3,9277	0,02533
CL + EH2	(+)	4	-77,692	163,980	3,9618	0,02491
CL+ DAP1	(+)	4	-77,719	164,035	4,0165	0,02423
DAP2	(+)	4	-77,742	164,080	4,0617	0,02369
CL + SB2	(+)	4	-77,746	164,089	4,0702	0,02359
EP	(-)	4	-77,777	164,151	4,1321	0,02287
CL + EH1	(+)	4	-77,778	164,154	4,1351	0,02284
CL + EPIM	(+) Sim	7	-74,228	164,205	4,1870	0,02225
EPIM	(-)	4	-77,812	164,221	4,2025	0,02208
SB1	(-)	4	-77,816	164,229	4,2103	0,02200
CL + EP	(+) Sim	7	-74,934	165,618	5,5999	0,01098
DAP2	(+) Sim	7	-75,244	166,238	6,2199	0,00805
CL + EPI	(+) Sim	7	-75,250	166,251	6,2324	0,00800
CL	(+) Sim	7	-75,357	166,465	6,4465	0,00719
EH1	(-) Sim	7	-75,381	166,511	6,4929	0,00703
CL + SB1	(+) Sim	7	-75,389	166,528	6,5097	0,00697
CL + SB2	(+) Sim	7	-75,410	166,571	6,5523	0,00682
DAP1	(-) Sim	7	-75,553	166,856	6,8377	0,00591
EP	(+) Sim	7	-75,565	166,881	6,8626	0,00584
CL + DAP1	(+) Sim	7	-75,604	166,957	6,9389	0,00562

CL + EH2	(+)	Sim	7	-75,629	167,007	6,9889	0,00548
EH2	(-)	Sim	7	-75,630	167,009	6,9909	0,00548
EPIM	(+)	Sim	7	-75,647	167,044	7,0256	0,00538
SB1	(+)	Sim	7	-75,679	167,108	7,0897	0,00521
CL + EH1	(+)	Sim	7	-75,687	167,123	7,1050	0,00517
SB2	(+)	Sim	7	-75,692	167,134	7,1155	0,00515
EPI	(-)	Sim	7	-75,693	167,135	7,1167	0,00514

Tabela 3. Resultado da seleção de modelos lineares generalizados (GLM) para o número total de amostras de fezes de *Tapirus terrestris* em 12 sítios no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Destacado em cinza escuro estão os modelos selecionados ($\Delta\text{AICc} < 2$). Sigla das variáveis como explicadas no texto. Coeficientes - (+) = relação positiva, (-) = relação negativa; Efeito cambuci – modelos compostos que consideram a época de frutificação de *Campomanesia phaea*; K – número de parâmetros; Log-likelihood – estimativa de máxima verossimilhança; AICc – Critério de Informação de Akaike para amostras pequenas; ΔAICc - diferença entre o AICc do modelo considerado em relação ao melhor modelo ($\Delta\text{AICc} = 0$); W_i – peso da evidência.

Variáveis e Coeficientes	Efeito cambuci	K	Log-likelihood	AICc	ΔAICc	W_i
IFT	(+)	3	-26,133	61,267	0	0,18110
Sem Efeito		2	-28,038	61,409	0,1424	0,16865
CL + DAP1	(-)	3	-27,201	63,401	2,1345	0,06229
CL + SB2	(-)	3	-27,283	63,567	2,3003	0,05733
SB2	(-)	3	-27,349	63,698	2,4313	0,05370
EH1	(-)	3	-27,523	64,046	2,7797	0,04511
CL + EH1	(-)	3	-27,683	64,366	3,0991	0,03846
DAP1	(-)	3	-27,854	64,708	3,4410	0,03241
EH2	(-)	3	-27,905	64,811	3,5442	0,03078
CL + EH2	(-)	3	-27,976	64,952	3,6852	0,02869
SB1	(-)	3	-27,999	64,997	3,7308	0,02804
CL + EPI	(-)	3	-28,008	65,016	3,7490	0,02779
CL + SB1	(-)	3	-28,009	65,018	3,7518	0,02775
EP	(+)	3	-28,014	65,027	3,7608	0,02762
EPI	(-)	3	-28,021	65,042	3,7753	0,02742
EPIM	(+)	3	-28,027	65,054	3,7870	0,02726
DAP2	(+)	3	-28,027	65,055	3,7880	0,02725
CL + EP	(+)	3	-28,030	65,060	3,7937	0,02717
CL + DAP2	(+)	3	-28,034	65,068	3,8018	0,02706
CL	(-)	3	-28,035	65,069	3,8024	0,02705
CL + EPIM	(+)	3	-28,035	65,069	3,8027	0,02705

IFT	(+)	Sim	5	-39,553	99,106	37,8398	1,10E-09
CL + SB2	(-)	Sim	5	-41,507	103,015	41,7483	1,56E-10
CL + EH1	(-)	Sim	5	-41,586	103,173	41,9060	1,44E-10
CL + DAP1	(-)	Sim	5	-41,670	103,339	42,0726	1,32E-10
EH1	(-)	Sim	5	-41,753	103,505	42,2383	1,22E-10
DAP2	(+)	Sim	5	-41,866	103,733	42,4661	1,09E-10
EPIM	(+)	Sim	5	-41,870	103,741	42,4742	1,08E-10
CL + EH2	(-)	Sim	5	-41,992	103,984	42,7172	9,59E-11
EH2	(-)	Sim	5	-42,021	104,042	42,7749	9,32E-11
CL + SB1	(-)	Sim	5	-42,068	104,137	42,8699	8,89E-11
SB2	(-)	Sim	5	-42,072	104,144	42,8776	8,85E-11
CL	(-)	Sim	5	-42,080	104,159	42,8925	8,79E-11
EP	(+)	Sim	5	-42,092	104,183	42,9165	8,68E-11
EPI	(+)	Sim	5	-42,158	104,315	43,0488	8,13E-11
SB1	(-)	Sim	5	-42,172	104,344	43,0778	8,01E-11
CL + DAP2	(+)	Sim	5	-42,210	104,420	43,1530	7,72E-11
CL + EPIM	(+)	Sim	5	-42,213	104,425	43,1586	7,69E-11
CL + EPI	(-)	Sim	5	-42,214	104,428	43,1615	7,68E-11
DAP1	(+)	Sim	5	-42,230	104,461	43,1942	7,56E-11
CL + EP	(+)	Sim	5	-42,233	104,465	43,1985	7,54E-11

Figura 1. Região de estudo no planalto próximo ao escarpamento costeiro da Serra do Mar, Estado de São Paulo (ortofotos Instituto Florestal, 2001).

Figura 2. Detalhes da área de estudo e dos sítios de amostragem no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Numeração dos sítios conforme descritas no texto (ortofotos Instituto Florestal, 2001).

Figura 3. Intensidade de forrageio de *Tapirus terrestris* dentro das sessões de amostragem (número de setores das transecções com rastros, ponderado pelo esforço em noites de amostragem) em função de variáveis relacionadas à proporção de estádios mais iniciais de sucessão, no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Pontos - valores observados; Linha tracejada azul - valores estimados pelo modelo generalizado de efeito misto sem fatores fixos; Linha sólida vermelha – valores estimados por modelos generalizados de efeito misto contendo variáveis relacionadas à proporção de estádios mais iniciais de sucessão como fator fixo. A) Melhor modelo, que contém a variável que é a soma do número de clareiras e de pontos em que a densidade de árvores com DAP até 5 cm é muito alta e alta (CL+DAP2). B) Segundo modelo, que contém a variável que é a soma do número de clareiras e da proporção de vegetação em estágio pioneiro, inicial e médio de sucessão (CL+EPIM). C) Modelo composto com melhor ajuste aos dados, que considera que na época com frutos de cambuci não há influência de nenhuma variável (modelo sem fatores de efeito fixos) e que na época sem frutos de cambuci há influência da variável que é a soma do número de clareiras e de pontos em que a densidade de árvores com DAP até 5 cm é muito alta e alta (CL+DAP2).

Figura 4. Número total de amostras de fezes de *Tapirus terrestris* em função da intensidade de forrageio total (número total de setores com rastros ao longo de seis meses de estudo) no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Linha tracejada em azul - valores estimados pelo modelo generalizado linear sem efeito de variáveis; Linha sólida vermelha – valores estimados pelo melhor modelo generalizado linear.

ANEXOS

Anexo 1. Duração, em noites, das sessões de amostragens para registro de *Tapirus terrestris* com armadilhas fotográficas e dos intervalos entre elas para os 12 sítios de amostragem no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo.

Sítio	1° Sessão	1° Intervalo	2° Sessão	2° Intervalo	3° Sessão	3° Intervalo	4° Sessão	4° Intervalo	5° Sessão	5° Intervalo	6° Sessão
1	7	17	4	22	4	25	4	27	4	26	4
2	7	23	4	22	4	25	4	27	4	26	4
3	7	17	4	22	4	25	4	27	4	26	4
4	7	17	4	22	4	25	4	27	4	26	4
5	7	17	4	22	4	25	4	27	4	26	4
6	7	21	4	22	4	25	4	27	4	26	4
7	7	21	4	22	4	25	4	27	4	26	4
8	7	16	4	22	8	21	4	27	4	26	4
9	10	25	4	18	4	25	4	27	4	26	4
10	7	17	4	22	4	25	4	27	4	26	4
11	7	25	4	19	4	25	4	27	4	26	4
12	7	21	4	22	4	25	4	27	4	26	4

Anexo 2. Correlação entre o número total de amostras de fezes e o peso seco total das amostras de fezes de *Tapirus terrestris* para os 12 sítios de amostragem (Person: $r = 0,93$, $p < 0,001$) no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo.

Anexo 3. Classificação da estrutura da vegetação (presença de clareiras e densidade de árvores com DAP até 5 cm, do estrato herbáceo e do sub-bosque) em 33 pontos e distribuição dos estádios sucessionais (pioneiro, inicial, médio e avançado) ao longo das transecções nos 12 sítios de amostragem no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. (Continua)

Anexo 3. Classificação da estrutura da vegetação (presença de clareiras e densidade de árvores com DAP até 5 cm, do estrato herbáceo e do sub-bosque) em 33 pontos e distribuição dos estádios sucessionais (pioneiro, inicial, médio e avançado) ao longo das transecções nos 12 sítios de amostragem no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. (Continua)

Anexo 3. Classificação da estrutura da vegetação (presença de clareiras e densidade de árvores com DAP até 5 cm, do estrato herbáceo e sub-bosque) em 33 pontos e distribuição dos estádios sucessionais (pioneiro, inicial, médio e avançado) ao longo das transecções nos 12 sítios de amostragem no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo.

Anexo 4. Presença (1) ou ausência (0) de registros de *Tapirus terrestris* através de rastros, fezes e fotos nas sessões de amostragem com armadilhas fotográficas nos 12 sítios de amostragem, no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo.

Sessão Sítio	1°			2°			3°			4°			5°			6°		
	Rastro	Fezes	Foto	Rastro	Fezes	Foto	Rastro	Fezes	Foto	Rastro	Fezes	Foto	Rastro	Fezes	Foto	Rastro	Fezes	Foto
1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
3	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
5	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0
6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
7	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
9	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
10	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1
11	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
12	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
N° de sítios com																		
registro	7	0	4	9	3	0	10	1	2	5	1	1	9	1	1	8	3	2

Anexo 5. Histórico de registro de *Tapirus terrestris* nas sessões de amostragem com armadilhas fotográficas nos 12 sítios de amostragem, no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo.

Sessão	1°	2°	3°	4°	5°	6°	Ocupação dos sítios
Sítio							
1	0	1	1	0	0	0	1
2	0	1	1	0	1	1	1
3	1	1	1	1	1	0	1
4	0	0	1	0	1	1	1
5	1	1	1	1	1	1	1
6	1	0	0	0	1	1	1
7	0	0	1	0	0	0	1
8	1	1	1	0	1	1	1
9	0	1	1	1	0	0	1
10	1	1	1	1	1	1	1
11	1	1	0	1	1	1	1
12	1	1	1	0	1	1	1

Anexo 6. Número de setores das transecções com presença de rastros de *Tapirus terrestris* nas sessões de amostragem com armadilhas fotográficas, nos intervalos entre elas e no total (*intensidade de forrageio total dentro* - IFT), para os 12 sítios de amostragem, no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. A época de frutificação do cambuci *Campomanesia phaea* é assinalada pelo asterisco (*).

		(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)					
Sítio	1°	1°	2°	2°	3°	3°	4°	4°	5°	5°	6°	Total (IFT)
Sessão	Intervalo	Sessão	Intervalo	Sessão	Intervalo	Sessão	Intervalo	Sessão	Intervalo	Sessão	Intervalo	Sessão
1	0	2	1	6	3	1	0	3	0	8	0	24
2	0	8	2	2	4	3	0	6	4	5	4	38
3	1	3	1	4	1	2	4	6	1	11	0	34
4	0	1	0	2	1	2	0	7	3	4	3	23
5	2	3	7	4	1	9	6	15	4	12	4	67
6	1	1	0	0	0	1	0	4	4	1	1	13
7	0	0	0	1	6	6	0	10	0	1	0	24
8	2	7	3	4	2	3	0	0	1	4	2	28
9	0	6	2	5	1	2	2	4	0	2	0	24
10	3	0	8	11	10	6	5	19	6	10	9	87
11	6	12	9	0	0	8	2	10	5	5	3	60
12	3	0	1	1	1	3	0	7	2	7	1	26

Anexo 7. Peso seco (g) total das amostras de fezes de *Tapirus terrestris* coletadas nas sessões de amostragem com armadilhas fotográficas, nos intervalos entre elas e no total, para os 12 sítios de amostragem, no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Os números entre parênteses correspondem ao número de amostras. A época de frutificação do cambuci *Campomanesia phaea* é assinalada pelo asterisco (*).

		(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)					
Sítio	1° Sessão	1° Intervalo	2° Sessão	2° Intervalo	3° Sessão	3° Intervalo	4° Sessão	4° Intervalo	5° Sessão	5° Intervalo	6° Sessão	Total (NF)
1	0	255 (1)	648 (1)	0	0	0	0	0	0	0	0	903 (2)
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	89 (1)	0	79 (1)	0	0	0	0	0	857 (1)	0	1025 (3)
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	808 (2)	0	0	0	0	2306 (5)	689 (1)	725 (2)	1808 (1)	6336 (11)
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	907 (1)	0	0	1393 (2)	0	641 (1)	0	0	260 (1)	3201 (5)
9	0	313 (1)	0	1253 (1)	0	563 (1)	0	947 (1)	0	0	0	3076 (4)
10	0	0	0	305 (2)	1253 (1)	476 (2)	641 (1)	844 (3)	0	1286 (2)	0	4805 (14)
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	901 (2)	0	688 (1)	458 (1)	2047 (4)

Anexo 8. Correlação de Pearson (r) e valores de significância (p) entre as variáveis independentes associadas à proporção de estádios mais iniciais de sucessão, no planalto da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Destacado em cinza estão os valores para os quais a correlação é significativa ($p \leq 0,05$). Sigla das variáveis como explicadas no texto.

	EP	EPI	EPIM	SB1	SB2	EH1	EH2	DAP1	DAP2	CL
EP	-	r= 0.718	r= 0.493	r= -0.039	r= 0.282	r= 0.191	r= -0.021	r= 0.415	r= 0.340	r= -0.406
EPI	p= 0.008	-	r= 0.747	r= 0.237	r= 0.441	r= 0.539	r= 0.313	r= 0.901	r= 0.637	r= -0.622
EPIM	p= 0.102	p= 0.005	-	r= 0.661	r= 0.750	r= 0.782	r= 0.621	r= 0.770	r= 0.843	r= -0.766
SB1	p= 0.903	p= 0.457	p= 0.019	-	r= 0.711	r= 0.860	r= 0.943	r= 0.333	r= 0.605	r= -0.242
SB2	p= 0.373	p= 0.150	p= 0.004	p= 0.009	-	r= 0.772	r= 0.745	r= 0.494	r= 0.565	r= -0.383
EH1	p= 0.551	p= 0.070	p= 0.002	p<0.001	p= 0.003	-	r= 0.862	r= 0.639	r= 0.714	r= -0.455
EH2	p= 0.947	p= 0.321	p= 0.030	p<0.001	p= 0.005	p<0.001	-	r= 0.373	r= 0.450	r= -0.196
DAP1	p= 0.178	p<0.001	p= 0.003	p= 0.289	p= 0.102	p= 0.025	p= 0.231	-	r= 0.743	r= -0.713
DAP2	p= 0.278	p= 0.025	p<0.001	p= 0.037	p= 0.055	p= 0.009	p= 0.141	p= 0.005	-	r= -0.647
CL	p= 0.190	p= 0.030	p= 0.003	p= 0.448	p= 0.217	p= 0.136	p= 0.540	p= 0.009	p= 0.022	-