Bruno Trevizan Pinotti

Pequenos mamíferos terrestres e a regeneração da Mata Atlântica:

influência da estrutura do habitat e da disponibilidade de alimento na recuperação da fauna

São Paulo

2010

Bruno Trevizan Pinotti

Pequenos mamíferos terrestres e a regeneração da Mata Atlântica:

influência da estrutura do habitat e da disponibilidade de alimento na recuperação da fauna

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: Profª. Drª. Renata Pardini

São Paulo

2010

Ficha catalográfica

Pinotti, Bruno Trevizan

Pequenos mamíferos terrestres e a regeneração da Mata Atlântica: influência da estrutura do habitat e da disponibilidade de alimento na recuperação da fauna

124 páginas

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

1. Regeneração florestal 2. Pequenos mamíferos terrestres 3. Mata Atlântica 4. Conservação da biodiversidade 5. Florestas tropicais 6. Florestas secundárias I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profª. Drª. Renata Pardini
Orientadora

Dedico esta dissertação aos meus pais
e às minhas irmãs, que sempre me
apoiaram e incentivaram.

In the last analysis, even when we have learned to manage other aspects of the global environment, even if population reaches a stable level, even if we reach a time when environmental crisis have become history, even if most wastes have gone except the most long lived, even if global cycles have settled back into more normal modes, then the best measurement of how we have managed the global environment will be how much biological diversity has survived.

Thomas E. Lovejoy

Agradecimentos

Quero agradecer a uma série de instituições e pessoas que foram fundamentais para a realização deste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas e auxílios concedidos.

Ao Departamento de Zoologia e ao Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da USP, pela infraestrutura disponibilizada para a realização desse trabalho e a todos os seus funcionários e também professores, pela pronta ajuda quando houve a necessidade.

À Companhia de Saneamento Básico do Estado de São Paulo (SABESP) pela permissão para trabalhar na Reserva Florestal do Morro Grande e pela infraestrutura fornecida durante o trabalho de campo. A José Roberto Nali e a todos os funcionários da SABESP do Morro Grande pela solicitude e prestatividade sempre que necessário.

Ao Laboratório de Ecologia da Paisagem e Conservação (LEPaC) do Departamento de Ecologia e ao Prof. Dr. Jean Paul Metzger, Prof^{a}. Dr^{a}. Vania Regina Pivello e Ana Maria G. Teixeira por disponibilizarem as fotos aéreas da área de estudo, o fotomosaico digitalizado e georreferenciado, bem como o espaço e os materiais necessários à realização da fotointerpretação da cabertura do solo da Reserva.

À Prof^{a}. Dr^{a}. Renata Pardini, pela oportunidade de trabalhar em seu grupo de pesquisa, pela orientação e também pelos ensinamentos que foram muito além disso, e não só durante o período desse mestrado, mas desde 2004, quando entrei em seu laboratório.

A todas as pessoas que nos ajudaram com total boa vontade no árduo trabalho de campo, sob sol, chuva, subindo e descendo morros por quilômetros diariamente, entre outras adversidades (não é, Ju e Nati?), e também no trabalho de laboratório. Desde a época de mapeamento das estradas, quando Thais K. Martins e Rafael G. Pimentel nos ajudaram muito, sem contar com Nelson pai e Nelson filho, que quando as esperanças estavam acabando, apareceram para nos ajudar a desatolar a caminhonete. A Thomas Püttker, Camila S. de Barros, Natalia Rossi e Thais K. Martins, que apesar de seus

projetos no laboratório conseguiram um tempo para nos ajudar na montagem das estações ou nas coletas, e a Juliana de Luca, Mauro Cardoso Jr., Alexandre Albuquerque, Erika Jeniffer, Natali Pineiro, Karen Angelim, Milena Madeira, Amon Mendes, Marcio B. da Silva (MBS), José Mário B. Guellere, Enrico Frigeri, Felipe Arantes, Marianna X. Machado, Diego Alexandre Cavalaro, Diego C. Rocha, Diego 3, e é claro, o Dieguinho, Verônica, Thiago, Luis Fernando, Helena Martins, Amanda Brito e Naomi, que também nos ajudaram no trabalho de campo ou de laboratório. Além do Seu Francisco e dos mateiros, Seu Vanil, Círio, Junior, Seu Joaquim, Seu Luis, Alex e Rodrigo.

Aos proprietários e moradores dos arredores da Reserva, pela permissão para a passagem pelas propriedades, e também pela ajuda em determinadas situações.

À Prof^{a}. Dr^{a}. Cristina Simonetti e a Leandro R. Tambosi, pela ajuda com a fotointerpretação. Sem eles eu não teria nem aprendido a fazê-la.

À Tatiana Pavão, pela ajuda na caracterização dos estádios de regeneração em campo.

Às dezenas de pessoas que ajudaram a juntar as centenas de garrafas PET utilizadas na confecção dos ecletores (armadilhas para a coleta de artrópodes no sub-bosque). Ao Alexandre Albuquerque, que foi quem nos apresentou essa meneira de fazer as armadilhas, e ao Prof. Dr. Ricardo P. da Rocha, pela ajuda na escolha dos tipos de armadilha para a coleta dos artrópodes.

À Marianna X. Machado e à Prof^{a}. Dr^{a}. Valéria Fagundes, pela cariotipagem dos pequenos mamíferos realizada durante as campanhas.

Ao Prof. Dr. Alexandre R. Percequillo, Prof. Dr. Yuri L. R. Leite, Juliana G. de Barros, Prof^{a}. Dr^{a}. Ana Paula Carmignotto, Prof. Dr. Pablo R. Gonçalves e Julio F. Vilela, pela identificação dos pequenos mamíferos.

Ao Prof. Dr. Andrew Henderson, Renato A. F. de Lima e Cláudia Guimarães, pela identificação das plantas.

Ao Prof. Dr. Pedro Rocha pela grande ajuda durante a fase de delineamento do estudo.

Ao Prof. Dr. Paulo Inácio K. L. Prado palo auxílio indispensável com as análises estatísticas.

A todos os companheiros de laboratório, Adriana A. Bueno, Fabiana Umetsu, Laura R. C. Naxara, Karina D. Espartosa, Thais K. Martins, Natalia Rossi, Thomas

Püttker, Camila S. de Barros, Fabiano A. Fernandes, Flávia Sant'Anna, Camila Cassano, Fernanda C. M. Silva, Gustavo de Oliveira e Enrico Frigeri pela ótima convivência e por toda a ajuda durante esse trabalho, desde as dicas mais simples até as tarefas mais complicadas, além, é claro, de todas as risadas que demos nesses anos.

E por fim (não esqueci não!), agradeço à Camilla P. Pagotto, que foi sem dúvida a pessoa mais importante para a realização deste trabalho, que esteve sempre comigo, nos bons e maus momentos e nos bons e maus lugares do Morro Grande. Sem sua ajuda (ou melhor, parceria) este trabalho não teria sido feito.

Índice

Capítulo 1. Introdução geral..... 1
Introdução geral..... 2
Referências bibliográficas..... 7

Capítulo 2. Influência da regeneração da Mata Atlântica sobre a estrutura da floresta e a disponibilidade de artrópodes e frutos: implicações para a fauna..... 12
Abstract..... 13
Resumo..... 14
Introdução..... 15
Materiais e métodos..... 18
Resultados..... 24
Discussão..... 26
Referências bibliográficas..... 33
Tabelas..... 43
Figuras..... 44

Capítulo 3. Fatores e mecanismos associados à recuperação da fauna de pequenos mamíferos terrestres durante a regeneração da Mata Atlântica..... 49
Abstract..... 50
Resumo..... 51
Introdução..... 52
Materiais e métodos..... 56
Resultados..... 64
Discussão..... 67
Referências bibliográficas..... 75
Tabelas..... 85
Figuras..... 89

Capítulo 4. Considerações finais..... 92
Considerações finais..... 93
Referências bibliográficas..... 96

Resumo..... 100

Abstract..... 101

Apêndice A..... 103

Capítulo 1

Introdução geral

INTRODUÇÃO GERAL

A região da Mata Atlântica já era habitada pelo homem desde pelo menos 11 mil anos atrás, e essas comunidades indígenas pré-históricas já exerciam alguma pressão sobre a floresta, na forma de caça e de uma agricultura rudimentar (Câmara 2005), de forma que não se pode pensar na existência de matas primárias, ou seja, sem perturbação antrópica, nesse bioma. Entretanto, essa exploração tinha um impacto muito pequeno se comparado aos impactos dos sistemas produtivos modernos, implantados a partir da chegada dos colonizadores europeus no século XVI (Câmara 2005). Desde essa época, o desenvolvimento na região, que hoje abriga 61% da população brasileira em uma área equivalente a aproximadamente 15% do território nacional (SOS Mata Atlântica & INPE 2009), tem sido apoiado em atividades associadas à destruição da floresta. A começar pela exploração do pau-brasil a partir do século XVI, que era abundante nas florestas costeiras do Rio de Janeiro até provavelmente o Ceará, sendo considerada a primeira espécie do bioma a se tornar ameaçada de extinção como consequência da exploração; a criação extensiva de gado na porção norte do bioma, que se iniciou já no século XVI, estendendo-se até o século XVIII; o cultivo de cana-de-açúcar no século XVIII, nas áreas próximas ao litoral, de São Paulo ao Rio Grande do Norte; a mineração em São Paulo, Minas Gerais e Goiás, também no século XVIII; o cultivo de café a partir do século XIX nos estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro, Minas Gerais e São Paulo, que se extendeu no século XX ao Paraná, levando à devastação de grandes áreas também no interior do bioma; entre outras atividades agropecuárias. Além disso, a expansão urbana e industrial do século XX aumentou exponencialmente a pressão sobre as florestas através da expansão da rede ferroviária e abertura de novas áreas de cultivo, exploração madeireira, construção de barragens de hidrelétricas, expansão do cultivo de cana-de-açúcar para a produção de álcool combustível a partir da crise do petróleo dos anos 70, aumento da demanda da indústria de papel e celulose, com a derrubada de extensas áreas de floresta nativa, substituída por plantações de *Pinus* e *Eucaliptus*, especulação imobiliária em áreas próximas a centros urbanos ou turísticos, entre outros (Câmara 2005, Young 2005, Dean 1996).

Como resultado desse longo histórico de perturbação, a Mata Atlântica se resume hoje a apenas 11,7% de sua área original (Ribeiro *et al.* 2009), e apesar das severas restrições legais (Capobianco 2001), o desmatamento continua, sendo que no período de 2005 a 2008 houve uma redução de 102.939 ha (0,77%) no total do bioma

(SOS Mata Atlântica & INPE 2009). Apesar de São Paulo ser o segundo estado com maior área de Mata Atlântica remanescente (2.305.583 ha), estando atrás apenas de Mina Gerais, e estar entre os que menos desmataram no período, tendo perdido 2455 ha (0,11%) (SOS Mata Atlântica & INPE 2009), as florestas não estão homogeneamente distribuídas. A maior parte se concentra na região da Serra do Mar (onde está localizada nossa área de estudo), enquanto que a Mata Atlântica de interior, que ocupava originalmente a maior parte do estado, encontra-se muito reduzida (Galindo-Leal & Câmara 2005).

A Serra do Mar é a região biogeográfica mais preservada da Mata Atlântica, com 36,5% de vegetação remanescente, o que deve estar associado ao relevo mais acidentado da região, que dificulta o acesso e a exploração do solo, e também é a região com maior proporção de vegetação protegida (25,2%) (Ribeiro *et al.* 2009). Esta região abriga o maior contínuo de florestas do bioma, nos estados de São Paulo e Paraná. Além dela, apenas a área que se extende da província de Missiones, na Argentina, até o Parque Nacional do Iguaçu, no Brasil, na região biogeográfica do Interior, é considerada grande o suficiente para manter populações viáveis de espécies que necessitam de grandes áreas de vida e para a manutenção dos processos ecológicos e evolutivos (Galindo-Leal & Câmara 2005). Entretanto, considerando-se a área de Mata Atlântica dentro do Brasil, que representa aproximadamente 88% do total do bioma, as outras regiões biogeográficas (Araucária, Bahia, Brejos Nordestinos, Diamantina, Interior, Pernambuco e São Francisco) possuem menor área remanescente, sendo que as regiões do São Francisco e Interior são as em pior situação, com 4,7 e 7,1% de vegetação remanescente, respectivamente (Ribeiro *et al.* 2009). Esse cenário de devastação, em conjunto com a grande diversidade e endemismo encontrados no bioma, colocam a Mata Atlântica entre os cinco principais *hotspots* mundiais para a conservação e como o mais importante *hotspot* brasileiro (Myers *et al.* 2000), ou seja, entre as áreas mais ricas em biodiversidade e mais ameaçadas pelas ações humanas.

O código florestal de 1965 (Lei Federal nº 4.771, alterada pela Lei Federal nº 7.803, de 1989 e pelas Medidas Provisórias nº 2166 e 2167, de 2001) estabeleceu a Reserva Legal, área no interior de uma propriedade rural, que na Mata Atlântica deve ser equivalente a 20% da área da propriedade, destinada ao uso sustentável dos recursos naturais, à conservação e reabilitação dos processos ecológicos, à conservação da biodiversidade e à proteção da fauna e flora nativas. Essa área não pode ser suprimida,

podendo apenas ser utilizada sob regime de manejo florestal sustentável. Além da Reserva Legal, as propriedades rurais devem manter as Áreas de Preservação Permanente (APPs), também estabelecidas no Código Florestal de 1965, sendo elas as matas ciliares ao longo dos rios, ao redor de lagos, lagoas ou reservatórios d'água, naturais ou artificiais, no entorno de nascentes e olhos d'água, a vegetação nos topos de morros, montes, montanhas ou serras, nos terrenos com inclinação superior a 45%, nas bordas de tabuleiros ou chapadas, além de restingas, dunas e mangues e qualquer vegetação acima de 1800 m de altitude, além de outros casos específicos. Portanto, o simples cumprimento da lei já garantiria a preservação de uma proporção considerável da Mata Atlântica, de forma que a situação atual reflete o descumprimento dessa legislação por parte dos proprietários e a falta de incentivo e fiscalização por parte do poder público.

Mas além da perda de área em si, a Mata Atlântica também vem sofrendo um processo de substituição de matas maduras por secundárias, resultado do corte da floresta, cultivo do solo e posterior abandono, que possibilita a regeneração natural (Teixeira *et al.* 2009), dinâmica esta observada em toda a zona tropical (Mayaux *et al.* 2005, Wright 2005, Perz & Skole 2003, Nepstad *et al.* 1991, Brown & Lugo 1990). Como consequência, as áreas de floresta madura na Mata Atlântica são raras, estando concentradas principalmente dentro das unidades de conservação (Hirota 2005, Tabarelli *et al.* 2005), e uma vez que a área de floresta protegida no bioma corresponde a apenas 1,05% do total (9,3% da floresta remanescente) (Ribeiro *et al.* 2009), a gravidade da situação de conservação em que a Mata Atlântica se encontra fica evidente. Além disso, apenas a proteção legal não é suficiente para garantir a conservação, sendo necessários investimentos em aparatos básicos como planos de manejo, regularização da situação fundiária, levantamentos de fauna e flora, monitoramento e fiscalização, que ainda não existem em muitas unidades de conservação no bioma (Galindo-Leal & Câmara 2005, Tabarelli *et al.* 2005).

Além da secundarização que é resultado da regeneração após o corte raso, outros fatores podem levar à degradação de florestas maduras ou dificultar a regeneração natural. A Mata Atlântica encontra-se altamente fragmentada, com 83,4% de seus fragmentos tendo menos de 50 ha, 46% da floresta remanescente estando a menos de 100 m de uma borda e com uma distância média de 1441 m entre fragmentos (Ribeiro *et al.* 2009). Essa situação pode acarretar um efeito negativo sobre as espécies de plantas

características de estádios mais avançados de regeneração, o que pode levar a floresta a apresentar características de mata secundária mesmo sem intervenção humana direta (Lopes *et al.* 2009, Santos *et al.* 2008, Laurance *et al.* 2006a, b, Tabarelli *et al.* 1999, Tilman *et al.* 1994). Além disso, há a invasão por espécies exóticas (Tabarelli *et al.* 2005, 2004) e outras formas de degradação mais diretamente ligadas às atividades humanas, como as queimadas, a extração de madeira e outros produtos florestais, como o palmito (Tabarelli *et al.* 2005, 2004, Galetti & Fernandez 1998), e a poluição do ar, solo e água, de origem principalmente industrial, agrícola ou de mineração (Hirota 2005). A caça e a perda e fragmentação da floresta afetam mamíferos e aves de maior porte que são importantes dispersores de sementes (Galetti *et al.* 2009, Terborgh *et al.* 2008, Cullen Jr. *et al.* 2000, Silva & Tabarelli 2000, Chiarello 1999, Galetti *et al.* 1997) e o efeito do topo para a base da cadeia alimentar (*top-down*) como consequência da perda de predadores de topo pode afetar toda a comunidade (Terborgh *et al.* 2001). Além disso, a perda, fragmentação e degradação da floresta também afetam animais de pequeno porte como aves, morcegos e pequenos mamíferos não-voadores (Metzger *et al.* 2009, Moran *et al.* 2009, Kirika *et al.* 2008, Marini & Garcia 2005, Pardini *et al.* 2005), que têm papel importante na dinâmica das florestas, através da predação de sementes e plântulas (Pinto *et al.* 2009, Paine & Beck 2007, Cadenasso *et al.* 2002), dispersão de sementes e fungos micorrízicos (Gonzales *et al.* 2009, Marques & Fischer 2009, Horn *et al.* 2008, Pizo 2004, Johnson 1996) e polinização (e.g. Martén-Rodríguez *et al.* 2009), de forma que mudanças nesses grupos também podem afetar o processo de regeneração.

Os pequenos mamíferos não-voadores formam o grupo ecológico de mamíferos mais diverso das florestas tropicais (Wilson & Reeder 2005, Emmons & Feer 1997). Possuem, em sua maioria, hábitos noturnos e solitários, se alimentam principalmente de artrópodes, frutos e sementes, e são capturados pelas mesmas técnicas, como armadilhas do tipo gaiola, ratoeiras e armadilhas de interceptação e queda (Emmons & Feer 1997, Voss & Emmons 1996). No Brasil, são representados pelos marsupiais (Didelphimorphia: Didelphidae) e pequenos roedores (Rodentia: Sciuridae, Cricetidae, Caviidae, Ctenomyidae, Echimyidae), com proximadamente 264 espécies atualmente reconhecidas no país, das quais, cerca de 97 ocorrem na Mata Atlântica (Reis *et al.* 2006). Destas, 35 constam nas listas de espécies ameaçadas nacional, da União Internacional para a Conservação da Natureza (International Union for Conservation of

Nature – IUCN), ou na lista do estado de São Paulo, sendo esse o bioma brasileiro com maior proporção de espécies ameaçadas (Chiarello *et al.* 2008, Tabarelli *et al.* 2005). Além disso, 46 espécies desse grupo são classificadas como sendo deficientes em dados na lista nacional, da IUCN ou de São Paulo, o que evidencia a falta de conhecimento de características básicas de história natural, como o tamanho das populações e distribuição geográfica, que são utilizadas como critérios de avaliação do risco de extinção (IUCN 2001). Dentro desse grupo, as espécies terrestres correspondem ao maior número encontrado nos neotrópicos (Emmons & Feer 1997) e no Brasil (Reis *et al.* 2006). A segregação vertical no uso do espaço é apontada como um importante fator permitindo a coexistência de espécies arborícolas na Mata Atlântica (Grelle 2003, Vieira & Monteiro-Filho 2003, Cunha & Vieira 2002, Leite *et al.* 1996), entretanto, muitas espécies terrestres são encontradas sintopicamente nesse bioma, e os fatores que permitem sua coexistência no mesmo estrato da floresta ainda não são bem conhecidos (Vieira & Monteiro-Filho 2003).

Apesar da extensão das florestas secundárias e da importância do processo de regeneração natural nas florestas tropicais sujeitas a intensos distúrbios antrópicos, como a Mata Atlântica, ainda não temos dados suficientes para entender qual o valor das florestas secundárias para a conservação. Os trabalhos que avaliam as mudanças na fauna de pequenos mamíferos ou outros grupos durante a regeneração em florestas tropicais encontram um padrão de substituição de espécies ao longo do processo (Umetsu & Pardini 2007, Pardini & Umetsu 2006, Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Barlow *et al.* 2007, Bowen *et al.* 2007, Dunn 2004, Jenkins *et al.* 2003, Lawton *et al.* 1998, Bowman *et al.* 1990), mas as causas diretas das mudanças observadas são raramente investigadas, sendo muitas vezes apenas especuladas. Visando preencher essas lacunas de conhecimento, amostramos 28 sítios em diferentes estádios de regeneração em uma área de Mata Atlântica contínua e procuramos avaliar, no segundo capítulo, como características estruturais e de disponibilidade de alimento importantes para a fauna em geral, se modificam durante o processo de regeneração. No terceiro capítulo utilizamos os pequenos mamíferos terrestres como modelo de estudo para investigar como a fauna se modifica com a regeneração florestal e qual a influência de variáveis estruturais e de disponibilidade de alimento nessas mudanças, procurando entender quais fatores influenciam diretamente os padrões observados, de forma a também levantar hipóteses sobre quais mecanismos ecológicos estariam por trás deles.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., Parry, L., Peters, S. L., Ribeiro-Junior, M. A., da Silva, M. N. F., da Silva Motta, C. & Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. Proceedings of the National Academy of Sciences. 104: 18555–18560.

Bowen, M. E, McAlpine, C. A., House, A. P. N. & Smith, G. C. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: a review of their habitat values for recovering forest fauna. Biological Conservation. 140: 273-296.

Bowman, D. M. J. S., Woinarski, J. C. Z., Sands, D. P. A., Wells, A. & McShane, V. J. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: responses of birds, butterflies and reptiles. Journal of Biogeography. 17: 227-239.

Brown, S. & Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology. 6: 1-32.

Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A. & Morin, P. J. 2002. Experimental test of the role of mammalian herbivores on old field succession: community structure and seedling survival. Journal of the Torrey Botanical Society. 129: 228-237.

Câmara, I. G. 2005. Breve história da conservação da Mata Atlântica. Em: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.). Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas. State of the hotspots. SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional, Belo Horizonte.

Capobianco, J. P. R. (org). 2001. Dossiê Mata Atlântica 2001. Projeto Monitoramento Participativo da Mata Atlântica. Rede de ONGs da Mata Atlântica, Instituto Socioambiental e Sociedade Nordestina de Ecologia.

Chiarello, A. G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. Biological Conservation. 89: 71-82.

Chiarello, A. G., Aguiar, L. M. S., Cerqueira, R., Melo, F. R., Rodrigues, F. H. G., Silva, V. M. F. 2008. Mamíferos Ameaçados de Extinção no Brasil. Em: Machado, A. B. M., Drummond, G. M. & Paglia, A. P. (eds.). Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. Vol 2. Biodiversidade 19. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

Cullen Jr., L., Bodmer, E. R. & Valladares-Padua, C. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. Biological Conservation. 95: 49-56.

Cunha, A. A. & Vieira, M. V. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupialis in the Atlantic Forest of Brazil. Journal of Zoology. 258: 419-426.

Dean, W. 1996. A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira. Companhia das Letras, São Paulo. 484p.

Dunn, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. Conservation Biology. 18: 302-309.

Emmons, L. & Feer, F. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. 2 ed. University of Chicago Press, Chicago.

Galetti, M. & Fernandez, J. C. 1998. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic Forest: changes in industry structure and the illegal trade. Journal of Applied Ecology. 35: 294-301.

Galetti, M., Giacomini, H. C., Bueno, R. S., Bernardo, C. S. S., Marques, R. M., Bovendorp, R. S., Steffler, C. E., Rubim, P., Gobbo, S. K., Donatti, C. I., Begotti, R. A., Meirelles, F., Nobre, R. A., Chiarello, A. G. & Peres, C. A. 2009. Priority areas for the conservation of Atlantic forest large mammals. Biological Conservation. 142: 1229-1241.

Galetti, M., Martuscelli, P., Olmos, F., Aleixo, A. 1997. Ecology and conservation of the Jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic forest of Brazil. Biological Conservation 82: 31-39.

Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. 2005. Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. Em: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.). Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas. State of the hotspots. SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional, Belo Horizonte.

Gonzales, R. S., Ingle, N. R., Lagunzad, D. A. & Nakashizuka, T. 2009. Seed dispersal by birds and bats in lowland Philippine forest successional area. Biotropica. 41: 452-458.

Grelle, C. E. V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 38: 81-85.

Hirota, M. M. 2005. Monitoramento da cobertura da Mata Atlântica brasileira. Em: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.). Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas. State of the hotspots. SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional, Belo Horizonte.

Horn, G. B., Kindel, A. & Hartz, S. M. 2008. *Akodon montensis* (Thomas, 1913) (Muridae) as a disperser of endozoochoric seeds in a coastal swamp forest of southern Brazil. Mammalian Biology. 73: 325-329.

IUCN. 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland e Cambridge, UK.

Jenkins, R. K. B., Roettcher, K. & Corti, G. 2003. The influence of stand age on wildlife habitat use in exotic teak tree *Tectona grandis* plantations. Biodiversity and Conservation. 12: 975-990.

Johnson, C. N. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. Trends in Ecology and Evolution. 11: 503-507.

Kirika, J. M., Bleher, B., Böhning-Gaese, K., Chira, R. & Farwig, N. 2008. Fragmentation and local disturbance of forests reduce frugivore diversity and fruit removal in *Ficus thonningii* trees. Basic and Applied Ecology. 9: 663-672.

Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A. C., Fearnside, P. M., Ribeiro, J. E. L. & Capretz R. L. 2006a. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. Ecology. 87: 469-482.

Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E. L. S., Giraldo, J. P., Lovejoy, T. E., Condit, R., Chave, J., Harms, K. E. & D'Angelo, S. 2006b. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. Proceedings of the National Academy os Sciences of the United States of America. 103: 19010-19014.

Lawton, J. H., Bignell, D. E., Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., Hodda, M., Holt, R. D., Larsen, T. B., Mawdsley, N. A., Stork, N. E.,

Srivastava, D. S. & Watt, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature. 391: 72-76.

Leite, Y. L. R., Costa, L. P. & Stallings, J. R. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. Journal of Tropical Ecology. 12: 435-440.

Lopes, A. V., Girão, L. C., Santos, B. A., Peres, C. A. & Tabarelli, M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. Biological Conservation. 142: 1154-1165.

Marini, M. A, & Garcia, F. I. 2005. Bird conservation in Brazil. Conservation Biology. 19: 665-671.

Marques, M. C. M. & Fischer, E. 2009. Effect of bats on seed distribution and germination of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae). Ecotropica. 15: 1-6.

Martén-Rodríguez, S., Almarales-Castro, A. & Fenster, C. B. 2009. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. Journal of Ecology. 97: 348-359.

Mayaux, P., Holmgren, P., Achard, F., Eva, H., Stibig, H. & Branthomme, A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. Philosophical Transactions of the Royal Society - B. 360: 373-384.

Metzger, J. P., Martensen, A. C., Dixo, M., Bernacci, L. C., Ribeiro, M. C., Teixeira, A. M. G. & Pardini, R. 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. Biological Conservation. 142: 1166-1177.

Moran, C. Catterall, C. P. & Kanowski, J. 2009. Reduced dispersal of native plant species as a consequence of the reduced abundance of frugivore species in fragmented rainforest. Biological Conservation. 142: 541-552.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature. 403: 853-858.

Nepstad, D. C., Uhl, C. & Serrão, E. A. S. 1991. Recuperation of a degraded Amazon landscape: forest recovery and agricultural restoration. Ambio. 20: 248-255.

Paine, C. E. T. & Beck, H. 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. Ecology. 88: 3076-3087.

Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano-Neto, E, Paciencia, M. L. B., Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. Biological Conservation. 142: 1178-1190.

Pardini, R., Souza, S.M., Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. Biological Conservation. 124: 253-266.

Pardini, R. & Umetsu, F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00606022006.

Perz, S. G. & Skole, D. L. 2003. Secondary forest expansion in the Brazilian Amazon and the refinement of forest transition theory. Society and Natural Resources. 16: 277-294.

Pinto, S.R. R., Santos, A. M. M. & Tabarelli, M. 2009. Seed predation by rodents and safe sites for large-seeded trees in a fragment of the Brazilian Atlantic forest. Brazilian Journal of Biology. 69: 763-771.

Pizo, M. A. 2004. Frugivory and habitat use by fruit-eating birds in a fragmented landscape of southeast Brazil. Ornitologia Neotropical. 15: 117-126.

Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. 2006. Mamíferos do Brasil. Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. Biological Conservation. 142: 1141-1153.

Santos, B. S., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. Biological Conservation 141: 249-260.

Silva, J. M. C. & Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. Nature. 404: 72-74.

SOS Mata Atlântica & INPE. 2009. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: período 2005-2008. Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. São Paulo.

Tabarelli, M., Mantovani, W. & Peres, C. A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guil structure in the montane forest of southeastern Brazil. Biological Conservation. 91: 119-127.

Tabarelli, M., Pinto, L. P., Silva J. M. C. & Costa, C. M. R. 2005. Espécies ameaçadas e planejamento da conservação. Em: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.). Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas. State of the hotspots. SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional, Belo Horizonte.

Tabarelli, M., Silva, J. M. C. & Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. Biodiversity and Conservation. 13: 1419-1425.

Teixeira, A. M. G., Soares-Filho, B. S., Freitas, S. R. & Metzger, J. P. 2009. Modeling landscape dynamics in an Atlantic Rainforest region: Implications for conservation. Forest Ecology and Management. 257: 1219-1230.

Terborgh, J., Lawrence, L., Nuñes, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G. H. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. Science. 294: 1923-1926.

Terborgh, J., Nuñes-Iturri, G., Pitman, N. C. A., Valverde, F. H. C., Alvarez, P. Swamy, V., Pringle, E. G. & Paine, C. E. T. 2008. Tree recruitment in an empty forest. Ecology. 89: 1757-1768.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. & Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. Nature. 371: 65-66.

Uehara-Prado, M., Fernandes, J. O., Bello, A, M., Machado, G., Santos, A. J., Vaz-de-Mello, F. Z. & Freitas, A. V. L. 2009. Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. Biological Conservation. 142: 1220-1228.

Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats: evaluating matrix quality in an Atlantic Forest landscape. Landscape Ecology. 22: 517-530.

Vieira, E. M. & Monteiro-Filho, E. L. A. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain Forest of south-eastern Brazil. Journal of Tropical Ecology. 19: 501-507.

Voss, R. S. & Emmons, L. H. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforest: a preliminary assessment. Bulletin of the American Museum of Natural History. 230: 1-117.

Wilson, D. E. & Reeder, D. M. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3 ed. The Johns Hopkins University Press, Baltmore.

Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. Trends in Ecology and Evolution. 20: 553-560.

Young, C. E. F. 2005. Causas socioeconômicas do desmatamento da Mata Atlântica brasileira. Em: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.). Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas. State of the hotspots. SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional, Belo Horizonte.

Capítulo 2

Influência da regeneração da Mata Atlântica sobre a estrutura da floresta e a disponibilidade de artrópodes e frutos: implicações para a fauna

Influência da regeneração da Mata Atlântica sobre a estrutura da floresta e a disponibilidade de artrópodes e frutos: implicações para a fauna

ABSTRACT

Tropical forests have already lost much of its original area through the expansion of human activities. Although natural regeneration resumes part of the deforested areas, old-growth forests continue to be lost, leading to a secondarization process. However, the impacts of this process are poorly known, since the value of secondary forests for tropical biodiversity is not yet well understood. In general, for several wildlife groups, there is a replacement of species during regeneration, which should be affected by changes in structural features and resource availability. By sampling 28 sites in different regeneration stages in a continuous Atlantic forest area, we assessed how regeneration (quantified as both a categorical variable – regeneration stages defined based on legislation – and a continuous variable – vertical stratification of vegetation) affects features of the forest structure (vegetation connection, leaf litter biomass and depth, woody debris volume and number) and of resource availability (ground and understorey arthropod biomass, richness of plants with fruits, number of individuals with fruits and number of fruits) which are important for wildlife. Variation in the vertical stratification of the vegetation reflected a gradient from areas in earlier stages of regeneration to old-growth areas, representing a good descriptor of the main structural changes that occur during regeneration. We found deeper leaf litter, and higher woody debris volume and fruit availability of an abundant understorey palm (*Geonoma pohliana*) in the older-growth areas. However, in areas in earlier stages we found higher vegetation connection, and higher ground-dwelling arthropod biomass, total fruit availability, and availability of fruits of the most abundant understorey plant species (*Psychotria suterella*). Considering that the variables quantified here are known to be important for the distribution and abundance of several vertebrate and invertebrate groups, the observed changes can help understand the species replacement observed for many wildlife groups during tropical forest regeneration. Species that depend on open space for movement, on higher ground complexity (leaf litter and woody debris), or on certain food resources, such as palm fruits, should find limitations in younger forests, while species that do not depend on these resources could benefit from the higher total food

availability found in areas in earlier stages. On one hand, results suggest that Atlantic forest regeneration may be slow due to its long history of human disturbance, highlighting the need for protection of the rare old-growth forest remnants. On the other hand, they suggest that secondary forests have the potential to increase the connectivity in fragmented Atlantic forest landscapes for several animal species.

KEY WORDS: Deforestation, Food availability, Forest succession, Habitat structure, Restoration, Secondary forest, Tropical forest, Wildlife recovery.

RESUMO

As florestas tropicais já perderam grande parte de sua área original em consequência da ação humana. Apesar da regeneração natural retomar parte das áreas desflorestadas, áreas de mata madura continuam a ser perdidas, levando a um processo de secundarização das florestas. No entanto, os impactos deste processo são pouco conhecidos, uma vez que o valor das florestas secundárias para a biodiversidade tropical ainda não é bem compreendido. De maneira geral, ocorre uma substituição de espécies durante o processo de regeneração para muitos grupos da fauna, que deve ser influenciada por mudanças em características estruturais e de disponibilidade de recursos. Através da amostragem de 28 sítios em diferentes estádios de regeneração distribuídos em uma área de Mata Atlântica contínua, avaliamos como a regeneração (quantificada de forma categórica – estádios de regeneração definidos com base na legislação – e contínua – estratificação vertical da vegetação) afeta características estruturais (conexão da vegetação, biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e de disponibilidade de recursos alimentares (biomassa de artrópodes no solo e no sub-bosque, riqueza de plantas em frutificação, número de indivíduos em frutificação e número de frutos) que são importantes para a fauna. A variação na estratificação vertical da vegetação entre os diferentes sítios refletiu um gradiente de áreas em estádio mais inicial de regeneração para áreas mais maduras, tendo se mostrado um bom descritor das principais modificações estruturais que ocorrem durante a regeneração. Encontramos maior profundidade do folhiço, volume de galhadas e disponibilidade de frutos de uma abundante palmeira de sub-bosque (*Geonoma pohliana*) nas florestas mais maduras. Por outro lado, nas áreas em estádio mais inicial de regeneração encontramos maior conexão da vegetação, biomassa de artrópodes no solo, disponibilidade total de frutos e disponibilidade de frutos da espécie

mais abundante no sub-bosque (*Psychotria suterella*). Considerando que as variáveis quantificadas neste trabalho são importantes para a distribuição e abundância de vários grupos de vertebrados e invertebrados, as modificações observadas podem auxiliar a compreender a substituição de espécies encontrada para muitos grupos da fauna durante a regeneração em florestas tropicais. Espécies que dependem de espaços abertos para movimentação, de maior complexidade do chão da floresta (folhiço e galhadas) ou de determinados recursos alimentares, como frutos de palmeiras, deveriam encontrar limitações em áreas em estádios mais iniciais de regeneração, enquanto que espécies que não dependem desses recursos poderiam se beneficiar da maior disponibilidade total de alimento encontrada nas matas secundárias. Os resultados sugerem, por um lado, que a regeneração na Mata Atlântica pode ser lenta devido ao longo histórico de perturbação humana, o que evidencia a necessidade de proteção dos raros remanescentes de mata madura, mas por outro lado, que as matas secundárias têm o potencial de aumentar a conectividade em paisagens fragmentadas desse bioma para várias espécies animais.

PALAVRAS-CHAVE: Desmatamento, Disponibilidade de alimento, Estrutura do habitat, Floresta secundária, Floresta tropical, Recuperação da fauna, Restauração, Sucessão florestal.

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais já perderam entre 8 e 12 milhões de km² (35 a 50%) de sua área original em consequência da ação humana (Wright & Muller-Landau 2006a), principalmente pela extração de madeira e para dar espaço à pecuária e à agricultura (Brown & Lugo 1990). Apesar da regeneração natural retomar parte das áreas desmatadas (Wright & Muller-Landau 2006a, Kammesheidt 2002, Nepstad *et al.* 1991, Brown & Lugo 1990), o desmatamento ocorre preferencialmente em áreas de mata madura (Wright & Muller-Landau 2006a), levando a um processo de secundarização das áreas remanescentes (Wright 2005). Com isso, grande parte das florestas tropicais é composta atualmente de formações secundárias, e a proporção de áreas secundárias continua aumentando (Wright 2005, Brown & Lugo 1990).

Dado que as florestas tropicais representam apenas 6 a 7% da área terrestre do planeta, mas estima-se abriguem aproximadamente metade das espécies existentes (Dirzo & Raven 2003), a perda desses ambientes poderia levar a uma extinção em

massa comparável às grandes extinções da história geológica da Terra (Dirzo & Raven 2003, Brooks *et al.* 2002, Pimm & Raven 2000, Laurance 1999, Pimm *et al.* 1995, Whitmore & Sayer 1992). Entretanto, alguns autores têm apontado para perspectivas mais otimistas, segundo as quais a extinção em massa largamente anunciada seria evitada, dada a tendência demográfica atual de desaceleração do crescimento da população mundial e urbanização, que levaria à diminuição da pressão humana sobre as áreas de floresta tropical, e, consequentemente, à queda da taxa de desmatamento e aumento da regeneração natural (Wright & Muller-Landau 2006a, b). Por outro lado, outros autores argumentam que este raciocínio desconsidera o fato de que as florestas secundárias provavelmente não têm o mesmo valor das florestas maduras para a conservação da biodiversidade, de forma que esse aumento de áreas secundárias não evitaria boa parte das extinções (Gardner *et al.* 2007, Laurance 2007, Brook *et al.* 2006).

De fato, a importância das matas secundárias para a preservação das espécies e manutenção de processos ecológicos em longo prazo ainda não é satisfatoriamente compreendida (Bowen *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2007), de forma que o impacto do processo de secundarização é pouco conhecido. Mas os poucos trabalhos que avaliaram a recuperação da fauna durante a regeneração florestal sugerem que no início do processo algumas espécies da fauna florestal são encontradas juntamente com espécies generalistas e/ou características de outros biomas, que são raras ou não ocorrem em áreas de floresta madura (Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Jenkins *et al.* 2003, Lawton *et al.* 1998). Por outro lado, algumas espécies que dependem de recursos só encontrados em áreas maduras são raras ou não ocorrem em vegetação secundária (Pardini *et al.* 2009; Barlow *et al.* 2007a, Bowen *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2007, Dunn 2004, Brook *et al.* 2003, Bowman *et al.* 1990). Assim, apesar da riqueza de espécies encontrada em florestas jovens poder ser comparável à de áreas maduras, a composição de espécies tende a ser diferente (Pardini *et al.* 2009; Dunn 2004).

Essas mudanças faunísticas devem ser determinadas pelas alterações em características da vegetação, tanto estruturais como de composição e funcionais, que ocorrem durante o processo de regeneração em florestas tropicais. De maneira geral, sabe-se que a biomassa vegetal, a área basal das árvores, a altura do dossel, a quantidade de troncos grandes caídos aumentam e a densidade do sub-bosque diminui; ocorrem mudanças na composição de espécies e de sinúsias de plantas, como o aumento da

quantidade de epífitas e lianas lenhosas e aumento do número de espécies arbóreas com frutos grandes zoocóricos; e a produtividade primária líquida diminui (Guariguata & Ostertag 2001, Clark 1996, Brown & Lugo 1990).

Essas alterações estruturais, florísticas e funcionais que ocorrem durante a regeneração devem resultar em alterações em características do habitat que são importantes para a fauna. Em particular, vários trabalhos em florestas tropicais já demonstraram que aspectos do habitat relacionados à estrutura vertical e do chão da floresta e à disponibilidade de alimento são fatores que têm forte influência sobre vários grupos de vertebrados e invertebrados. A estrutura vertical da vegetação influencia a abundância, riqueza ou biomassa de mamíferos, aves e artrópodes (Pardini *et al.* 2009, 2005, Dial *et al.* 2006, Lambert *et al.* 2006, Williams *et al.* 2002, Malcolm 1997, 1995, Hill *et al.* 1995, Estrada *et al.* 1994, Schwarzkopf & Rylands 1989). A altura, quantidade ou qualidade do folhiço podem influenciar a presença, abundância ou riqueza de pequenos mamíferos não-voadores, sapos, lagartos e invertebrados (McGlynn *et al.* 2009, Naxara *et al.* 2009, Hillers *et al.* 2008, Van Sluys *et al.* 2007, Vargas *et al.* 2007, Yang *et al.* 2007, Sayer *et al.* 2006, Beard *et al.* 2003, Vonesh 2001, Chung *et al.* 2000, Carvalho & Vasconcelos 1999, Fauth *et al.* 1989). A quantidade de galhadas também é importante para diversos grupos animais, fornecendo alimento, abrigo e condições microclimáticas favoráveis para pequenos mamíferos, anfíbios, répteis e invertebrados, influenciando sua presença, abundância ou riqueza (Naxara *et al.* 2009, Lambert *et al.* 2006, Lachat *et al.* 2006, Grove 2002a, Vonesh 2001). Além destas características estruturais, a disponibilidade de alimento deve influenciar a fauna destas florestas, principalmente a disponibilidade de artrópodes, que são utilizados como alimento por muitos vertebrados (Leiner & Silva 2007, Carvalho *et al.* 2005, Duraes & Marini 2005, Alves-Costa *et al.* 2004, Facure *et al.* 2003, Herrera *et al.* 2002, Vitt *et al.* 2002, Leme 2001, Caldwell & Vitt 1999, Poulin & Lefebvre 1996, Peres 1992), e de frutos, que são uma importante fonte de alimento para aves e mamíferos (Leiner & Silva 2007, Walker 2007, Dubost & Henry 2006, Carvalho *et al.* 2005, Duraes & Marini 2005, Alves-Costa *et al.* 2004, Facure *et al.* 2003, Herrera *et al.* 2002, Tutin *et al.* 1997).

No entanto, poucos trabalhos avaliaram como estes aspectos do habitat importantes para a fauna variam entre florestas em diferentes estádios de regeneração (mas veja DeWalt *et al.* 2003). Este tipo de informação é fundamental para esclarecer os

mecanismos que geram as mudanças faunísticas observadas ao longo do processo de regeneração, e consequentemente, o valor das florestas secundárias para a conservação da biodiversidade.

A partir da amostragem de 28 sítios em diferentes estádios de regeneração em uma área de Mata Atlântica contínua, avaliamos como o processo de regeneração influencia características do habitat que são consideradas importantes para a fauna: a conexão da vegetação, a biomassa e profundidade do folhiço, o volume e número de galhadas e a disponibilidade de artrópodes e de frutos. Para tanto, comparamos essas características entre três estádios sucessionais estabelecidos com base na legislação ambiental brasileira, e também analisamos como a estratificação vertical da vegetação, que sintetiza de maneira contínua (não categórica) uma importante modificação estrutural que ocorre durante a regeneração de florestas tropicais (Faria *et al.* 2009, Pardini *et al.* 2005, Guariguata & Ostertag 2001, Brown & Lugo 1990) influencia estas características do habitat.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A área de estudo corresponde à Reserva Florestal do Morro Grande (23°39'-23°48'S, 47°01'-46°55'W), localizada no município de Cotia, estado de São Paulo (Figura 1), cujas características abióticas e históricas encontram-se descritas em Metzger e colaboradores (2006). A Reserva abrange uma área de 9.400 ha de Mata Atlântica contínua, sendo constituída por um mosaico de florestas secundárias em diferentes estádios de regeneração e por florestas mais maduras e bem estruturadas, que provavelmente não sofreram corte raso (Metzger *et al.* 2006). No seu limite sul, a reserva tem continuidade com matas em áreas privadas e em unidades de conservação (Barbosa & Nunes 2000). Todas as áreas de floresta secundária da Reserva estão há pelo menos 80 anos em regeneração, mas além do tempo após o abandono, outras características, como as relacionadas ao tipo de uso do solo antes do abandono, podem determinar os estádios de regeneração encontrados. A região onde a Reserva se situa tem um longo histórico de perturbação antrópica. Antes de sua desapropriação no início do século XX, com o objetivo de proteger os mananciais para o abastecimento de água da Grande São Paulo, boa parte da floresta foi derrubada para a extração de madeira e para dar lugar a pastagens, agricultura de subsistência e monocultura em pequena escala

(Alves & Metzger 2006). Portanto, a área onde hoje se encontra a Reserva já foi uma paisagem fragmentada e teve seu solo submetido a diferentes tipos, intensidades e durações de uso antrópico.

O clima predominante é Cfb, temperado quente e úmido, e a temperatura e precipitação médias variam, respectivamente, de 16,5 a 20,5 °C e 43 a 77 mm na época mais fria e seca (abril a setembro), e de 20,7 a 23,5 °C e 125 a 196 mm na época mais quente e úmida (outubro a março). A altitude varia de 860 a 1075 m, sendo que em sua maior parte (98,28%) a reserva apresenta declividade abaixo de 25°. As litologias predominantes são migmatitos, granitos, rochas milioníticas e aluviões quaternários, e os solos predominantes são do tipo latossolo vermelho-amarelo, argissolo vermelho-amarelo e cambissolo (Metzger *et al.* 2006). A formação florestal da região é classificada como Floresta Ombrófila Densa Montana (Catharino *et al.* 2006, Veloso *et al.* 1991) e representa uma transição entre a Mata Atlântica de Encosta e a Floresta Mesófila Semidecidual do interior do estado (Aragaki & Mantovani 1998), também possuindo espécies de floresta mista e do cerradão (Catharino *et al.* 2006). As famílias botânicas mais representativas são Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae e Rubiaceae (Catharino *et al.* 2006).

Delineamento da amostragem

Os estádios de regeneração existentes na Reserva foram mapeados com base na interpretação de fotografias aéreas dos anos de 1994 e 1995 (1:25.000). Os procedimentos para a obtenção do fotomosaico digitalizado e georreferenciado a partir das fotografias estão descritos em Metzger *et al.* (2006). Esse fotomosaico foi classificado visualmente com o auxílio do programa ArcView v.8.3 e pares de fotografias aéreas observadas em estereoscópio de espelhos (Wild 64). A classificação foi conferida em visitas de campo a 64 pontos em áreas de vegetação nativa da Reserva.

Classificamos as áreas no entorno de 1 km das estradas (de forma a viabilizar o acesso), e as categorias utilizadas foram vegetação nativa em estádio pioneiro/inicial, médio, médio/avançado e avançado, além de vegetação nativa com influência fluvial, vegetação nativa degradada ou com corte seletivo (*sensu* Clark 1996), reflorestamento de *Pinus* sp. e corpos d'água. As classes de sucessão utilizadas foram definidas com base nas resoluções nº 10 e 01 do CONAMA, de 01/10/1993 e 31/01/1994, respectivamente, e na resolução conjunta SMA/IBAMA/SP-1 de 17/02/1994. Essas

resoluções definem os estádios de regeneração na Mata Atlântica com base na fisionomia florestal, na altura e distribuição diamétrica das árvores, ocorrência de epífitas, trepadeiras, de árvores emergentes, características da serapilheira, do sub-bosque, bem como a composição florística. Apesar da maioria dos estudos que abordam a regeneração em florestas tropicais basearem-se na comparação de cronosequências (e.g. Liebsch *et al.* 2008, Chazdon *et al.* 2007, DeWalt *et al.* 2003, Hughes *et al.* 1999), o ritmo e a trajetória da regeneração não dependem apenas do tempo após o abandono, mas também de características como a distância às fontes de propágulos e a intensidade do uso antes do abandono (Guariguata & Ostertag 2001). Visto que a área de estudo possui um longo histórico de fragmentação e uso do solo (Alves & Metzger 2006, Metzger *et al.* 2006), a classificação utilizada neste trabalho parece mais adequada por não depender apenas do tempo após o abandono, também apresentando a vantagem de permitir o mapeamento de áreas extensas.

A maior parte da área mapeada é coberta por vegetação nativa em estádio médio, médio/avançado e avançado, que em conjunto representam 92,53% da área de vegetação nativa mapeada (Figura 1) e foram as áreas consideradas para a escolha dos sítios de amostragem. As manchas em estádio médio/avançado e avançado foram mapeadas por toda a sua extensão, mesmo que ultrapassassem o limite de 1 km da estrada mais próxima, para permitir o cálculo do tamanho das manchas. A Reserva é cortada por uma ferrovia (Figura 1), de forma que as áreas ao norte estão mais isoladas, ao passo que as áreas ao sul têm continuidade com matas em áreas privadas e em unidades de conservação (Barbosa & Nunes 2000). Além disso, há maior proporção de matas em estádio avançado ao sul (29,31%) do que ao norte (3,36%), e áreas mais elevadas na porção sul (Metzger *et al.* 2006). Para evitar que estes fatores que variam espacialmente na Reserva confundissem os resultados, para cada estádio sucessional estudado, alocamos metade dos pontos de amostragem na parte norte e metade na parte sul.

Foram escolhidas para o estudo as maiores manchas de mata em estádio médio/avançado e avançado, sendo todas maiores que 5 ha. Ao contrário, as matas em estádio médio ocupam grande extensão da Reserva, não estando isoladas em manchas. Para a escolha desses sítios, sorteamos cinco pontos ao sul e cinco ao norte a partir de uma grade de pontos com 100 m de espaçamento. Esses sítios foram sorteados obedecendo-se uma distância mínima de 500 m entre eles e dos pontos de amostragem

em matas em estádio médio/avançado e avançado, e uma distância mínima de 100 m de outros tipos de mata. Ao todo foram escolhidos 28 sítios, dez em matas de estádio médio, oito em estádio médio/avançado e dez em estádio avançado, sendo que todos eles estão a pelo menos 50 m de corpos d'água (Figura 1).

Coleta de dados

Em cada sítio de amostragem foi estabelecida uma parcela de 100 x 70 m onde todas as variáveis foram coletadas (Figura 2). Para cada variável, todos os sítios foram amostrados na mesma época, e todos os dados foram coletados na estação mais quente e úmida. Os dados de estratificação vertical e conexão da vegetação, folhiço e galhadas foram coletados em janeiro de 2008, os artrópodes do chão foram coletados de novembro de 2007 a abril de 2008, os artrópodes do sub-bosque em fevereiro de 2009, e os frutos em janeiro de 2009. Em três dos 28 sítios de amostragem, por motivos de força maior não pudemos realizar as amostragens após março de 2008, portanto, nesses sítios não realizamos uma das três amostragens previstas para artrópodes do chão, bem como a amostragem de artrópodes do sub-bosque e de frutos.

Estratificação vertical da vegetação: Em 24 pontos em cada sítio de amostragem, localizados nos dois extremos de 12 transectos lineares de 15 m (Figura 2), utilizamos uma vara de 3 m de comprimento como mira para o estabelecimento de uma coluna imaginária de cerca de 15 cm de diâmetro, na qual a altura dos limites inferior e superior das faixas cobertas por folhagem foi estimada com o auxílio de um telêmetro. Posteriormente, calculamos a quantidade (em metros) preenchida por folhagem em diferentes estratos da vegetação (0-1 m, 1-5 m, 5-10 m, 10-15 m, 15-20 m, 20-25 m e >25 m) para cada ponto, e calculamos a média entre os 24 pontos de cada sítio. A densidade de folhagem nos sete estratos da vegetação foi então utilizada em uma Análise de Componentes Principais (PCA) em matriz de correlação. Os escores dos sítios no primeiro eixo desta análise foram utilizados como uma variável-síntese, usada posteriormente como variável independente contínua que representa as principais mudanças na estrutura das florestas tropicais durante o processo de regeneração (Faria *et al.* 2009, Pardini *et al.* 2005, Guariguata & Ostertag 2001, Brown & Lugo 1990). Por esta razão, o PCA foi rodado duas vezes, uma considerando todos os 28 sítios, e outra

utilizando apenas os 25 sítios em que os dados de artrópodes de sub-bosque e frutos foram quantificados.

Conexão da vegetação: Para acessar o grau de conexão da vegetação quantificamos o maior intervalo sem preenchimento por folhagem para cada um dos 24 pontos em que foi quantificada a estratificação da vegetação descrita acima, e calculamos a média entre esses pontos para cada sítio. Multiplicamos os resultados por -1, de forma que, quanto maior o valor obtido, menores os espaços sem preenchimento, e maior a conexão da vegetação.

***Folhiço*:** Para a quantificação da biomassa e profundidade do folhiço, coletamos 12 amostras de 50 x 50 cm em cada sítio de amostragem (Figuras 2 e 3). Medimos a profundidade do folhiço com uma régua em quatro pontos dentro da área de 0,25 m² que foi retirada, e a profundidade de cada amostra foi dada pela média desses quatro pontos. O folhiço coletado foi seco em estufa a 70° C e pesado para a estimativa da biomassa. Os valores de cada sítio são a média entre as 12 amostras.

Galhadas: Para a quantificação do volume e número de galhadas caídas utilizamos 12 transectos lineares de 15 m, totalizando 180 m de amostragem em cada sítio (Figura 2). Anotamos a circunferência de todos os galhos que possuíam 2 cm ou mais de diâmetro, que cruzavam os transectos até a altura de 1 m (Figura 3). O volume de galhadas caídas por unidade de área foi calculado pela fórmula:

$$v = \frac{\pi^2 \sum d^2}{8\ell}$$

Onde v = volume de galhadas por unidade de área, d = diâmetro do galho (=circunferência/π) e ℓ = comprimento do transecto linear (Van Wagner 1968).

***Artrópodes*:** Para a coleta de artrópodes no chão, durante duas ou três sessões de amostragem de cinco dias instalamos oito armadilhas de queda de 400 ml contendo 150 ml de etanol 96% nos extremos dos transectos de 15 m (Figuras 2 e 3). Em cada sessão a localização das oito armadilhas foi alterada, de forma a amostrar 16 ou 24 pontos em cada sítio. As amostras foram triadas para a retirada de detritos, secas em estuda a 60° C e pesadas para a obtenção de uma estimativa de biomassa. Para cada sítio, calculamos as

médias entre as oito amostras de cada sessão, e posteriormente, as médias entre as duas ou três sessões de amostragem.

Para a coleta de artrópodes no sub-bosque utilizamos armadilhas do tipo ecletor (modificadas de Bar-Ness 2005), confeccionadas com duas garrafas PET (2, 2,5 ou 3 L) lavadas com água e sabão, unidas boca com boca, uma delas cortada em forma de funil e a outra preenchida com 200 ml de formol 5%, fixadas ao tronco de árvores com 35 a 45 cm de circunferência a aproximadamente 50 cm acima do solo (Figura 3). Instalamos oito ecletores em 25 sítios de amostragem (Figura 2), que permaneceram nas áreas por 23 dias. As amostras coletadas foram triadas, secas e pesadas, e os valores de biomassa de cada sítio são as médias entre as oito amostras.

***Frutos*:** Anotamos o número de espécies e de indivíduos em frutificação, bem como o número de frutos de cada indivíduo, no sub-bosque até a altura de 2 m, em uma área de 2 x 15 m ao longo de 12 transectos lineares em cada sítio (Figura 2). Foram incluídas na contagem todas as plantas em que pelo menos um ramo com frutos alcançasse a área de 2 m de largura por 2 m de altura ao longo dos transectos. Para cada sítio quantificamos a riqueza de espécies de plantas em frutificação, o número de indivíduos frutificando e o número de frutos no total e para as três espécies mais abundantes, que representaram 80% dos indivíduos amostrados.

Análise de dados

A influência da regeneração sobre as variáveis de estrutura e disponibilidade de alimento foi analisada de duas maneiras distintas, uma considerando uma variável independente categórica, os estádios de regeneração (médio, médio/avançado e avançado), e outra considerando uma variável independente contínua, a estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com os dados de densidade da folhagem). Para as variáveis dependentes contínuas e para a riqueza de plantas em frutificação construímos modelos lineares gerais e realizamos análises de variância (ANOVA) e regressões lineares simples, e para as demais variáveis discretas construímos modelos lineares generalizados com erros binomiais negativos e realizamos testes de *deviance* (Bolker 2007, Crawley 2007). No caso dos modelos lineares gerais com a variável independente categórica verificamos a existência de homogeneidade de variância através do teste de Bartlett, e ranqueamos os dados quando necessário.

Quando detectamos diferenças significativas nas análises com a variável independente categórica, calculamos intervalos de confiança de 95% para cada um dos três níveis do fator para verificar entre quais deles estão as diferenças. As análises foram realizadas com o programa R (R.2.8.1, The R Foundation for Statistical Computing. 2008, Viena, Austria).

RESULTADOS

Estratificação vertical da vegetação

O primeiro eixo da Análise de Componentes Principais considerando os 28 sítios de amostragem explicou 39,3% da variação da densidade de folhagem nos diferentes estratos da floresta. Este eixo representa um gradiente de sítios com maior densidade de folhagem nos estratos de 0 a 15 m e menor densidade de folhagem nos estratos acima de 15 m (lado esquerdo do gráfico) para sítios com maior densidade de folhagem nos estratos acima de 15 m e menor densidade de folhagem nos estratos de 0 a 15 m (lado direito do gráfico) (Figura 4). As áreas em estádio avançado concentram-se no lado direito do gráfico, as em estádio médio do lado esquerdo, enquanto que as áreas em estádio médio/avançado distribuem-se no centro, com maior sobreposição com as áreas em estádio médio (Figura 4). De fato, a estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA) foi diferente entre os três estádios de regeneração, diferindo entre o estádio médio e o avançado, e entre o estádio médio/avançado e o avançado, mas não entre o estádio médio e o médio/avançado (Tabela 1, Figura 5). O resultado do PCA com os 25 sítios seguiu o mesmo padrão, tendo sido observada uma forte correlação entre os escores dos sítios nas duas análises (Pearson: $r=0,9969$; $p<0,001$).

Influência da regeneração sobre a estrutura da floresta e a disponibilidade de alimento

A conexão da vegetação variou significativamente entre os estádios de regeneração, sendo maior nos estádios mais iniciais com relação ao estádio avançado (Tabela 1, Figura 5) e também esteve relacionada com a estratificação vertical da vegetação, sendo maior nas matas com maior densidade de folhagem no sub-bosque e menor densidade nos estratos superiores (Tabela 1, Figura 6).

Quanto às variáveis associadas ao chão da floresta, a profundidade do folhiço tendeu a ser maior nas áreas em estádio avançado de regeneração com relação aos outros estádios, embora os intervalos de confiança tenham apresentado pequena sobreposição (Tabela 1, Figura 5) e aumentou significativamente de florestas mais iniciais para florestas mais tardias, isto é, à medida que diminui a densidade de folhagem no sub-bosque e aumenta a densidade de folhagem nos estratos superiores (Tabela 1, Figura 6). Já a biomassa do folhiço e o número de galhadas não variaram significativamente entre os três estádios (Tabela 1, Figura 5) e tampouco foram influenciados pela estratificação vertical da vegetação (Tabela 1, Figura 6). Entretanto, o volume de galhadas tendeu a ser maior nas áreas em estádio mais avançado, embora os intervalos de confiança tenham mostrado sobreposição (Tabela 1, Figura 5), e tendeu a ser maior nas áreas com estratos superiores mais densos e inferiores menos densos (Tabela 1, Figura 6).

Considerando as variáveis relacionadas à disponibilidade de alimento, a biomassa de artrópodes no solo da floresta não variou significativamente com a regeneração quando esta foi quantificada de forma categórica (Tabela 1, Figura 5), porém aumentou à medida que diminui a densidade de folhagem nos estratos superiores e aumenta a densidade de folhagem no sub-bosque, ou seja, de florestas mais tardias para florestas mais iniciais (Tabela 1, Figura 6). Por outro lado, não encontramos relação da biomassa de artrópodes no sub-bosque com os estádios de regeneração ou com a estratificação vertical da vegetação (Tabela 1, Figuras 5 e 6). Também a riqueza de espécies em frutificação, o número total de frutos (considerando todas as espécies) e o número de indivíduos frutificando e de frutos da segunda espécie mais abundante (*Pleurostachys* cf. *urvillei*, Cyperaceae) não variaram significativamente entre os estádios de regeneração (Tabela 1, Figura 5) e não foram influenciadas pela estratificação vertical da folhagem (Tabela 1, Figura 6). Por outro lado, o número total de indivíduos frutificando (considerando todas as espécies) e o número de indivíduos frutificando e de frutos da espécie mais abundante (*Psychotria suterella*, Rubiaceae) foram maiores nas áreas em estádio médio e médio/avançado do que nas áreas em estádio avançado (Tabela 1, Figura 5). Da mesma forma, essas variáveis também foram maiores nas áreas com maior densidade de folhagem no sub-bosque e menor densidade nos estratos superiores (Tabela 1, Figura 6). Ao contrário, o número de indivíduos frutificando da terceira espécie mais abundante (*Geonoma pohliana*, Arecaceae) tendeu

a ser maior nas áreas em estádio avançado, embora com pequena sobreposição dos intervalos de confiança (Tabela 1, Figura 5) e o número de indivíduos frutificando e de frutos dessa espécie aumentaram nas áreas mais tardias, com estratos superiores mais densos e inferiores menos densos (Tabela 1, Figura 6).

DISCUSSÃO

Estratificação vertical da vegetação

A gradação observada na estratificação vertical da vegetação entre as florestas da área de estudo é um padrão recorrente em florestas tropicais em diferentes estágios sucessionais (Faria *et al.* 2009, Pardini *et al.* 2005, Guariguata & Ostertag 2001, Brown & Lugo 1990), refletindo uma importante modificação estrutural que ocorre durante o processo de regeneração em florestas tropicais. Nas matas mais jovens, o dossel é mais baixo, o que permite maior incidência luminosa em seu interior, levando a uma maior densidade de folhagem nos estratos inferiores. Já em matas mais maduras e bem estruturadas, o dossel é mais alto e denso, o que limita a quantidade de luz que chega aos estratos inferiores, levando a uma menor densidade de folhagem nesses estratos.

É interessante notar que, apesar de haver uma gradação na estratificação vertical da folhagem entre as áreas em diferentes estádios sucessionais, as áreas classificadas no estádio intermediário (médio/avançado) apresentam maior sobreposição com as áreas em estádio médio, o que provavelmente se deve ao fato de que as áreas nestes dois estádios sofreram corte raso. Ao contrário, as áreas em estádio avançado correspondem a remanescentes de vegetação que não sofreram corte raso durante o período de ocupação mais intensa, do século XVII até o início do século XX, quando a área da Reserva foi desapropriada (Metzger *et al.* 2006). De qualquer maneira, a relação encontrada entre a variável categórica e a contínua mostra uma correspondência entre essas duas formas de quantificar a regeneração, com esse gradiente na estratificação vertical da vegetação correspondendo a um gradiente de matas em estádios mais iniciais de regeneração para matas em estádios mais tardios (Guariguata & Ostertag 2001, Brown & Lugo 1990).

De fato, as análises com os dois tipos de variáveis apresentaram resultados semelhantes, o que reforça a correspondência entre essas duas formas de quantificar a regeneração. Por um lado, a variável categórica de estádios de regeneração tem a vantagem de permitir o mapeamento de áreas extensas através de fotointerpretação,

além de ser baseada na legislação ambiental brasileira, de forma que os resultados podem ter aplicação mais direta em políticas conservacionistas. Já por outro lado, a variável contínua tem a vantagem de permitir maior refinamento na análise dos efeitos da regeneração, uma vez que os estádios de regeneração são uma categorização de um contínuo existente entre as matas em estádio mais inicial de regeneração e as mais maduras.

Influência da regeneração sobre a estrutura da floresta e implicações para a fauna

Nossos resultados indicam que durante a regeneração há um aumento da complexidade no chão da floresta, isto é, um aumento da profundidade do folhiço e do volume de galhadas, acompanhada de uma diminuição da conexão da vegetação.

A maior conexão da vegetação nas áreas em estádio mais inicial de regeneração já era esperada, uma vez que nessas áreas o dossel mais baixo e menos denso propicia maior entrada de luz, que leva a uma maior densidade da folhagem no interior da mata, e com isso, menores espaços sem preenchimento por folhagem. A conexão da vegetação é uma característica estrutural que influencia o deslocamento de animais que se locomovem pela vegetação ou animais voadores. Para animais como os pequenos mamíferos arborícolas neotropicais, que raramente saltam de um galho a outro para se movimentar (Cunha & Vieira 2002), uma maior conexão facilitaria o deslocamento pela vegetação. Por outro lado, para animais voadores como morcegos, uma maior conexão pode dificultar o vôo (Spada *et al.* 2008). De fato, alguns trabalhos nos neotrópicos mostram que a riqueza e abundância de morcegos está negativamente relacionada à densidade da vegetação no sub-bosque (Faria 2002, Pardini *et al.* 2009), enquanto que a riqueza e abundância de pequenos mamíferos têm relação geralmente positiva com essa variável (Malcolm 1995, Lambert *et al.* 2006, Pardini *et al.* 2005), bem como com medidas de conexão da vegetação (Grelle 2003, Fonseca & Robinson 1990).

Em geral, em florestas neotropicais, a biomassa, produção e decomposição da serapilheira não variam consistentemente entre estádios de regeneração, quando excluídas áreas com menos de cinco anos de regeneração após corte raso, as quais apresentam menor produção de serapilheira (Ostertag *et al.* 2008, Negrete-Yankelevich *et al.* 2007, 2008, Barlow *et al.* 2007b, Lawrence 2005). A variação da produção e da decomposição da serapilheira durante o processo de regeneração podem seguir padrões complexos e não-lineares (Köhler *et al.* 2008, Xuluc-Tolosa *et al.* 2003, Ewel 1976), e

podem ser influenciadas pela qualidade da serapilheira (determinada pelas espécies de plantas que a produzem e pela qualidade do solo), condições climáticas e microclimáticas locais, bem como a composição e abundância dos organismos decompositores (Barlow *et al.* 2007b, Vasconcelos & Laurance 2005, Xuluc-Tolosa *et al.* 2003, Loranger *et al.* 2002, Aerts 1997, Ewel 1976). Na área de estudo, de fato não encontramos variação na biomassa do folhiço com a regeneração. No entanto, a profundidade do folhiço foi maior nas áreas mais maduras, o que pode ser devido ao tipo de material formador, uma vez que a composição de espécies arbóreas difere entre estádios de regeneração na área de estudo (Catharino *et al.* 2006). Ao contrário, em geral há um aumento de volume de galhadas no chão das florestas durante o processo de regeneração (DeWalt *et al.* 2003, Shifley *et al.* 1997, Saldarriaga *et al.* 1988), como observamos na área de estudo. Este aumento, no entanto, não se deveu ao número de galhadas, que não variou entre os estádios de regeneração, mas ao aumento no diâmetro das galhadas, dado o maior porte das árvores nos estádios mais tardios (Shifley *et al.* 1997).

O aumento na profundidade do folhiço e volume de galhadas que encontramos ao longo da regeneração deve afetar uma série de espécies associadas a esses recursos, as quais encontrariam limitações em áreas em estádios mais iniciais de regeneração. A altura do folhiço influencia positivamente a ocorrência, abundância ou riqueza de artrópodes do solo e também de vertebrados, principalmente de pequenos mamíferos terrestres e da herpetofauna, mas também da avifauna, tanto em florestas tropicais (Van Sluys *et al.* 2007, Vargas *et al.* 2007, Carvalho & Vasconcelos 1999, Fauth *et al.* 1989) quanto em outros biomas (Greenberg *et al.* 2007, Rittenhouse & Semlitsch 2007, Poole *et al.* 2003, Brannon 2000, Block & Morrison 1998, Dickman 1995). Assim como para a altura do folhiço, o volume de galhadas é importante para a fauna que utiliza os solos das florestas, tanto invertebrados quanto vertebrados, retendo a umidade, melhorando a qualidade do solo, oferecendo alimento, locais para abrigo, locais para forrageamento de insetívoros e fungívoros ou orientando a locomoção, em florestas tropicais (Lambert *et al.* 2006, Lachat *et al.* 2006, Grove 2002a) ou em florestas temperadas ou boreais (Rittenhouse *et al.* 2008, Kappes *et al.* 2007, Jabin *et al.* 2004, Grove 2002b, Brannon 2000, McCay 2000, Amaranthus *et al.* 1994, Harmon *et al.* 1986).

Influência da regeneração sobre a disponibilidade de alimento e implicações para a fauna

Assim como para as características estruturais, as mudanças observadas na disponibilidade de alimento entre os estádios sucessionais estudados devem ter efeitos distintos sobre a fauna, dependendo se as espécies respondem à maior disponibilidade total de alimento encontrada nas áreas mais jovens, ou são especializadas em recursos característicos de matas maduras.

A biomassa de artrópodes no solo, mas não no sub-bosque, foi maior nas áreas de floresta em estádio mais inicial de regeneração. Nestas florestas a produtividade primária líquida é maior (Guariguata & Ostertag 2001), o que pode explicar a maior biomassa de artrópodes por um efeito cascata dos níveis inferiores aos superiores da cadeia trófica (*bottom-up*) (Hunter & Price 1992), como observado em áreas de floresta tropical em Porto Rico (Yang *et al.* 2007) e em outros ecossistemas terrestres com diversos organismos (e.g. Polis *et al.* 1998, Jaksic *et al.* 1997, Stiling & Rossi 1997). Além desse trabalho, outros que quantificaram a biomassa ou abundância total de artrópodes em florestas tropicais ou temperadas também encontraram maiores valores em áreas de mata mais jovem, perturbada ou sujeita a efeito de borda, no sub-bosque (Malcolm 1997, Lambert *et al.* 2006) ou no chão das florestas (Cardoso *et al.* 2007, Horn *et al.* 2005, Keller *et al.* 2003). Ao contrário, alguns trabalhos atribuem diferenças na composição de espécies, riqueza ou abundância de artrópodes terrestres a variáveis associadas ao folhiço (Yang *et al.* 2007, Carvalho & Vasconcelos 1999, Didham *et al.* 1998) ou a galhadas (Kappes *et al.* 2007, Varady-Szabo & Buddle 2006, Jabin *et al.* 2004). Entretanto, nenhum desses estudos compara áreas em diferentes estádios de regeneração. Observamos que tanto a profundidade do folhiço quanto o volume de galhadas tendem a ser maiores nas áreas mais maduras, enquanto que a biomassa de artrópodes no solo segue o padrão inverso, sendo maior nos estádios mais iniciais. Isso indica que, aparentemente, ao longo do processo de regeneração, a produtividade primária é mais importante para definir a biomassa total de artrópodes no solo do que as características do solo relacionadas ao folhiço ou às galhadas. Além disso, outros trabalhos observaram um aumento na riqueza de espécies de artrópodes ou uma mudança na composição de espécies ao longo da regeneração (Uehara-Prado *et al.* 2009, Bihn *et al.* 2008, Barlow *et al.* 2007a, Silva *et al.* 2007, Nogueira *et al.* 2006, mas

veja Ohsawa 2005), o que mostra que além da quantidade, a qualidade dos artrópodes disponíveis aos insetívoros pode diferir entre essas áreas.

Uma maior disponibilidade total de frutos no sub-bosque em estádios mais iniciais de regeneração, assim como observamos na área de estudo, também foi encontrada em outras localidades de floresta neotropical (DeWalt *et al.* 2003, Blake & Loiselle 1991, Levey 1988a). Assim como para os artrópodes, isso deve estar ligado à maior produtividade primária líquida nessas áreas, especialmente no sub-bosque, onde há maior disponibilidade de luz nas áreas em estádios mais iniciais de regeneração. No entanto, na área de estudo essa relação é em grande parte devida a *Psychotria suterella*, que representou 55,7% do total de indivíduos amostrados, sendo um arbusto ou arvoreta muito comum nas áreas de mata mais jovem da Reserva (Alves & Metzger 2006, Catharino *et al.* 2006), onde a encontramos com maior número de indivíduos frutificando. Isso deve significar maior disponibilidade de alimento para uma série de frugívoros, uma vez que apesar da presença de alcalóides ser comum no gênero (Pasquali *et al.* 2006), os frutos de espécies de *Psychotria* são consumidos por várias espécies animais (e.g. Lessa & Costa *no prelo*, Almeida *et al.* 2006, Richard & Rada 2006, Poulin *et al.* 1999, Leal & Oliveira 1998). Por outro lado, nas áreas em estádios mais avançados encontramos maior número de indivíduos frutificando e de frutos da palmeira de sub-bosque *Geonoma pohliana* (a terceira espécie com o maior número de indivíduos frutificando), sendo que uma maior abundância de palmeiras em áreas maduras é recorrente em florestas neotropicais (DeWalt *et al.* 2003, Guariguata *et al.* 1997). Assim, espécies que dependem de frutos de palmeiras, considerados recursos-chave nas florestas tropicais (Terborgh 1986, Snow 1981), devem se beneficiar em áreas mais maduras. Além disso, a produção de frutos é sazonal (Ting *et al.* 2008), e essa variação sazonal parece ser mais acentuada em áreas secundárias que em áreas maduras (Levey 1988a), o que, apesar da maior abundância total encontrada nas áreas secundárias, pode dificultar a manutenção de populações de frugívoros ao longo do ano nessas áreas, em vista da escassez de frutos proporcionalmente mais acentuada que em áreas maduras.

Essas modificações observadas tanto na disponibilidade de artrópodes quanto de frutos devem influenciar grande quantidade de espécies da fauna que utilizam esses recursos como alimento. De fato, uma maior disponibilidade total de artrópodes ou maior disponibilidade de espécies ou grupos específicos de artrópodes pode influenciar

positivamente a abundância, riqueza, padrões de deslocamento, crescimento, sobrevivência e reprodução de diversas espécies de vertebrados em florestas tropicais (Naxara *et al.* 2009, Lambert *et al.* 2006, Bergallo & Magnusson 2004, 2002, 1999) ou em outros biomas (Marcello *et al.* 2008, Ober & Hayes 2008, Traba *et al.* 2008, Kerbiriou & Julliard 2007, Layme *et al.* 2004, Rodenhouse & Holmes 1992). Da mesma forma, a disponibilidade total de frutos ou a disponibilidade de espécies ou tipos específicos de frutos pode influenciar positivamente a abundância, riqueza, padrão de atividade, reprodução, sobrevivência e crescimento de aves e mamíferos frugívoros, tanto em florestas tropicais (Vargas-Contreras *et al.* 2009, Oliveira & Ferrari 2008, Lambert *et al.* 2006, Tweheyo & Lye 2005, Bergallo & Magnusson 2004, 2002, 1999, Solorzano *et al.* 2000, Adler 1998, Levey 1988a, b) quanto em outros biomas (Guitian & Munilla 2008, Kissling *et al.* 2007).

Implicações para a conservação

Os trabalhos que quantificam as mudanças na fauna durante a regeneração em florestas tropicais mostram que a riqueza se recupera muito mais rapidamente que a composição de espécies, ou seja, com poucos anos de regeneração ocorre um aumento do número de espécies, que atinge valores comparáveis aos encontrados em matas maduras, mas muitas das espécies presentes em áreas mais maduras não são encontradas em áreas mais jovens e vice-versa (Dunn 2004). Com o decorrer da regeneração, ocorrem mudanças na composição de espécies, com a diminuição da abundância e número de espécies generalistas ou características de biomas abertos, e aumento das espécies especialistas da fauna nativa (Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Barlow *et al.* 2007a, Bowen *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2007, Dunn 2004, Jenkins *et al.* 2003, Lawton *et al.* 1998, Bowman *et al.* 1990). Encontramos diferenças em características de estrutura da floresta e disponibilidade de alimento que são importantes para a fauna, indicando que essa substituição de espécies ao longo da regeneração pode ser mediada por esses fatores. Espécies que não dependem de recursos característicos de áreas maduras, se beneficiariam com a maior disponibilidade total de alimento encontrada nos estádios mais iniciais de regeneração, que deve ser resultado da maior produtividade primária líquida dessas áreas (Guariguata & Ostertag 2001). Da mesma forma, espécies que dependem de maior conexão da vegetação para se locomover também seriam beneficiadas nas matas mais jovens. Por outro lado, espécies que

dependem de características específicas de matas maduras, como maior profundidade do folhiço, maior volume de galhadas, maiores espaços para o voo, ou maior disponibilidade de determinados recursos, como nesse caso os frutos da palmeira *Geonoma pohliana*, encontrariam limitações em áreas em estádio mais inicial de regeneração, sendo encontradas apenas, ou em maior abundância, em áreas mais maduras.

A capacidade de regeneração das florestas tropicais é considerada alta, desde que as fontes de propágulos sejam próximas e a intensidade de uso do solo antes do abandono não tenha sido severa (Guariguata & Ostertag 2001). A Mata Atlântica, entretanto, está inserida na região historicamente mais explorada do Brasil, o litoral leste, onde o solo já foi submetido a intenso uso (Dean 1996) e a vegetação encontra-se altamente fragmentada (Ribeiro *et al.* 2009, SOS Mata Atlântica & INPE 2009). A área de estudo, a Reserva Florestal do Morro Grande, embora inserida na região mais preservada da Mata Atlântica (Ribeiro *et al.* 2009), não foge a esse padrão, tendo sido intensamente explorada para a extração de madeira, agricultura e pecuária do século XVII até o início do século XX (Metzger *et al.* 2006). Enquanto alguns trabalhos que quantificam modificações na vegetação durante a regeneração em áreas de floresta neotropical pouco fragmentada e com solo submetido a pouco uso estimam cerca de 70 anos para a floresta adquirir características estruturais próximas às de áreas maduras (DeWalt *et al.* 2003, Guariguata & Ostertag 2001, Hughes *et al.* 1999), na área de estudo encontramos diferenças estruturais e funcionais entre áreas maduras e áreas com mais de 80 anos de regeneração. Isso evidencia a fragilidade desse ecossistema e a necessidade de proteção dos raros remanescentes de Mata Atlântica madura. Tendo sido reduzida a apenas 11,7% de sua área original, a maior parte em fragmentos pequenos (Ribeiro *et al.* 2009), o efeito de borda e o isolamento dos remanescentes podem dificultar ou impedir a regeneração nesse bioma, ou mesmo levar a um processo de sucessão retrogressiva, que pode levar os remanescentes a adquirir características de floresta secundária mesmo sem intervenção humana direta (Lopes *et al.* 2009, Santos *et al.* 2008, Tabarelli *et al.* 1999, Tilman *et al.* 1994).

Por outro lado, apesar das florestas secundárias não serem suficientes para a manutenção de determinadas espécies que dependem de características de floresta madura (Laurance 2007, Brook *et al.* 2006, Gardner *et al.* 2007), podem ser de grande importância para a conservação da biodiversidade, considerando a grande

disponibilidade de alimentos e maior conexão da vegetação, aspectos que favorecem certas espécies ou grupos de espécies (Pardini *et al.* 2009, Barlow *et al.* 2007a, Corlett 1995). Na realidade, as características estruturais e de disponibilidade de recursos encontradas em áreas secundárias também são encontradas, embora em menor proporção, em áreas maduras, por exemplo, em clareiras naturais causadas pela queda de árvores (Whitmore 1989, Levey 1988b, Denslow 1987). Assim, as matas secundárias são um importante instrumento de aumento de área e de conectividade nas paisagens de florestas tropicais já largamente alteradas, como na Mata Atlântica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adler, G. H. 1998. Impacts of resource abundance on populations of a tropical forest rodent. Ecology. 79: 242-254.

Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. Oikos. 79: 439-449.

Almeida, E. M., Costa, P. F., Buckeridge, M. S. & Alves, M. A. S. 2006. Potential bird dispersers of *Psychotria* in a area of Atlantic forest on Ilha Grande, RJ, Southeastern Brazil: biochemical analysis of the fruits. Brazilian Journal of Biology. 66(1A): 1-8.

Alves, L. F. & Metzger, J. P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00406022006.

Alves-Costa, C. P., Fonseca, G. A. B. & Christofaro, C. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in southeastern Brazil. Journal of Mammalogy. 85: 478-482.

Amaranthus, M., Trappe, J. M., Bednar, L. & Arthur, D. 1994. Hypogeal fungal production in mature Douglas-fir forest fragments and surrounding plantations and its relation to coarse woody debris and animal mycophagy. Canadian Journal of Forest Research. 24: 2157-2165.

Aragaki, S. & Mantovani, W. 1998. Caracterização do clima e da vegetação de remanescente florestal no planalto paulistano (SP). Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. Publicações ACIESP. 104: 25-36.

Barbosa, L. M. & Nunes, J. A. (coords). 2000. Atlas das unidades de conservação ambiental do Estado de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.

Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., Parry, L., Peters, S. L., Ribeiro-Junior, M. A., da Silva, M. N. F., da Silva Motta, C. & Peres, C. A. 2007a. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. Proceedings of the National Academy of Sciences. 104: 18555–18560.

Barlow, J., Gardner, T. A., Ferreira, L. V. & Peres, C. A. 2007b. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. Forest Ecology and Management. 247: 91-97.

Bar-Ness, Y. D. 2005. Crown structure and the canopy arthropod biodiversity of 100 year old and old growth Tasmanian *Eucalyptus obliqua*. Dissertação de Mestrado. University of Tasmania, Hobart.

Beard, K. H., McCullough, S. & Eschtruth, A. K. 2003. Quantitative assessment of habitat preferences for the Puerto Rican terrestrial frog, *Eleutherodactylus coqui*. Journal of Herpetology. 37: 10-17.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 2004. Factors affecting the use of space by two rodent species in Brazilian Atlantic forest. Mammalia. 68: 121-132.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 2002. Effects of weather and food availability on the condition and growth of two species of rodents in Southeastern Brazil. Mammalia. 66: 17-31.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in Southeastern Brazil. Journal of Mammalogy. 80: 472-486.

Bihn, J. H., Verhaagh, M., Brändle, M. & Brandl, R. 2008. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. Biological Conservation. 141: 733-743.

Blake, J. C. & Loiselle, B. A. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. AUK. 108: 114-130.

Block, W. M. Morrison, M. L. 1998. Habitat relationships of amphibians and reptiles in California oak woodlands. Journal of Herpetology. 32: 51-60.

Bolker, B. 2007. Ecological models and data in R. Princeton University Press, Princeton.

Bowen, M. E, McAlpine, C. A., House, A. P. N. & Smith, G. C. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: a review of their habitat values for recovering forest fauna. Biological Conservation. 140: 273-296.

Bowman, D. M. J. S., Woinarski, J. C. Z., Sands, D. P. A., Wells, A. & McShane, V. J. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: responses of birds, butterflies and reptiles. Journal of Biogeography. 17: 227-239.

Brannon, M.P. 2000. Niche relationships of two syntopic species of shrews, Sorex fumeus and S. cinereus, in the Southern Appalachian mountains. Journal of Mammalogy. 81: 1053-1061.

Brook, B. W., Bradshaw, C. J. A., Koh, L. P. & Sodhi, N. S. 2006. Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics. Biotropica 38: 302-305.

Brook, B. W., Sodhi, N. S. & Ng, P. K. L. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. Nature. 424: 420-423.

Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G. & Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. Conservation Biology. 16: 909-923.

Brown, S. & Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology. 6: 1-32.

Caldwell, J. P. & Vitt, L. J. 1999. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards in a transitional northern Amazonian rain forest. Oikos. 84: 383-397.

Cardoso, P., Borges, P. A. V. & Gaspar, C. 2007. Biotic integrity of the arthropod communities in the natural forests of Azores. Biodiversity and Conservation. 16: 2883-2901.

Carvalho, F. M. V., Fernandez, F. A. S. & Nessimian, J. L. 2005. Food habitats of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. Mammalian Biology. 70: 366-375.

Carvalho, K. S. & Vasconcelos, H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. Biological Conservation 91: 151-157.

Catharino, E. L. M., Bernacci, L. C., Franco, G. A. D. C., Durigan, G. & Metzger, J. P. 2006. Aspectos da composição e diversidade do componente arbóreo das florestas da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Biota Neotropica, 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00306022006.

Chazdon, R. L., Letcher, S. G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. Philosophical Transactions of the Royal Society - B. 362: 273-289.

Chung, A. Y. C., Eggleton, P., Speight, M. R., Hammond, P. M. & Chey, V. K. 2000. The diversity of beetle assemblages in different habitat types in Sabah, Malaysia. Bulletin of Entomological Research. 90: 475-496.

Clark, D. B. 1996. Abolishing virginity. Journal of Tropical Ecology. 12: 735-739.

Corlett, R. T. 1995. Tropical secondary forests. Progress in Physical Geography. 19: 159-172.

Crawley, M. J. 2007. The R book. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.

Cunha, A. A. & Vieira, M. V. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. Journal of Zoology. 258: 419-426.

Dean, W. 1996. A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira. Companhia das Letras, São Paulo. 484p.

Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics. 18: 431-451.

DeWalt, S. J., Maliakal, S. K. & Denslow, J. S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. Forest Ecology and Management. 182: 139-151.

Dial, R. J., Ellwood, M. D. F, Turner, E. C. & Foster, W. A. 2006. Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. Biotropica. 38: 643-652.

Dickman, C.R. 1995. Diets and habitat preferences of 3 species of crocidurine shrews in arid southern Africa. Journal of Zoology. 237: 499-514.

Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P. & Stork, N. E. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. Ecological Monographs. 68: 295-323.

Dirzo, R. & Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. Annual Review of Environmental Resources. 28: 137-167.

Dubost, G. & Henry, O. 2006. Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. Journal of Tropical Ecology. 22: 641-651.

Dunn, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. Conservation Biology. 18: 302-309.

Duraes, R. & Marini, M. A. 2005. A quantitative assessment of bird diets in the Brazilian Atlantic Forest, with recommendations for future diet studies. Ornitologia Neotropical. 16: 65-83.

Estrada, A., Coates-Estrada, R. & Meritt, D. 1994. Non-flying mammals and landscape changes in the tropical rain-forest region of Los Tuxtlas, Mexico. Ecography: 17: 229–241.

Ewel, J. J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. Journal of Ecology. 64: 293-308.

Facure, K. G., Giaretta, A. A. & Monteiro, E. L. A. 2003. Food habits of the crab-eating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. Mammalia. 67: 503-511.

Faria, D. 2002. Comunidades de morcegos em uma paisagem fragmentada da mata Atlântica do sul da Bahia, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

Faria, D., Mariano-Neto, E., Martini, A. M. Z., Ortiz, J. V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M. L. B. & Baumgarten, J. 2009. Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. Forest Ecology and Management. 257: 2226-2234.

Fauth, J. E., Crother, B. I. & Slowinski, J. B. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf-litter herpetofauna. Biotropica. 21: 178-185.

Fonseca, G. A. B. & Robinson, J. G. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. Biological Conservation. 53: 265-294.

Gardner, T. A., Barlow, J., Parry, L. W. & Peres, C. A. 2007. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. Biotropica. 39: 25-3.

Greenberg, C. H., Tomcho, A. L., Lanham, J. D., Waldrop, T. A., Tomcho, J., Phillips, R. J. & Simon, D. 2007. Short-term effects of fire and other fuel reduction treatments on breeding birds in a southern Appalachian upland hardwood forest. Journal of Wildlife Management. 71: 1906-1916.

Grelle, C. E. V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 38: 81-85.

Grove, S. J. 2002a. Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. Ecological Indicators. 1: 171-188.

Grove, S. J. 2002b. Saproxylic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. Annual Review of Ecology and Systematics. 33: 1-23.

Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M. & Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. Plant Ecology. 132: 107-120.

Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management. 148: 185-206.

Guitian, J. & Munilla, I. 2008. Resource tracking by avian frugivores in mountain habitats of northern Spain. Oikos. 117: 265-272.

Harmon, M. E., Franklin, J. F. & Swanson, J. F. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research. 15: 133-302.

Herrera, L. G., Gutierrez, E., Hobson, K. A., Altube, B., Diaz, W. G. & Sanchez-Cordero, V. 2002. Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats. Oecologia. 133: 280-287.

Hill, J. K., Hamer, K. C., Lace, L. A. & Banham, W. M. T. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. Journal of Applied Ecology. 32: 754-760.

Hillers, A., Veith, M. & Rodelt, M. O. 2008. Effects of forest fragmentation and habitat degradation on west African leaf-litter frogs. Conservation Biology. 22: 762-772.

Horn, S. Hanula, J. L. & Ulyshen, M. D. 2005. Abundance of green tree frogs and insects in artificial canopy gaps in a bottomland hardwood forest. American Midland Naturalist. 153: 321-326.

Hughes, R. F., Kauffman, J. B. & Jaramillo, V. J. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of México. Ecology. 80: 1892-1907.

Hunter, M. D. & Price, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. Ecology. 73: 724-732.

Jabin, M., Mohr, D., Kappes, H. & Topp, W. 2004. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak–beech forest. Forest Ecology and Management. 194: 61-69.

Jaksic, F. M., Silva, S. I., Meserve, P. L. & Gutierrez, J. R. 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. Oikos. 78: 341-354.

Jenkins, R. K. B., Roettcher, K. & Corti, G. 2003. The influence of stand age on wildlife habitat use in exotic teak tree *Tectona grandis* plantations. Biodiversity and Conservation. 12: 975-990.

Kammesheidt, L. 2002. Perspectives on secondary forest management in tropical humid lowland America. Ambio 31: 243-250.

Kappes, H., Catalano, C. & Topp, W. 2007. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests. Applied Soil Ecology. 36: 190-198.

Keller, J. K., Richmond, M. E. & Smith, C. R. 2003. An explanation of patterns of breeding bird species richness and density following clearcutting in northeastern USA forests. Forest Ecology and Management. 174: 541-564.

Kerbiriou, C. & Julliard, R. 2007. Demographic consequences of prey availability and diet of Red-billed Choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. Bird Study. 54: 296-306.

Kissling, W. D., Rahbek, C. & Bohning-Gaese, K. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. 274: 799-808.

Köhler, L., Hölscher, D. & Leuschner, C. 2008. High litterfall in old-growth and secondary upper montane forest of Costa Rica. Plant Ecology. 199: 163-173.

Lachat, T., Nagel, P., Cakpo, Y., Attignon, S., Goergen, G., Sinsin, B. & Peveling, R. 2006. Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. Forest Ecology and Management. 255: 27-38.

Lambert, T. D., Malcolm, J. R. & Zimmerman, B. L. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. Journal of Mammalogy. 87: 766-776.

Laurance, W. F. 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? Trends in Ecology and Evolution. 22: 65-70.

Laurance, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. Biological Conservation. 91: 109-117

Lawrence, D. 2005. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of southern Mexico. Biotropica. 37: 561-570.

Lawton, J. H., Bignell, D. E., Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., Hodda, M., Holt, R. D., Larsen, T. B., Mawdsley, N. A., Stork, N. E., Srivastava, D. S. & Watt, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature. 391: 72-76.

Layme, V. M. G., Lima, A. P. & Magnusson, W. E. 2004. Effects of fire, food availability and vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna. Journal of Tropical Ecology. 20: 183-187.

Leal, I. R. & Oliveira, P. S. 1998. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in Cerrado vegetation in southeast Brazil. Biotropica. 30: 170-178.

Leiner, N. O. & Silva, W. R. 2007. Seasonal variation in the diet of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. Journal of Mammalogy. 88:158-164.

Leme, A. 2001. Foraging patterns and resource use in four sympatric species of antwrens. Journal of Field Ornitology. 72: 221-227.

Lessa, L. G. & Costa, F. N. *no prelo*. Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. Mammalian Biology.

Levey, D. J. 1988a. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. Ecological Monographs. 58: 251-269.

Levey, D. J. 1988b. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. Ecology. 69: 1076-1089.

Liebsch, D., Marques, M. C. R. & Goldenberg, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. Biological Conservation. 141: 1717-1725.

Lopes, A. V., Girão, L. C., Santos, B. A., Peres, C. A. & Tabarelli, M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. Biological Conservation. 142: 1154-1165.

Loranger, G., Ponge, J-F., Imbert, D. & Lavelle, P. 2002. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. Biology and Fertility of Soils. 35: 247-252.

Malcolm, J. R. 1997. Insect biomass in Amazonian forest fragments. Em: Stork, N. E., Adis, J., Didham, R. K. (eds.), Canopy Arthropods. Chapman & Hall, London. pp. 510-533.

Malcolm. J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. Em: Lowman, M. D., Nadkarni, N. M. (eds.), Forest canopies. Academic Press, San Diego. pp. 179-197.

Marcello, G. J., Wilder, S. M. & Meikle, D. B. 2008. Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape. Journal of Animal Ecology. 77: 41-46.

McCay, T. S. 2000. Use of woody debris by cotton mice (*Peromyscus gossypinus*) in a southeastern pine forest. Journal of Mammalogy. 81: 527-535.

McGlynn, T. P., Fawcett, R. M. & Clark, D. A. 2009. Litter biomass and nutrient determinants of ant density, nest size, and growth in a Costa Rican tropical wet forest. Biotropica. 41: 234-240.

Metzger, J. P., Alves, L. F., Willian, G., Teixeira, A. M. G., Simões, S. L. C. & Catharino, E. L. M. 2006. Uma área de relevante interesse biológico, porém pouco conhecida: a Reserva Florestal do Morro Grande. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00206022006.

Naxara, L., Pinotti, B. T. & Pardini, R. 2009. Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic forest. Journal of Mammalogy. 90: 404-415.

Negrete-Yankelevich, S., Fragoso, C., Newton, A. C. & Heal, O. W. 2007. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican Cloud Forest. Applied Soil Ecology. 35: 340-355.

Negrete-Yankelevich, S., Fragoso, C., Newton, A. C., Russell, G. & Heal, O. W. 2008. Decomposition and macroinvertebrates in experimental litter along a secondary chronosequence of tropical montane forest. Biology and Fertility os Soils. 44: 853-861.

Nepstad, D. C., Uhl, C. & Serrão, E. A. S. 1991. Recuperation of a degraded Amazon landscape: forest recovery and agricultural restoration. Ambio. 20: 248-255.

Nogueira, A. A., Pinto-da-Rocha, R. & Brescovit, A. 2006. Comunidade de aranhas orbitelas (Araneae, Arachnida) na região da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, São Paulo, Brasil. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00906022006.

Ober, H. K. & Hayes, J. P. 2008. Prey selection by bats in forests of western Oregon. Journal of Mammalogy. 89: 1191-1200.

Ohsawa, M. 2005. Species richness and composition of Curculionidae (Coleoptera) in a conifer plantation, secondary forest, and old-growth forest in the central mountainous region of Japan. Ecological Research. 20: 632-645.

Oliveira, A. & Ferrari, S. 2008. Habitat exploitation by free-ranging *Saguinus niger* in eastern Amazonia. International Journal of Primatology. 29: 1499-1510.

Ostertag, R., Marín-Spiotta, E., Silver, W. L. & Schulten, J. 2008. Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. Ecosystems. 11: 701-714.

Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano-Neto, E, Paciencia, M. L. B., Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. Biological Conservation. 142: 1178-1190.

Pardini, R., Souza, S. M., Braga-Neto, R. & Metzger, J. P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. Biological Conservation. 124: 253-266.

Pasquali, G., Porto, D. D. & Fett-Neto, A. G. 2006. Metabolic engineering of cell cultures versus whole plant complexity in production of bioactive monoterpene indole alkaloids: recent progress related to old dilemma. Journal of Bioscience and Bioengineering. 101: 287-296.

Peres, C. A. 1992. Prey-capture benefits in a mixed-species group of Amazonian tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*. Behavioral Ecology and Sociobiology. 31: 339-347.

Pimm, S. L. & Raven, P. 2000. Extinction by numbers. Nature. 403: 843-845.
Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L. & Brooks, T. M. 1995. The future of biodiversity. Science. 269: 347-350.
Polis, G. A., Hurd, S. D., Jackson, C. T. & Sanchez-Piñero, F. 1998. Multifactor population limitation: variable spatial and temporal control of spiders on Gulf of California islands. Ecology. 79: 490-502.
Poole, A., Gormally, A. & Skeffington, M. S. 2003. The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. Forest Ecology and Management. 177: 207-220.
Poulin, B, & Lefebvre, G. 1996. Dietary relationships of migrant and resident birds from a humid forest in central Panama. AUK. 113: 277-287.
Poulin, B., Wright, S. J., Lefebvre, G. & Calderon, O. 1999. Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. Journal of Tropical Ecology. 15: 213-227.
Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. Biological Conservation. 142: 1141-1153.
Richard, E. & Rada, F. F. 2006. Fruit preference analysis in the diet of the brown brocket deer *Mazama gouazoubira* Fischer (Mammalia, Cervidae), in a secondary Yungas environment (Tucumás - Argentina). Ecología Aplicada. 5: 111-117.
Rittenhouse, T. A. G., Harper, E. B., Rehard, L. R. & Semlitsch, R. D. 2008. The role of microhabitats in the desiccation and survival of anurans in recently harvested oak-hickory forest. Copeia. 2008: 807-814.
Rittenhouse, T. A. G. & Semlitsch, R. D. 2007. Postbreeding habitat use of wood frogs in a Missouri oak-hickory forest. Journal of Herpetology. 41: 645-653.
Rodenhouse, N. L. & Holmes, R. T. 1992. Results of experimental and natural food reductions for breeding Black-throated Blue Warblers. Ecology. 73: 357-372.
Saldarriaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L. & Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology. 76: 938-958.
Santos, B. S., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. Biological Conservation 141: 249-260.
Sayer, E. J., Tanner, E. V. J. & Lacey, A.L. 2006. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. Forest Ecology and Management. 229: 285-293.
Schwarzkopf, L. & Rylands, A. B. 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. Biological Conservation. 48: 1–12.
Shifley, S. R., Brookshire, B. L., Larsen, D. R. & Herbeck, L. A. 1997. Snags and down wood in Missouri old-growth and mature second-growth forests. Northern Journal of Applied Forestry. 14: 165-172.
Silva, R. R., Feitosa, R. S. M. & Eberhardt, F. 2007. Reduced ant diversity along a habitat regeneration gradient in the southern Brazilian Atlantic Forest. Forest Ecology and Management. 240: 61-69.
Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. Biotropica. 13: 1-14.

Solorzano, S., Castillo, S., Valverde, T. & Avila, L. 2000. Quetzal abundance in relation to fruit availability in a cloud forest in southeastern Mexico. Biotropica. 32: 523-532.

SOS Mata Atlântica & INPE. 2009. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: período 2005-2008. Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. São Paulo.

Spada, M., Szentkuti, S., Zambelli, N., Mattei-Roesli, M., Moretti, M., Bontadina, F., Aelettaz, R., Tosi, G. & Martinoli, A. 2008. Roost selection by non-breeding Leisler's bats (*Nyctalus leisleri*) in montane woodlands: implications for habitat management. Acta Chiropterologica. 10: 81-88.

Stiling, P. & Rossi, A. M. 1997. Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. Ecology. 78: 1602-1606.

Tabarelli, M., Mantovani, W. & Peres, C. A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guil structure in the montane forest of southeastern Brazil. Biological Conservation. 91: 119-127.

Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. Em Soulé, M. E. (ed.). Conservation Biology. Sinauer, Sanderland. pp. 330-334.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. & Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. Nature. 371: 65-66.

Ting, S., Hartley, S. & Burns, K. C. 2008. Global patterns in fruiting seasons. Global Ecology and Biogeography. 17: 648-657.

Traba, J., Morales, M. B., Morena, E. L. G., Delgado, M. P. & Kristin, A. 2008. Selection of breeding territory by little bustard (*Tetrax tetrax*) males in Central Spain: the role of arthropod availability. Ecological Research. 23: 615-622.

Tutin, C. E. G., Ham, R. M., White, L. J. T. & Harrison, M. J. S. 1997. The primate community of the Lope Reserve, Gabon: Diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass. American Journal of Primatology. 42: 1-24.

Tweheyo, M. & Lye, K. A. 2005. Patterns of frugivory of the Budongo forest chimpanzees, Uganda. African Journal of Ecology. 43: 282-290.

Uehara-Prado, M., Fernandes, J. O., Bello, A, M., Machado, G., Santos, A. J., Vaz-de-Mello, F. Z. & Freitas, A. V. L. 2009. Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. Biological Conservation. 142: 1220-1228.

Van Sluys, M., Vrcibradic, D., Alves, M. A. S., Bergallo, H.G. & Rocha, C. F. D. 2007. Ecological parameters of the leaf-litter frog community of an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande, Rio de Janeiro state, Brazil. Austral Ecology. 32: 254-260.

Van Wagner, C. E. 1968. The line transect method in forest fuel sampling. Forest Science. 14: 20-26.

Varady-Szabo, H. & Buddle, C. M. 2006. On the relationships between ground-dwelling spider (Araneae) assemblages and dead wood in a northern sugar maple forest. Biodiversity and Conservation. 15: 4119-4141.

Vargas, A. B., Mayhe-Nunes, A. J., Queiroz, J. M., Souza, G. O. & Ramos, E. F. 2007. Effects of environmental factors on the ant fauna of Restinga community in Rio de Janeiro, Brazil. Neotropical Entomology. 36: 28-37.

Vargas-Contreras, J. A., Medellin, R. A., Escalona-Segura, G. & Interian-Sosa, L. 2009. Vegetation complexity and bat-plant dispersal in Calakmul, Mexico. Journal of Natural History. 43: 219-243.

Vasconcelos, H. L. & Laurance, W. F. 2005. Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. Oecologia. 144: 456-462.

Veloso, H. P., Rangel Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. A. & Esposito, M. C. 2002. Life in shade: The ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar anoles. Copeia. 2002: 275-286.

Vonesh, J. R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. Biotropica. 33: 502-510.

Walker, J. S. 2007. Dietary specialization and fruit availability among frugivorous birds on Sulawesi. Ibis. 149: 345-356.

Williams, S. E., Marsh, H. & Winter, J. 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. Ecology. 83: 1317–1329.

Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology. 70: 536-538.

Whitmore, T. C. & Sayer, J. A. 1992. Deforestation and species extinction in tropical moist forests. Em: Whitmore, T. C. & Sayer, J. A. (eds.) Tropical deforestation and species extinction. Chapman and Hall, London.

Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. Trends in Ecology and Evolution. 20: 553-560.

Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. 2006a. The future of tropical forest species. Biotropica 38: 207-301.

Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. 2006b. The uncertain future of tropical forest species. Biotropica 38: 443-445.

Xuluc-Tolosa, F. J., Vester, H. F. M., Ramírez-Marcial, N., Castellanos-Albores, J. & Lawrence, D. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. Forest Ecology and Management. 174: 401-412.

Yang, X., Warren, M. & Zou, X. 2007. Fertilization responses of soil litter fauna and litter quantity, quality, and turnover in low and high elevation forests of Puerto Rico. Applied Soil Ecology. 37: 63-71.

Tabela 1: Resultados das análises com as variáveis dependentes de estrutura da floresta e disponibilidade de artrópodes e frutos considerando a variável independente categórica estádios de regeneração (M = médio, M/A = médio/avançado, A = avançado) e a variável independente contínua estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos – PCA1), na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Em negrito – p < 0,05; F para os modelos lineares gerais, X^2 para os modelos lineares generalizados.

	Análises com os estádios de regeneração					Análises com o PCA1	
	F ou X²(*)	p	Intervalos de confiança de 95%			F ou X²(*)	p
			M	MA	A		
Estratificação da vegetação – PCA1	**12,009**	**<0,001**	-1,188 a -0,204	-0,819 a 0,282	0,419 a 1,403	-	-
Conexão da vegetação	**20,293**	**<0,001**	-5,966 a -4,610	-7,322 a -5,806	-8,924 a -7,568	**37,821**	**<0,001**
Biomassa do folhiço	1,373	0,272				<0,001	0,999
Profundidade do folhiço	**5,183**	**0,013**	2,590 a 3,137	2,498 a 3,111	3,095 a 3,643	**18,139**	**<0,001**
Volume de galhadas	**3,402**	**0,049**	8,784 a 31,291	24,249 a 49,413	25,508 a 48,015	3,510	0,072
Número de galhadas	0,913*	0,633				1,207*	0,272
Biomassa de artrópodes no solo	1,152	0,239				**4,935**	**0,035**
Biomassa de artrópodes no sub-bosque	0,640	0,537				0,243	0,627
Riqueza de plantas frutificando	0,422	0,661				0,848	0,367
Número total de indivíduos frutificando	**15,446***	**<0,001**	50,01 a 80,51	42,38 a 73,06	25,04 a 41,40	**12,708***	**<0,001**
Número total de frutos	1,590*	0,452				2,064*	0,151
Indivíduos de *Psychotria suterella* (Rubiaceae)	**32,882***	**<0,001**	28,38 a 68,27	22,63 a 61,61	3,69 a 10,12	**12,480***	**<0,001**
Frutos de *Psychotria suterella* (Rubiaceae)	**22,778***	**<0,001**	3143,8 a 12993,1	1936,9 a 9740,6	212,1 a 877,8	**10,178***	**0,001**
Indivíduos de *Pleurostachys* cf. *urvillei* (Cyperaceae)	0,465*	0,792				0,018*	0,894
Frutos de *Pleurostachys* cf. *urvillei* (Cyperaceae)	1,901*	0,386				0,304*	0,581
Indivíduos de *Geonoma pohliana* (Arecaceae)	**6,821***	**0,033**	0,422 a 4,319	0,781 a 9,298	3,505 a 26,717	**11,594***	**0,001**
Frutos de *Geonoma pohliana* (Arecaceae)	2,962*	0,227				**8,413***	**0,004**

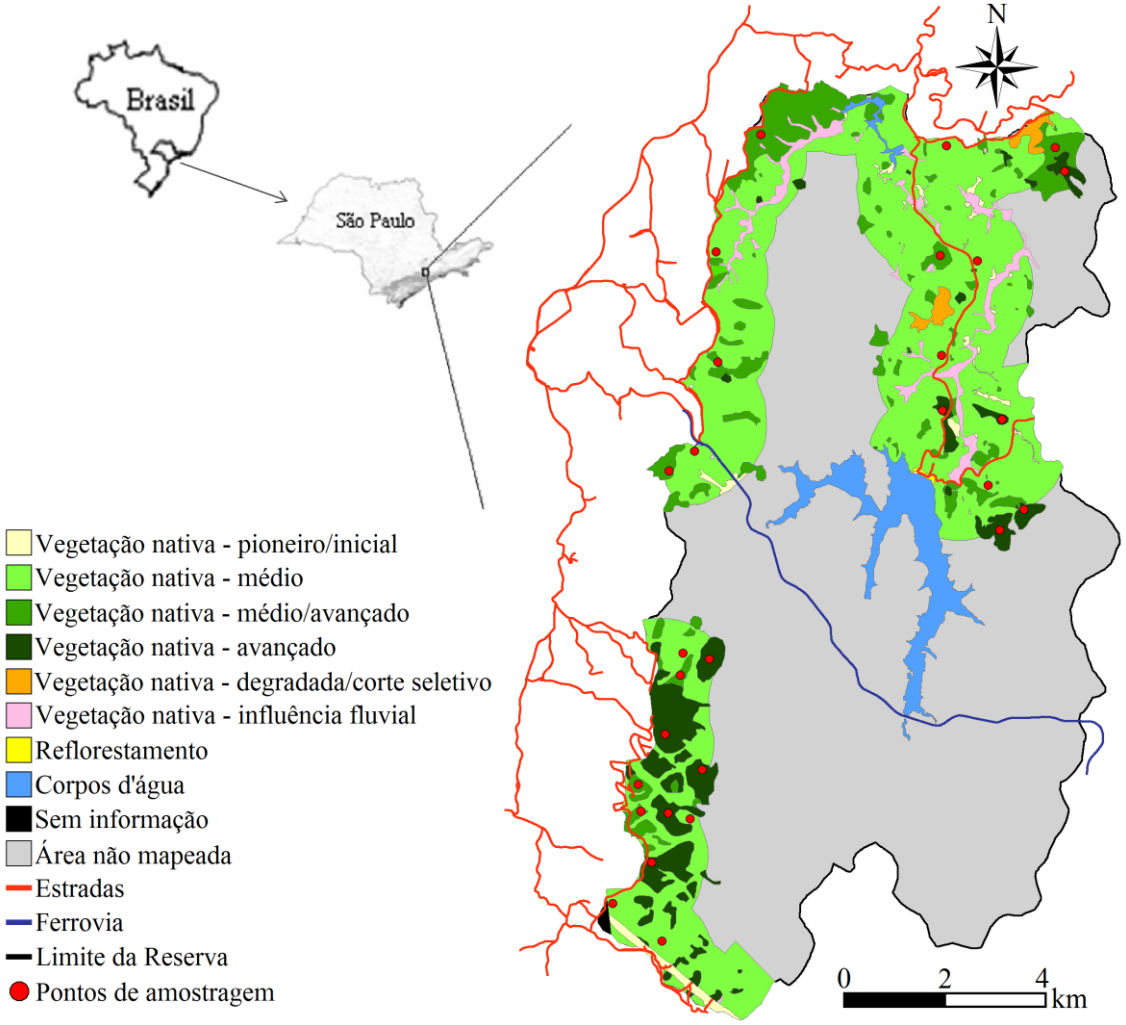


Figura 1: Mapa de cobertura do solo em uma área de 1 km ao redor das estradas obtido a partir da interpretação de fotografias aéreas e visitas a campo na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP.

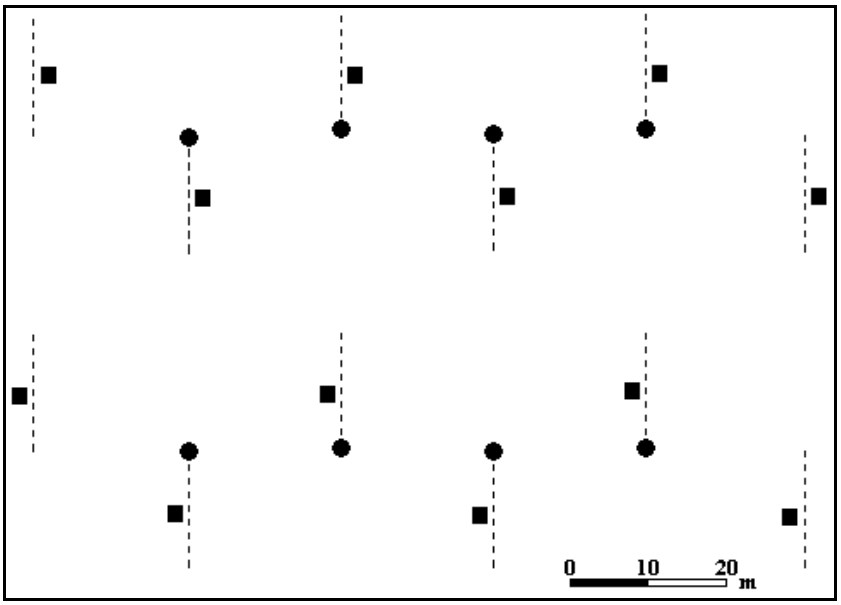


Figura 2: Esquema da distribuição dos transectos e pontos de amostragem para a coleta de dados de estrutura da floresta e disponibilidade de artrópodes e frutos na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Linhas hachuradas – transectos de 15 m para a quantificação da estratificação vertical e conexão vegetação, galhadas, artrópodes do solo e frutos; quadrados – pontos de coleta do folhiço, círculos – pontos de coleta de artrópodes do sub-bosque.

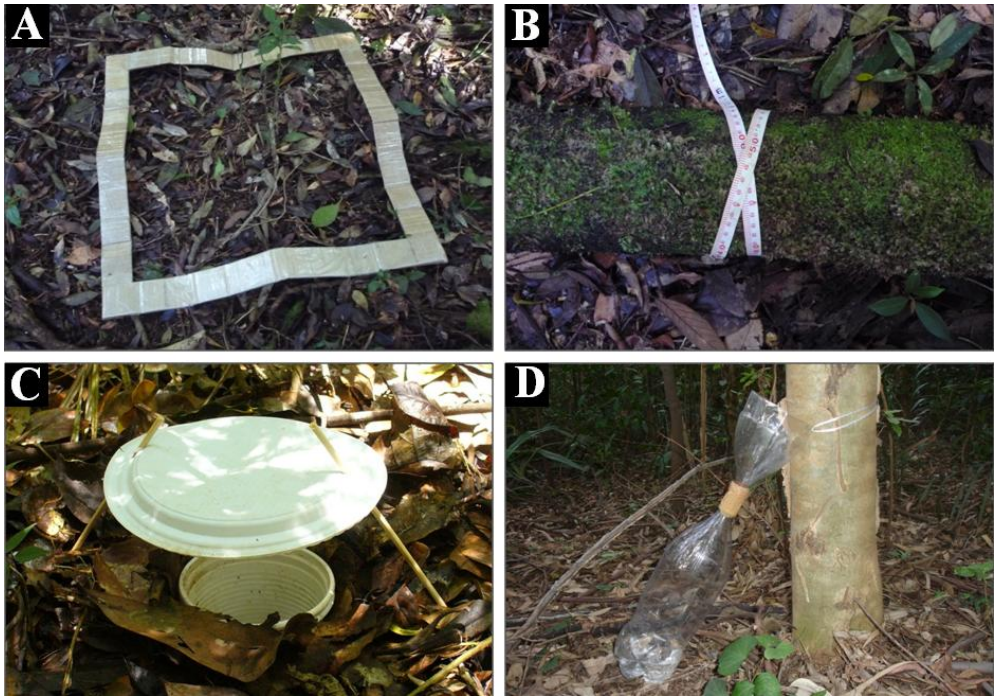


Figura 3: Métodos utilizados para a amostragem de variáveis do folhiço, galhadas e artrópodes na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. A – quadrado de 50 x 50 cm utilizado para a quantificação da profundidade e coleta de folhiço; B – quantificação da circunferência de galhadas com uma fita métrica; C – armadilha de queda com cobertura utilizada para a coleta de artrópodes no chão; D – armadilha do tipo ecletor utilizada para a coleta de artrópodes no sub-bosque.

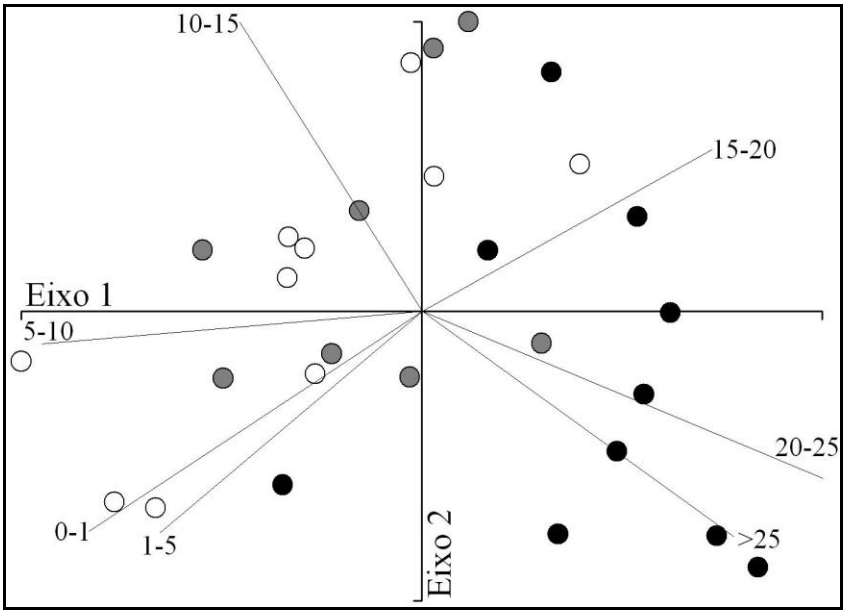


Figura 4: Biplot do primeiro e segundo eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) com a densidade da vegetação em sete estratos verticais da floresta em 28 sítios de amostragem na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Círculos brancos – áreas em estádio médio de regeneração; círculos cinzas – áreas em estádio médio/avançado de regeneração; círculos pretos – áreas em estádio avançado de regeneração.

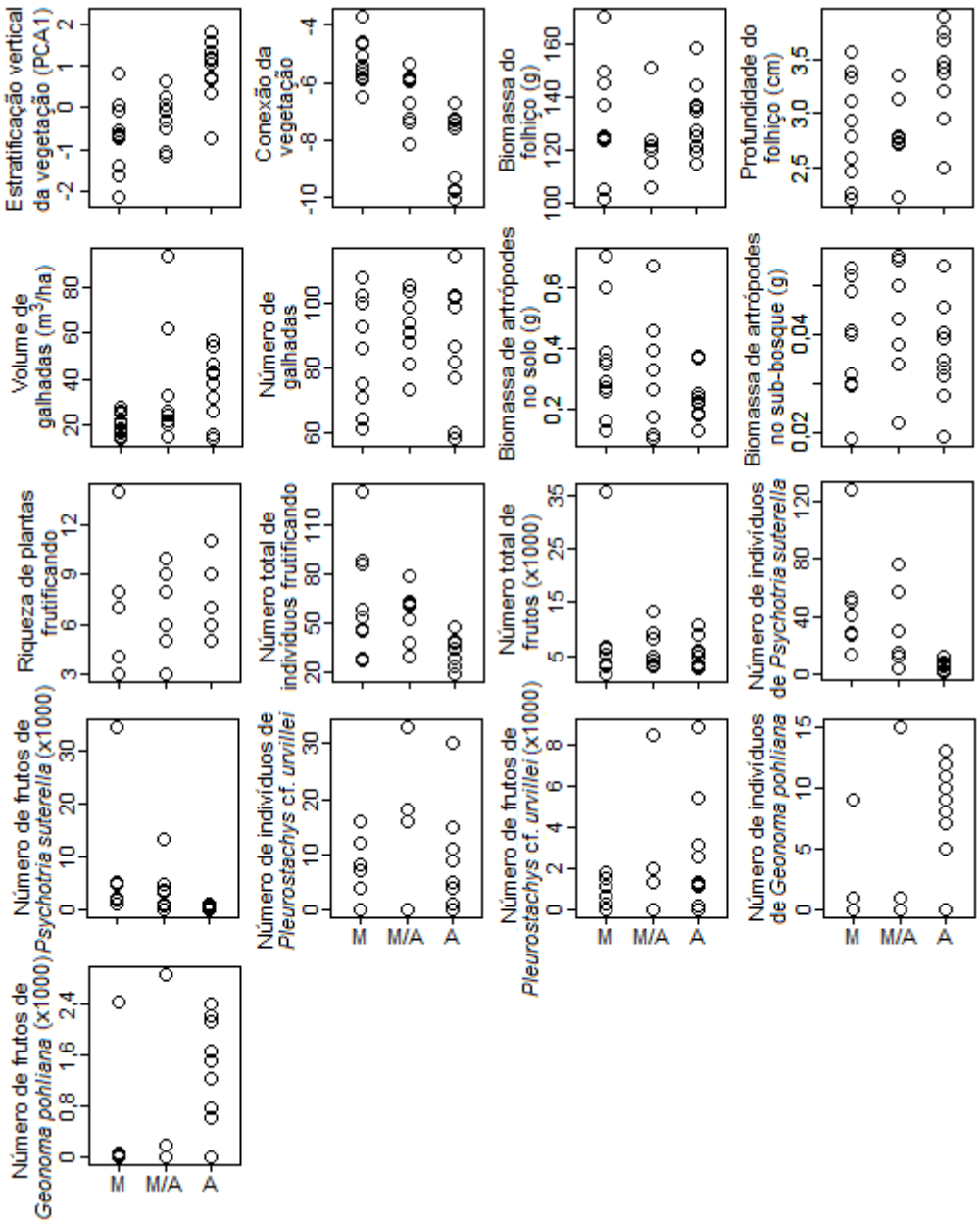


Figura 5: Variação dos valores de estrutura da floresta e disponibilidade de artrópodes e frutos entre os estádios médio (M), médio/avançado (M/A) e avançado (A) de regeneração na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP.

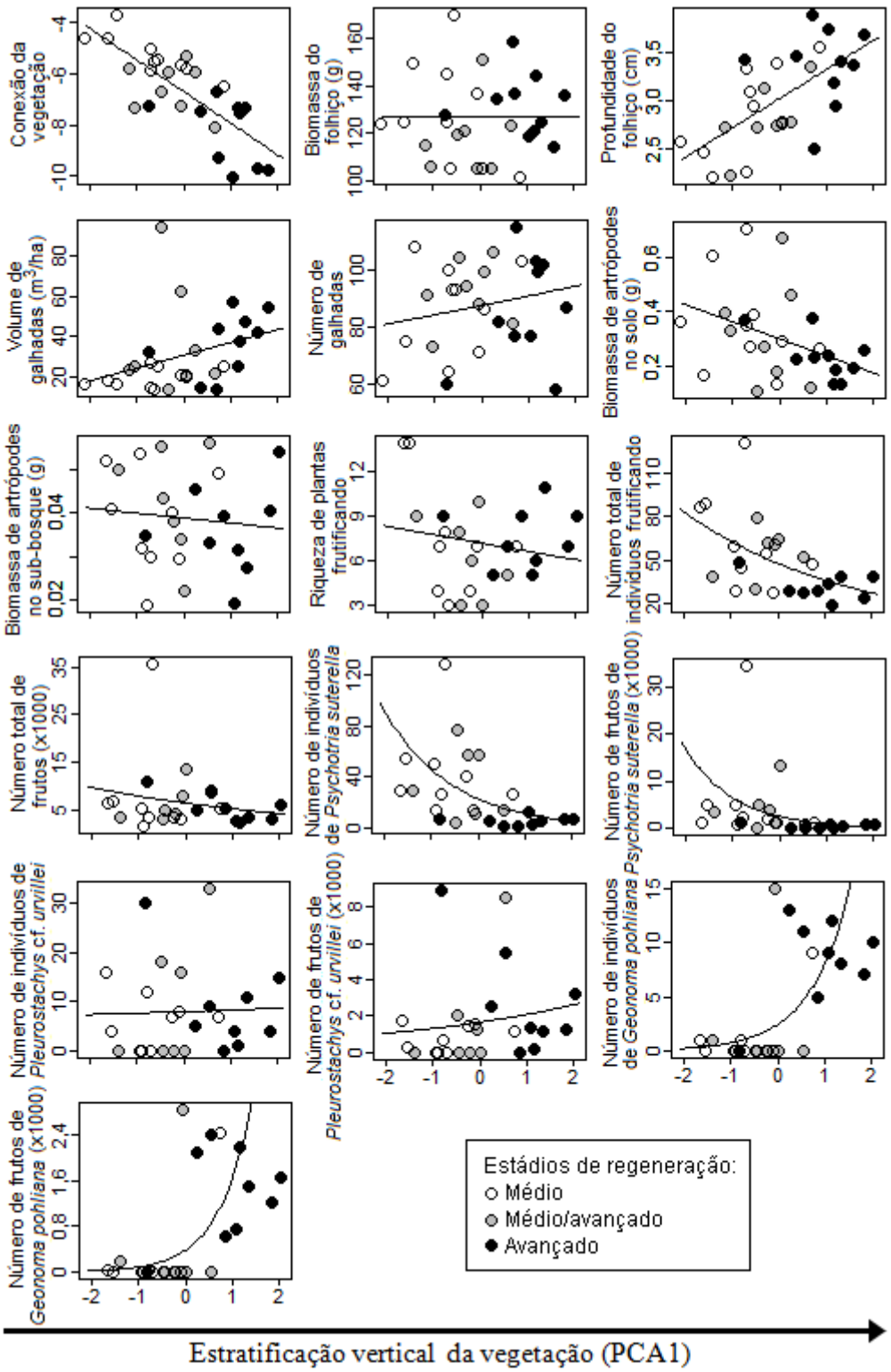


Figura 6: Relação entre os escores dos sítios de amostragem no primeiro eixo da Análise de Componentes Principais com os dados de estratificação vertical da vegetação (PCA1) e as variáveis de estrutura da floresta e disponibilidade de artrópodes e frutos na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP.

Capítulo 3

Fatores e mecanismos associados à recuperação da fauna de pequenos mamíferos terrestres durante a regeneração da Mata Atlântica

Fatores e mecanismos associados à recuperação da fauna de pequenos mamíferos terrestres durante a regeneração da Mata Atlântica

ABSTRACT

Most studies on forest succession focus on the plant community, and trade-offs between life-history traits were proposed to explain the patterns of plant species replacement observed during regeneration. Some of these trade-offs also apply to animals, but were not used to understand faunal recovery during forest regeneration. Previous studies suggest that forest specialist animals are favored while habitat generalist animals are negatively affected during forest regeneration. However, the proposition of hypotheses on the mechanisms responsible for the observed patterns depends on the investigation of how species respond to environmental features such as forest structure and resource availability, which are altered during forest regeneration. By sampling 27 sites in a continuous Atlantic forest area, we assessed the effects of forest regeneration in comparison to the effects of variables associated with the structure of the forest floor (leaf litter biomass and depth, woody debris volume and number) and food availability (ground-dwelling arthropod biomass, richness of plants with fruits and number of individuals with fruits in the understorey) on the distribution of endemic (forest specialist) and non-endemic (habitat generalist) terrestrial small mammals. We found a decrease in the richness and abundance of non-endemic species, accompanied by a more subtle trend of increasing endemic species richness and abundance in older-growth areas, partly explained by changes mainly in food availability, but also in the complexity of the forest floor, associated with forest regeneration. Apparently, non-endemic, habitat generalist species, are benefiting from the increased food availability found in younger forests, while endemic, forest specialist species, have greater ability to occupy older-growth areas, where these resources are scarcer. These results are congruent with the existence of a trade-off between competitive ability and ability to use abundant resources, as predicted by the successional niche mechanism. Despite the proliferation of generalist species, the negative effect of younger forests on the specialist species, which are of more conservation concern, was less pronounced, indicating that secondary forests can be important conservation instruments. However,

it is important to highlight that the effects of the secondarization of tropical forests should be more pronounced in fragmented landscapes and for other wildlife groups.

KEY WORDS: Ecological trade-offs, Forest specialists, Forest succession, Habitat generalists, Natural-history traits, Secondary forest, Successional niche, Tropical forest, Wildlife recovery.

RESUMO

A maioria dos estudos sobre sucessão florestal é focada na comunidade vegetal, e uma série de compromissos (*trade-offs*) entre características de história de vida foram propostos para explicar os padrões de substituição de espécies vegetais encontrados durante a regeneração. Alguns desses compromissos também se aplicam a animais, mas não foram utilizados para a compreensão da recuperação da fauna ao longo da regeneração florestal. Trabalhos anteriores sugerem um favorecimento de animais especialistas de floresta e um desfavorecimento de animais generalistas de habitat durante o processo de regeneração florestal. Entretanto, o levantamento de hipóteses a cerca dos mecanismos responsáveis pelos padrões observados depende da investigação das respostas das espécies a características do ambiente como a estrutura da floresta e a disponibilidade de alimento, que são alteradas durante a regeneração. Através da amostragem de 27 sítios em uma área de mata Atlântica contínua avaliamos o efeito da regeneração em comparação ao efeito de variáveis da estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes no solo, riqueza de plantas em frutificação e número de indivíduos em frutificação no sub-bosque) sobre a distribuição de espécies de pequenos mamíferos terrestres endêmicas (especialistas de floresta) e não-endêmicas (generalistas de habitat). Observamos uma diminuição da riqueza e abundância de espécies não-endêmicas, acompanhada de uma tendência mais sutil de aumento da riqueza e abundância de espécies endêmicas nas florestas mais tardias, em parte explicadas por mudanças principalmente na disponibilidade de alimento, mas também na complexidade do chão da floresta, que estão associadas com a regeneração florestal. Aparentemente, as espécies não-endêmicas, generalistas de habitat, estão se beneficiando da maior disponibilidade de alimento encontrada nas áreas em estádio mais inicial de regeneração, enquanto que as espécies endêmicas, especialistas de florestas, possuem maior capacidade de ocupação das áreas mais maduras, onde esses

recursos são mais escassos. Esses resultados são congruentes com a existência de um compromisso entre capacidade de competição e de utilização de recursos abundantes, como prevê o mecanismo de nicho sucessional. Apesar do favorecimento de espécies generalistas, o efeito negativo dos estádios mais iniciais sobre as espécies especialistas, de maior interesse para a conservação, foi menos acentuado, de forma que as florestas secundárias podem ser importantes instrumentos de conservação. Entretanto, é importante ressaltar que os efeitos da secundarização das florestas tropicais devem ser mais acentuados em paisagens fragmentadas e para outros grupos da fauna.

PALAVRAS-CHAVE: Características de história natural, Compromissos ecológicos, Especialistas de floresta, Floresta secundária, Floresta tropical, Generalistas de habitat, Nicho sucessional, Recuperação da fauna, Sucessão florestal.

INTRODUÇÃO

A expansão das atividades humanas, principalmente a extração madeireira e o avanço das fronteiras agrícolas nos países em desenvolvimento (Brown & Lugo 1990), está levando a uma drástica redução das florestas tropicais (FAO 2006, Achard *et al.* 2002). Alguns desses ecossistemas, que em conjunto abrigam a maior parte da biodiversidade terrestre (Dirzo & Raven 2003, Pimm & Raven 2000, Williams *et al.* 1997), já perderam a maior parte de sua área pelo desmatamento (Myers *et al.* 2000), como as florestas das Filipinas (FAO 2006) e a Mata Atlântica brasileira (Ribeiro *et al.* 2009), que já perderam mais de ¾ de sua área original. Além da redução de área, as florestas tropicais também sofrem um processo de secundarização (Wright 2005), seja através da regeneração de áreas abandonadas após o corte e uso (Kammesheidt 2002, Nepstad *et al.* 1991, Brown & Lugo 1990), de impactos associados ao corte seletivo (Koltunov *et al.* 2009, Siegert *et al.* 2001, Nepstad *et al.* 1999), ou ao efeito de borda (Harper *et al.* 2005, Wright 2005, Laurance 2004) e isolamento (Rees *et al.* 2001, Tilman *et al.* 1994), que podem gerar um processo de sucessão retrogressiva, levando a floresta a apresentar estrutura e composição florística similares às de matas secundárias mesmo sem intervenção humana direta (Santos *et al.* 2008, Laurance *et al.* 2006).

Apesar da grande proporção de florestas tropicais secundárias (Wright 2005, Perz & Skole 2003, ITTO 2002, Brown & Lugo 1990), de sua rápida velocidade de formação associada à perda e degradação de áreas maduras (Santos *et al.* 2008, Wright 2005), e da importância atribuída a elas nas estratégias de restauração e conservação

(Rodrigues *et al.* 2009, Wright & Muller-Landau 2006a, b, Lamb *et al.* 2005, Dunn 2004), ainda não temos dados suficientes para entender qual seu real valor para a conservação da biodiversidade (Bowen *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2007, Laurance 2007). Se por um lado as florestas secundárias não são capazes de manter toda a biodiversidade tropical, abrigando em geral uma comunidade dominada por espécies generalistas (Laurance 2007, Brook *et al.* 2006, Gardner *et al.* 2007), por outro são capazes de abrigar uma riqueza comparável à encontrada em áreas maduras, e em longo prazo são capazes de recuperar as características necessárias à manutenção das espécies mais exigentes (Dent & Wright 2009, Wright & Muller-Landau 2006a, b). De fato, a ocorrência de distúrbios nas florestas maduras como a formação de clareiras pela queda de árvores, e o processo de sucessão que se segue, são considerados importantes para a coexistência de espécies e manutenção da biodiversidade (Rees *et al.* 2001, Loehle 2000, Sousa 1984, Connell 1978). Assim, para avaliarmos o valor das florestas secundárias é fundamental a investigação dos processos envolvidos na sucessão florestal e na recuperação da fauna associada.

O processo de sucessão vegetal que ocorre após um distúrbio segue padrões recorrentes e bem conhecidos (Rees *et al.* 2001, Finegan 1996, 1984), que podem ser compreendidos através de modelos baseados na existência de compromissos (*trade-offs*) entre características da história de vida das plantas (Rees *et al.* 2001, Loehle 2000, Pacala & Rees 1998, Pacala *et al.* 1996, McCook 1994, Rees 1993, Finegan 1996, 1984, Noble & Slatyer 1980, Tilman 1985). De maneira geral, espécies vegetais características de estádios mais iniciais de regeneração possuem grande fecundidade, produzindo muitas sementes pequenas com baixa taxa de sobrevivência, grande capacidade de dispersão, rápido crescimento em condições de recursos abundantes, intolerância à sombra e menor investimento em defesas contra herbívoros e patógenos, enquanto que espécies mais tardias possuem as características opostas (Coomes & Grubb 2003, Rees *et al.* 2001, Loehle 2000, Pacala *et al.* 1996, Corlett 1995, Tilman 1990). As espécies mais iniciais e as mais tardias representam os extremos do contínuo entre espécies r- e K-selecionadas (Rees *et al.* 2001, Pianka 1970, MacArthur & Wilson 1967), sendo esse um compromisso entre produtividade (quantidade) e eficiência (qualidade) (Pianka 1970). Dessa forma, a ocorrência de distúrbios naturais garante a coexistência de espécies adaptadas a explorar ambientes com diferentes disponibilidades de luz, nutrientes, inimigos naturais e competidores. Entretanto, quando esses distúrbios

alcançam escalas ou frequências muito grandes, a manutenção das espécies tardias pode se tornar inviável (Santos *et al.* 2008, Rees *et al.* 2001, Tilman *et al.* 1994).

Os estudos sobre os mecanismos envolvidos na sucessão florestal são em sua maioria focados na comunidade vegetal, uma vez que ela é a base da cadeia trófica, representa a maior parte da biomassa nesses ambientes e também é responsável pela estrutura do habitat (Connell & Slatyer 1977). Os poucos trabalhos com a sucessão da fauna abordam em sua maioria apenas padrões gerais de riqueza e composição de espécies, raramente se referindo a atributos da história natural das espécies ou aos mecanismos envolvidos (Dunn 2004, Lawton *et al.*1998). Mais especificamente nas florestas tropicais, esse tipo de informação é ainda mais escasso, dado o enorme desconhecimento da história natural das espécies, ou sobre como aspectos da estrutura do habitat e disponibilidade de recursos, que variam com a sucessão florestal, influenciam a fauna (mas veja Lambert *et al.* 2006).

Os trabalhos que abordam a sucessão da fauna durante a regeneração de florestas tropicais mostram que a riqueza se recupera de maneira relativamente rápida, levando apenas 20 a 40 anos para atingir valores comparáveis aos de áreas maduras, enquanto que a composição de espécies se recupera muito mais vagarosamente (Dunn 2004). De maneira geral, no início do processo de regeneração as assembléias são dominadas por espécies generalistas ou provenientes de outros biomas, enquanto que áreas maduras apresentam maior riqueza de espécies especialistas de floresta (Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Lawton *et al.* 1998, Bowman *et al.* 1990). Alguns dos compromissos nas características de história de vida propostos inicialmente para plantas ou outros organismos sésseis também se aplicam a animais, mas não foram utilizados para a compreensão da recuperação da fauna ao longo da sucessão florestal e sim para explicar a coexistência entre espécies competidoras (Amarasekare *et al.* 2004, Kneitel & Chase 2004, Amarasekare 2003, Amarasekare & Nisbet 2001).

Os pequenos mamíferos não-voadores, grupo de mamíferos mais diverso em florestas neotropicais (Wilson & Reeder 2005, Emmons & Feer 1997), e a Mata Atlântica, que possui grande biodiversidade, poucas áreas remanescentes e grande proporção de formações secundárias (Ribeiro *et al.* 2009, SOS Mata Atlântica & INPE 2009, Myers *et al.* 2000), são bons modelos de estudo para a investigação dos efeitos da sucessão florestal sobre a fauna. Estes animais exercem papel importante na predação de sementes e plântulas (Pinto *et al.* 2009, Jones *et al.* 2008, Mendoza & Dirzo 2007,

Paine & Beck 2007, DeMattia *et al.* 2004, Vieira *et al.* 2006, 2003, Hall 2008, Cadenasso *et al.* 2002) e dispersão de sementes e fungos micorrízicos (Horn *et al.* 2008, Pimentel & Tabarelli 2004, Brewer 2001, Mangan & Adler 2000, Brewer & Rejmánek 1999**,** Reddell *et al.* 1997, Johnson 1996, Janos *et al.* 1995), influenciando o processo de regeneração. Alguns trabalhos demonstram que a regeneração da Mata Atlântica leva ao aumento do número ou abundância de espécies de pequenos mamíferos especialistas de floresta e ao desaparecimento ou diminuição da abundância de espécies generalistas, amplamente distribuídas, não restritas a bioma florestais (Umetsu & Pardini 2007, Pardini & Umetsu 2006, Pardini *et al.* 2005, Pardini 2004, Fonseca & Robinson 1990). Entretanto, a maioria desses trabalhos foi realizada em paisagens fragmentadas, sendo influenciados por fatores como o tamanho e grau de isolamento dos fragmentos estudados, e raramente consideraram a quais mudanças na estrutura do habitat e disponibilidade de alimento estariam associadas as mudanças faunísticas observadas. Esse tipo de informação é a base para entendermos quais os mecanismos envolvidos na recuperação da fauna ao longo da regeneração de florestas tropicais.

Com o objetivo de contribuir com o entendimento destes mecanismos, neste trabalho avaliamos o efeito da regeneração (que representa uma síntese de uma série de mudanças no ambiente – Guariguata & Ostertag 2001, Clark 1996, Brown & Lugo 1990), em comparação ao efeito de variáveis de estrutura da floresta e disponibilidade de alimento, sobre a distribuição de dois grupos de espécies de pequenos mamíferos terrestres, endêmicas (especialistas de floresta) e não-endêmicas (generalistas de habitat). Para tanto, amostramos 27 sítios em uma área de Mata Atlântica contínua e construímos e comparamos um modelo nulo e modelos de regressão linear que contêm (1) apenas a regeneração como variável explicativa (quantificada de forma contínua, através de uma medida de estratificação vertical da vegetação, que sintetiza uma importante modificação estrutural que ocorre durante a regeneração em florestas tropicais – Capítulo 2, Faria *et al.* 2009, Pardini *et al.* 2005, Guariguata & Ostertag 2001, Brown & Lugo 1990), ou (2) diferentes combinações de variáveis de estrutura do chão da floresta (folhiço e galhadas) e de disponibilidade de alimento (artrópodes e frutos), consideradas importantes para a distribuição de pequenos mamíferos terrestres nos trópicos (Naxara *et al.* 2009, Lambert *et al.* 2006, Bergallo & Magnusson 2004, 2002, 1999, Adler 1998, Dickman 1995).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Florestal do Morro Grande (23°39'-23°48'S, 47°01'-46°55'W), município de Cotia, estado de São Paulo (Figura 1). A Reserva abrange uma área de 9.400 ha de Mata Atlântica contínua, sendo constituída por um mosaico de florestas secundárias em diferentes estádios de regeneração e por florestas mais maduras e bem estruturadas, que provavelmente não sofreram corte raso (Metzger *et al.* 2006). No seu limite sul, a reserva tem continuidade com matas em áreas privadas e em unidades de conservação (Barbosa & Nunes 2000). Todas as áreas de floresta secundária da Reserva estão há pelo menos 80 anos em regeneração, mas além do tempo após o abandono, outras características, como as relacionadas ao tipo de uso do solo antes do abandono, podem determinar os estádios de regeneração encontrados. A região onde a Reserva se situa tem um longo histórico de perturbação antrópica. Antes de sua desapropriação no início do século XX, com o objetivo de proteger os mananciais para o abastecimento de água da Grande São Paulo, boa parte da floresta foi derrubada para a extração de madeira e para dar lugar a pastagens, agricultura de subsistência e monocultura em pequena escala (Alves & Metzger 2006). Portanto, a área onde hoje se encontra a Reserva já foi uma paisagem fragmentada e teve seu solo submetido a diferentes tipos, intensidades e durações de uso antrópico (Metzger *et al.* 2006).

A formação florestal da Reserva é classificada como Floresta Ombrófila Densa Montana, e as famílias botânicas mais representativas são Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae e Rubiaceae (Catharino *et al.* 2006). Informações sobre relevo, solo e clima podem ser encontradas no Capítulo 2 e em Metzger e colaboradores (2006).

Delineamento da amostragem

Para garantir a amostragem de áreas representativas dos diferentes estádios sucessionais encontrados na Reserva, realizamos um mapeamento de cobertura do solo com base na interpretação de fotografias aéreas dos anos de 1994 e 1995 (1:25.000). Os procedimentos para a obtenção do fotomosaico digitalizado e georreferenciado a partir das fotografias estão descritos em Metzger e colaboradores (2006). Esse fotomosaico foi classificado visualmente através da observação de pares de fotografias aéreas em estereoscópio de espelhos (Wild 64) e com o auxílio do programa ArcView v.8.3. A

classificação foi conferida em campo através de visitas a 64 pontos em áreas de vegetação nativa da Reserva.

Classificamos as áreas no entorno de 1 km das estradas (para viabilizar o acesso), e as categorias utilizadas foram vegetação nativa em estádio pioneiro/inicial, médio, médio/avançado e avançado, além de vegetação nativa com influência fluvial, vegetação nativa degradada ou com corte seletivo (*sensu* Clark 1996), reflorestamento de *Pinus* sp. e corpos d'água. As classes de sucessão utilizadas foram definidas com base nas resoluções nº 10 e 01 do CONAMA, de 01/10/1993 e 31/01/1994, respectivamente, e na resolução conjunta SMA/IBAMA/SP-1 de 17/02/1994, as quais definem os estádios de regeneração na Mata Atlântica com base na fisionomia florestal, na altura e distribuição diamétrica das árvores, ocorrência de epífitas, trepadeiras, de árvores emergentes, características da serapilheira, do sub-bosque, bem como a composição florística. Apesar da maioria dos estudos que abordam a regeneração em florestas tropicais basearem-se na comparação de cronosequências (e.g. Liebsch *et al.* 2008, Chazdon *et al.* 2007, DeWalt *et al.* 2003, Hughes *et al.* 1999), o ritmo e a trajetória da regeneração não dependem apenas do tempo após o abandono, mas também de características como a distância às fontes de propágulos e a intensidade do uso antes do abandono (Guariguata & Ostertag 2001). Visto que a área de estudo possui um longo histórico de fragmentação e uso do solo (Alves & Metzger 2006, Metzger *et al.* 2006), a classificação em estádios de regeneração utilizada neste trabalho parece mais adequada por não depender apenas do tempo após o abandono, também apresentando a vantagem de permitir o mapeamento de áreas extensas.

Utilizamos para a escolha dos sítios de amostragem as áreas de vegetação nativa em estádio médio, médio/avançado e avançado, que em conjunto representam 92,53% da área de vegetação nativa mapeada (Figura 1). As manchas em estádio médio/avançado e avançado foram mapeadas por toda a sua extensão, mesmo que ultrapassassem o limite de 1 km da estrada mais próxima, para permitir o cálculo do tamanho das manchas. A Reserva é cortada por uma ferrovia (Figura 1), e para evitar que diferenças entre a porção norte e sul, como altitude (Metzger *et al.* 2006), isolamento (Barbosa & Nunes 2000) ou a proporção dos diferentes estádios de regeneração (Figura 1), confundissem os resultados, alocamos para cada estádio metade dos pontos de amostragem na parte norte e metade na parte sul.

Escolhemos para a amostragem as maiores manchas de mata em estádio médio/avançado e avançado, sendo todas maiores que 5 ha. Por outro lado, as matas em estádio médio não estão isoladas em manchas, e para a escolha desses sítios sorteamos cinco pontos ao sul e cinco ao norte a partir de uma grade de pontos com 100 m de espaçamento. O sorteio foi realizado obedecendo-se uma distância mínima de 500 m entre sítios e 100 m de outros tipos de mata. Uma das áreas em estádio avançado ao sul da reserva não pôde ser incluída nas análises por problemas durante as coletas. Ao todo foram utilizados nas análises 27 sítios, dez em estádio médio, oito em estádio médio/avançado e nove em estádio avançado, sendo que todos eles estão a pelo menos 50 m de corpos d'água (Figura 1).

Coleta de dados

Estabelecemos uma parcela de 100 x 70 m em cada sítio de amostragem, onde as variáveis de estrutura da floresta, disponibilidade de alimento e da assembléia de pequenos mamíferos terrestres foram quantificadas (Figura 2). Para cada variável, todos os sítios foram amostrados na mesma época, e todos os dados foram coletados na estação mais quente e úmida. Os pequenos mamíferos e artrópodes foram coletados de novembro de 2007 a abril de 2008, os dados de estratificação da vegetação, folhiço e galhadas foram coletados em janeiro de 2008, e os frutos em janeiro de 2009. Em três dos 27 sítios, por motivo de força maior, não pudemos realizar a última das três campanhas previstas para os pequenos mamíferos e artrópodes, além disso, em dois deles não pudemos realizar a amostragem de frutos.

Pequenos mamíferos terrestres: A unidade de amostragem instalada em cada um dos 27 sítios corresponde a três linhas paralelas de 80 m distantes 20 m entre si. A linha central contém sete armadilhas de interceptação e queda (*pitfalls*) de 60 l espaçadas 10 m entre si e conectadas por cercas-guia de 50 cm de altura e duas armadilhas S*herman*, uma 10 m antes do primeiro *pitfall* e uma 10 m depois do último. As duas linhas laterais possuem cada uma nove armadilhas *Sherman* distantes 10 m entre si (Figura 2). As armadilhas do tipo *Sherman* (total de 20) foram instaladas no sub-bosque, de 1 a 2 m de altura. Utilizamos armadilhas *Sherman* de dois tamanhos (37,5 x 10 x 12 cm e 23 x 7,5 x 8,5 cm), dispostos alternadamente nas linhas. Uma mistura de creme de amendoim, sardinha, banana e fubá foi usada como isca. Foram realizadas três sessões de captura de

cinco dias em cada sítio. Em cada uma delas, os 27 sítios foram divididos em quatro grupos, com os sítios de cada grupo sendo amostrados simultaneamente, e todos os 27 sítios em um período de 25 dias.

Os indivíduos capturados tiveram a espécie identificada, foram medidos, pesados, seu sexo e estado reprodutivo foram anotados, foram marcados com brincos metálicos numerados (Fish and small animal tag - size 1 – National Band and Tag Co., Newport, Kentucky) para evitar a contagem de indivíduos mais de uma vez, e foram soltos. Os indivíduos encontrados mortos nas armadilhas ou com identificação duvidosa foram coletados, e 46 indivíduos foram coletados para análise citogenética.

Realizamos dois tipos de classificação das espécies capturadas, com o objetivo de (1) trabalhar com um sub-conjunto mais homogêneo de espécies do ponto de vista da exploração de recursos, e (2) dentro deste sub-conjunto, separar as espécies com relação ao grau de dependência de florestas.

No primeiro caso, utilizamos uma classificação quanto ao hábito locomotor, com as espécies sendo divididas em "terrestres", mais associadas ao chão, que nunca ou raramente se locomovem pela vegetação (incluindo nessa categoria as terrestres e semifossoriais), e em "arborícolas", que também utilizam a vegetação regularmente para seu deslocamento (incluindo nessa categoria as exclusivamente arborícolas e as escansoriais). Essa classificação foi feita com base na literatura (Bonvicino *et al.* 2008, Reis *et al.* 2006, Vieira 2006, Fonseca *et al.* 1996). No caso de espécies novas (*Monodelphis* sp. nova e o Oryzomyini gênero novo), consideramos a morfologia, e no caso da primeira também a classificação de espécies do mesmo gênero. Espécies terrestres e arborícolas utilizam o espaço, e consequentemente os recursos, de formas diferentes, portanto, sua presença e abundância devem ser influenciadas por características distintas do ambiente. Assim, neste trabalho analisamos apenas o sub-conjunto das espécies terrestres, que representam a maior diversidade em áreas de Mata Atlântica (Vieira & Monteiro-Filho 2003), e escolhemos variáveis independentes que teoricamente mais influenciariam estas espécies.

No segundo caso, classificamos as espécies capturadas em endêmicas (espécies restritas a biomas florestais, Mata Atlântica e Floresta Amazônica) e não-endêmicas (espécies que também são encontradas em ambientes abertos, como no Cerrado e Caatinga) (Bueno 2008). Trabalhos prévios com pequenos mamíferos em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica demonstram uma relação entre distribuição geográfica

em escala ampla e especificidade de habitat em escala local, da paisagem, com as espécies restritas a biomas florestais sendo negativamente afetadas pela conversão da floresta nativa em ambientes antropogênicos, enquanto que as espécies que também ocorrem em biomas abertos são menos ou não afetadas pela conversão do habitat (Pardini *et al.* 2009, Umetsu & Pardini 2007). Ou seja, as espécies endêmicas florestais são especialistas de floresta em escala local, enquanto que as não-endêmicas são generalistas de habitat, por também serem capazes de ocupar ambientes abertos nessa menor escala. Uma vez que alguns trabalhos demonstram uma substituição de espécies generalistas ou provenientes de outros biomas por especialistas de floresta ao longo da regeneração de florestas tropicais (Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Lawton *et al.* 1998, Bowman *et al.* 1990), realizamos essa divisão com o objetivo de investigar os mecanismos envolvidos na recuperação da fauna ao longo desse processo.

Para cada sítio, calculamos a riqueza (número de espécies) e um índice de abundância relativa (número de indivíduos capturados – Slade & Blair 2000) de espécies terrestres endêmicas e não-endêmicas, além da abundância relativa das espécies terrestres mais comuns, que tiveram mais de dez indivíduos capturados, e que foram capturadas em nove ou mais sítios (Tabela 1).

Estratificação vertical da vegetação: Utilizamos uma vara de 3 m de comprimento como mira para o estabelecimento de uma coluna imaginária de cerca de 15 cm de diâmetro até o dossel, na qual a altura dos limites inferior e superior das faixas cobertas por folhagem foi estimada com o auxílio de um telêmetro. Esse procedimento foi realizado em 24 pontos localizados nos dois extremos de 12 transectos lineares de 15 m (Figura 2). Calculamos o preenchimento por folhagem (em metros) em sete estratos verticais (0-1 m, 1-5 m, 5-10 m, 10-15 m, 15-20 m, 20-25 m e >25 m) para cada ponto e a média entre os 24 pontos de cada sítio. A densidade de folhagem nos sete estratos da vegetação foi então utilizada em uma Análise de Componentes Principais (PCA) em matriz de correlação e os escores dos sítios no primeiro eixo desta análise foram utilizados como uma variável-síntese da estratificação vertical da vegetação. Esta variável representa uma importante modificação que ocorre na estrutura de florestas tropicais durante o processo de regeneração (Capítulo 2, Faria *et al.* 2009, Pardini *et al.* 2005, Guariguata & Ostertag 2001, Brown & Lugo 1990), e, de fato, na área de estudo,

está fortemente relacionada aos estádios de regeneração definidos com base na legislação (Capítulo 2).

***Folhiço*:** Quantificamos o folhiço através de 12 amostras de 50 x 50 cm coletadas em cada sítio (Figura 2). Medimos a profundidade com o auxílio de uma régua em quatro pontos dentro da área de 0,25 m² que foi retirada, sendo que a profundidade de cada amostra foi dada pela média desses quatro pontos. O folhiço coletado foi seco em estufa a 70° C e pesado para a obtenção de uma estimativa da biomassa. Os valores de biomassa e profundidade de cada sítio são a média entre as 12 amostras.

Galhadas: Quantificamos o número e volume de galhadas caídas que apresentavam 2 cm ou mais de diâmetro e que cruzavam 12 transectos lineares de 15 m até a altura de 1 m, totalizando 180 m de amostragem em cada sítio (Figura 2). Anotamos a circunferência de cada galho, e o volume de galhadas caídas por unidade de área foi calculado pela fórmula:

$$v = \frac{\pi^2 \sum d^2}{8l}$$

Onde v = volume de galhadas por unidade de área, d = diâmetro do galho (=circunferência/π) e l = comprimento do transecto linear (Van Wagner 1968).

***Artrópodes*:** Quantificamos a biomassa de artrópodes através de oito armadilhas de queda de 400 ml contendo 150 ml de etanol 96% instaladas nos extremos dos transectos de 15 m (Figura 2), as quais permaneceram abertas por cinco dias em duas ou três sessões de amostragem. Em cada sessão a localização das oito armadilhas foi alterada, de forma a amostrar 16 ou 24 pontos em cada sítio. Os artrópodes foram separados dos detritos, secos em estuda a 60° C e pesados para a obtenção da estimativa de biomassa. Calculamos a média entre as oito amostras de cada sessão, e os valores de cada sítio são as médias entre as sessões de amostragem.

***Frutos*:** Anotamos o número de espécies e o número total de indivíduos em frutificação no sub-bosque até a altura de 2 m, em uma área de 2 x 15 m ao longo de 12 transectos lineares em cada sítio (Figura 2). Foram incluídas na contagem todas as plantas em que

pelo menos um ramo com frutos alcançasse a área de 2 m de largura por 2 m de altura ao longo dos transectos.

Análise de dados

Avaliamos a influência da regeneração (quantificada pela estratificação vertical da vegetação, i.e. escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com os dados de densidade da folhagem em diferentes estratos) e das variáveis de estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e de disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes e número de espécies e de indivíduos frutificando) sobre as variáveis da assembléia de pequenos mamíferos terrestres através da construção de modelos de regressão linear e comparação através do Critério de Informação de Akaike modificado para amostras pequenas AICc (Burnham & Anderson 2002).

Construímos um modelo nulo, em que não há influência de nenhuma variável independente, um modelo simples contendo apenas a variável que sintetiza a regeneração da floresta (estratificação vertical da vegetação), sete modelos simples contendo cada uma das variáveis de estrutura da floresta e disponibilidade de alimento, e 46 modelos múltiplos contendo combinações dessas últimas variáveis. De todas as combinações possíveis entre as sete variáveis de estrutura da floresta e disponibilidade de alimento, os modelos múltiplos considerados foram aqueles que incluem no máximo uma variável referente a cada aspecto do habitat (biomassa ou profundidade do folhiço, volume ou número de galhadas, e riqueza ou número de indivíduos em frutificação), de forma a reduzir o número e complexidade dos modelos competidores (Anderson 2008, Burnham & Anderson 2002), sem deixar de avaliar a influência combinada dos quatro aspectos da estrutura da floresta e disponibilidade de alimento. Estes modelos múltiplos também não consideraram combinações da variável que sintetiza a regeneração da floresta com aquelas da estrutura da floresta e disponibilidade de alimento, uma vez que tínhamos o objetivo de avaliar a importância da regeneração (uma síntese de uma série de mudanças no ambiente) em comparação a variáveis específicas do habitat, e não seus efeitos combinados, e isso também reduziu o número de modelos comparados.

Testamos e não encontramos correlação forte entre as variáveis incluídas conjuntamente nos modelos múltiplos (a maior correlação foi entre o volume de galhadas e a biomassa de artrópodes, Pearson: r=-0,42). Para as variáveis dependentes

de riqueza construímos modelos lineares gerais e para as variáveis dependentes de abundância construímos modelos lineares generalizados com erros binomiais negativos e a função de ligação log (Bolker 2007). Calculamos para cada modelo, além do AICc, a diferença entre o AICc de cada modelo e o do melhor modelo (ΔAICc) e os pesos de evidência em favor do modelo ser verdadeiro (w_i), que são uma normalização dos valores de AICc de forma que a soma dos w_i de todos os modelos concorrentes é 1 (Burnham & Anderson 2002). Foram considerados igualmente plausíveis os modelos com ΔAICc < 2. Para que pudéssemos avaliar não só se o modelo contendo a variável que sintetiza a regeneração da floresta é a melhor forma de descrever os dados, mas também se esse modelo é melhor que o modelo em que a variável independente é uma constante (modelo nulo), comparamos também o AICc entre estes dois modelos, novamente considerando uma diferença < 2 como indicação de modelos igualmente plausíveis.

Como o esforço para a captura dos pequenos mamíferos não foi o mesmo em todos os sítios (em três deles houve uma sessão de captura a menos), nos modelos com as variáveis de riqueza (que utilizaram erros normais), a variável dependente modelada foi a riqueza média entre as sessões de captura (soma das riquezas de cada sessão dividida pelo número de sessões). Entretanto, esse procedimento gera números não-inteiros, que não podem ser utilizados nos modelos com erros binomiais negativos construídos para as variáveis de abundância. Assim, para modelar a abundância média entre sessões (abundância total dividida pelo número de sessões) inserimos o logaritmo do esforço de captura (número de sessões de captura) nos modelos como uma variável *offset* (com coeficiente de regressão igual a 1), de forma que a variável dependente seja dividida por esse termo (Crawley 2007, Venables & Ripley 2002, McCullagh & Nelder 1989). Para permitir a inclusão das variáveis de disponibilidade de frutos entre os modelos comparados, realizamos um procedimento para estimar os dados dos dois sítios em que a amostragem de frutos não pôde ser realizada. Para tanto, construímos modelos de regressão linear utilizando as variáveis de frutos como variáveis dependentes e as variáveis de estrutura da floresta, disponibilidade de artrópodes e estratificação vertical da vegetação como variáveis independentes. Através de *stepwise* e AICc selecionamos os melhores modelos para gerar uma previsão de valores para esses dois sítios, lembrando que não tivemos nesse procedimento o objetivo de encontrar relações causais. O modelo selecionado para o número de indivíduos em frutificação contém a

estratificação vertical da folhagem, e o modelo selecionado para a riqueza de indivíduos em frutificação contém a profundidade do folhiço. As análises foram realizadas com o programa R (R.2.8.1, The R Foundation for Statistical Computing. 2008, Viena, Austria).

RESULTADOS

Com um esforço total de 2730 *pitfalls*-noite e 7800 *Shermans*-noite, capturamos nos 27 sítios de amostragem 633 indivíduos de 25 espécies de pequenos mamíferos (17 roedores e oito marsupiais) (Tabela 1). Além destas, também capturamos o marsupial escansorial de maior porte *Didelphis aurita*, que pode exceder 1 kg. Das 25 espécies capturadas, 15 (60%) foram classificadas como terrestres, sendo representadas por 435 (68,7%) dos indivíduos capturados, e todas elas tiveram mais de 90% dos indivíduos capturados no chão (Tabela 1). Dentre as 15 espécies terrestres, apenas cinco não são endêmicas a biomas florestais, as quais foram representadas por 153 (24,2%) dos indivíduos capturados (Tabela 1).

Dez espécies foram analisadas individualmente, sendo que duas delas (*Monodelphis americana* e *M. scalops*), espécies crípticas de difícil distinção em campo, foram consideradas conjuntamente nas análises (Tabela 1). Apenas cinco espécies, sendo duas endêmicas e três não-endêmicas, foram raramente capturadas e não puderam ser analisadas individualmente (Tabela 1). Entre as endêmicas, *Blarinomys breviceps* foi capturado em áreas tanto em estádio médio como avançado de regeneração, e *Monodelphis* sp. nova foi capturado nos três estádios de regeneração. Entre as não-endêmicas, *Bibimys labiosus* foi capturado em uma área em estádio médio, *Necromys lasiurus* em estádio médio/avançado e *Oligoryzomys flavescens* em estádio avançado.

Influência da regeneração quantificada através de uma síntese das mudanças na estratificação vertical da floresta

Como esperado, a Análise de Componentes Principais considerando a estratificação vertical da vegetação revelou um gradiente de áreas com estratos inferiores mais densos e superiores mais abertos (lado esquerdo do gráfico) a áreas com estratos inferiores mais abertos e superiores mais densos (lado direito do gráfico), que está relacionado aos estádios de regeneração (Figura 3). As áreas em estádio avançado

se concentram do lado direito do gráfico, enquanto que as em estádio médio se concentram do lado esquerdo. Já as áreas em estádio médio/avançado ocupam uma posição intermediária, embora com maior sobreposição com as áreas em estádio médio (Figura 3).

O modelo contendo apenas a estratificação vertical da vegetação foi o único selecionado para descrever a variação da riqueza de espécies não-endêmicas, com uma influência negativa, ou seja, a maior riqueza dessas espécies foi encontrada nas áreas com estratos inferiores mais densos e superiores menos densos, que são as matas em estádios mais iniciais de regeneração. De maneira semelhante, apesar de não estar entre os selecionados, o modelo contendo apenas a estratificação vertical da vegetação foi melhor que o nulo, com uma influência negativa também para a abundância total de espécies não-endêmicas. Para as duas espécies não-endêmicas analisadas individualmente (*Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes*) observamos um padrão semelhante, embora nesses casos o modelo contendo a estratificação vertical da vegetação tenha sido igualmente plausível ao nulo (Tabela 2, Figura 4).

Ao contrário, a riqueza e a abundância total de espécies endêmicas aumentaram nas áreas mais tardias. No entanto, nestes dois casos o modelo nulo esteve entre os selecionados, tendo sido melhor embora igualmente plausível ao modelo contendo apenas a influencia positiva da estratificação vertical da vegetação (Tabela 2, Figura 4). De fato, quando analisamos as espécies endêmicas individualmente, nenhuma delas tem uma relação forte com a variável que sintetiza a regeneração, e não há uma uniformidade na direção da resposta entre as espécies. Enquanto *Euryoryzomys russatus* e *Monodelphis americana/scalops* responderam positivamente à regeneração, *Brucepattersonius soricinus*, *Monodelphis iheringi* e *Sooretamys angouya* responderam negativamente. Porém, a capacidade explanatória do modelo incluindo apenas a estratificação vertical da vegetação em todos estes casos foi pequena, não tendo sido selecionado e sendo igualmente plausível ao modelo nulo. No caso de *Delomys sublineatus* e *Thaptomys nigrita* o modelo incluindo apenas a estratificação vertical da vegetação não só não esteve entre os selecionados como foi menos plausível que o nulo (Tabela 2, Figura 4).

Influência da estrutura do chão da floresta e da disponibilidade de alimentos

A variável que sintetiza a regeneração da floresta não foi melhor que as variáveis de estrutura do chão da floresta e disponibilidade de alimento para descrever a variação na assembléia de pequenos mamíferos terrestres, com exceção apenas da riqueza de espécies não-endêmicas, para a qual o modelo contendo apenas a estratificação vertical da vegetação foi o único selecionado.

As duas espécies não-endêmicas mais abundantes (que foram analisadas individualmente) apresentaram respostas semelhantes, de forma que, quando analisamos o grupo como um todo, encontramos padrões claros. A abundância total desse grupo de espécies foi maior em áreas com maior biomassa do folhiço e maior biomassa de artrópodes, como mostrado pelo melhor modelo (Tabela 2, Apêndice A). Além dessas duas variáveis, que estiveram presentes em seis e cinco dos oito modelos selecionados, respectivamente, o número de galhadas esteve presente em três e a riqueza de plantas frutificando em dois, também com influências positivas. No caso da abundância de *A. montensis*, o melhor modelo também contém a biomassa do folhiço e a biomassa de artrópodes com influências positivas, sendo que essas variáveis estiveram presentes em sete e cinco dos nove modelos selecionados, respectivamente. Para esta espécie, o volume de galhadas também esteve presente em três modelos, tendo uma influência negativa, e a riqueza de plantas frutificando e o número de plantas frutificando em dois cada, com coeficientes positivos. Já no caso de *O. nigripes*, o modelo nulo esteve entre os selecionados, mas os dois melhores modelos, que tiveram valores de AICc e w_i muito parecidos, contêm a biomassa do folhiço e a biomassa de artrópodes, respectivamente, com influências positivas (Tabela 2, Apêndice A). Portanto, de maneira geral, a abundância das espécies não-endêmicas foi maior nas áreas com maior biomassa do folhiço e maior biomassa de artrópodes no solo.

Já no caso das espécies endêmicas, a resposta variou amplamente entre as espécies analisadas e, como consequência, não observamos padrões claros para a riqueza e abundância total deste grupo, com o modelo nulo estando entre os mais plausíveis nos dois casos (Tabela 2, Apêndice A). Dentre as espécies endêmicas analisadas individualmente, para *B. soricinus*, *S. angouya* e *T. nigrita* o modelo nulo esteve entre os selecionados, indicando que a capacidade explanatória das variáveis independentes foi pequena nesses casos (Tabela 2, Apêndice A). Por outro lado, para

quatro espécies endêmicas encontramos respostas claras às variáveis de estrutura do chão da floresta e disponibilidade de alimento.

A abundância de *D. sublineatus* foi maior em áreas com maior biomassa do folhiço, como indica a presença desta variável nos três modelos selecionados, e o melhor modelo, que possui apenas esta variável. Além da biomassa do folhiço, o número de indivíduos frutificando e a biomassa de artrópodes estiveram presentes em um modelo cada, com influências negativas. De maneira semelhante, para *M. iheringi*, o melhor modelo incluiu apenas a biomassa do folhiço, presente em todos dos três modelos selecionados, com influência positiva, e a riqueza de plantas frutificando e o número de plantas frutificando entraram em um modelo cada, com influências positivas (Tabela 2, Apêndice A). Já a abundância de *E. russatus* foi influenciada positivamente pelo número de galhadas, presente em todos os três modelos selecionados, pela profundidade do folhiço, presente em dois deles, incluindo o melhor, e em menor grau pela riqueza de plantas frutificando, presente em um modelo, com influência negativa. A abundância de *M. americana/scalops* foi influenciada negativamente pela biomassa de artrópodes, presente em seis dos oito modelos selecionados, incluindo o melhor modelo. Para esta espécie, o número de galhadas esteve presente em dois modelos, incluindo o melhor, e o volume de galhadas e a riqueza de plantas frutificando em quatro modelos, todas essas variáveis tendo influência positiva.

Portanto, dentre as variáveis de estrutura do chão da floresta, a biomassa do folhiço foi importante para um grande número de espécies, exercendo influência positiva tanto para espécies não-endêmicas quanto para endêmicas. Por outro lado, as variáveis relacionadas à disponibilidade de alimento, em especial a biomassa de artrópodes, foram mais importantes, exercendo uma influencia positiva, para as espécies não-endêmicas. Já para as endêmicas, quando presente nos modelos ganhadores, essa variável teve em geral influencia negativa.

DISCUSSÃO

Influência da regeneração quantificada através de uma síntese das mudanças na estratificação vertical da floresta

As principais consequências da regeneração da floresta observadas na área de estudo foram a diminuição do número e da abundância de espécies não-endêmicas (influência negativa da estratificação vertical da vegetação mais plausível que o modelo

nulo), acompanhada de um aumento mais sutil no número e na abudância de espécies endêmicas (influência positiva da estratificação vertical da vegetação tão plausível quanto o modelo nulo). Outros trabalhos com pequenos mamíferos na Mata Atlântica encontraram respostas semelhantes à regeneração para espécies endêmicas e não-endêmicas (Umetsu & Pardini 2007, Pardini & Umetsu 2006, Pardini *et al.* 2005, Pardini 2004, Fonseca & Robinson 1990).

Além disso, nossos resultados, em conjunto com trabalhos anteriores realizados em outras escalas espaciais, evidenciam uma consistência na resposta destes dois grupos de pequenos mamíferos entre diferentes escalas, sugerindo que espécies endêmicas a biomas florestais em escala espacial ampla sejam especialistas de florestas em escalas menores e espécies que também ocupam biomas abertos (não-endêmicas) são localmente espécies generalistas quanto aos requerimentos de habitat. Püttker e colaboradores (2008) observaram que, na escala de micro-habitat, espécies endêmicas estão associadas a características de floresta mais madura e espécies não-endêmicas a características de floresta mais jovem ou perturbada. Por sua vez, esta resposta na escala de micro-habitat e a resposta encontrada no presente trabalho na escala de meso-habitat parecem estar ligadas aos efeitos da alteração e fragmentação do habitat em uma escala maior, da paisagem. As espécies não-endêmicas, ao contrário das endêmicas, são capazes de ocupar ambientes antropogênicos abertos, chegando a ser mais comuns nesses ambientes e em áreas degradadas do que nas florestas nativas (Pardini *et al.* 2009, Naxara 2008, Umetsu & Pardini 2007, Olifiers *et al.* 2005, Pires *et al.* 2002), o que está ligado ao fato das espécies endêmicas serem as mais vulneráveis à fragmentação da floresta (Bueno 2008, Naxara 2008, Pardini *et al.* 2005, Pires *et al.* 2002). Os atributos das espécies responsáveis por esses diferentes requerimentos de habitat representam um tópico pouco explorado, mas tais diferenças podem estar ligadas a aspectos fisiológicos, uma vez que em comparação ao interior de florestas maduras, áreas abertas ou alteradas estão sujeitas a maiores extremos de temperatura e umidade, entre outras características microclimáticas importantes para animais de pequeno porte (Brooks & Kyker-Snowman 2008, Stevens & Husband 1998, Bazzaz 1979).

Apesar de o modelo em função da estratificação vertical da vegetação (que é mais simples e utiliza apenas uma variável para expressar as principais modificações que ocorrem com a regeneração florestal) ter sido o mais plausível apenas para a riqueza de espécies não-endêmicas, é importante ter em mente que algumas das variáveis de

estrutura do chão da floresta e disponibilidade de alimento presentes nos modelos selecionados para as demais variáveis dependentes têm relação com a regeneração da floresta (Capítulo 2). Assim, em alguns casos, a influência da regeneração sobre as espécies de pequenos mamíferos terrestres parece ser mediada por fatores específicos associados à estrutura da floresta ou à disponibilidade de alimento.

Influência da estrutura do chão da floresta e da disponibilidade de alimentos

Para as espécies não-endêmicas, nossos resultados indicam que a regeneração da floresta é de fato um dos processos mais importantes condicionando a distribuição das espécies na área de estudo. Esta resposta está sendo aparentemente mediada, em grande parte, pela disponibilidade de recursos, uma vez que a abundância dessas espécies está relacionada a variáveis que apresentam associação com a regeneração da floresta, principalmente a biomassa de artrópodes, e em menor grau o número de indivíduos frutificando e o volume de galhadas (Capítulo 2).

A influência positiva da biomassa de artrópodes sobre a abundância das espécies não-endêmicas deve estar associada à regeneração da floresta, uma vez que as áreas em estádio mais inicial apresentaram maior biomassa de artrópodes no solo (Capítulo 2), dessa forma, a maior abundância de espécies não-endêmicas encontrada nos estádios mais iniciais pode ser explicada por uma preferência por locais com maior disponibilidade de alimento. De fato, artrópodes constituem um importante item alimentar para *A. montensis* e também são consumidos, embora em menor proporção, por *O. nigripes* (Talamoni *et al.* 2008, 1999, Vieira *et al.* 2006). Além disso, a abundância de *A. montensis*, que também consome frutos (Horn *et al.* 2008, Talamoni *et al.* 2008, Vieira *et al.* 2006), foi influenciada positivamente pela riqueza e número de indivíduos frutificando, e negativamente pelo volume de galhadas, e uma vez que o número de indivíduos frutificando é maior nas áreas em estádio mais inicial de regeneração e o volume de galhadas tende a ser maior nas áreas mais tardias (Capítulo 2), isso sugere, mais uma vez, a preferência dessa espécie por áreas em estádios mais iniciais de regeneração.

Por outro lado, a forte relação positiva encontrada entre a abundância de espécies não-endêmicas e a biomassa do folhiço, assim como a relação positiva com o número de galhadas, não devem estar associadas à resposta dessas espécies à regeneração, uma vez que estes dois aspectos da estrutura do chão da floresta não têm

relação com a regeneração florestal na área de estudo (Capítulo 2). Essas variáveis também tiveram influência positiva para as espécies endêmicas *D. sublineatus*, *E. russatus*, *M. americana/scalops* e *M. iheringi*, o que reforça a importância dessas características estruturais do chão da floresta para as espécies de pequenos mamíferos terrestres, independentemente de sua resposta ao processo de regeneração. De fato, diversos trabalhos realizados tanto em florestas tropicais quanto em outros biomas também encontraram relações positivas entre a abundância de espécies de pequenos mamíferos e a disponibilidade de folhiço (Matthews *et al.* 2009, Brannon 2000, Decher & Bahian 1999, Dickman 1995, Frank & Layne 1992) ou de galhadas (Naxara *et al.* 2009, Lada *et al.* 2008, Manning & Edge 2008, Hinkelman & Loeb 2007, Kaminski *et al.* 2007, Lambert *et al.* 2006, Dalmagro & Vieira 2005, McCay & Komoroski 2004, Brannon 2002, 2000, McCay 2000, Malcolm 1997), apontando que essas estruturas seriam importantes como abrigo contra predadores e variações de temperatura e umidade, fatores importantes para animais com altas taxas metabólicas e sujeitos a grande perda de água pela respiração, como os pequenos mamíferos (Brannon 2002, Harmon *et al.* 1986). As galhadas também podem ser importantes durante a locomoção, servindo de referência para a navegação (Thompson *et al.* 2009, Lada *et al.* 2008, McCay 2000), além de ser substrato para fungos que servem como alimento (Thompson *et al.* 2009, Tallmon & Mills 1994, Harmon *et al.* 1986).

Em comparação às espécies não-endêmicas, entretanto, a distribuição das espécies endêmicas na área de estudo foi menos congruente entre as diferentes espécies do grupo, tendo sido também menos claramente associada à regeneração da floresta. Algumas dessas espécies (*T. nigrita*, *B. soricinus* e *S. angouya*) não apresentaram uma resposta clara às variáveis quantificadas neste trabalho e, entre as demais, espécies morfologicamente semelhantes apresentaram respostas diferentes às variáveis quantificadas, o que pode sugerir que interações bióticas sejam mais importantes na estruturação dessa assembléia de espécies. Em alguns casos, no entanto, espécies endêmicas tiveram respostas claras a variáveis de estrutura e alimento que se modificaram durante a regeneração, de forma que as respostas que essas espécies tiveram à regeneração também podem estar sendo mediadas por esses fatores.

Diferenças de nicho são consideradas por diversos modelos como um ponto central para permitir a coexistência entre espécies semelhantes e evitar a exclusão competitiva, já que um aumento na abundância de uma espécie causaria um aumento de

competição intraespecífica maior que interespecífica (Kneitel & Chase 2004, Amarasekare 2003, Chesson 2000, Abrams 1983, Schoener 1974). Semelhanças morfológicas indicam semelhanças na forma de utilização dos recursos disponíveis, e, portanto, espécies morfologicamente semelhantes estariam mais sujeitas à competição (Schoener 1974). Entre as espécies endêmicas da área de estudo que tiveram respostas claras às variáveis quantificadas, as mais semelhantes morfologicamente (os roedores terrestres que se locomovem por cima do folhiço, *D. sublineatus* e *E. russatus*; e os marsupiais que se locomovem por entre o folhiço, *M. americana/scalops* e *M. iheringi*) foram influenciadas por características diferentes do ambiente, o que poderia estar facilitando a coexistência dessas espécies (Schoener 1974). Resultado semelhante foi encontrado por Naxara e colaboradores (2009) em uma escala menor, de micro-habitat, em uma mancha de floresta madura na mesma área de estudo do presente trabalho.

Algumas das respostas das espécies endêmicas à estrutura do chão da floresta e à disponibilidade de alimento devem estar associadas à regeneração. A relação positiva de *E. russatus* com a profundidade do folhiço, assim como a relação positiva de *M. americana/scalops* com o volume de galhadas podem estar ligadas à tendência de maior abundância dessas espécies nos estádios mais tardios de regeneração, uma vez que tanto a profundidade do folhiço quanto o volume de galhadas têm maiores valores nessas áreas (Capítulo 2). Por outro lado, apesar das relações negativas da biomassa de artrópodes e/ou da riqueza ou número de indivíduos frutificando com a abundância de *D. sublineatus*, *E. russatus* e *M. americana/scalops*, essas espécies não devem evitar locais com maior disponibilidade de artrópodes ou de frutos, uma vez que elas utilizam esses recursos alimentares (Pinotti 2005, Fonseca *et al.* 1996). Essas relações negativas devem estar ligadas à influência de outras características do ambiente que covariam com a disponibilidade desses recursos, que no caso de *M. americana/scalops* podem estar ligadas ao processo de regeneração, de forma que a relação negativa com a biomassa de artrópodes indicaria uma preferência por áreas em estádios mais avançados de regeneração, onde de fato essa espécie apresentou uma tendência de maior abundância. Já no caso de *M. iheringi*, a relação positiva com o número de indivíduos frutificando pode estar ligada a sua tendência de maior abundância em áreas em estádios mais iniciais de regeneração, dado que apesar do pouco conhecimento acerca de sua dieta, o gênero é considerado bastante insetívoro (Vieira & Astúa de Moraes 2003, Fonseca *et al.* 1996, mas veja Casella & Cáceres 2006, Pimentel & Tabarelli 2004, Busch &

Kravetz 1991, que reportam o consumo de frutos por espécies do gênero, embora em menor proporção que a de artrópodes).

Potenciais mecanismos envolvidos na recuperação da fauna durante a sucessão florestal

Os modelos que descrevem a substituição de espécies de plantas durante a sucessão florestal apontam uma série de compromissos (*trade-offs*) entre características da história de vida das espécies vegetais para explicar os padrões encontrados (Rees *et al.* 2001, Loehle 2000, Pacala & Rees 1998, Pacala *et al.* 1996, Rees 1993). Para a fauna, a sucessão também leva a uma substituição de espécies, tanto para os pequenos mamíferos na Mata Atlântica, como mostra este e outros estudos (Umetsu & Pardini 2007, Pardini & Umetsu 2006, Pardini *et al.* 2005, Pardini 2004, Fonseca & Robinson 1990, Stallings 1989) quanto para outros grupos da fauna na Mata Atlântica e em outras florestas tropicais (Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Barlow *et al.* 2007, Bowen *et al.* 2007, Dunn 2004, Jenkins *et al.* 2003, Lawton *et al.* 1998, Bowman *et al.* 1990). Esses trabalhos mostram que no início do processo as assembléias tendem a ser dominadas por espécies generalistas ou provenientes de outros biomas, enquanto que áreas maduras apresentam maior riqueza ou abundância de espécies especialistas de floresta (Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Brook *et al.* 2003, Lawton *et al.* 1998, Bowman *et al.* 1990), como também encontrado no presente trabalho. Porém, não existem modelos gerais propostos para explicar esses padrões de mudança na fauna associados à regeneração das florestas.

Na área de estudo, as espécies de pequenos mamíferos não-endêmicas, generalistas de habitat, estão aparentemente se beneficiando da maior disponibilidade de alimento (artrópodes e frutos) encontrada nas áreas em estádio mais inicial de regeneração, onde há uma maior produtividade primária líquida (Guariguata & Ostertag 2001). Por outro lado, as espécies endêmicas, especialistas de floresta, conseguem ocupar as áreas mais maduras, onde esses recursos são mais escassos, e parece haver maior partição de nicho entre estas espécies em comparação às generalistas de habitat. Portanto, nossos resultados sugerem um compromisso entre a capacidade de se manter em áreas mais maduras, menos produtivas, e a capacidade de utilizar os recursos mais abundantes encontrados nos estádios mais iniciais, como prevê o mecanismo de nicho sucessional (*successional niche*), proposto para explicar a sucessão vegetal e a

manutenção da diversidade de espécies (Pacala & Rees 1998). Segundo esse mecanismo, a maior capacidade de utilização dos recursos em ambientes com maior disponibilidade permite que algumas espécies prosperem no início da sucessão, enquanto que outras seriam mais eficientes na utilização de recursos limitados, dominando os estádios mais avançados, sendo esse, portanto, um compromisso entre habilidade competitiva e capacidade de utilização de recursos abundantes (Kneitel & Chase 2004, Amarasekare 2003, Rees *et al.* 2001, Pacala & Rees 1998).

Outro mecanismo que poderia operar é o compromisso entre capacidade de competição e colonização (*competition-colonization trade-off*), segundo o qual as espécies características de estádios mais iniciais de sucessão teriam maior capacidade de colonização, o que garantiria que ocupassem locais recentemente perturbados antes da chegada das melhores competidoras, características de estádios mais tardios (Kneitel & Chase 2004, Amarasekare 2003, Rees *et al.* 2001, Pacala & Rees 1998, Tilman *et al.* 1994). Entretanto, esse mecanismo, proposto inicialmente para organismos sésseis, prevê que a chegada das melhores competidoras leva à exclusão das espécies com maior capacidade de dispersão (Amarasekare 2003). Ao contrário, na área de estudo encontramos maior abundância de pequenos mamíferos terrestres generalistas nas áreas em estádios mais iniciais de regeneração mesmo na presença de espécies especialistas. Além disso, até onde se sabe não existem diferenças marcantes na capacidade de movimentação ou dispersão entre espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat e especialistas de floresta (Mendel & Vieira 2003, Pires *et al.* 2002, Gentile & Cerqueira 1995), de forma que esse mecanismo não deve estar operando nesse contexto de florestas contínuas com esses organismos (Amarasekare 2003). Entretanto, em paisagens fragmentadas, esse mecanismo pode se tornar mais importante, já que a habilidade das espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat em ocupar as áreas antropogênicas abertas ou alteradas da matriz aumenta sua capacidade de colonização das manchas de floresta remanescente (Umetsu *et al.* 2008, Pires *et al.* 2002), levando a uma dominância dessas florestas fragmentadas por essas espécies generalistas (Bueno 2008, Laurance 1991), fenômeno também observado com outros vertebrados e também invertebrados (Spiesman & Cumming 2008, Rodríguez *et al.* 2007, Swihart *et al.* 2003, veja também Marvier *et al.* 2004).

Apesar dos padrões encontrados serem compatíveis com o mecanismo de nicho sucessional ligado à utilização de recursos alimentares, outros processos também podem

estar envolvidos nas alterações observadas na assembléia de pequenos mamíferos terrestres durante a regeneração na área de estudo. As espécies endêmicas, especialistas de floresta, podem ser favorecidas pela maior disponibilidade de certos recursos nas áreas mais maduras, como a profundidade do folhiço no caso de *E. russatus*, ou o volume de galhadas no caso de *M. americana/scalops*, ou podem depender de recursos alimentares característicos dos estádios mais avançados, como frutos de palmeiras (Capítulo 2, DeWalt *et al.* 2003, Guariguata *et al.* 1997). Apenas estudos experimentais poderiam testar diretamente as hipóteses aqui levantadas sobre os processos responsáveis pelos padrões de substituição de espécies observados ao longo da regeneração florestal, de maneira a esclarecer o papel relativo de fatores como a competição, predação, parasitismo, e de características do ambiente, bem como os mecanismos fisiológicos e comportamentais que podem estar envolvidos na determinação da resposta das espécies à regeneração florestal.

Implicações para a conservação

Ao longo do processo de regeneração de florestas tropicais ocorrem mudanças estruturais e de disponibilidade de recursos para a fauna (Capítulo 2, DeWalt *et al.* 2003), que criam uma heterogeneidade espacial e temporal na qualidade do habitat, com diferentes ambientes podendo ser explorados por espécies com histórias naturais distintas. Dessa forma, a ocorrência de distúrbios naturais e consequente criação de um mosaico de ambientes pode ser a base não só dos padrões de substituição de espécies ao longo da regeneração florestal, mas também da manutenção da diversidade de espécies (Amarasekare *et al.* 2004, Amarasekare 2003, Connell 1978). Porém, quando o regime de distúrbios é alterado pela ação humana, com um aumento de intensidade ou frequência, as espécies características de estádios mais avançados de regeneração podem ser negativamente afetadas, levando a uma dominância por espécies generalistas (Pardini *et al.* 2009, Scales & Marsden 2008, Rodríguez *et al.* 2007, Marvier *et al.* 2004, McKinney 1997, Tilman *et al.* 1994, Connell 1978). Entretanto, nossos dados indicam que o favorecimento de espécies de pequenos mamíferos generalistas nas florestas mais iniciais é mais forte que o efeito negativo sobre as espécies especialistas de floresta, de maior interesse para a conservação, sendo que não encontramos nenhuma espécie desse grupo restrita a matas maduras. Dessa forma, a secundarização da floresta na área de estudo levou a uma mudança na abundância das espécies e na proporção de

espécies generalistas, mas não levou à exclusão de espécies especialistas, indicando que as florestas secundárias podem representar importantes instrumentos de conservação, principalmente em biomas altamente modificados como a Mata Atlântica.

Entretanto, a generalização desses resultados para outras áreas e para outros grupos da fauna requer cuidado. A área de estudo é hoje constituída por floresta contínua, o que pode favorecer a manutenção das espécies especialistas nas florestas mais iniciais através de uma dinâmica de fonte e dreno (Dias 1996, Pulliam 1988), além das espécies não sofrerem os efeitos deletérios da fragmentação, comumente observados sobre as espécies especialistas, que não ocupam áreas abertas (Bueno 2008, Pardini *et al.* 2005, Pardini 2004). Além disso, os pequenos mamíferos são considerados um grupo relativamente resiliente a perturbações do habitat florestal (Lambert *et al.* 2006, Malcolm & Ray 2000, Chapman & Chapman 1999, Wu *et al.* 1996, Malcolm 1995) em comparação a outros grupos da fauna, que podem responder de maneira mais acentuadas à secundarização das florestas (e.g. Pardini *et al.* 2009, Barlow *et al.* 2007, e veja também Gardner *et al.* 2007, Laurance 2007).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrams, P. 1983. The theory of limiting similarity. Annual Review of Ecology and Systematics. 14: 359-376.

Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards T. & Malingreau, J. P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. Science. 297. 999-1002.

Adler, G. H. 1998. Impacts of resource abundance on populations of a tropical forest rodent. Ecology. 79: 242-254.

Alves, L. F. & Metzger, J. P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00406022006.

Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. Ecology Letters. 6: 1109-1122.

Amarasekare, P., Hoopes, M. F., Mouquet, N. & Holyoak, M. 2004. Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. American Naturalist. 164: 310-326.

Amarasekare, P. & Nisbet, R. M. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. American Naturalist. 158: 572-584.

Anderson, D. R. 2008. Model based inference in the life sciences: a primer on evidence. Springer, New York.

Barbosa, L. M. & Nunes, J. A. (coords). 2000. Atlas das unidades de conservação ambiental do Estado de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.

Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., Parry, L., Peters, S. L., Ribeiro-Junior, M. A., da Silva, M. N. F., da Silva Motta, C. & Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. Proceedings of the National Academy of Sciences. 104: 18555–18560.

Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Annual Review of Ecology and Systematics. 10: 351-371.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 2004. Factors affecting the use of space by two rodent species in Brazilian Atlantic forest. Mammalia. 68: 121-132.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 2002. Effects of weather and food availability on the condition and growth of two species of rodents in Southeastern Brazil. Mammalia. 66: 17-31.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in Southeastern Brazil. Journal of Mammalogy. 80: 472-486.

Bolker, B. 2007. Ecological models and data in R. Princeton University Press, Princeton.

Bonvicino, C. R., Oliveira, J. A. & D'Andrea, P. S. 2008. Guia dos roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS, Rio de Janeiro.

Bowen, M. E, McAlpine, C. A., House, A. P. N. & Smith, G. C. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: a review of their habitat values for recovering forest fauna. Biological Conservation. 140: 273-296.

Bowman, D. M. J. S., Woinarski, J. C. Z., Sands, D. P. A., Wells, A. & McShane, V. J. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: responses of birds, butterflies and reptiles. Journal of Biogeography. 17: 227-239.

Brannon, M. P. 2002. Distribution of *Sorex cinereus* and *S. fumeus* on north- and south-facing slopes in the southern Appalachian Mountains. Southeastern Naturalist. 1: 299-306.

Brannon, M.P. 2000. Niche relationships of two syntopic species of shrews, *Sorex fumeus* and *S. cinereus*, in the Southern Appalachian mountains. Journal of Mammalogy. 81: 1053-1061.

Brewer, S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. Oikos. 92: 245-255.

Brewer, S. W. & Rejmánek, M. 1999 Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. Journal of Vegetation Science. 10: 165-174.

Brook, B. W., Bradshaw, C. J. A., Koh, L. P. & Sodhi, N. S. 2006. Momentum Drives the Crash: Mass Extinction in the Tropics. Biotropica. 38: 302-305.

Brook, B. W., Sodhi, N. S. & Ng, P. K. L. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. Nature. 424: 420-423.

Brooks, R. T. & Kyker-Snowman, T. D. 2008. Forest floor temperature and relative humidity following timber harvesting in southern New England, USA. Forest Ecology and Management. 254: 65-73.

Brown, S. & Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology. 6: 1-32.

Bueno, A. A. 2008. Pequenos mamíferos da Mata Atlântica do Planalto Atlântico Paulista: uma avaliação da ameaça de extinção e da resposta a alterações no contexto e tamanho dos remanescentes. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2 ed. Springer-Verlag, New York.

Busch, M. & Kravetz, F. O. 1991. Diet composition of *Monodelphis dimidiata* (Marsupialia, Didelphidae). Mammalia. 55: 619-621.

Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A. & Morin, P. J. 2002. Experimental test of the role of mammalian herbivores on old field succession: community structure and seedling survival. Journal of the Torrey Botanical Society. 129: 228-237.

Casella, J. & Cáceres, N. C. 2006. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. Neotropical Biology and Conservation. 1: 5-11.

Catharino, E. L. M., Bernacci, L. C., Franco, G. A. D. C., Durigan, G. & Metzger, J. P. 2006. Aspectos da composição e diversidade do componente arbóreo das florestas da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Biota Neotropica, 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00306022006.

Chapman, C. A. & Chapman, L. J. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from east Africa. Conservation Biology. 13: 1301-1311.

Chazdon, R. L., Letcher, S. G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. Philosophical Transactions of the Royal Society - B. 362: 273-289.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics. 31: 343-366.

Clark, D. B. 1996. Abolishing virginity. Journal of Tropical Ecology. 12: 735-739.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science. 199: 1302-1310.

Connell, J. H. & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist. 111: 1119-1144.

Coomes, D. A. & Grubb, P. J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. Trends in Ecology and Evolution. 18: 283-291.

Corlett, R. T. 1995. Tropical secondary forests. Progress in Physical Geography. 19: 159-172.

Crawley, M. J. 2007. The R book. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.

Dalmagro, A. D. & Vieira, E. M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. Austral Ecology. 30: 353-362.

Decher, J. & Bahian, L. K. 1999. Diversity and structure of terrestrial small mammal communities in different vegetation types on the Accra Plains of Ghana. Journal of Zoology. 247: 395-408.

DeMattia, E. A., Curran, L. M. & Rathcke, B. J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds. Ecology. 85: 2161-2170.

Dent, D. H. & Wright, S. J. 2009. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. Biological Conservation. 142: 2833-2843.

DeWalt, S. J., Maliakal, S. K. & Denslow, J. S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. Forest Ecology and Management. 182: 139-151.

Dias, P. C. 1996. Sources and sinks in population biology. Trends in Ecology and Evolution. 11: 326-330.

Dickman, C.R. 1995. Diets and habitat preferences of 3 species of crocidurine shrews in arid southern Africa. Journal of Zoology. 237: 499-514.

Dirzo, R. & Raven, P. H. 2003. Global state of biodiversity and loss. Annual Review of Environmental Resources. 28: 137-167.

Dunn, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. Conservation Biology. 18: 302-309.

Emmons, L. & Feer, F. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. 2 ed. University of Chicago Press, Chicago.

FAO. 2006. Global forest resources assessment 2005: progress towards sustainable forest management. Food and Agriculture Organization, United Nations. Forestry Paper No. 147. Roma.

Faria, D., Mariano-Neto, E., Martini, A. M. Z., Ortiz, J. V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M. L. B. & Baumgarten, J. 2009. Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. Forest Ecology and Management. 257: 2226-2234.

Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. Trends in Ecology and Evolution. 11: 119-124.

Finegan, B. 1984. Forest succession. Nature. 312: 109-114.

Fonseca. G. A. B., Herrmamm, G., Leite, Y. L. R., Mittermeier, R.A., Rylands, A. B. & Patton, J. L. 1996. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. Occasional Papers in Conservation Biology. 4: 1-38.

Fonseca, G.A.B. & Robinson, J.G. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. Biological Conservation. 53: 265-294.

Frank, P. A. & Layne, J. N. 1992. Nests and daytime refugia of cotton mice (*Peromyscus gossypinus*) and golden mice (*Ochrotomys nuttalli*) in south-central Florida. American Midland Naturalist. 127: 21-30.

Gardner, T. A., Barlow, J., Parry, L. W. & Peres, C. A. 2007. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. Biotropica. 39: 25-3

Gentile, R. & Cerqueira, R. 1995. Movement patterns of five species of small mammals in a Brazilian Restinga. Journal of Tropical Ecology. 11(4): 671-677.

Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M. & Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. Plant Ecology. 132: 107-120.

Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management. 148: 185-206.

Hall, J. S. 2008. Seed and seedling survival of African mahogany (Entandrophragma spp.) in the Central African Republic: implications for forest management. Forest Ecology and Management. 255: 292-299.

Harmon, M. E., Franklin, J. F. & Swanson, J. F. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research. 15: 133-302.

Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J. Q., Brosofske, K. D., Saunders, S. C., Euskirchen, E. S., Roberts, D., Jaiteh, M. S., Esseen, P. A. 2005. Edge

influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. Conservation Biology. 19: 768-782.
Hinkelman, T. M. & Loeb, S. C. 2007. Effect of woody debris abundance on daytime refuge use by cotton mice. Southeastern Naturalist. 6: 393-406.
Horn, G. B., Kindel, A. & Hartz, S. M. 2008. *Akodon montensis* (Thomas, 1913) (Muridae) as a disperser of endozoochoric seeds in a coastal swamp forest of southern Brazil. Mammalian Biology. 73: 325-329.
Hughes, R. F., Kauffman, J. B. & Jaramillo, V. J. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of México. Ecology. 80: 1892-1907.
ITTO. 2002. Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. International Tropical Timber Organization - Policy Development Series N° 13.
Janos, D. P., Sahley, C. T. & Emmons, L. H. 1995. Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. Ecology. 76: 1852-1858.
Jenkins, R. K. B., Roettcher, K. & Corti, G. 2003. The influence of stand age on wildlife habitat use in exotic teak tree *Tectona grandis* plantations. Biodiversity and Conservation. 12: 975-990.
Johnson, C. N. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. Trends in Ecology and Evolution. 11: 503-507.
Jones, E. R., Curran, L. M., Wright, D. D. & Mack, A. L. 2008. Differential effects of mammalian seed predators on the regeneration of five Papua New Guinean tree species and implications for sapling recruitment. Journal of Tropical Ecology. 24: 259-267.
Kammesheidt, L. 2002. Perspectives on Secondary Forest Management in Tropical Humid Lowland America. Ambio. 31: 243-250.
Kaminski, J. A., Davis, M. L., Kelly, M. & Keyser, P.D. 2007. Disturbance effects on small mammal species in a managed Appalachian forest. American Midland Naturalist. 157: 385-397.
Kneitel, J. M. & Chase, J. M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. Ecology Letters. 7: 69-80.
Koltunov, A., Ustin, S. L., Asner, G. P. & Fung, I. 2009. Selective logging changes forest phenology in the Brazilian Amazon: Evidence from MODIS image time series analysis. Remote Sensing of Environment. 113: 2431-2440.
Lada, H., MacNally, R & Taylor, A. C. 2008. Responses of a carnivorous marsupial (*Antechinus flavipes*) to local habitat factors in two forest types. Journal of Mammalogy. 89: 398-407.
Lamb, D., Erskine, P. D. & Parrotta, J. A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. Science. 310: 1628-1632.
Lambert, T. D., Malcolm, J. R. & Zimmerman, B. L. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. Journal of Mammalogy. 87: 766-776.
Laurance, W. F. 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? Trends in Ecology and Evolution. 22: 65-70.
Laurance, W. F. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. Philosophical Transactions of the Royal Society - B. 359: 345-352.
Laurance, W. F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. Conservation Biology. 5: 79-89.

Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E. L. S., Giraldo, J. P., Lovejoy, T. E., Condit, R., Chave, J., Harms, K. E. & D'Angelo, S. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. Proceedings of the National Academy os Sciences of the United States of America. 103: 19010-19014.

Lawton, J. H., Bignell, D. E., Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., Hodda, M., Holt, R. D., Larsen, T. B., Mawdsley, N. A., Stork, N. E., Srivastava, D. S. & Watt, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature. 391: 72-76.

Liebsch, D., Marques, M. C. R. & Goldenberg, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. Biological Conservation. 141: 1717-1725.

Loehle, C. 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. American Naturalist. 156: 14-33.

MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. Em: Laurance, W. F. & Bierregaard, R. O. (eds.). Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented comminities. University of Chicago Press, Chicago.

Malcolm. J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. Em: Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds.). Forest canopies. Academic Press, San Diego.

Malcolm, J. R. & Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on central African small mammal communities, forest structure, and tree diversity. Conservation Biology. 14: 1623-1638.

Mangan, S. A. & Adler, G. H. 2000. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by terrestrial and arboreal small mammals in a Panamanian cloud forest. Journal of Mammalogy. 81: 563-570.

Manning, J. A. & Edge, W. D. 2008. Small mammal responses to fine woody debris and forest fuel reduction in southwest Oregon. Journal of Wildlife Management. 72: 625-632.

Marvier, M., Kareiva, P. & Neubert, M. G. 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. Risk Analysis. 24: 869-878.

Matthews, C. E., Moorman, C. E., Greenberg, C. H. & Waldrop, T. A. 2009. Response of soricid populations to repeated fire and fuel reduction treatments in the southern Appalachian Mountains. Forest Ecology and Management. 257: 1939-1944.

McCay, T. S. 2000. Use of woody debris by cotton mice (*Peromyscus gossypinus*) in a Southeastern pine forest. Journal of Mammalogy. 81: 527-535.

McCay, T. S. & Komoroski, M. J. 2004. Demographic responses of shrews to removal of coarse woody debris in a managed pine forest. Forest Ecology and Management. 189: 387-395.

McCook, L. J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. Vegetatio. 110: 115-147.

McCullagh, P. & Nelder, J. A. 1989. Generalized linear models. Chapman and Hall, London.

McKinney, M. L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. Annual Review of Ecology and Systematics. 28: 495-516.

Mendel, S. M. & Vieira, M. V. 2003. Movement distances and density estimation of small mammals using the spool-and-line technique. Acta Theriologica. 48: 289-300.

Mendoza, E. & Dirzo, R. 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. Oikos. 116: 1841-1852.

Metzger, J. P., Alves, L. F., Willian, G., Teixeira, A. M. G., Simões, S. L. C. & Catharino, E. L. M. 2006. Uma área de relevante interesse biológico, porém pouco conhecida: a Reserva Florestal do Morro Grande. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00206022006.

Murrell, D. J. & Law, R. 2003. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. Ecology Letters. 6: 48-59.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature. 403: 853-858.

Naxara, L. 2008.

Naxara, L., Pinotti, B. T. & Pardini, R. 2009. Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic forest. Journal of Mammalogy. 90: 404-415.

Nepstad, D. C., Uhl, C. & Serrão, E. A. S. 1991. Recuperation of a degraded Amazon landscape: forest recovery and agricultural restoration. Ambio. 20: 248-255.

Nepstad, D. C., Veríssimo, A., Alencar, A., Nobre, C., Lima, E., Lefebvre, P., Schlesinger, P., Potterk, C., Moutinho, P., Mendoza, E., Cochrane M. & Brooks, V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. Nature. 398: 505-508.

Noble, I. R. & Slatyer, R. O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbance. Vegetatio. 43: 5-21.

Olifiers, N., Gentile, R. & Fiszon, J. T. 2005. Relation between small-mammal species composition and anthropic variables in the Brazilian Atlantic Forest. Brazilian Journal of Biology. 65: 495-501.

Pacala, S. W., Canham, C. D., Saponara, J., Silander-Jr., J. A., Kobe, R. K. & Ribbens, E. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. Ecological Monographs. 66: 1-43.

Pacala, S. W. & Rees, M. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. American Naturalist. 152: 729-737.

Paine, C. E. T. & Beck, H. 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. Ecology. 88: 3076-3087.

Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. Biodiversity & Conservation. 13: 2567-2586.

Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano-Neto, E, Paciencia, M. L. B., Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. Biological Conservation. 142: 1178-1190.

Pardini, R., Souza, S.M., Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance

and diversity in an Atlantic forest landscape. Biological Conservation. 124: 253-266.

Pardini, R. & Umetsu, F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00606022006.

Perz, S. G. & Skole, D. L. 2003. Secondary forest expansion in the Brazilian Amazon and the refinement of forest transition theory. Society & Natural Resources. 16:277-294.

Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. American Naturalist. 104: 592-597.

Pimentel, D. S. & Tabarelli, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. Biotropica. 36: 74-84.

Pimm, S. L. & Raven, P. 2000. Extinction by numbers. Nature. 403: 843-845.

Pinotti, B. T. 2005. Dieta e influência da disponibilidade de alimento na distribuição espacial de espécies de pequenos mamíferos em uma área de Mata Atlântica madura do Estado de São Paulo. Trabalho de conclusão de curso. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Pinto, S. R. R., Santos, A. M. M. & Tabarelli, M. 2009. Seed predation by rodents and safe sites for large-seeded trees in a fragment of the Brazilian Atlantic forest. Brazilian Journal of Biology. 69: 763-771.

Pires, A. S., Lira, P. K., Fernandez, F. A. S., Schittini, G. M. & Oliveira, L. C. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. Biological Conservation. 108(2): 229-237.

Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. American Naturalist. 132. 652-661.

Püttker, T., Pardini, R., Meyer-Lucht, Y. & Sommer, S. 2008. Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. BMC Ecology. 8:9. http://www.biomedcentral.com/1472-6785/8/9.

Reddell, P., Spain, A. V. & Hopkins, M. 1997. Dispersal of spores of mycorrhizal fungi in scats of native mammals in tropical forests of northeastern Australia. Biotropica. 29: 184-192.

Rees, M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. Nature. 366: 150-152.

Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. & Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. Science. 293: 650-655.

Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. 2006. Mamíferos do Brasil. Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. Biological Conservation. 142: 1141-1153.

Rodrigues, R. R., Lima, R. A. F., Gandolfi, S. & Nave, A. G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. Biological Conservation. 142: 1242-1251.

Rodríguez, A., Jansson, G. & Andrén, H. 2007. Composition of an avian guild in spatially structured habitats supports a competition-colonization trade-off. Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences. 274: 1403-1411.

Santos, B. S., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P., Tabarelli, M., 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. Biological Conservation 141: 249-260.

Scales, B. R. & Marsden, S. J. 2008. Biodiversity in small-scale tropical agroforests: a review of species richness and abundance shifts and the factors influencing them. Environmental Conservation. 35: 160-172.

Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science. 185: 27-39.

Siegert, F., Ruecker, G., Hinrichs, A. & Hoffmann, A. A. 2001. Increased damage from fires in logged forests during droughts caused by El Niño. Nature. 414: 437-440.

Slade, N. A. & Blair, S. M. 2000. An empirical test of using counts of individuals as indices of population size. Journal of Mammalogy. 81: 1035-1045.

SOS Mata Atlântica & INPE. 2009. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: período 2005-2008. Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. São Paulo.

Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics. 15: 353-391.

Spiesman, B. J. & Cumming, G. S. 2008. Communities in context: the influences of multiscale environmental variation on local ant community structure. Landscape Ecology. 23: 313-325.

Stallings, J. R. 1989. Small mammal inventories in an Eastern Brazilian Park. Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences. 34: 153-200.

Stevens, S. M. & Husband, T. P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. Biological Conservation. 85: 1-8.

Swihart, R. K., Gehring, T. M., Kolozsvary, M. B. & Nupp, T. E. 2003. Responses of ‘resistant’ vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. Diversity and Distributions. 9: 1-18.

Talamoni, S. A., Couto, D, Cordeiro-Júnior, D. A. & Diniz, F, M. 2008. Diet of some species of Neotropical small mammals. Mammalian Biology. 73: 337-341.

Talamoni, S. A., Couto, D, Lopes, M. O. G. & Cordeiro-Júnior, D. A. 1999. Dieta de algumas espécies de pequenos mamíferos do sudeste brasileiro. BIOS – Cadernos do Departamento de Ciências Biológicas da PUC Minas. 7(7): 51-56.

Tallmon, D. & Mills, L. S. 1994. Use of logs within home ranges of California red-backed voles on a remnant of forest. Journal of Mammalogy. 75: 97-101.

Thompson, R. L., Chambers, C. L. & McComb, B. C. 2009. Home range and habitat of western red-backed voles in the Oregon Cascades. Northwest Science. 83: 46-56.

Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. Oikos. 58: 3-15.

Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. American Naturalist. 125: 827-852.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. & Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. Nature. 371: 65-66.

Uehara-Prado, M., Fernandes, J. O., Bello, A, M., Machado, G., Santos, A. J., Vaz-de-Mello, F. Z. & Freitas, A. V. L. 2009. Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. Biological Conservation. 142: 1220-1228.

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

Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats: evaluating matrix quality in an Atlantic Forest landscape. Landscape Ecology. 22: 517-530.

Van Wagner, C. E. 1968. The line transect method in forest fuel sampling. Forest Science. 14: 20-26.

Venables, W. N. & Ripley, B. D. 2002. Modern applied statistics with S. 4 ed. Springer-Verlag, New York.

Vieira, E. M. 2006. Padrões de uso vertical do habitat por marsupiais brasileiros. Em: Cáceres, N. C. & Monteiro-Filho, E. L. A. (eds.). Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução. Editora UFMS, Campo Grande.

Vieira, E. M. & Astúa de Moraes, D. 2003. Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. Em: Jones, M., Dickman, C & Archer, M. (eds.). Predators rith pouches: the biology of carnivorous marsupials. CSIRO Publishing, Collingwood.

Vieira, E. M. & Monteiro-Filho, E. L. A. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. Journal of Tropical Ecology. 19: 501-507.

Vieira, E. M., Paise, G. & Machado, P. H. D. 2006. Feeding of small rodents on seeds and fruits: a comparative analysis of three species of rodents of the Araucaria forest, southern Brazil. Acta Theriologica. 51: 311-318.

Vieira, E. M., Pizo, M. A. & Izar, P. 2003. Fruit and seed exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. Mammalia. 67: 533-539.

Williams, P. H., Gaston, K. J. & Humphries, C. J. 1997. Mapping biodiversity value worldwide: combining higher-taxon richness from different groups. Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences.264: 141-148.

Wilson, D. E. & Reeder, D. M. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3 ed. The Johns Hopkins University Press, Baltmore.

Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. Trends in Ecology and Evolution. 20: 553-560.

Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. 2006a. The future of tropical forest species. Biotropica 38: 207-301.

Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. 2006b. The uncertain future of tropical forest species. Biotropica 38: 443-445.

Wu, D., Luo, J. & Fox, B. J. 1996. A comparison of ground dwelling small mammal communities in primary and secondary tropical rainforest in China. Journal of Tropical Ecology. 12: 215-230.

Tabela 1: Número de indivíduos capturados, número de sítios onde as espécies estiveram presentes, percentual de indivíduos capturados nos dois tipos de armadilha utilizados, hábito locomotor (terrestre = terrestre ou semifossorial, arborícola = arborícola ou escansorial) e classificação quanto ao endemismo a biomas florestais para as espécies de pequenos mamíferos não-voadores encontradas nos 27 sítios de amostragem na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. * espécies analisadas individualmente.

Espécies	N° de indivíduos	N° de sítios	% *pitfall* (chão)	% *Sherman* (sub-bosque)	Hábito locomotor	Endêmica
Roedores						
*Oligoryzomys nigripes**	89	23	100	0	terrestre	não
*Akodon montensis**	61	24	100	0	terrestre	não
Bibimys labiosus	1	1	100	0	terrestre	não
Necromys lasiurus	1	1	100	0	terrestre	não
Oligoryzomys flavescens	1	1	100	0	terrestre	não
*Delomys sublineatus**	126	25	100	0	terrestre	sim
*Euryoryzomys russatus**	52	21	94,2	5,8	terrestre	sim
*Thaptomys nigrita**	39	20	100	0	terrestre	sim
*Brucepattersonius soricinus**	17	11	100	0	terrestre	sim
*Sooretamys angouya**	11	10	90,9	9,1	terrestre	sim
Blarinomys breviceps	2	2	100	0	terrestre	sim
Rhipidomys mastacalis	39	16	0	100	arborícola	sim
Juliomys pictipes	14	9	64,3	35,7	arborícola	sim
Phyllomys nigrispinus	12	10	33,3	66,7	arborícola	sim
Juliomys ossitenuis	4	3	100	0	arborícola	sim
Guerlinguetus ingrami	2	2	0	100	arborícola	sim
Oryzomyini gênero novo	1	1	100	0	arborícola	sim
Marsupiais						
*Monodelphis americana/scalops**	13	10	100	0	terrestre	sim
*Monodelphis iheringi**	13	9	100	0	terrestre	sim
Monodelphis sp. nova	9	5	100	0	terrestre	sim
Marmosops incanus	103	26	32	68	arborícola	sim
Gracilinanus microtarsus	11	8	36,4	63,6	arborícola	sim
Micoureus paraguayanus	10	6	10	90	arborícola	sim
Marmosops paulensis	2	1	50	50	arborícola	sim
Abundância total	633	-	488	145	-	-
Abundância de terrestres	435	-	431	4	-	-
Riqueza total	25	-	22	10	-	-
Riqueza de terrestres	15	-	14	2	-	-

Tabela 2: Resultado da seleção de modelos de regressão (modelos selecionados – ΔAICc < 2 – sombreados, modelo nulo e o modelo com a estratificação vertical da vegetação) para a riqueza e abundância de espécies de pequenos mamíferos terrestres endêmicas e não-endêmicas na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. k = número de parâmetros, ΔAICc = diferença entre o AICc do modelo considerado e do melhor modelo, w_i = peso de evidência, (+) = relação positiva, (–) = relação negativa, b.folh = biomassa do folhiço, p.folh = profundidade do folhiço, v.galh = volume de galhadas, n.galh = número de galhadas, b.artr = biomassa de artrópodes, n.frut = número de indivíduos frutificando, r.frut = riqueza de plantas frutificando, pca.estratificação = estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com os dados de densidade da folhagem).

Modelo	k	AICc	ΔAICc	w_i
Riqueza de não-endêmicas				
pca.estratificação(–)	3	34,39	0,000	0,3104
nulo	2	38,43	4,041	0,0411
Abundância de não-endêmicas				
b.folh(+) + b.artr(+)	4	141,03	0,000	0,1077
b.folh(+) + n.galh(+) + b.artr(+)	5	141,63	0,598	0,0799
b.folh(+)	3	141,65	0,620	0,0790
b.folh(+) + b.artr(+) + r.frut(+)	5	141,85	0,816	0,0717
b.folh(+) + r.frut(+)	4	142,08	1,046	0,0639
b.folh(+) + n.galh(+)	4	142,17	1,138	0,0610
b.artr(+)	3	142,90	1,866	0,0424
n.galh(+) + b.artr(+)	4	142,93	1,898	0,0417
pca.estratificação(–)	3	145,69	4,660	0,0105
nulo	2	147,95	6,919	0,0034
Abundância de *Oligoryzomys nigripes*				
b.folh(+)	3	125,95	0,000	0,0695
b.artr(+)	3	126,21	0,259	0,0610
pca.estratificação(–)	3	126,41	0,458	0,0553
p.folh(–)	3	126,70	0,756	0,0476
b.folh(+) + n.galh(+)	4	126,72	0,774	0,0472
n.galh(+)	3	126,75	0,802	0,0465
n.galh(+) + b.artr(+)	4	126,82	0,868	0,0450
nulo	2	126,92	0,969	0,0428
b.folh(+) + r.frut(+)	4	127,32	1,376	0,0349
b.folh(+) + b.artr(+)	4	127,35	1,407	0,0344
p.folh(–) + b.artr(+)	4	127,66	1,716	0,0295
Abundância de *Akodon montensis*				
b.folh(+) + b.artr(+)	4	101,76	0,000	0,1040
b.folh(+) + b.artr(+) + r.frut(+)	5	102,37	0,609	0,0767
b.folh(+)	3	102,87	1,110	0,0597
b.folh(+) + v.galh(–)	4	102,95	1,197	0,0572
b.artr(+)	3	103,36	1,607	0,0466
b.folh(+) + v.galh(–) + r.frut(+)	5	103,49	1,731	0,0438

Modelo	k	AICc	ΔAICc	w_i
b.artr(+) + n.frut(+)	4	103,53	1,775	0,0428
b.folh(+) + v.galh(–) + b.artr(+)	5	103,69	1,933	0,0396
b.folh(+) + n.frut(+)	4	103,74	1,978	0,0387
pca.estratificação(–)	3	107,36	5,601	0,0063
nulo	2	108,36	6,607	0,0038
Riqueza de endêmicas				
n.galh(+)	3	61,72	0,000	0,1023
nulo	2	62,05	0,330	0,0867
p.folh(+) + n.galh(+)	4	62,51	0,785	0,0691
pca.estratificação(+)	3	63,11	1,384	0,0512
b.folh(+)	3	63,28	1,556	0,0470
b.folh(+) + n.galh(+)	4	63,38	1,655	0,0447
Abundância de endêmicas				
b.folh(+)	3	168,08	0,000	0,1105
nulo	2	168,62	0,543	0,0842
p.folh(+) + n.galh(+)	4	169,09	1,012	0,0666
p.folh(+)	3	169,10	1,025	0,0662
b.folh(+) + n.galh(+)	4	169,92	1,841	0,0440
b.folh(+) + b.artr(–)	4	169,95	1,870	0,0434
pca.estratificação(+)	3	170,57	2,489	0,0318
Abundância de *Delomys sublineatus*				
b.folh(+)	3	136,60	0,000	0,2399
b.folh(+) + n.frut(–)	4	138,17	1,571	0,1094
b.folh(+) + b.artr(–)	4	138,48	1,885	0,0935
nulo	2	141,28	4,686	0,0230
pca.estratificação(+)	3	143,53	6,935	0,0075
Abundância de *Euryoryzomys russatus*				
p.folh(+) + n.galh(+)	4	100,03	0,000	0,2096
n.galh(+)	3	101,53	1,501	0,0989
p.folh(+) + n.galh(+) + r.frut(–)	5	101,56	1,533	0,0974
nulo	2	103,54	3,507	0,0363
pca.estratificação(+)	3	103,75	3,716	0,0327
Abundância de *Thaptomys nigrita*				
n.galh(+)	3	85,50	0,000	0,1179
nulo	2	85,77	0,276	0,1027
p.folh(+) + n.galh(+)	4	87,06	1,560	0,0541
r.frut(+)	3	87,25	1,756	0,0490
pca.estratificação(+)	3	88,18	2,681	0,0309
Abundância de *Brucepattersonius soricinus*				
v.galh(–)	3	61,72	0,000	0,1316
p.folh(+) + v.galh(–)	4	62,09	0,367	0,1095
nulo	2	62,84	1,117	0,0753
p.folh(+)	3	63,22	1,500	0,0622
pca.estratificação(–)	3	64,52	2,806	0,0324

Modelo	k	AICc	ΔAICc	w_i
Abundância de *Sooretamys angouya*				
nulo	2	48,43	0,000	0,1022
r.frut(–)	3	49,22	0,784	0,0691
p.folh(–) + r.frut(–)	4	49,24	0,805	0,0684
b.artr(+)	3	49,60	1,172	0,0569
p.folh(–)	3	49,83	1,395	0,0509
n.frut(+)	3	50,09	1,655	0,0447
pca.estratificação(–)	3	50,12	1,682	0,0441
b.folh(–)	3	50,35	1,915	0,0392
Abundância de *Monodelphis americana/scalops*				
n.galh(+) + b.artr(–)	4	43,30	0,000	0,1041
v.galh(+) + b.artr(–)	4	43,37	0,074	0,1003
b.artr(–)	3	44,39	1,090	0,0603
n.galh(+) + b.artr(–) + r.frut(+)	5	44,43	1,134	0,0590
v.galh(+)	3	44,45	1,151	0,0585
v.galh(+) + b.artr(–) + r.frut(+)	5	44,57	1,271	0,0551
b.artr(–) + r.frut(+)	4	44,77	1,478	0,0497
v.galh(+) + r.frut(+)	4	45,01	1,719	0,0441
nulo	2	53,38	10,082	0,0007
pca.estratificação(+)	3	53,69	10,391	0,0006
Abundância de *Monodelphis iheringi*				
b.folh(+)	3	44,58	0,000	0,2060
b.folh(+) + r.frut(+)	4	44,91	0,334	0,1743
b.folh(+) + n.frut(+)	4	46,31	1,730	0,0867
nulo	2	54,11	9,535	0,0018
pca.estratificação(–)	3	55,88	11,303	0,0007

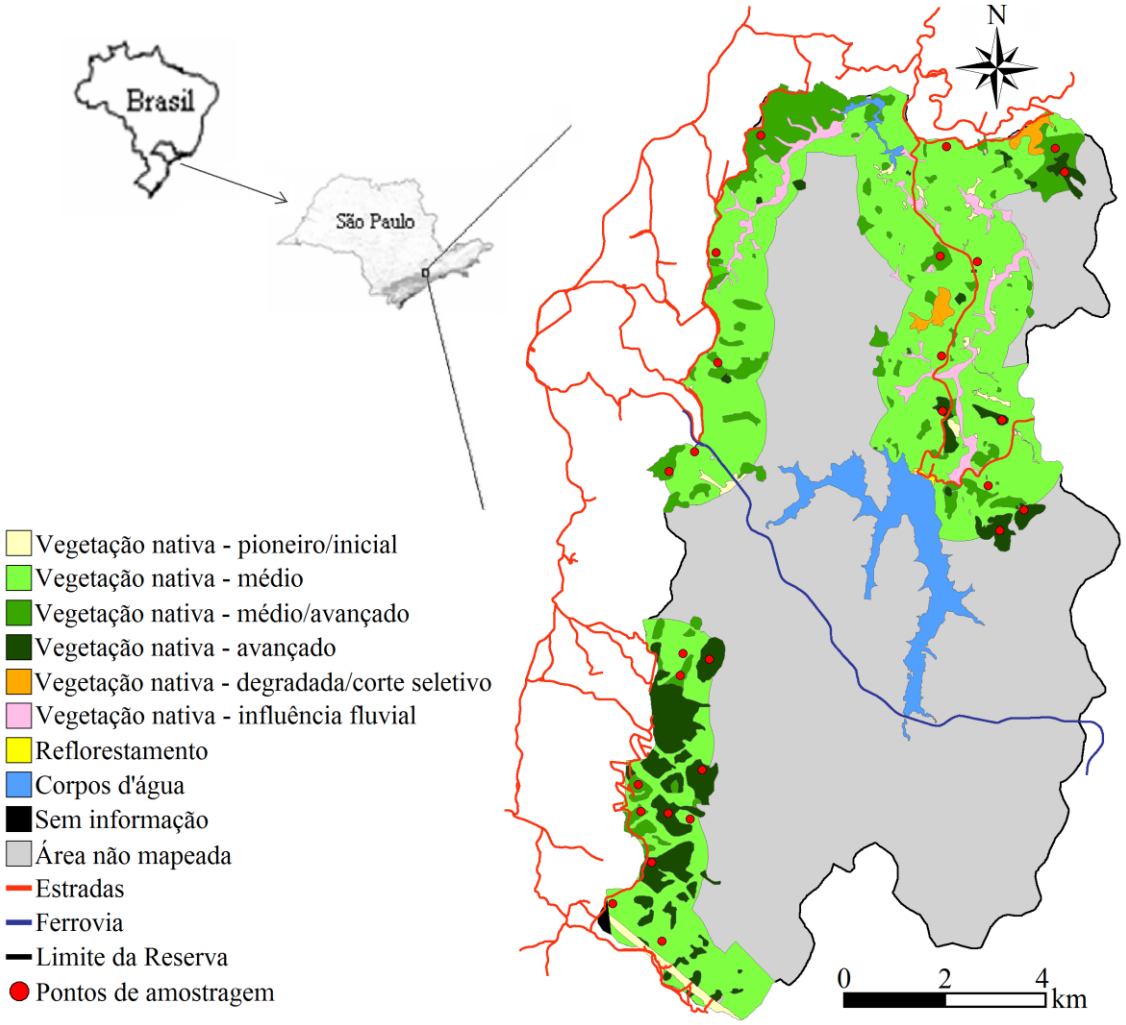


Figura 1: Mapa de cobertura do solo em uma área de 1 km ao redor das estradas obtido a partir da interpretação de fotografias aéreas e visitas a campo na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP.

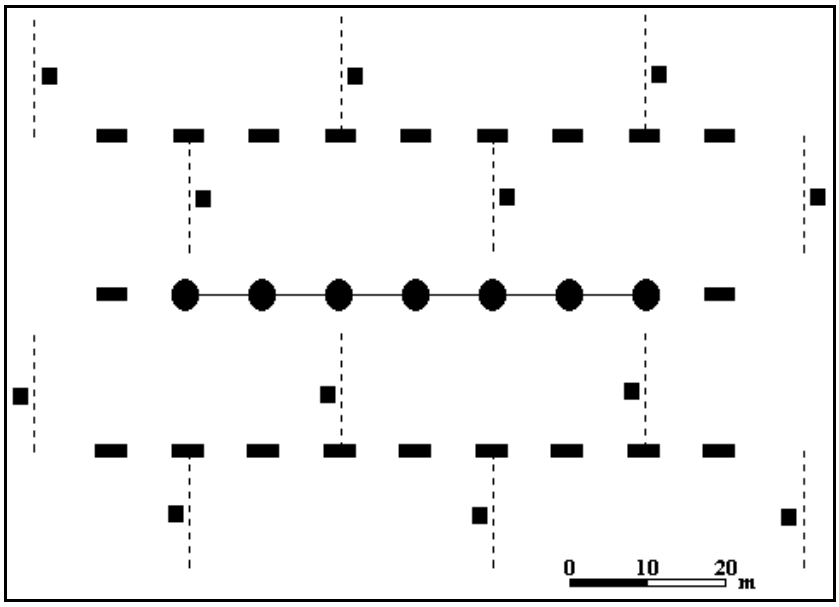


Figura 2: Esquema da distribuição das armadilhas, transectos e pontos de amostragem para a captura de pequenos mamíferos e de dados de estrutura da floresta e disponibilidade de alimento na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Círculos – baldes de 60l, linhas contínuas – cercas-guia, retângulos – armadilhas *Sherman*, linhas hachuradas – transectos onde foi feita a quantificação da estratificação vertical da folhagem, das galhadas, artrópodes e frutos; quadrados – pontos de coleta do folhiço.

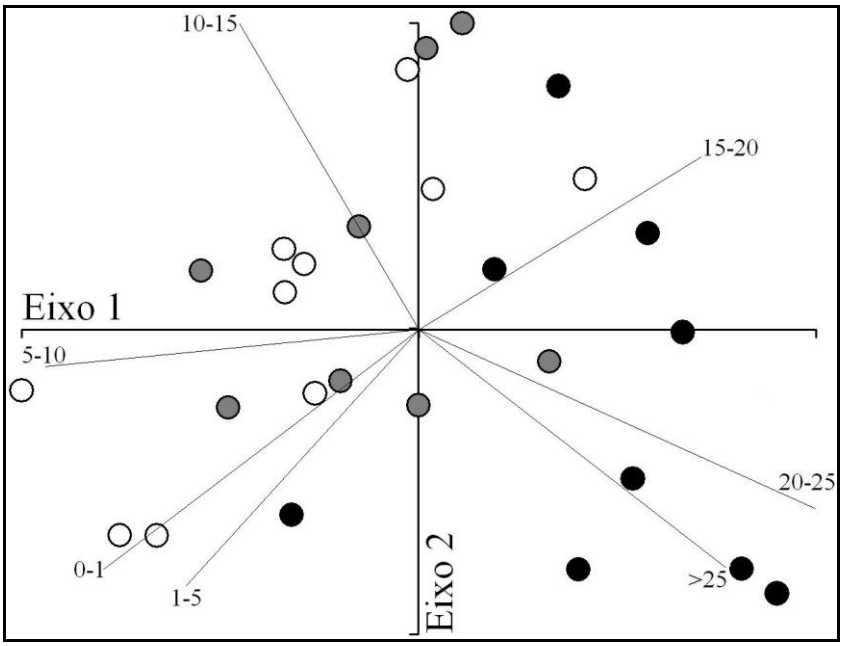


Figura 3: Biplot do primeiro e segundo eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) com a densidade da vegetação em sete estratos verticais da floresta em 27 sítios de amostragem na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Círculos brancos – áreas em estádio médio de regeneração; círculos cinzas – áreas em estádio médio/avançado de regeneração; círculos pretos – áreas em estádio avançado de regeneração.

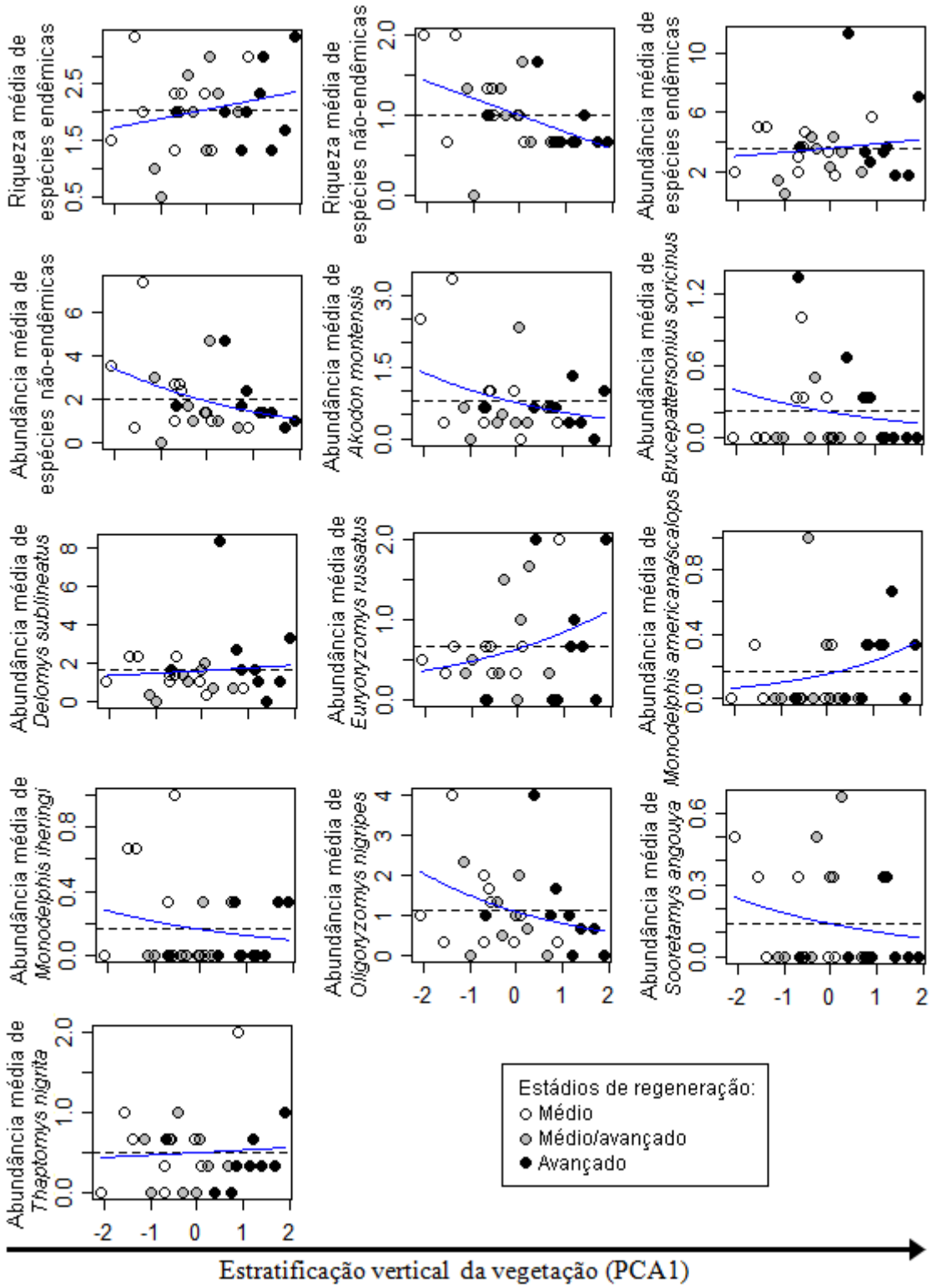


Figura 4: Gráficos dos modelos simples das variáveis de riqueza e abundância de pequenos mamíferos terrestres em função da estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos) (linhas contínuas azuis) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo.

Capítulo 4

Considerações finais

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A maioria dos trabalhos que visa avaliar o valor das florestas tropicais secundárias para a conservação da fauna quantifica a riqueza, abundância ou composição de espécies dessas áreas em comparação a florestas maduras. Os resultados desses trabalhos são de grande contribuição para a questão, mostrando que as florestas secundárias são capazes de abrigar uma fauna rica, mas que várias espécies são dependentes de florestas maduras para se manter (Pardini *et al.* 2009, Uehara-Prado *et al.* 2009, Barlow *et al.* 2007, Bowen *et al.* 2007, Dunn 2004, Jenkins *et al.* 2003, Lawton *et al.* 1998, Bowman *et al.* 1990). Outros trabalhos avaliam as respostas da fauna a características estruturais do ambiente ou à disponibilidade de alimento (McGlynn *et al.* 2009, Naxara *et al.* 2009, Pardini *et al.* 2009, Hillers *et al.* 2008, Oliveira & Ferrari 2008, Dial *et al.* 2006, Lachat *et al.* 2006, Lambert *et al.* 2006, Bergallo & Magnusson 2004, 2002, 1999, Grove 2002, Vonesh 2001, Levey 1988a, b), e outros ainda, mostram que essas características podem variar ao longo da regeneração (Faria *et al.* 2009, DeWalt *et al.* 2003, Guariguata & Ostertag 2001, Malcolm 1997, Blake & Loiselle 1991, Saldarriaga *et al.* 1988). Entretanto, a ligação entre essas três abordagens, de forma a permitir a compreensão das causas diretas das mudanças faunísticas observadas durante a regeneração, raramente é feita, sendo essas causas muitas vezes apenas especuladas.

Para ajudar a preencher essa lacuna de conhecimento, neste trabalho avaliamos como características de estrutura da floresta e de disponibilidade de alimento que são consideradas importantes para diversos grupos da fauna variam entre áreas em diferentes estádios de regeneração, e qual a influência dessas características, em comparação a uma variável que sintetiza as principais mudanças estruturais que ocorrem durante a regeneração da floresta, sobre um importante grupo da fauna. Para isso, realizamos amostragens padronizadas em uma área de Mata Atlântica contínua em um grande número de sítios que diferem quanto ao estádio de regeneração, alocados espacialmente de maneira a isolar a influência de outros fatores não associados à regeneração que poderiam confundir os resultados. As áreas de vegetação nativa foram classificadas em estádios sucessionais com base na legislação, o que apresenta a vantagem de permitir o mapeamento de áreas extensas, mas também foram caracterizadas quanto à estratificação vertical da vegetação, que tem se mostrado um

bom indicador do estádio sucessional, e que permitiu maior refinamento nas análises por se tratar de um gradiente, e não uma categorização.

Na primeira parte do trabalho (Capítulo 2) encontramos mudanças em características estruturais, como o grau de conexão da vegetação e a complexidade do chão da floresta, e na disponibilidade de frutos e artrópodes, que podem estar por trás das mudanças faunísticas associadas ao processo de regeneração florestal encontradas em outros trabalhos. A partir destas mudanças, prevemos que certas espécies da fauna devem ser favorecidas nos estádios mais iniciais de regeneração, em particular aquelas que, não dependendo de características específicas de florestas maduras, se beneficiem da maior disponibilidade de alimento ou da maior conexão da vegetação das áreas de floresta mais jovem. Por outro lado, espécies que dependam de maior complexidade do chão da floresta (maior profundidade do folhiço ou maior volume de galhadas), de aberturas na vegetação para o deslocamento, ou de recursos alimentares específicos, devem ser mais abundantes nas áreas mais maduras. No terceiro capítulo, utilizando os pequenos mamíferos terrestres como modelo de estudo, observamos que, de fato, os efeitos da regeneração florestal podem ser mediados por essas características de estrutura da floresta e disponibilidade de alimento, e que espécies especialistas de floresta e generalistas de habitat são afetadas de maneiras opostas pela regeneração, o que está ligado principalmente à disponibilidade de alimento.

O padrão encontrado para espécies generalistas e especialistas é condizente com o mecanismo de nicho sucessional, que prevê uma mudança na composição de espécies ao longo da regeneração em resposta à variação na disponibilidade de recursos como consequência de um compromisso entre habilidade competitiva e capacidade de utilização de recursos abundantes (Kneitel & Chase 2004, Amarasekare 2003, Rees *et al.* 2001, Pacala & Rees 1998). Portanto, a competição entre as espécies pode ter um importante papel na estruturação das assembléias de pequenos mamíferos terrestres durante o processo de regeneração. Porém, a confirmação dessa hipótese requer estudos que testem a existência de competição, assim como de uma dominância competitiva das espécies especialistas de floresta sobre as generalistas de habitat, como previsto pelo modelo. Além dessas questões específicas, mais estudos sobre a história natural básica das espécies de pequenos mamíferos são fundamentais para um aprofundamento dessas questões, uma vez que as causas das diferenças na habilidade competitiva e capacidade de utilização de recursos podem estar ligadas a características como longevidade,

número de ninhadas por ano e número de filhotes por ninhada, ou outras diferenças fisiológicas e comportamentais, informações ainda escassas para o grupo (Costa *et al.* 2005).

Os resultados obtidos demonstram que as espécies de pequenos mamíferos terrestres beneficiadas pelo processo de regeneração florestal são as especialistas de floresta, que são as espécies de maior interesse para a conservação por não serem capazes de ocupar ambientes antropogênicos. Entretanto, o fato do efeito negativo da regeneração florestal sobre as espécies generalistas de habitat ser mais forte do que o efeito positivo sobre as especialistas, em conjunto com o fato de nenhuma espécie deste grupo da fauna ter sido encontrada exclusivamente nas florestas tardias, indicam que as florestas secundárias podem representar um importante instrumento de aumento de área e conectividade em biomas largamente alterados como a Mata Atlântica. Entretanto, para que as florestas secundárias possam manter uma maior parcela da biodiversidade em longo prazo, o processo de regeneração não deve ser interrompido, de forma que essas áreas consigam adquirir as características estruturais e de disponibilidade de alimento necessárias à manutenção de espécies de vários grupos da fauna que são dependentes de áreas maduras (Gardner *et al.* 2007, Laurance 2007).

As perspectivas mais otimistas sobre papel das florestas tropicais secundárias na manutenção da biodiversidade consideram que uma parte do valor dessas formações reside em sua grande capacidade de regeneração (Wright & Muller-Landau 2006). Contudo, as altas taxas de desmatamento e regeneração encontradas nos trópicos (Mayaux *et al.* 2005), e na Mata Atlântica (Teixeira *et al.* 2009), fazem com que as florestas localizadas em paisagens antropogênicas sejam mantidas em estádios iniciais de regeneração (Teixeira *et al.* 2009). Portanto, para que possamos garantir a conservação da biodiversidade tropical em um contexto de paisagens antropogênicas, como observado na Mata Atlântica, algumas atitudes devem ser tomadas. Além da preservação dos poucos remanescentes de floresta madura, a proteção de áreas secundárias também deve ser priorizada, para que o processo de regeneração não seja interrompido. Além disso, o poder de regeneração das florestas tropicais é considerado alto desde que fontes de propágulos estejam próximas e a intensidade de uso do solo antes do abandono não tenha sido severa (Guariguata & Ostertag 2001), mas como essas condições nem sempre são atendidas, em alguns casos a regeneração natural precisa ser assistida através de estratégias de restauração (Rodrigues *et al.* 2009, Lamb

et al. 2005), como indica o fato de que as florestas aqui estudadas têm todas pelo menos 80 anos, e apesar disso a maior parte da Reserva ainda encontra-se em estádio médio de regeneração.

Afora os objetivos centrais deste trabalho, a amostragem de grande número de sítios, distribuídos em uma grande extensão da Reserva Florestal do Morro Grande, permitiu a captura de uma rica assembléia de pequenos mamíferos não-voadores (26 espécies), incluindo espécies raras, como os roedores *Blarinomys breviceps* e o Oryzomyini gênero novo (em processo de descrição), além de sete espécies até então não registradas na Reserva (*Bibimys labiosus, Guerlinguetus ingrami, Juliomys ossitenuis, Micoureus paraguaianus, Monodelphis iheringi, Necromys lasiurus* e *Oligoryzomys flavescens*). Assim, a lista de espécies de pequenos mamíferos não-voadores da Reserva foi aumentada de 23 (Pardini & Umetsu 2006) para 30 espécies, um número grande se comparado a outras áreas de Mata Atlântica (Pardini & Umetsu 2006) ou mesmo a localidades em outras florestas neotropicais (Passamani *et al.* 2000, Voss & Emmons 1996).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. Ecology Letters. 6: 1109-1122.

Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., Parry, L., Peters, S. L., Ribeiro-Junior, M. A., da Silva, M. N. F., da Silva Motta, C. & Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. Proceedings of the National Academy of Sciences. 104: 18555–18560.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 2004. Factors affecting the use of space by two rodent species in Brazilian Atlantic forest. Mammalia. 68: 121-132.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 2002. Effects of weather and food availability on the condition and growth of two species of rodents in Southeastern Brazil. Mammalia. 66: 17-31.

Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in Southeastern Brazil. Journal of Mammalogy. 80: 472-486.

Blake, J. C. & Loiselle, B. A. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. AUK. 108: 114-130.

Bowen, M. E, McAlpine, C. A., House, A. P. N. & Smith, G. C. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: a review of their habitat values for recovering forest fauna. Biological Conservation. 140: 273-296.

Bowman, D. M. J. S., Woinarski, J. C. Z., Sands, D. P. A., Wells, A. & McShane, V. J. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: responses of birds, butterflies and reptiles. Journal of Biogeography. 17: 227-239.

Costa, L. P., Leite, Y. L. R., Mendes, S. L. & Ditchfield, A. D. 2005. Mammal conservation in Brazil. Conservation Biology. 19: 672-679.

DeWalt, S. J., Maliakal, S. K. & Denslow, J. S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. Forest Ecology and Management. 182: 139-151.

Dial, R. J., Ellwood, M. D. F, Turner, E. C. & Foster, W. A. 2006. Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. Biotropica. 38: 643-652.

Dunn, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. Conservation Biology. 18: 302-309.

Faria, D., Mariano-Neto, E., Martini, A. M. Z., Ortiz, J. V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M. L. B. & Baumgarten, J. 2009. Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. Forest Ecology and Management. 257: 2226-2234.

Gardner, T. A., Barlow, J., Parry, L. W. & Peres, C. A. 2007. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. Biotropica. 39: 25-3.

Grove, S. J. 2002. Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. Ecological Indicators. 1: 171-188.

Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management. 148: 185-206.

Hillers, A., Veith, M. & Rodelt, M. O. 2008. Effects of forest fragmentation and habitat degradation on west African leaf-litter frogs. Conservation Biology. 22: 762-772.

Jenkins, R. K. B., Roettcher, K. & Corti, G. 2003. The influence of stand age on wildlife habitat use in exotic teak tree *Tectona grandis* plantations. Biodiversity and Conservation. 12: 975-990.

Kneitel, J. M. & Chase, J. M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. Ecology Letters. 7: 69-80.

Lachat, T., Nagel, P., Cakpo, Y., Attignon, S., Goergen, G., Sinsin, B. & Peveling, R. 2006. Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. Forest Ecology and Management. 255: 27-38.

Lamb, D., Erskine, P. D. & Parrotta, J. A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. Science. 310: 1628-1632.

Lambert, T. D., Malcolm, J. R. & Zimmerman, B. L. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. Journal of Mammalogy. 87: 766-776.

Laurance, W. F. 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? Trends in Ecology and Evolution. 22: 65-70.

Lawton, J. H., Bignell, D. E., Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., Hodda, M., Holt, R. D., Larsen, T. B., Mawdsley, N. A., Stork, N. E., Srivastava, D. S. & Watt, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature. 391: 72-76.

Levey, D. J. 1988a. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. Ecological Monographs. 58: 251-269.

Levey, D. J. 1988b. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. Ecology. 69: 1076-1089.

Malcolm, J. R. 1997. Insect biomass in Amazonian forest fragments. Em: Stork, N. E., Adis, J., Didham, R. K. (eds.), Canopy Arthropods. Chapman & Hall, London. pp. 510-533.

Mayaux, P., Holmgren, P., Achard, F., Eva, H., Stibig, H. & Branthomme, A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. Philosophical Transactions of the Royal Society - B. 360: 373-384.

McGlynn, T. P., Fawcett, R. M. & Clark, D. A. 2009. Litter biomass and nutrient determinants of ant density, nest size, and growth in a Costa Rican tropical wet forest. Biotropica. 41: 234-240.

Naxara, L., Pinotti, B. T. & Pardini, R. 2009. Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic forest. Journal of Mammalogy. 90: 404-415.

Oliveira, A. & Ferrari, S. 2008. Habitat exploitation by free-ranging *Saguinus niger* in eastern Amazonia. International Journal of Primatology. 29: 1499-1510.

Pacala, S. W. & Rees, M. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. American Naturalist. 152: 729-737.

Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano-Neto, E, Paciencia, M. L. B., Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. Biological Conservation. 142: 1178-1190.

Pardini, R. & Umetsu, F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. Biota Neotropica. 6(2). http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00606022006.

Passamani, M., Mendes, S. L. & Chiarello, A. G. 2000. Non-volant mammals of the Estação Biológica de Santa Lúcia and adjacent areas of Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil. Boletim do Museu de Biologia Professor Mello Leitão (Nova Série). 11/12: 201-214.

Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. & Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. Science. 293: 650-655.

Rodrigues, R. R., Lima, R. A. F., Gandolfi, S. & Nave, A. G. 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. Biological Conservation. 142: 1242-1251.

Saldarriaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L. & Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology. 76: 938-958.

Teixeira, A. M. G., Soares-Filho, B. S., Freitas, S. R. & Metzger, J. P. 2009. Modeling landscape dynamics in an Atlantic Rainforest region: Implications for conservation. Forest Ecology and Management. 257: 1219-1230.

Uehara-Prado, M., Fernandes, J. O., Bello, A, M., Machado, G., Santos, A. J., Vaz-de-Mello, F. Z. & Freitas, A. V. L. 2009. Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. Biological Conservation. 142: 1220-1228.

Vonesh, J. R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. Biotropica. 33: 502-510.

Voss, R. S. & Emmons, L. H. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforest: a preliminary assessment. Bulletin of the American Museum of Natural History. 230: 1-117.

Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. 2006. The uncertain future of tropical forest species. Biotropica 38: 443-445.

RESUMO

Através da amostragem de 28 sítios em diferentes estádios de regeneração em uma área de Mata Atlântica contínua, procuramos nesta dissertação contribuir para o entendimento dos mecanismos relacionados às mudanças faunísticas observadas durante o processo de regeneração em florestas tropicais, e, assim, melhor compreender o valor das florestas secundárias para a conservação da biodiversidade tropical. Para isso, na primeira parte da dissertação investigamos a influência da regeneração sobre características de estrutura da floresta e disponibilidade de alimento consideradas importantes para diversos grupos da fauna. Encontramos maior profundidade do folhiço, volume de galhadas e disponibilidade de frutos de uma abundante palmeira de sub-bosque nas florestas mais maduras, enquanto que nas áreas em estádio mais inicial de regeneração encontramos maior conexão da vegetação, biomassa de artrópodes no solo e disponibilidade de frutos no total e da espécie de planta mais abundante no sub-bosque. Essas modificações podem estar relacionadas às mudanças na fauna observadas durante a regeneração florestal. As espécies que dependem de características só encontradas nas matas mais maduras, como espaços abertos para movimentação, maior complexidade do chão da floresta, ou determinados recursos alimentares poderiam encontrar limitações em áreas em estádios mais iniciais de regeneração, ao passo que espécies que não dependem desses recursos poderiam se beneficiar da maior disponibilidade total de alimentos, ou da maior conexão da vegetação para movimentação, encontradas nessas áreas. Na segunda parte do trabalho, avaliamos a influência da regeneração e de características estruturais e de disponibilidade de alimento sobre espécies endêmicas (especialistas de floresta) e não-endêmicas (generalistas de habitat) de pequenos mamíferos terrestres. Como previsto, observamos que um grupo de espécies (generalistas de habitat) prolifera nas áreas mais jovens, enquanto que o outro grupo (especialistas de floresta) foi mais comum, embora de maneira mais sutil, nas áreas mais maduras. Esses padrões foram em parte explicados pelas variáveis mensuradas, principalmente a disponibilidade de recursos alimentares. Aparentemente, as espécies generalistas estão se beneficiando da maior disponibilidade de alimentos encontrada nas áreas em estádio mais inicial de regeneração, enquanto que as especialistas possuem maior capacidade de ocupação das áreas mais maduras, onde esses recursos são mais escassos. Portanto, esses resultados sugerem um compromisso (*trade-off*) entre capacidade competitiva e capacidade de utilização de recursos

abundantes, como prevê o mecanismo de nicho sucessional, proposto inicialmente para explicar a sucessão de espécies vegetais. As características encontradas nas florestas mais jovens favoreceram a proliferação de espécies de pequenos mamíferos terrestres generalistas de habitat. Entretanto, o efeito positivo da regeneração florestal sobre as espécies especialistas, de maior interesse para a conservação, foi menos acentuado, de forma que as florestas secundárias abrigaram uma assembléia de pequenos mamíferos terrestres rica, podendo, portanto, representar um importante instrumento de aumento de área e conectividade em paisagens altamente modificadas, como as encontradas na Mata Atlântica. Entretanto, esses resultados não reduzem o valor das florestas maduras, principalmente em paisagens fragmentadas e para grupos mais sensíveis da fauna. Essas florestas devem ser protegidas, assim como deve ser garantida (e se preciso auxiliada) a regeneração das florestas secundárias, para que possam adquirir em longo prazo as condições necessárias à manutenção das espécies e dos grupos de espécies da fauna mais severamente afetados pela secundarização das florestas tropicais.

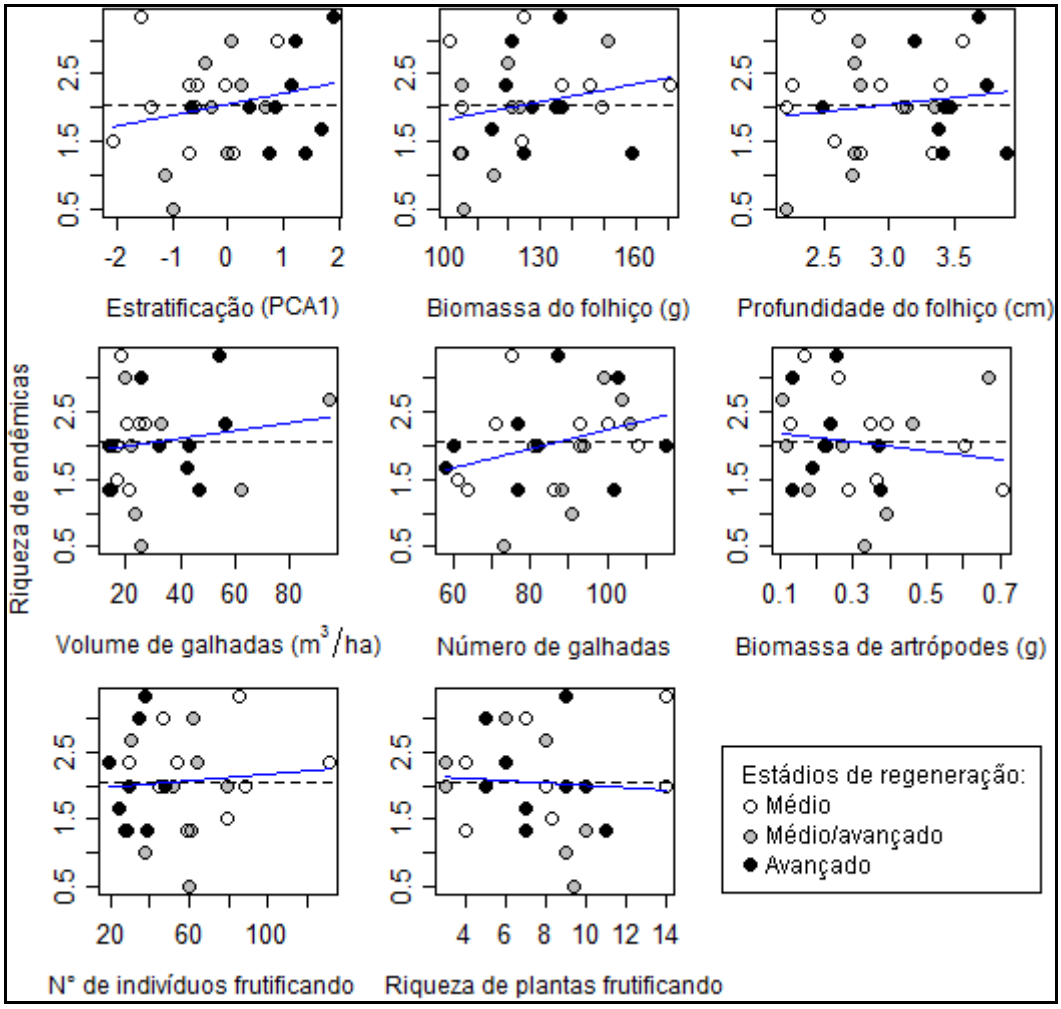
ABSTRACT

By sampling 28 sites in different regeneration stages in a continuous Atlantic forest area, in this master thesis we aimed to contribute to the understanding of the mechanisms associated with the wildlife changes observed during tropical forest regeneration, and thereby better understand the value of secondary forests for the conservation of tropical biodiversity. In the first part of the thesis we investigated the influence of regeneration on aspects of forest structure and food availability considered to be important to several wildlife groups. We found deeper leaf litter, and higher woody debris volume and fruit availability of an abundant understorey palm in the older-growth areas, while in areas in earlier stages we found higher vegetation connection, higher ground-dwelling arthropod biomass, total fruit availability, and availability of fruits of the most abundant understorey plant species. These modifications may be related to the wildlife changes observed during forest regeneration. Species that rely on features only found in older-growth forests, such as open space for movement, higher complexity of the forest floor, or certain food resources, could find limitations in younger forests, whereas species which do not depend on these resources could benefit from the higher total food availability, or higher

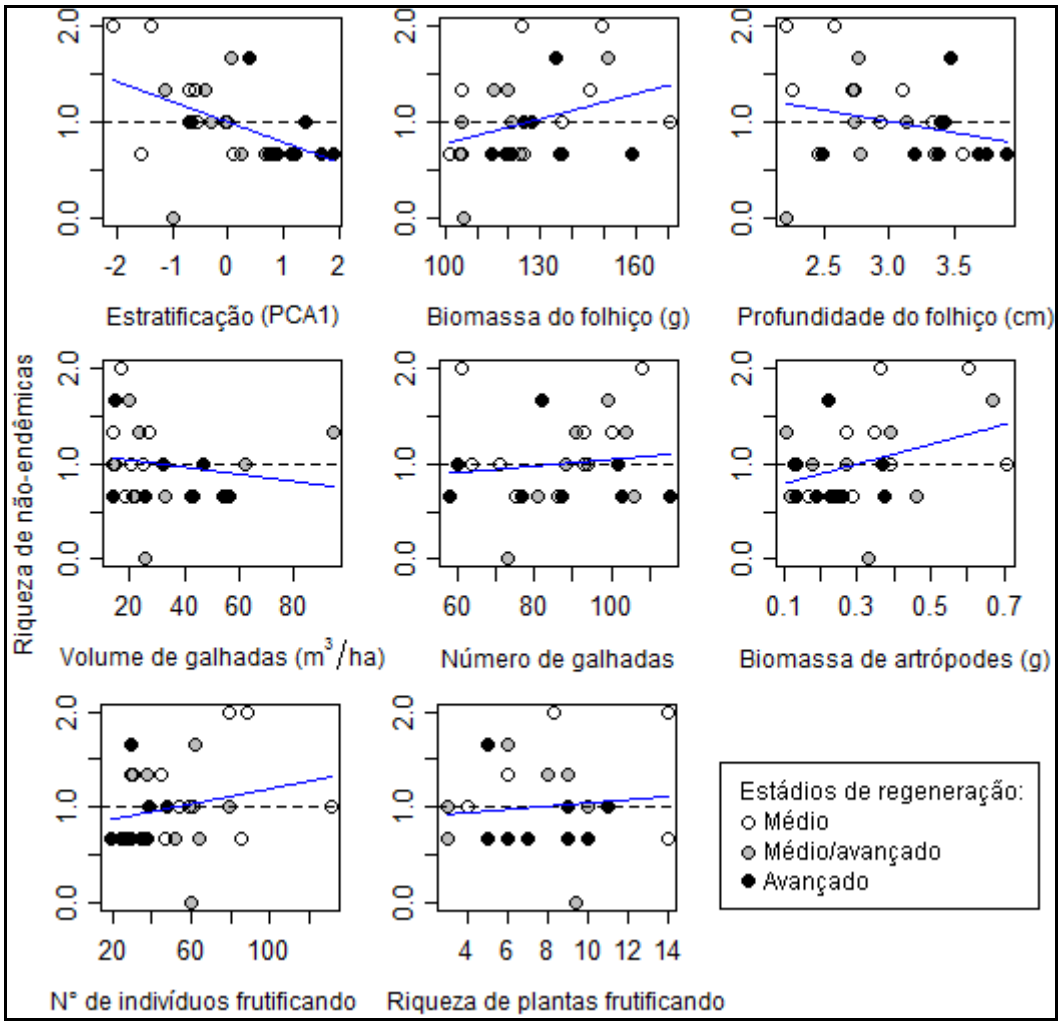
vegetation connection for movements, found in these areas. In the second part of the study, we assessed the effect of regeneration and of structural attributes and food availability on endemic (forest specialist) and non-endemic (habitat generalist) terrestrial small mammal species. As expected, we found that a group of species (habitat generalists) proliferate in younger areas, while the other group (forest specialists) is more common, although more subtly, in older-growth areas. These patterns were partly explained by the measured variables, especially food availability. Apparently, the generalist species are benefiting from the increased food availability found in younger forests, while specialist species have greater ability to occupy older-growth areas, where these resources are scarcer. Therefore, our data suggest a trade-off between competitive ability and ability to use abundant resources, as predicted by the successional niche mechanism, initially proposed to explain the succession of plant species. The characteristics observed in younger forests favored the proliferation of habitat generalist terrestrial small mammals. However, the positive effect of forest regeneration on specialist species, of more conservation concern, was less pronounced, so that the secondary forests harbored a rich terrestrial small mammal assemblage, and may therefore be an important tool to increase the area and connectivity in highly modified landscapes, such as those found in the Atlantic forest. However, these results do not diminish the value of old-growth forests, especially in fragmented landscapes and for more sensitive wildlife groups. These forests should be protected, as well as the regeneration of the secondary forests should be guaranteed (and assisted, if necessary), so that these areas could acquire in the long term the necessary conditions to maintain the species and the groups of species most adversely affected by the secondarization of the tropical forests.

APÊNDICE A

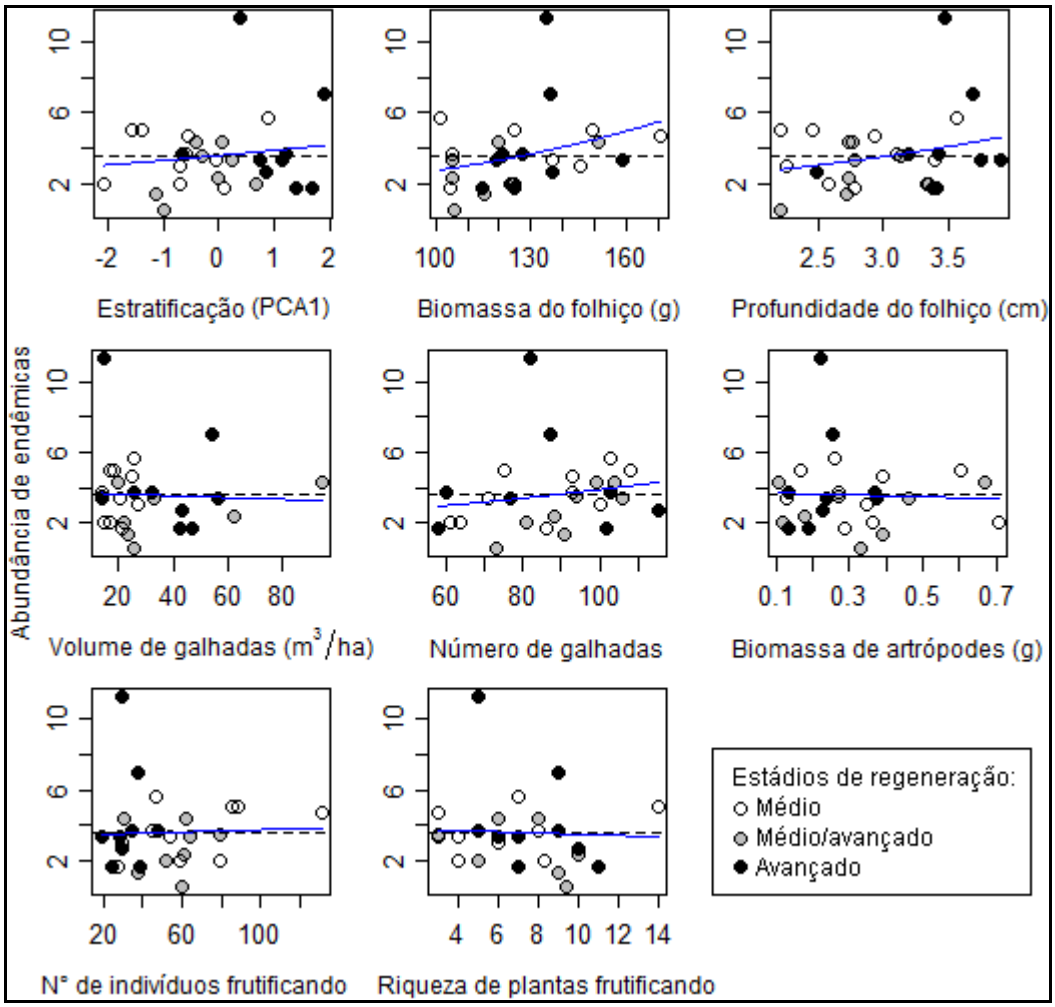
Gráficos dos modelos simples das variáveis da assembléia de pequenos mamíferos terrestres em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação, estrutura do chão da floresta e disponibilidade de alimento.



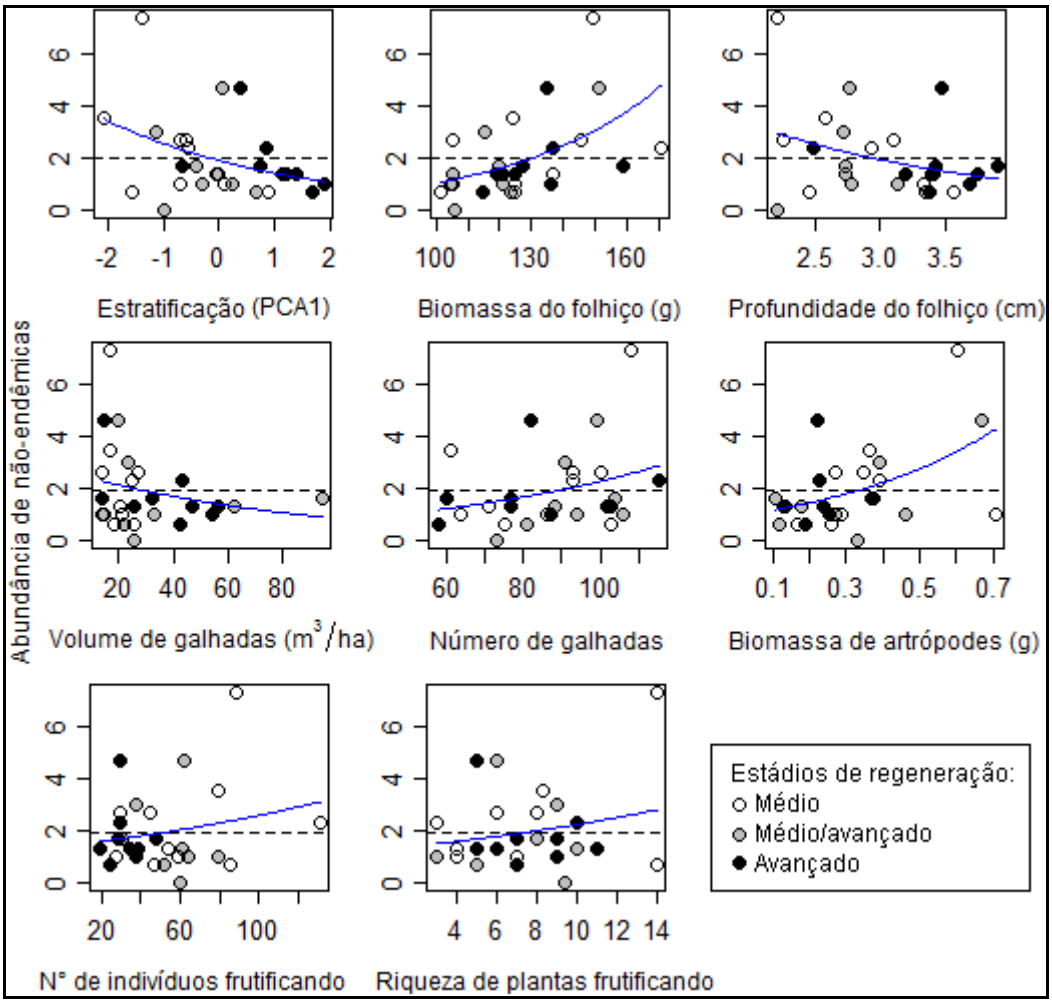
Apêndice A.1: Gráficos dos modelos simples da riqueza média de espécies terrestres endêmicas em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



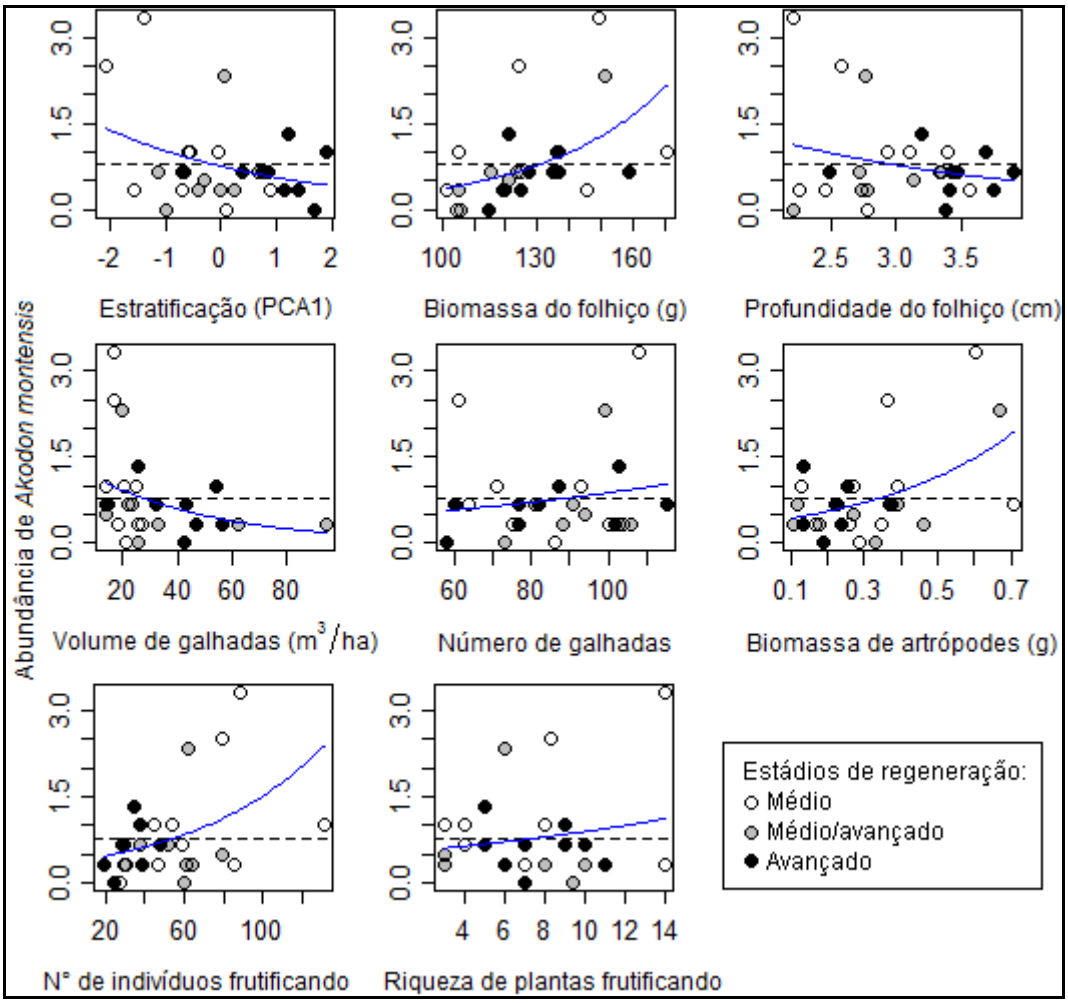
Apêndice A.2: Gráficos dos modelos simples da riqueza média de espécies terrestres não-endêmicas em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



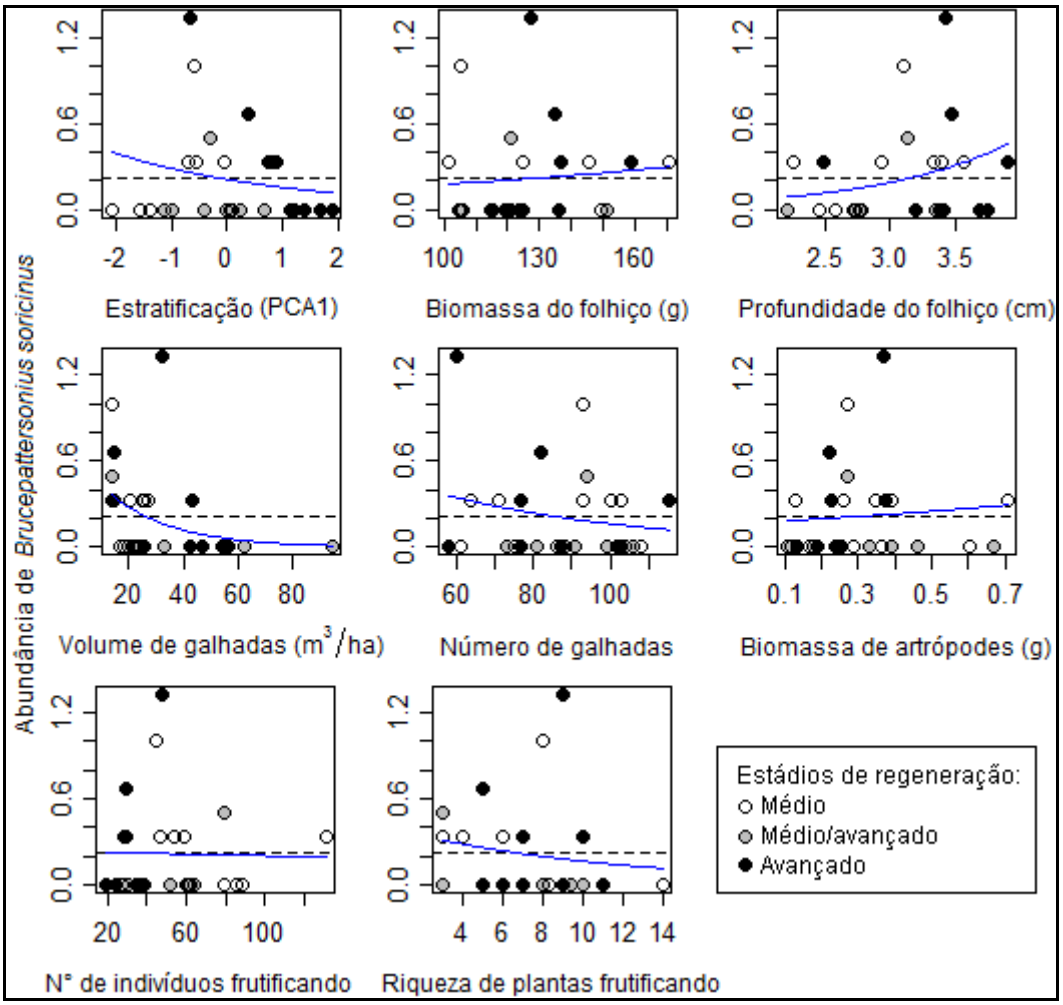
Apêndice A.3: Gráficos dos modelos simples da abundância média de espécies terrestres endêmicas em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



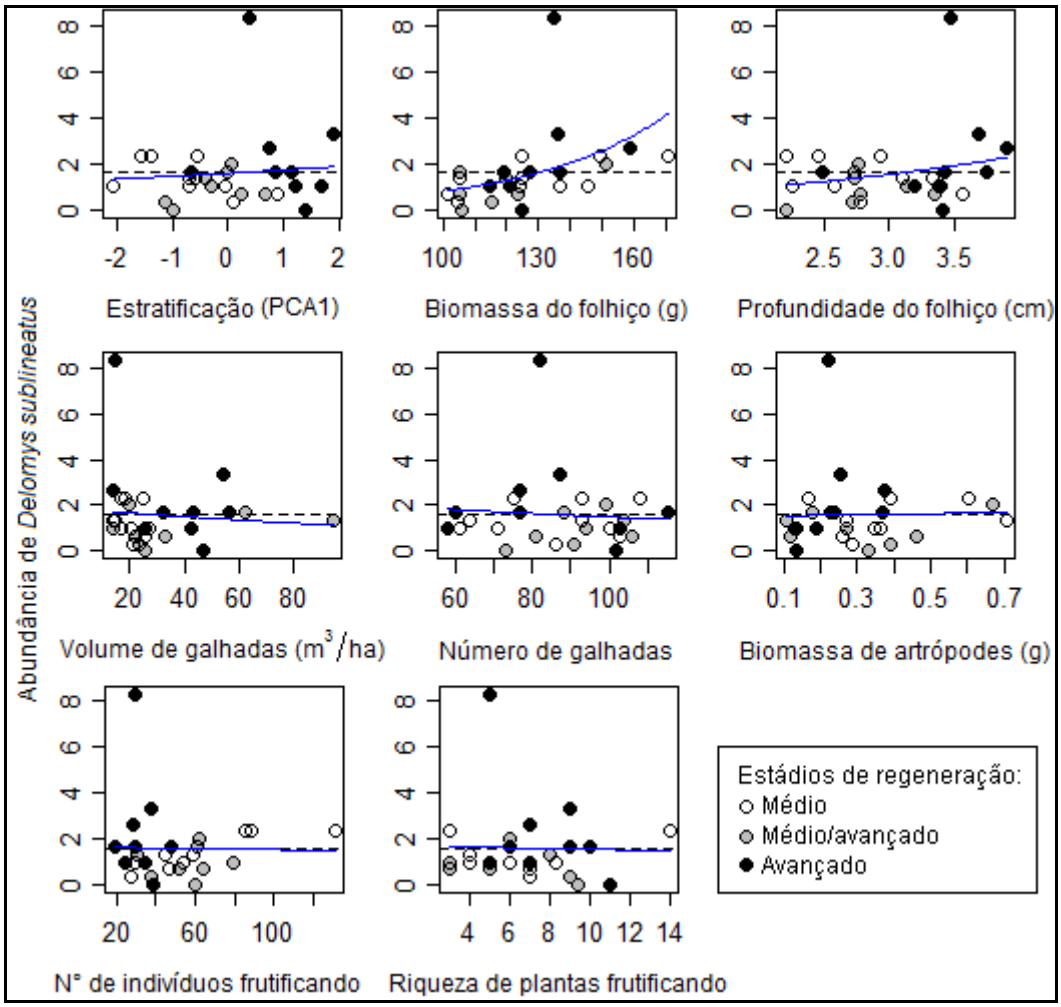
Apêndice A.4: Gráficos dos modelos simples da abundância média de espécies terrestres não-endêmicas em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



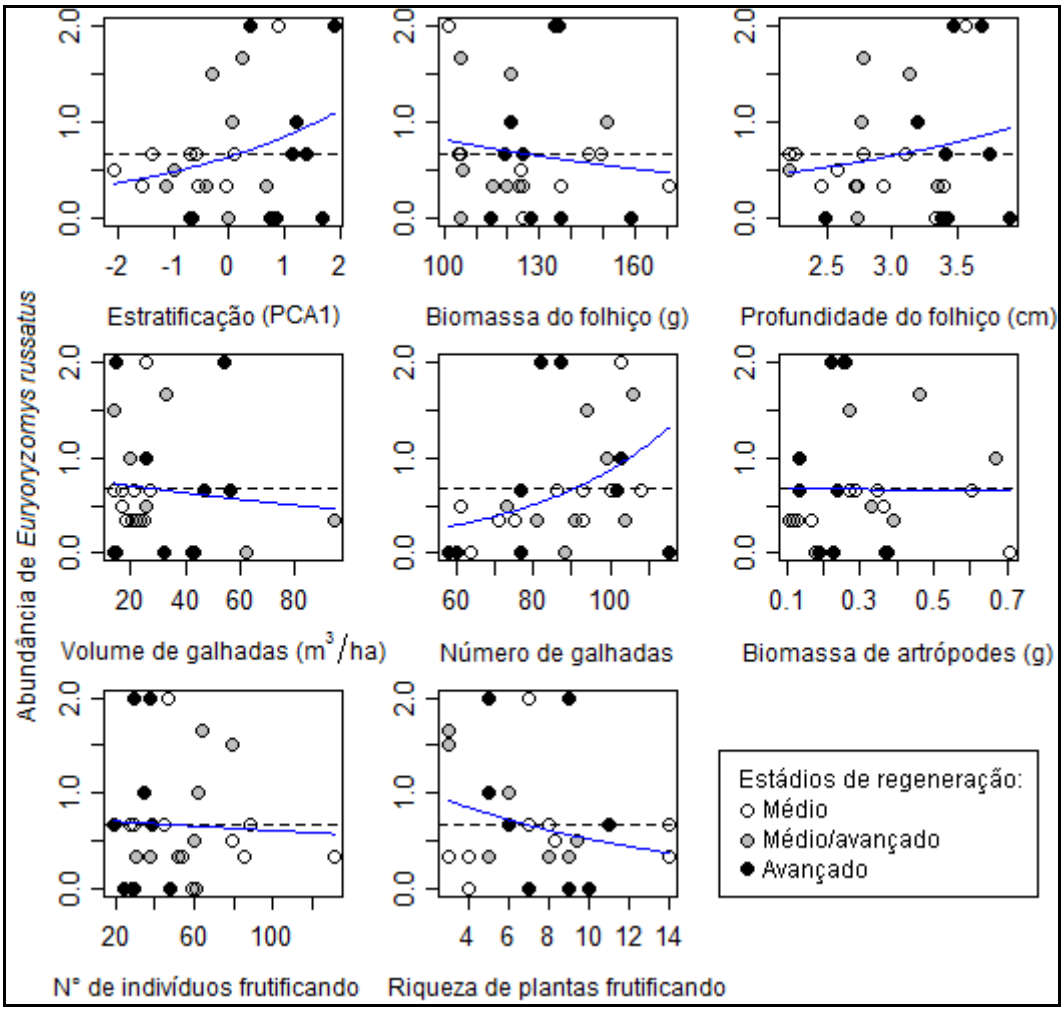
Apêndice A.5: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Akodon montensis* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



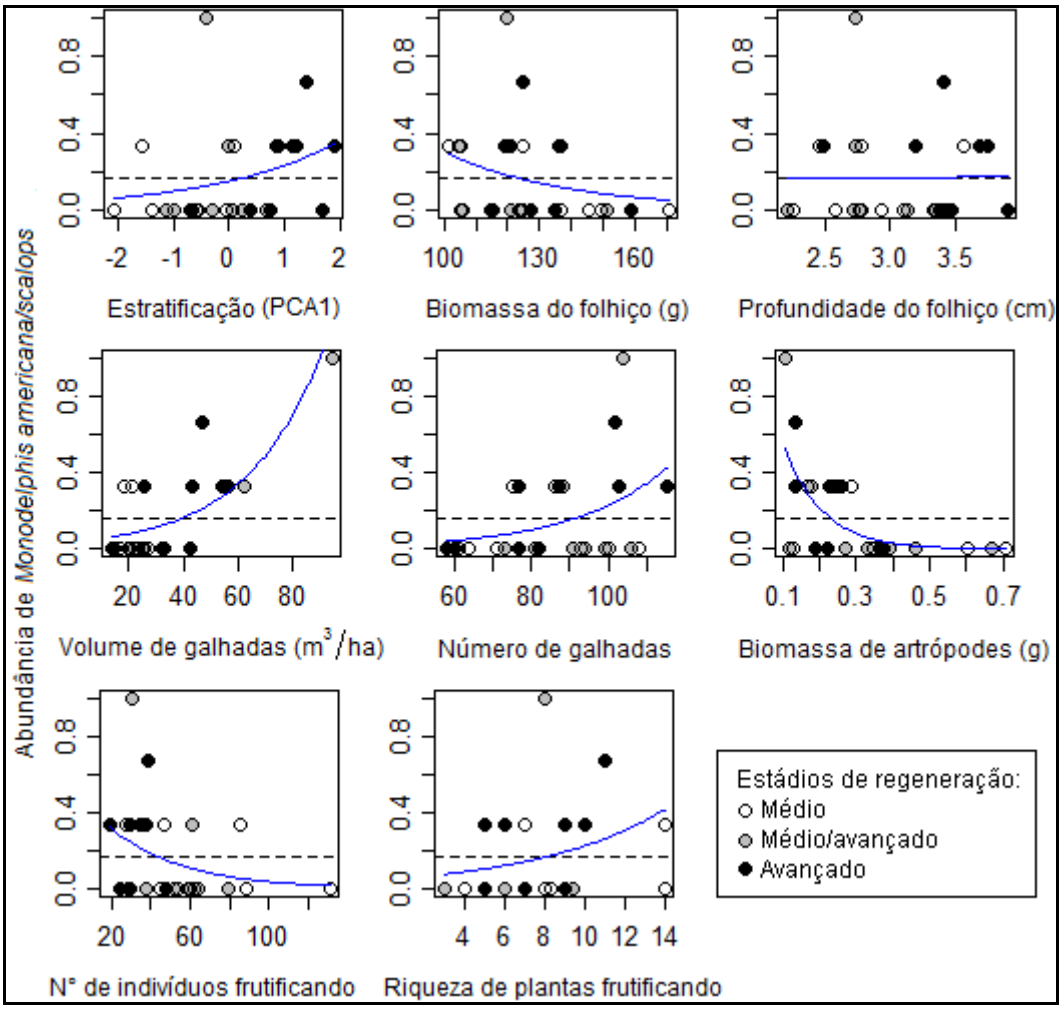
Apêndice A.6: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Brucepattersonius soricinus* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



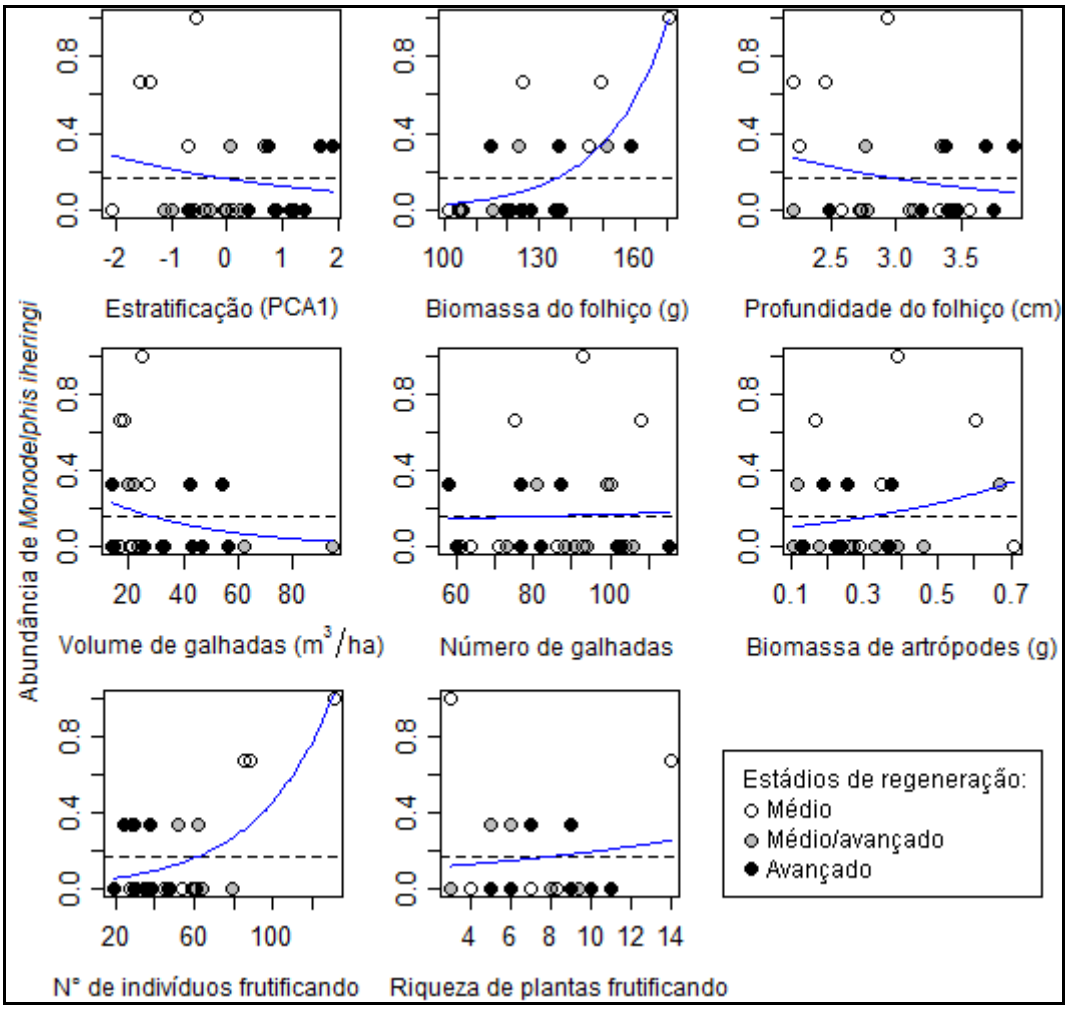
Apêndice A.7: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Delomys sublineatus* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



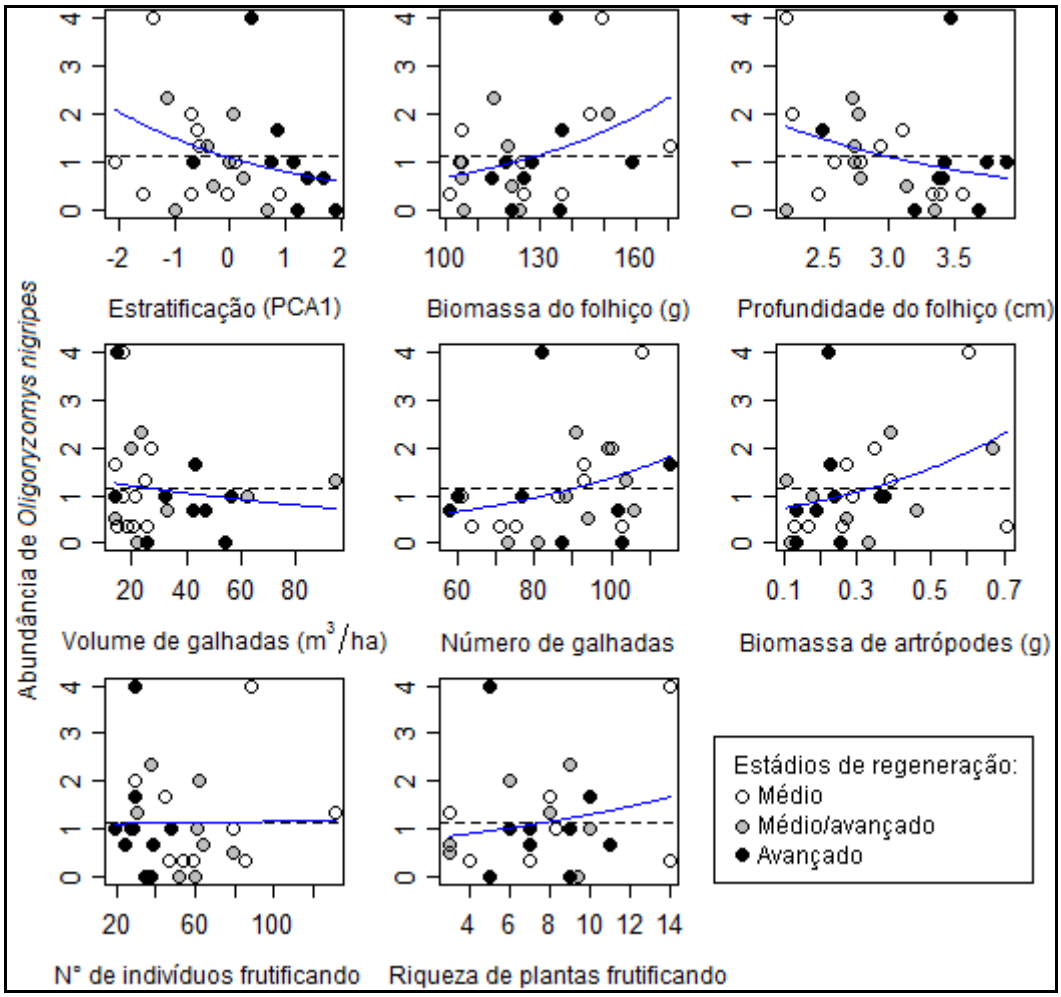
Apêndice A.8: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Euryoryzomys russatus* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



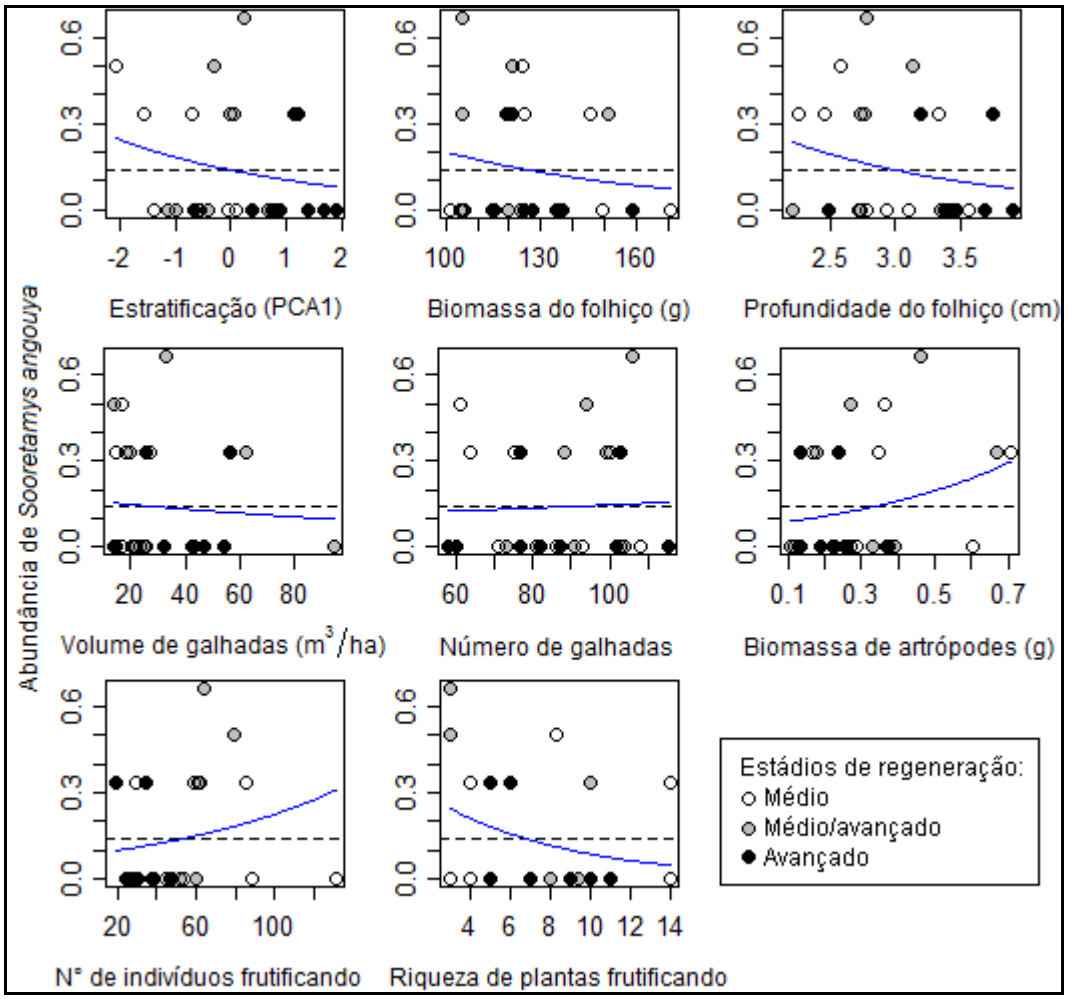
Apêndice A.9: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Monodelphis americana/scalops* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



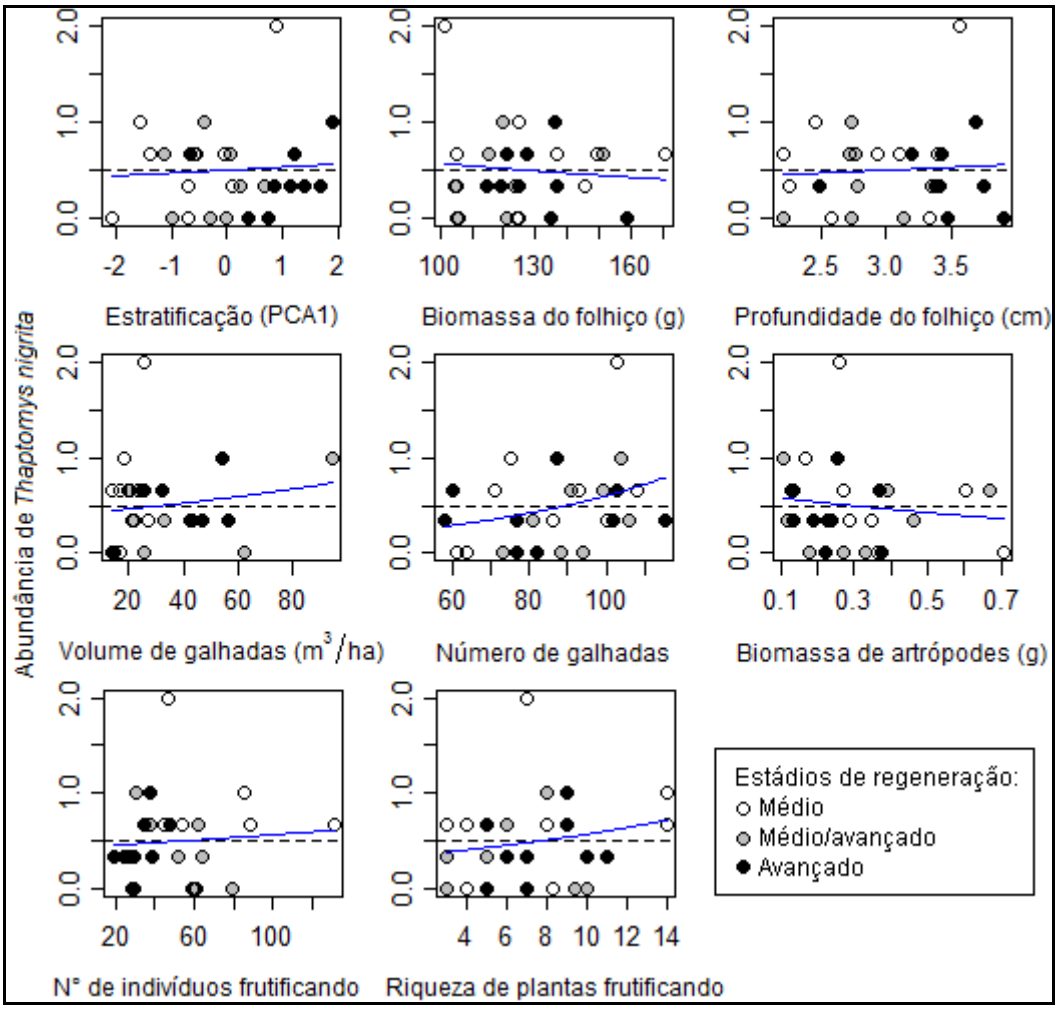
Apêndice A.10: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Monodelphis iheringi* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



Apêndice A.11: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Oligoryzomys nigripes* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



Apêndice A.12: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Sooretamys angouya* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.



Apêndice A.13: Gráficos dos modelos simples da abundância média de *Thaptomys nigrita* em função das variáveis de estratificação vertical da vegetação (escores dos sítios no primeiro eixo do PCA com a densidade da folhagem em diferentes estratos), estrutura do chão da floresta (biomassa e profundidade do folhiço, volume e número de galhadas) e disponibilidade de alimento (biomassa de artrópodes, número de indivíduos frutificando e riqueza de plantas frutificando) na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. As linhas tracejadas pretas correspondem ao modelo nulo e as linhas contínuas azuis correspondem ao modelo simples com a variável independente de cada gráfico.