Gustavo de Oliveira

MAMÍFEROS DE MAIOR PORTE EM PAISAGENS TROPICAIS ALTERADAS: SEU PAPEL EM CASCATAS TRÓFICAS E FATORES QUE DETERMINAM SUA DISTRIBUIÇÃO

São Paulo

2011

Gustavo de Oliveira

MAMÍFEROS DE MAIOR PORTE EM PAISAGENS TROPICAIS ALTERADAS: SEU PAPEL EM CASCATAS TRÓFICAS E FATORES QUE DETERMINAM SUA DISTRIBUIÇÃO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia.
Orientadora: Profa. Dra. Renata Pardini

São Paulo

2011

Ficha Catalográfica

Oliveira, Gustavo

Mamíferos de maior porte em paisagens tropicais alteradas: seu papel em cascatas tróficas e fatores que determinam sua distribuição

Número de páginas: 79

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

1. mamíferos terrestres, 2. efeitos indiretos, 3. fragmentação de habitats, 4. qualidade de habitats, 5. atividades humanas

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora

_____ _____

Prof(a). Dr(a). Prof(a). Dr(a).

_____

Profa. Dra. Renata Pardini

Orientadora

Agradecimentos

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de estudo concedidas. Ao Programa de Cooperação Brasil – Alemanha Ciência e Tecnologia para a Mata Atlântica (CNPq/BMBF processo 690144/01-6) pelo financiamento.

Gostaria de agradecer minha orientadora Renata Pardini, pois graças à oportunidade e confiança que depositou em mim pude realizar um dos meus sonhos como pesquisador. Pelos seus ensinamentos, disposição e empenho em me ajudar com minhas dúvidas, inclusive aos fins de semana. Pela orientação, pois sempre me mostrou quais eram os meus principais desafios e dificuldades, e quais os caminhos eu deveria seguir para poder superá-los. Também gostaria de agradecê-la como amiga, pois muitos dos conselhos foram dados pela amiga Rê e não pela orientadora Renata Pardini. Valeu Rê.

A professora Dra Carla Morsello pela sua imensa ajuda com a elaboração dos questionários, pelas dicas e materiais didáticos oferecidos sobre como as entrevistas deveriam ser realizadas, por todos os artigos que me enviou, e por sua disposição em participar das nossas reuniões.

Aos meus pais, Edson e Nilva, minhas irmãs, Carolina e Fernanda, ao meu cunhado Albano, e meu primo Henrique que sempre me incentivaram e me ajudaram desde o período em que cheguei a São Paulo, sem vocês o caminho teria sido mais árduo.

Aos professores doutores Paulo Inácio Prado, Glauco Machado, Alexandre Adalardo de Oliveira, Paulo Guimarães, Luís Schiesari, João Luís F. Batista, Jean Paul Metzger, Milton César Ribeiro, André Eterovick e José Carlos Motta Júnior, que colaboraram para o meu desenvolvimento científico.

Ao Leandro Tambosi, Thomas Puettker e Camila Cassano pelas ajudas com o programa ArcGis. A Fabiana Umetsu e Paula Koeler Lira pelo fornecimento dos diversos mapas. Ao Thomas e a Cassano pela imensa ajuda com os modelos estatísticos. Agradecimento especial a minha super amiga Cassano com a qual pude debater, compartilhar muitas das minhas dificuldades, e superar muitos dos desafios do programa R. A minha amiga Karina Espartosa com a qual aprendi muito sobre a identificação de pegadas, e o funcionamento das armadilhas fotográficas.

As pessoas que me ajudaram em campo: Enrico, Luana, Samara, Camila Ludovino (Camis), Tony, Dú, Barriga. Em especial ao meu parceiro, o fenômeno Enrico, vulgo Pipo, que mesmo durante a fase final de sua graduação participou de quase toda a coleta de campo, e devido a sua disposição, competência e humor, o trabalho de campo que era para ser árduo se tornou "ficha" e super divertido. Aos meus companheiros de campo: Marcelo Awade, Calor Ernesto Candia-Gallardo, Cintia Cornelius, José Roberto Mello Junior (Magrão), Gregório Menezes e Claudia Guimarães.

A todos os proprietários dos fragmentos florestais que autorizaram a realização deste trabalho. A todas as famílias que visitei durante as entrevistas, pois foram extremamente atenciosas, simpáticas e estiveram sempre dispostas a responder as minhas questões. Com estas pessoas aprendi muitas coisas que nenhuma universidade pode ensinar, e me senti muito orgulhoso em vários momentos em que pude ajudá-las. Entre as inúmeras pessoas que conheci gostaria de agradecer especialmente ao Pascoal, Ermim, seu Pedro, dona Firmina, Guilherme, dona Maria, Paulo Nunes, Dito, Samuel, Dú, Barriga, Nilso, Marildo, Paulinho, Tony, seu Antônio, Décio, a família Ganso e a galera do futebol.

Aos colegas de laboratório: Bruno T. Pinotti, Thomas Püttker, Camila S. de Barros, Natalia Rossi, Camilla P. Pagotto, Thais K. Martins, Enrico Frigeri, Juliana Ranzani de Luca, Karina D. Espartosa, Flávia Sant'Anna, Camila Cassano, Paula Elias Moraes, Karina, C. Tisovec, Gabriela de Lima Marin e Leila Zein Telles.

Agradeço aos meus amigos que tornaram esta etapa da minha vida mais agradável: Jomar Magalhães Barbosa, Esther Sebastian, Eduardo Pinto (Nordestino), Luiz Ernesto Costa-Schmidt, Laura Alencar, Renato Lima, Paulo Alexandre Bogiani (Cavalo de fogo), Miguel Loila Miranda (Baiano), Davi Roncoletta Nascimento (Tiozão), Maurício Beux dos Santos (Gaúcho), Flávio Zerbetto (Rato) e Ligia Victor (Lili).

Índice

Capítulo 1. Mamíferos estão envolvidos em cascatas tróficas em Florestas Tropicais?

Resumo 01

Introdução 02

Métodos 05

Resultados 07

Discussão 20

Conclusão 23

Capítulo 2. Configuração espacial e qualidade do habitat versus atividades humanas atuais: quais fatores determinam a distribuição de mamíferos de maior porte em paisagens rurais?

Resumo 30

Introdução 31

Métodos 34

Resultados 43

Discussão 47

Conclusão 54

Resumo 77

Abstract 78

CAPÍTULO 1

MAMÍFEROS ESTÃO ENVOLVIDOS EM CASCATAS TRÓFICAS EM FLORESTAS TROPICAIS?

MAMÍFEROS ESTÃO ENVOLVIDOS EM CASCATAS TRÓFICAS EM FLORESTAS TROPICAIS?

RESUMO

Compreender como as interações tróficas entre as espécies afetam os processos ecossistêmicos tem se tornado um desafio central na ecologia e na biologia da conservação nas últimas décadas. Atualmente há evidências crescentes de que cascatas tróficas desempenham um papel crítico na estruturação de comunidades e funcionamento de ecossistemas, e de que a compreensão destes efeitos indiretos é fundamental para o manejo e conservação da biodiversidade e serviços ambientais associados. Para os sistemas aquáticos, a importância de cascatas tróficas tem sido rigorosamente descrita e testada, porém o papel das cascatas tróficas na estruturação dos sistemas terrestres é ainda uma questão não resolvida. Entre vertebrados terrestres, os mamíferos, principalmente os de maior porte, desempenham papéis ecológicos importantes, seja como predadores de topo ou dispersores e predadores de sementes e plântulas. Recentemente, estudos empíricos em florestas tropicais e temperadas têm verificado que mamíferos de topo podem, através de cascatas tróficas, controlar a estrutura e dinâmica das comunidades de plantas. Neste trabalho, sumarizamos e avaliamos a evidência empírica de que mamíferos estão envolvidos em cascatas tróficas em florestas tropicais com o objetivo de indicar os avanços, os problemas e os desafios nessa área. Toda a busca da literatura foi realizada na Web of Science. Para cada trabalho, sumarizamos as informações sobre autores, ano da publicação, o local onde o trabalho foi realizado, e o tipo de trabalho (empírico ou conceitual), e caracterizamos as hipóteses propostas ou testadas sobre os efeitos indiretos envolvendo mamíferos. Para os trabalhos empíricos que testaram hipóteses realizamos uma análise detalhada da força da evidência empírica encontrada. No total, 15 estudos empíricos e quatro conceituais foram analisados. Todos os estudos analisados foram publicados nas últimas três décadas, e entre os estudos empíricos, 13 foram realizados na região Neotropical, um na África (Costa do Marfim), e um na Ásia (Tailândia). Grande parte das hipóteses relacionadas a cascatas tróficas foi apenas proposta, e considera o homem como predador de topo. Além da maior parte das variáveis quantificadas não serem adequadas para demonstrar efeitos em cascata, a escala temporal da maioria dos estudos revisados foi curta para acessar estes efeitos sobre a comunidade de plantas que contém espécies longevas. Nenhuma hipótese abordou o efeito dos predadores de topo sobre as populações de presas pequenas via o controle da densidade e distribuição de

mesopredadores. A maioria das hipóteses que encontramos na literatura se refere a outros efeitos indiretos causados por mamíferos, em particular através da dispersão de sementes e da disponibilização de nutrientes via fezes. Esta revisão demonstra que a evidência empírica disponível até o momento de que mamíferos têm papel fundamental na estrutura e dinâmica de florestas tropicais através de cascatas tróficas é pequena. Dada a baixa probabilidade de cascatas tróficas no nível de comunidades em ambientes complexos como florestas tropicais, trabalhos futuros realizados nestes ambientes deveriam focar respostas de espécies individuais ou de grupo funcionais.

INTRODUÇÃO

Compreender como as interações tróficas entre as espécies afetam os processos ecossistêmicos tem se tornado um desafio central na ecologia e na biologia da conservação nas últimas décadas (Polis et al. 2000, Dunham 2008). Um tipo de interação responsável pela estruturação de comunidades são os efeitos indiretos, que ocorrem quando a influência da espécie 1 (doador) é transmitida através da espécie 2 (transmissor) para a espécie 3 (receptor) (Abrams 1987). A descoberta de um efeito indireto particular, denominado cascata trófica, e o estudo de sua dinâmica, representam um dos maiores sucessos da ecologia de cadeias alimentares (Polis et al. 2000). Atualmente há evidências crescentes de que cascatas tróficas desempenham um papel crítico na estruturação de comunidades e funcionamento de ecossistemas, e de que a compreensão destes efeitos indiretos é fundamental para o manejo e conservação da biodiversidade e serviços ambientais associados (Fischer & Lindenmayer 2007, Gardner et al. 2009, Terborgh et al. 2010, Estes et al. 2011).

O primeiro a utilizar o termo "cascata trófica" foi Paine (1980), que o definiu como uma perturbação que se propaga para cima ou para baixo em cadeias alimentares alternando efeitos negativos e positivos em níveis sucessivos (Paine 1980, Terborgh et al. 2006). Entretanto, o termo vem sendo recorrentemente utilizado apenas para os efeitos indiretos de cima para baixo, que predadores causam sobre os níveis tróficos inferiores (Carpenter et al. 1985, Begon et al. 2006). Duas décadas após a origem do termo, Polis et al. (2000) sugeriu que cascatas tróficas ocorrem em dois níveis fundamentais distintos: no nível de espécies, ocorrendo dentro de um subconjunto da comunidade ou em compartimentos da cadeia alimentar, de maneira que o consumo afete apenas o sucesso de um subconjunto (uma ou poucas) de espécies produtoras, ou no nível de comunidade,

alterando substancialmente a distribuição da biomassa de produtores através de todo o sistema.

Embora o termo "cascata trófica" tenha sido utilizado apenas na década de 80, a idéia já havia sido lançada na década de 60 por Hairston, Smith e Slobodkin, que propuseram a hipótese que ficou conhecida como "Green World" (Hairston et al. 1960). Esta hipótese propõe que os predadores controlam a densidade populacional de herbívoros, permitindo que as plantas prosperem, sofrendo baixos níveis de herbivoria (Hairston et al. 1960). Na seqüência, Fretweel (1977) e Oksanen et al. (1981), expandiram essa proposta com a hipótese de exploração dos ecossistemas (EEH), que inclui a produtividade dos sistemas como mediador importante das interações tróficas. Segundo a EEH, ambientes de baixa produtividade sustentam pequenas populações de herbívoros e a biomassa vegetal é limitada pela disponibilidade de nutrientes. Ambientes com produtividade moderada são capazes de sustentar populações de herbívoros, mas não populações de predadores, e os sistemas são dominados pela interação planta-herbívoro. Por fim, em sistemas ricos as plantas podem suportar populações de herbívoros e de predadores, e os predadores mantém as populações de herbívoros pequenas o suficiente de maneira que tenham pequeno impacto sobre a biomassa de plantas. Desde então, debates freqüentes vêm ocorrendo sobre as forças que estruturam as comunidades e ecossistemas, e muitos pesquisadores têm se dedicado a investigar se os ecossistemas são estruturados de cima para baixo através da predação, de baixo para cima através da disponibilidade de alimentos e nutrientes, ou se existe interação entre essas duas forças (Fretwell 1977, Oksanen et al. 1981, Terborgh 1988, Hunter & Price 1992, Elmhagen & Rushton 2007, Turkington 2009, Terborgh et al. 2010).

Para os sistemas aquáticos, a importância de cascatas tróficas tem sido rigorosamente descrita e testada (Carpenter et al. 1985, Baum & Worm 2009), tendo sido demonstrado como mudanças na densidade de predadores de topo podem alterar as comunidades e processos ecossistêmicos através dos efeitos sobre outros consumidores (Estes et al. 1998, Myers et al. 2007). Segundo Polis et al. (2000), a ocorrência de cascatas tróficas no nível da comunidade é mais comum em habitats aquáticos, já que os ambientes são discretos e homogêneos, o sistema é simples, troficamente estratificado e com ligações fortes entre os níveis tróficos. Ao contrário, ambientes terrestres são heterogêneos e complexos, reticulados e as interações entre espécies (onivoria, predação intraguilda, competição aparente, competição de interferência, canibalismo) tendem a ser

fracas e difusas (Strong 1992, Polis et al. 2000). Por isso, cascatas tróficas, especialmente no nível das comunidades, devem ser raras em ecossistemas terrestres (Pace et al. 1999, Polis et al. 2000). Dessa maneira, o papel das cascatas tróficas na estruturação dos sistemas terrestres é ainda uma questão não resolvida (Litvaitis & Villafuerte 1996, Pace et al. 1999), ao contrário dos sistemas aquáticos (Pace et al. 1999, Halaj & Wise 2001).

Entretanto, na última década as evidências de que cascatas tróficas ocorrem em sistemas terrestres vem aumentando (Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001, Terborgh et al. 2006). Schmitz et al. (2000), por exemplo, sintetizou dados de 60 testes relatados em 41 estudos sobre cadeias alimentares terrestres para avaliar quantitativamente a freqüência de cascatas tróficas em sistemas terrestres, e concluiu que estes efeitos indiretos ocorrem mais freqüentemente (75% dos testes) do que se acreditava. Contudo, as revisões sobre a ocorrência de cascatas tróficas em ambientes terrestres (Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001) analisaram apenas cascatas que envolviam artrópodes herbívoros, dada à falta naquela época de estudos que incluíssem vertebrados (Schmitz et al. 2000) .

Entre vertebrados terrestres, os mamíferos, principalmente os de maior porte, desempenham papéis ecológicos importantes, seja como predadores de topo (Crooks & Soulé 1999, Terborgh et al. 2001), ou dispersores e predadores de sementes e plântulas (Dirzo & Miranda 1990, Wright et al. 2007). No entanto, muitas dessas espécies de grande porte vêm declinando rapidamente ao redor do mundo (Morrison et al. 2007), devido à perda e fragmentação do habitat, caça, e perseguição (Milner-Gulland et al. 2003, Baker et al 2008). O número de trabalhos relacionados aos efeitos indiretos destes declínios vem aumentando nas últimas décadas. Trabalhos realizados nas florestas temperadas da América do Norte têm indicado o papel que mamíferos predadores de topo exercem sobre as populações de presas pequenas, via o controle da densidade e distribuição de mesopredadores (Prugh et al. 2009). Estudos empíricos em florestas tropicais (Terborgh et al. 2001, 2006) e temperadas (Hebblewhite et al. 2005, Beyer et al. 2007, Ripple & Beschta 2008) têm verificado que mamíferos de topo podem, através de cascatas tróficas, controlar a estrutura e dinâmica das comunidades de plantas. Além disso, alguns autores têm sugerido que a extinção de mamíferos de maior porte pode alterar a diversidade de espécie de plantas em florestas tropicais via desvios na abundância e atividade de herbívoros (Terborgh 1988, 1992, Mendonza & Dirzo 2007).

Dada (1) a relevância de se compreender o papel de cascatas tróficas na estruturação de comunidades e ecossistemas terrestres, (2) a importância dos papéis ecológicos desempenhados por mamíferos em florestas tropicais, (3) as evidências de que mamíferos podem causar cascatas tróficas em sistemas mais simples como florestas temperadas, (4) e a falta de uma revisão que sintetize a importância de mamíferos em florestas tropicais, sumarizamos e avaliamos a evidência empírica de que mamíferos estão envolvidos em cascatas tróficas em florestas tropicais com o objetivo de indicar os avanços, os problemas e os desafios nessa área. Através de uma busca sistematizada de artigos publicados na literatura internacional, quantificamos (1) os tipos de trabalhos (empíricos e conceituais) realizados sobre efeitos indiretos envolvendo mamíferos em florestas tropicais, (2) a distribuição temporal e espacial destes trabalhos, (3) as características das hipóteses testadas ou propostas quanto ao tipo de efeito indireto, o número de níveis tróficos, o tipo de interação entre os organismos e o processo ou variável ecológico(a) investigado(a), e (4) a força da evidência empírica (escopo espacial e temporal, adequação do delineamento amostral, e corroboração ou não da hipótese testada).

MÉTODOS

Para assegurar que o conjunto de dados englobasse a maior parte dos artigos publicados sobre cascatas tróficas envolvendo mamíferos em florestas tropicais, realizamos a pesquisa bibliográfica utilizando um conjunto de palavras pré-definidas. Estas palavras foram selecionadas a partir de variações do termo "cascata trófica" encontradas no resumo e nas palavras-chave de artigos relacionados ao tema realizados em sistemas terrestres. Toda a busca da literatura foi realizada na Web of Science usando mammal* combinada com dois grupos de palavras-chave: "tropical forest* e rainforest*", e "trophic cascade, cascade* effect*, extinction* cascade*, indirect effect*, defaunation*, top down, bottom up, mesopredator release, keystone specie*".

Selecionamos apenas os artigos que continham a combinação das palavras de busca no título, no resumo ou nas palavras-chave do artigo, e que de fato representavam os estudos realizados em florestas tropicais envolvendo mamíferos. Sendo assim dos 150 artigos levantados através da busca sistematizada, apenas 20 foram selecionados. Outros oito artigos foram selecionados através de citações bibliográficas encontradas nos artigos encontrados na busca.

Para cada trabalho, sumarizamos as informações sobre autores, ano da publicação, o local onde o trabalho foi realizado, e o tipo de trabalho (empírico ou conceitual). Para cada trabalho, caracterizamos as hipóteses propostas ou testadas sobre os efeitos indiretos envolvendo mamíferos, quantificando:

(1) os tipos de efeitos considerados - Seguindo a definição de cascata trófica proposta por Paine (1980) e Terborgh e colaboradores (2006), consideramos efeitos em cascata aqueles que se propagam via consumo/ predação por pelo menos três níveis tróficos sucessivos com efeitos positivos e negativos intercalados. Por outro lado, consideramos efeitos indiretos de outros tipos que não cascatas tróficas aqueles em que o efeito se propaga através de apenas dois níveis, ou que envolvem outras interações que não consumo/ predação e, portanto, onde não há necessariamente alternância dos efeitos positivos e negativos entre os níveis tróficos envolvidos. Tanto as cascatas tróficas como os efeitos indiretos de outros tipos foram sub-divididos entre aqueles que consideram o homem como um dos níveis tróficos, ou seja, quando a perturbação é gerada por algum tipo de impacto antrópico (caça, fragmentação, extração de madeira), ou entre aqueles que não consideram o homem como um dos níveis tróficos, ou seja, quando a perturbação não é gerada por algum tipo de impacto antrópico.

(2) o número de níveis tróficos envolvidos;

(3) os tipos de interações ecológicas envolvidas (predação/ consumo, competição, interação através da disponibilização de recursos e interações positivas através da dispersão de sementes);

(4) os organismos envolvidos;

(5) o processo ecológico ou variável ecológica que é alterado(a) como resultado da cascata/ efeito indireto (ex: recrutamento de plântulas, predação de sementes, ciclagem de nutrientes), o nível dos efeitos indiretos considerados (nível de espécie, comunidade ou ecossistema, modificado de Polis et al. 2000), e se o processo ecológico ou variável ecológica investigado(a) indica mudanças no curto, médio ou longo prazo (por exemplo, a herbivoria de plantas é considerada uma medida de curto prazo, já a biomassa ou composição de plantas, uma medida de longo prazo, modificado de Polis et al. 2000).

Para os trabalhos empíricos que testaram hipóteses realizamos uma análise detalhada da força da evidência empírica encontrada. Para tanto, consideramos:

(1) escopo espacial e temporal;

(2) tipo de estudo (experimental, correlativo ou ambos);

(3) fator do estudo;
(4) replicação;
(5) controle dos fatores de confusão e randomização (processo de seleção das unidades amostrais);
(6) corroboração ou não da hipótese testada;
(7) adequação do estudo para testar a hipótese com base nos itens anteriores.

RESULTADOS

Entre os 28 trabalhos selecionados sete são conceituais e não trazem dados empíricos, e 21 relatam estudos empíricos (experimentais ou correlativos). No entanto, três estudos conceituais e seis empíricos foram descartados, já que apesar de conter o conjunto das palavras utilizadas na busca sistematizada no título, no resumo ou nas palavras-chave, não levantaram ou propuseram hipóteses relacionadas ao tema em revisão. Assim, 15 estudos empíricos e quatro conceituais foram analisados (Tabela 1).

Distribuição espacial e temporal dos estudos

Todos os estudos analisados foram publicados nas últimas três décadas, sendo que apenas dois estudos conceituais foram publicados antes da última década. Nos últimos cinco anos, houve um aumento exponencial dos artigos empíricos publicados (Figura 1). Entre os estudos empíricos, 13 foram realizados na região Neotropical, um na África (Costa do Marfim), e um na Ásia (Tailândia) (Figura 2).

Hipóteses propostas, mas não testadas

Entre os artigos que propuseram, mas não testaram hipóteses, estão incluídos os quatro conceituais e mais quatro empíricos, que sugerem como parte das explicações de seus resultados a existência de cascatas tróficas ou outros tipos de efeitos indiretos envolvendo mamíferos (Tabela 2). Esses oito artigos propuseram 10 hipóteses, todas elas abordando efeitos que se propagam por três níveis tróficos (Tabela 2).

Sete destas 10 hipóteses propuseram efeitos em cascata, quatro não envolvendo diretamente o homem (Terborgh 1988, Terborgh 1992, Dunham 2008), e três envolvendo o homem via caça (Wright 2003, Mendonza & Dirzo 2007, Wright et al. 2007). Outras três hipóteses abordaram outros tipos de efeitos indiretos que não cascatas tróficas, todos

eles envolvendo o homem diretamente via a caça (Wright et al. 2007, Brodie et al. 2009, Nichols et al. 2009) (Tabela 2).

Entre as quatro hipóteses propostas sobre cascatas tróficas sem o envolvimento do homem, duas abordaram as interações entre carnívoros e granívoros com efeitos no nível da comunidade, através de variáveis que indicam mudanças no médio prazo (Terborgh 1988, Terborgh 1992) (Figura 3A, Tabela 2). As outras duas hipóteses propuseram interações entre mamíferos insetívoros e invertebrados, uma delas no nível da comunidade com efeitos indicadores de mudanças no curto prazo (Dunham 2008), e a outra no nível de ecossistema sobre processos ecológicos que indicam mudanças no longo prazo (Dunham 2008) (Figura 3A, Tabela 2).

Ao contrário, as três hipóteses propostas sobre cascatas tróficas envolvendo diretamente o homem abordaram efeitos no nível da comunidade associados a interações entre granívoros/ herbívoros e sementes/ plântulas (Wright 2003), ou entre granívoros e sementes (Mendonza & Dirzo 2007, Wright et al. 2007) (Figura 3B, Tabela 2). Duas dessas hipóteses envolvem processos ecológicos que indicam mudanças de longo prazo (Wright 2003, Mendonza & Dirzo 2007), e uma de curto prazo (Wright et al. 2007) (Tabela 2).

Das três hipóteses propostas sobre outros tipos de efeito indireto, duas abordaram as interações entre dispersores de sementes e sementes, com efeitos no nível da comunidade, indicando mudanças no curto e médio prazo (Wright et al. 2007), e no médio prazo (Brodie et al. 2009) (Figura 3C, Tabela 2). A terceira hipótese propôs uma relação entre fezes de mamíferos e besouros rola bosta, com efeitos no nível da comunidade e do ecossistema, e que indicam mudanças no longo prazo (Nichols et al 2009) (Figura 3C, Tabela 2).

Hipóteses testadas e força da evidência obtida por estudos empíricos

Entre os 11 trabalhos empíricos, foram testadas 13 hipóteses (Tabela 2), sendo que apenas quatro delas investigaram efeitos em cascata (Roldán & Simonetti 2001, Terborgh et al. 2001, Terborgh et al. 2006, Dirzo & Mendonza 2007), em todos os casos, que se propagaram por três níveis tróficos. Duas delas abordaram efeitos em cascatas sem o envolvimento direto do homem (Terborgh et al. 2001, Terborgh et al. 2006), e outras duas envolvendo o homem via caça (Roldán & Simonetti 2001, Dirzo & Mendonza 2007). Outras seis hipóteses testadas abordaram outros tipos de efeitos indiretos

envolvendo o homem diretamente, sendo dois deles através da caça (Andresen & Laurance 2007, Terborgh et al. 2008), dois por meio da fragmentação (Feeley & Terborgh 2008, Melo et al. 2010), e um através da extração de madeira (Gutiérrez-Granados & Dirzo 2010) (Tabela 2). Com exceção do trabalho de Feeley & Terborgh (2008) que abordou apenas dois níveis tróficos, todos os outros abordaram a propagação do efeito em três níveis tróficos (Tabela 2). Outras três hipóteses testadas abordaram também outros tipos de efeitos indiretos, mas sem o envolvimento direto do homem com propagação entre dois níveis tróficos (Royo & Carson 2005, Feeley & Terborgh 2006) (Tabela 2).

Os dois estudos que testaram hipóteses de cascatas tróficas sem o envolvimento do homem abordaram interações entre predadores e herbívoros, com efeitos no nível da comunidade, através de variáveis que indicam mudanças no médio e longo prazo (Terborgh et al. 2001), ou no médio prazo (Terborgh et al. 2006) (Figura 3A, Tabela 2). As hipóteses testadas foram corroboradas, e consideramos os estudos adequados para testá-las, apesar da falta de informação sobre o processo de seleção das ilhas estudadas (Tabela 3).

Já as duas hipóteses sobre cascatas tróficas com envolvimento direto do homem testaram efeitos no nível da comunidade, focaram a interação entre granívoros/ herbívoros e sementes/ plântulas (Roldán & Simonetti 2001) ou entre granívoros e sementes (Dirzo & Mendonza 2007), através de variáveis que indicam mudanças no curto ou médio prazo (Figura 3B, Tabela 2). O estudo de Roldán & Simonetti (2001) refutou a sua hipótese, mas o consideramos inadequado devido à falta de réplicas. Já o estudo de Dirzo & Mendonza (2007) corroborou a hipótese testada, e o consideramos adequado (Tabela 3).

Entre as seis hipóteses testadas sobre outros tipos de efeitos indiretos envolvendo o homem, três testaram a interação entre dispersores de sementes e sementes no nível de espécie ou comunidade com efeitos no médio ou longo prazo (Terborgh et al. 2008, Gutiérrez-Granados & Dirzo 2010, Melo et al. 2010) (Figura 3C, Tabela 2). Todos corroboraram suas hipóteses, porém um deles consideramos inadequado devido à falta de réplicas (Terborgh et al. 2008) (Tabela 3). As outras três hipóteses abordaram interações distintas: entre predadores de ninho e aves (Feeley & Terborgh 2008), e entre fezes de mamíferos e besouros rola bosta (Andresen & Launrace 2007) ou aves (Feeley & Terborgh 2008). Todas estas três hipóteses abordaram efeitos no nível da comunidade,

através de variáveis indicadoras de mudanças no longo prazo (Tabela 2). O estudo de Feeley & Terborgh (2008) corroborou apenas uma das hipóteses testadas (propagação do efeito por dois níveis tróficos) e o estudo foi considerado adequado. Por outro lado, o estudo de Andresen & Laurance (2007) corroborou sua hipótese, mas foi considerado inadequado, devido à limitação temporal e falta de controle dos fatores de confusão (Tabela 3).

Todas as três hipóteses testadas sobre outros tipos de efeitos indiretos sem o envolvimento direto do homem focaram variáveis que indicam mudanças no longo prazo. Duas testaram as interações entre mamíferos herbívoros e plantas com efeitos no nível da comunidade (Royo & Carson 2005), e outra a relação entre fezes de mamíferos e aves com efeitos no nível do ecossistema e comunidade (Feeley & Terborgh 2006) (Figura 3D, Tabela 2). As duas hipóteses testadas por Royo & Carson (2005) foram refutadas, e a hipótese investigada por Feeley & Terborgh (2006) foi corroborada. Consideramos os três estudos adequados (Tabela 3).

DISCUSSÃO

Uso do termo cascata trófica

O uso do termo cascata trófica ou correlatos em trabalhos com mamíferos em florestas tropicais aumentou muito nos últimos cinco anos, mas menos da metade (11 de 23) das hipóteses encontradas na literatura de fato se referem a cascatas tróficas senso Paine (1980), o que indica que o termo tem sido usado mais amplamente, englobando perturbações que se propagam via outras interações que não tróficas. Além disso, uma boa parte das hipóteses encontradas que de fato se relacionam a cascatas tróficas foram apenas propostas (7 das 11) e consideram o homem como predador de topo (5 das 11). Como nenhuma delas abordou mais de três níveis tróficos, isso significa que boa parte das hipóteses encontradas se refere a propagação do efeito de uma atividade antrópica entre apenas dois níveis tróficos. Assim, apenas quatro hipóteses sobre cascatas tróficas envolvendo mamíferos em florestas tropicais foram de fato testadas, sendo três delas corroboradas e adequadas, mas apenas duas não envolvem o homem como um dos níveis tróficos.

Adequação dos estudos

Após 10 anos da revisão realizada por Schimtz et al. (2000) sobre cascatas tróficas em ambientes terrestres na qual não foram incluídos mamíferos devido a falta de estudos manipulativos, encontramos apenas dois trabalhos experimentais (Roldán & Simonetti 2001, Dirzo & Mendonza 2007). No entanto, ambos testaram efeitos em cascata causados pelo homem. Os outros dois trabalhos que investigaram cascatas tróficas sem o envolvimento do homem são estudos correlativos (Terborgh et al. 2001, Terborgh et al. 2006). A escassez de estudos manipulativos pode ser conseqüência da dificuldade de se realizar experimentos que abranjam a ampla escala espacial e temporal necessária para estudos com mamíferos predadores e suas presas (Terborgh et al. 2001, Ripple & Beschta 2006), além das dificuldades logísticas e éticas da manipulação em larga escala de comunidades terrestres (Steneck 2005).

Embora Polis et al. (2000) tenha sugerido que cascatas tróficas no nível das comunidades devam ser raras ou ausentes devido a complexidade dos ecossistemas terrestres, a maioria do artigos revisados propôs ou testou hipóteses neste nível (10 hipóteses abordaram efeitos no nível das comunidades, e uma no nível dos ecossistemas). Além disso, embora estas hipóteses abordem processos ecológicos que indicam mudanças no curto, médio e longo prazo em números semelhantes (3, 4 e 4, respectivamente), apenas uma hipótese de fato testou a interação entre os organismos através de variáveis indicadoras de mudanças no longo prazo. Segundo Polis et al. (2000) e Schmitz (2006), apenas mudanças no longo prazo são adequadas para demonstrar efeitos em cascata, e estas devem ser quantificadas através de alterações na biomassa, composição ou diversidade da comunidade. Sendo assim, a maioria dos estudos revisados propôs ou testou cascatas tróficas através de variáveis que são pobres indicadores de mudanças no longo prazo, como o recrutamento de plântulas e a sobrevivência de sementes (Polis et al. 2000).

Além da maior parte das variáveis consideradas não serem adequadas para demonstrar efeitos em cascata, a escala temporal da maioria dos estudos revisados é curta para acessar este efeito sobre a comunidade de plantas que contém espécies longevas (Polis et al. 2000, Holt 2000). Um trabalho adequado para acessar os efeitos de cascatas tróficas teria que se estender por várias gerações das espécies de plantas, já que um pequeno aumento na herbivoria ou predação de sementes pode parecer insignificante em um curto espaço de tempo, mas pode ser de grande magnitude se mantido ao longo de

vários anos (Holt 2000). Por outro lado, um forte impacto sobre uma única estação de crescimento pode induzir a planta a produzir composto de defesa, ou agir sobre um estágio de vida que não seja importante na determinação da densidade tornando este efeito fraco ao longo de vários anos (Holt 2000). Dessa maneira muitos dos estudos revisados podem estar capturando apenas os efeitos dos estágios preliminares de regeneração da floresta (Wright et al. 1994).

Por fim, há uma grande restrição geográfica entre os estudos não só sobre cascatas tróficas, mas também sobre outros tipos de efeitos indiretos envolvendo mamíferos em florestas tropicais, sendo que a evidência empírica está praticamente limitada aos Neotrópicos.

Quais mamíferos estão envolvidos em cascatas tróficas?

Entre as hipóteses sobre cascatas tróficas, quatro abordaram o papel de predadores de topo (Terborgh 1988, 1992, Terborgh et al. 2001, 2006), mas todas elas sobre granívoros e herbívoros, e outras duas enfocaram predadores menores (insetívoros) (Dunham 2008), mas estas não foram testadas. Nenhuma hipótese abordou o papel dos predadores de topo sobre as populações de presas pequenas, via o controle da densidade e distribuição de mesopredadores. A falta de estudos empíricos deste tipo pode ser devido à dificuldade de distinguir, em estudos correlativos, se este aumento de predadores de porte intermediário se deve ao declínio de predadores de topo ou as alterações do habitat e da paisagem nos locais onde predadores de topo foram extirpados. De fato, a explosão de mesopredadores é freqüentemente observada em paisagens fragmentadas de florestas tropicais (Espartosa 2009), onde predadores de topo desaparecem seja pelos requerimentos de áreas maiores e maior vulnerabilidade a perda de habitat ou intensificação dos conflitos com o homem. No entanto, a fragmentação pode aumentar a quantidade de recursos disponíveis para mesopredadores, tais como comida doméstica, lixo, e plantações (Prugh et al. 2009). Outro fator que pode dificultar este tipo de estudo é o longo período necessário para monitorar a dinâmica da população de predadores de topo e mesopredadores (Ritchie & Johnson 2009).

As outras cinco hipóteses sobre cascatas tróficas que encontramos na literatura (Wright 2003, Mendonza & Dirzo 2007, Wright et al 2007, Roldán & Simonetti 2001, Dirzo & Mendonza 2007) abordaram níveis tróficos inferiores (granívoros ou herbívoros) porque focam no homem como predador de topo, mas apenas duas foram testadas e uma

corroborada. A existência deste tipo de estudo indica que o homem vem substituindo parte do papel dos predadores de topo em florestas tropicais através da caça, que afeta não só estes animais, mas também parte de suas presas, os grandes herbívoros e frugívoros (Peres 2000). Nesse sentido, é possível que os efeitos em cascata da perda de mamíferos predadores de topo sobre as comunidades de plantas de floresta tropicais não seja, na prática, tão importante.

Outros efeitos de mamíferos em florestas tropicais

As outras 12 hipóteses encontradas na literatura abordaram efeitos indiretos de outros tipos que não cascatas tróficas senso Paine (1980), com ou sem o envolvimento direto do homem. Entre estas, três foram apenas propostas e nove foram testadas, sendo que entre as investigadas seis foram corroboradas e apenas um estudo foi considerado inadequado. A maioria dessas hipóteses abordou efeitos no nível da comunidade, e utilizou variáveis que indicam mudanças no longo prazo. Assim, a maioria das hipóteses que encontramos na literatura se refere a outros efeitos causados por mamíferos em particular através da dispersão de sementes (5 hipóteses) e da disponibilização de nutrientes via fezes (4 hipóteses).

Esta revisão confirma a importância de mamíferos como dispersores de sementes em florestas tropicais, já que estes efeitos foram testados três vezes e em duas delas foram corroborados por trabalhos com delineamento adequado. Além disso, também indica que mamíferos influenciam a dinâmica de nutrientes através das fezes, já que três hipóteses sobre este efeito foram testadas e corroboradas, apesar de um estudo ter sido considerado inadequado. De fato, a revisão recente realizada por Schmitz et al. (2010) sugere que mamíferos e outros predadores podem ter papel chave na redistribuição de nutrientes via fezes e excretas. Apesar dos resultados encontrados nesta revisão indicarem que fezes de mamíferos podem aumentar a produtividade de plantas, o efeito de mamíferos sobre a ciclagem de nutrientes e dispersão secundária de sementes via deposição de fezes e seus efeitos sobre a comunidade de besouros rola bosta ainda necessita de testes.

CONCLUSÕES

Em conclusão, esta revisão demonstra que a evidência empírica disponível até o momento de que mamíferos têm papel fundamental na estrutura e dinâmica de florestas

tropicais através de cascatas tróficas é pequena. Por outro lado, indica que mamíferos desempenham papéis ecológicos importantes via outros tipos de efeitos, em particular a dispersão de sementes e a redistribuição de nutrientes através das fezes. A avaliação do papel de mamíferos em cascatas tróficas em florestas tropicais depende de um maior número de estudos empíricos, em particular experimentais, de larga escala temporal e espacial, e que quantifiquem variáveis que representem mudanças ocorridas no longo prazo. Além disso, são necessários estudos em outras florestas além das Neotropicais, que abordem o papel de mamíferos predadores de topo sobre mesopredadores, e que não incluam o homem como um dos níveis tróficos. Dada a baixa probabilidade de cascatas tróficas no nível de comunidades em ambientes complexos como florestas tropicais (Polis et al. 2000), trabalhos futuros realizados nestes ambientes deveriam focar respostas de espécies individuais ou de grupo funcionais (Turkington 2009).

REFERÊNCIAS

Abrams, P.A. 1987. On classifying interactions between populations. Oecologia 73: 272-281.

Andresen, E., Laurance, S.G.W. 2007. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. Biotropica 39: 141-146.

Baker, P.J., Boitani L, Harris, S., Saunders, G., White, P.C.L. 2008 Terrestrial carnivores and human food production: impact and management. Mammal Review 38: 123–166.

Baum, J.K., Worm, B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. Journal of Animal Ecology 78: 699-714.

Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4. ed. Oxford: Blackwell Science Ltd. 759 p.

Beyer, H.L., Merrill, E. H., Varley, N., Boyce, M. S. 2007. Willow on Yellowstone's northern range: evidence for a trophic cascade? Ecological Applications 17: 1563–1571.

Brodie, J.F., Helmy, O.E., Brockelman, W.Y., Maron, J., 2009. Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. Ecological Applications 19: 854–863.

Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R.1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. Bioscience 35: 634– 639.

Crooks, K. R., Soulé, M. E. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. Nature 400: 563-566.

Dirzo, R., Miranda, A. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - A sequel to John Terborgh. Conservation Biology 4: 444-447.

Dirzo, R., Mendonza, E. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated Neotropical rain forest. Biotropica 39: 355–362.

Dunham, A.E. 2008. Above and below ground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest. Oikos 117: 571-579.

Elmhagen, B., Rushton, S. P. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? Ecology Letters 10: 197-206.

Espartosa, K.D. 2009. Mamíferos terrestres de maior porte e a invasão de cães domésticos em remanescentes de uma paisagem fragmentada de mata atlântica: avaliação da eficiência de métodos de amostragem e da importância de múltiplos fatores sobre a distribuição das espécies. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., Doak, D.F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. Science 282: 473-476.

Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jachson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pikitch, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, Wardle, D.A. 2011. Trophic downgrading of Planet Earth. Science 333: 301-306.

Feeley, K.J., Terborgh, J.W. 2006. Habitat fragmentation and effects of herbivore (howler monkey) abundances on bird species richness. Ecology 87: 144-150.

Feeley, K.J., Terborgh, J.W. 2008. Direct versus indirect effects of habitat reduction on the loss of avian species from tropical forest fragments. Animal Conservation 11: 353-360.

Fischer, J., Lindenmayer, D.B. 2007. Avoiding irreversible change: considerations for vegetation cover, vegetation structure and species composition, pp. 229-244. Em: Conservation Science and Practice Series - Managing and Designing Landscapes for Conservation: Moving from Perspectives to Principles (D.B. Lindenmyer & J.Hobbs, eds). Blackwell Publishing Ltd, Oxford.

Fretwell, S.D. 1977. The regulation of plant communities by food chains exploiting them. Perspectives in Biology and Medicine 20: 169–185.

Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. Ecology Letters 12: 561–582.

Gutiérrez-Granados, G., Dirzo, R., 2010. Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. Journal of Tropical Ecology 26: 45-52.

Hairston, N.G., Smith, F.E., and Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. American Naturalist 94: 421–424.

Halaj, J., David H. 2001. Terrestrial Trophic Cascades: How much do they trickle? The American Naturalist 157: 262-281.

Hebblewhite, M., White, C.A., Nietvelt, C.G., Mckenzie, J.A. Hurd, T.E., Fryxell, J.M., Bayley, S.E., Paquet, P.C. 2005. Human Activity Mediates a Trophic Cascade Caused by Wolves. Ecology 85: 2135-2144.

Holt, R.D. 2000. Trophic cascades in terrestrial ecosystems. Reflections on Polis et al. Trends in Ecology & Evololution 15: 444–445.

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.

Litvaitis, J.A., Villafuerte, R. 1996. Intraguild predation, mesopredator release, and prey stability. Conservation Biology 10: 676-677.

Melo, F.P.L., Martínez-Salas, E., Benítez-Malvido, J., Ceballos, G. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. Journal of Tropical Ecology 26: 35-43.

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

Milner-Gulland, E. J., Bennett, E. L. and the SCB 2002 Annual meeting wild meat group. 2003. Wild meat: the big-ger picture. Trends in Ecology and Evolution 18: 351-357.

Morrison J.C., Sechrest W., Dinerstein E., Wilcove D.S., Lamoreux J.F. 2007. Persistence of large mammal faunas as indicators of global human impacts. Journal of Mammalogy 88: 1363-1380.

Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P., Peterson, C.H. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science 315: 1846–1850.

Nichols, E., Gardner, T.A., Peres, C.A., Spector, S., The Scarabaeinae Research Network. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. Oikos 118: 481-487.

Oksanen, L., Fretwell, S., Arruda, J., Niemela, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. American Naturalist 118: 240–261.

Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. Trends in Ecology and Evolution 14: 483–488.

Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. Journal of Animal Ecology 49: 667–685.

Peres, C. A., 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests, Conservation Biology 14 (1): 240-253.

Polis, G.A., Sears, A.L.W., Huxel, G.R., Strong, D.R., Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? Trends in Ecology and Evolution 15: 473–475.

Prugh, L.R., Stoner, C. J., Epps, C. W., Bean, W. T., Ripple, J. W., Laliberte, A. S., Brashares, J. S. 2009. The rise of mesopredator. Bioscience 59: 779-791.

Ripple, W.J., Beschta, R.L. 2009. Trophic cascades involving cougar, mule deer, and black oaks in Yosemite National Park. Biological Conservation 141: 1249 –1256.

Ritchie, E.G., Johnson, C.N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. Ecology Letters 12: 982–998.

Roldán, A.I., Simonetti, J.A. 2001. Plant-Mammal Interactions in tropical Bolivian forests with different hunting pressures. Conservation Biology 15: 617–623.

Royo, A.A., Carson, W.P. 2005. The herb community of a tropical forest in central Panamá: dynamics and impact of mammalian herbivores. Oecologia 145: 66–75.

Steneck, R. S. 2005. An ecological context for the role of large carnivores in conserving biodiversit, pp. 9–33. Em: Large carnivores and the conservation of biodiversity (J. C. Ray, K. H. Redford, R. S. Steneck, and J. Berger, Eds). Island Press, Washington.

Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. Ecology 73: 747–754.

Schmitz, O.J., Hamback, P.A., Beckerman, A.P. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. The American Naturalist 155: 141-153.

Schmitz, O.J. 2006. Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass. Ecology 87: 1432-1437.

Schmitz, O.J., Hawlena, D., Trussell, G.C. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. Ecology Letters 13(10): 1199-1209.

Terborgh, J.1988. The big things that run the world – a sequel to E.O. Wilson. Conservation Biology 2: 402–403.

Terborgh, J. 1992. Maintenance of Diversity in Tropical Forests. Biotropica 24: 283-292.

Terborgh, J., Lopez, L., Nunez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveiros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D., Baldas, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. Science 294: 1923–1926.

Terborgh, J., Feeley, K., Silman, M., Nuñez, P., Balukjian, B. 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. Journal of Ecology 94: 253–263.

Terborgh, J., Nunez-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.

Terborgh, J., Holt, R.D., Estes, J.A. 2010. Trophic cascades: what they are, how they work, and why they matter, pp. 1-18. Em: Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature (J. Terborgh & J.A. Estes, eds). Island Press, Washington.

Turkington, R., 2009. Top-down and bottom-up forces in mammalian herbivore – vegetation systems: an essay review. Botany 87: 723–739.

Wright, S.J., Gompper, M.E., DeLeon, B. 1994. Are Large Predators Keystone Species in Neotropical Forests? The Evidence from Barro Colorado Island. Oikos 71: 279-294.

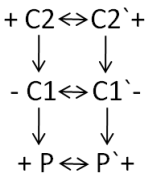
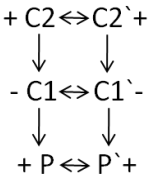
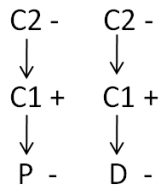
Wright, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 6: 73–86.

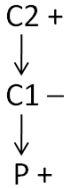
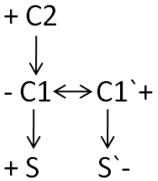
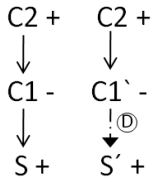
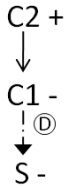
Wright, S. J., Hernandez, A., Condit, R. 2007. The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind. Biotropica 39: 363–371.

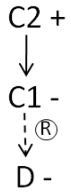
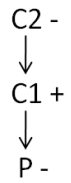
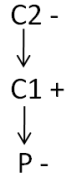
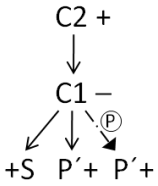
Tabela 1. Lista dos trabalhos publicados sobre mamíferos e efeitos indiretos em florestas tropicais selecionados através da pesquisa bibliográfica. Indicação dos autores, ano da publicação, local onde o estudo foi realizado e o tipo de trabalho (conceitual ou empírico).

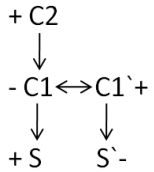
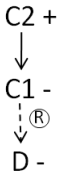
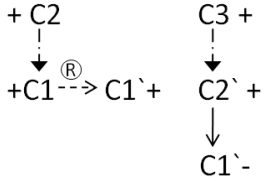
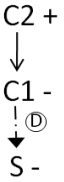
Autores	Ano da Publicação	Local	Tipo de Trabalho
Terborgh	1988	Florestas Tropicais	Conceitual
Terborgh	1992	Florestas Tropicais	Conceitual
Roldán & Simonetti	2001	Bolívia	Empírico
Terborgh et al.	2001	Venezuela	Empírico
Wright	2003	Florestas Tropicais	Conceitual
Royo & Carson	2005	Panamá	Empírico
Terborgh et al.	2006	Venezuela	Empírico
Feeley & Terborgh	2006	Venezuela	Empírico
Wright et al.	2007	Panamá	Empírico
Dirzo & Mendonza	2007	México	Empírico
Andresen & Laurance	2007	Panamá	Empírico
Dunham	2008	Costa do Marfim	Empírico
Feeley & Terborgh	2008	Venezuela	Empírico
Terborgh et al.	2008	Peru	Empírico
Brodie et al.	2009	Tailândia	Empírico
Nichols et al.	2009	Florestas Tropicais	Conceitual
Gutiérrez-Granados & Dirzo	2010	México	Empírico
Melo et al.	2010	México	Empírico

Tabela 2. Síntese dos trabalhos empíricos ou conceituais contendo hipóteses testadas ou propostas sobre efeitos indiretos envolvendo mamíferos em florestas tropicais, indicando o tipo de efeito indireto, o número de níveis tróficos, as interações ecológicas, os organismos envolvidos, o efeito ecológico investigado, e o nível deste efeito (espécies, comunidade ou ecossistema; curto, médio ou longo prazo). (+) indica aumento e (-) indica diminuição; a seta ↓ indica interação de predação ou consumo, a seta ⇣ indica interação através da disponibilização de recursos, a seta ↔ indica interação de competição, e a seta ⇓ indica à propagação do efeito entre níveis tróficos através de outras interações que não a de consumir/ predar ou servir de recurso (isto é, não-tróficas).

	Hipótese/Modelo					
Referências	**Proposta/Testada**	**Efeito**	**Níveis tróficos**	**Interação**	**Organismos**	**Efeito investigado/ Nível do efeito**
1.Terborgh 1988	Proposta	Cascata trófica sem a presença homem	3 níveis		C2 e C2` - Grandes e médios mamíferos carnívoros C1 e C1` - Grandes e pequenos mamíferos predadores de sementes P e P` – Plantas com sementes grandes e pequenas	Recrutamento de plântulas/ comunidade – médio prazo
2. Terborgh 1992	Proposta	Cascata trófica sem a presença homem	3 níveis		C2 e C2` - Grandes e médios mamíferos carnívoros C1 e C1` - Grandes e pequenos mamíferos predadores de sementes P e P` – Plantas com sementes grandes e pequenas	Recrutamento de plântulas/ comunidade – médio prazo
3. Dunham 2008	Duas Hipóteses Diferentes Propostas	Cascata trófica sem a presença do homem	3 níveis		C2 = Mamíferos e aves insetívoras C1 = Macro-invertebrados P = Plantas D = Micro-invertebrados decompositores	Herbivoria de plantas/ comunidade – curto prazo; Nível de fósforo inorgânico no solo/ ecossistema – longo prazo

Referências	Hipótese/Modelo					
	Proposta/Testada	**Efeito**	**Níveis tróficos**	**Interação**	**Organismos**	**Efeito investigado/ Nível do efeito**
4. Wright 2003	Proposta	Cascata trófica com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Mamíferos herbívoros e predadores de sementes P = Sementes e plântulas	Recrutamento e densidade de plântulas/ comunidade – médio prazo; Diversidade de plantas/ comunidade – longo prazo
5. Mendonza & Dirzo 2007	Proposta	Cascata trófica com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Médios e grandes predadores de sementes C1`= Pequenos predadores de sementes S = Sementes grandes S`= Sementes pequenas	Recrutamento de plântulas/ comunidade – médio prazo; Diversidade de plantas/ comunidade – longo prazo
6. Wright et al. 2007	Duas Hipóteses Diferentes Propostas	Cascata trófica e efeito indireto com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Grandes mamíferos predadores de sementes C1`= Grandes mamíferos e aves dispersoras de sementes D = Dispersão S = Sementes grandes S`= Sementes pequenas	Sobrevivência de sementes/ comunidade – curto prazo; Sobrevivência de sementes pequenas e de suas plântulas/ comunidade – curto e médio prazo
7. Brodie et al. 2009	Proposta	Efeito indireto com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Grandes mamíferos dispersores de sementes (*Hylobates lar*, *Rusa unicolor*, *Muntiacus muntjak*) D = Dispersão S = Sementes (*Choerospondias axillaris*)	Recrutamento de plântulas/ espécie – médio prazo

	Hipótese/Modelo					
Referências	**Proposta/Testada**	**Efeito**	**Níveis tróficos**	**Interação**	**Organismos**	**Efeito investigado/ Nível do efeito**
8. Nichols et al. 2009	Proposta	Efeito indireto com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Mamíferos de maior porte e frugívoros ® = Recursos (fezes de mamíferos) D = Insetos detritívoros (besouros rola bosta)	Composição de insetos detritívoros/ comunidade – longo prazo; Reciclagem de nutrientes/ ecossistema – longo prazo; Dispersão secundária de sementes/ ecossistema – longo prazo
9. Terborgh et al. 2001	Testada	Cascata trófica sem a presença do homem	3 níveis		C2 = Mamíferos predadores de topo C1 = Herbívoros (*Alouatta seniculus* e *Atta* spp.) P = Plantas	Recrutamento e densidade de plântulas/ comunidade – médio prazo; Diversidade de plantas/ comunidade – longo prazo
10. Terborgh et al. 2006	Testada	Cascata trófica sem a presença do homem	3 níveis		C2 = Mamíferos predadores de topo C1 = Mamíferos herbívoros P = Plantas	Mortalidade e recrutamento de plântulas/ comunidade – médio prazo
11. Roldán & Simonetti 2001	Testada	Cascata trófica com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Médios e grandes mamíferos herbívoros e carnívoros P = Pisoteio S = Sementes P´ = Plântulas	Sobrevivência de plântulas/ comunidade – médio prazo; Diversidade de plântulas/ comunidade – médio prazo

Referências	Hipótese/Modelo					
	Proposta/Testada	**Efeito**	**Níveis tróficos**	**Interação**	**Organismos**	**Efeito investigado/ Nível do efeito**
12. Dirzo & Mendonza 2007	Testada	Cascata trófica com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Médios e grandes predadores de sementes C1`= Pequenos predadores de sementes S = Sementes grandes S`= Sementes pequenas	Germinação de sementes/ comunidade – curto prazo; Recrutamento de plântulas/ comunidade – médio prazo
13. Andresen & Laurance 2007	Testada	Efeito indireto com a presença do homem	3 níveis		C2 Homem (caça) C1 = Mamíferos D = Insetos detritívoros (besouros rola bosta) ® = Recursos	Riqueza e abundância de besouros rola bosta/ comunidade – longo prazo
14. Feeley & Terborgh 2008	Duas Hipóteses Diferentes Testadas	Efeito indireto com a presença do homem	2 e 3 níveis		C2 e C3 = Homem (fragmentação) C1 = Herbívoros (*Alouatta seniculus*) ® = Recursos C1`= Aves C2`= Predadores de ninhos	Taxa de extinção de espécies de aves/ comunidade – longo prazo
15. Terborgh et al. 2008	Testada	Efeito indireto com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (caça) C1 = Aves e Mamíferos de grande porte D = Dispersão S = Sementes grandes	Recrutamento e densidade de espécies de plântulas com sementes grandes/ comunidade – médio prazo; Composição de plântulas/ comunidade – médio prazo; Padrão espacial de distribuição de plântulas/ comunidade – médio prazo

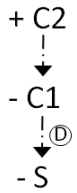
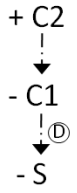
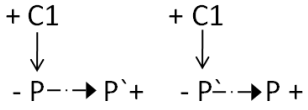
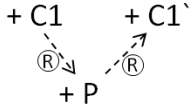
	Hipótese/Modelo					
Referências	**Proposta/Testada**	**Efeito**	**Níveis tróficos**	**Interação**	**Organismos**	**Efeito investigado/ Nível do efeito**
16. Gutiérrez-Granados & Dirzo 2010	Testada	Efeito indireto com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (extração de madeira) C1 = *Ateles geoffroyi* D = Dispersão S = Sementes (*Manilkara zapota*	Recrutamento de plântulas/ espécie – médio prazo; Riqueza e diversidade de plantas/ comunidade – longo prazo
17. Melo et al. 2010	Testada	Efeito indireto com a presença do homem	3 níveis		C2 = Homem (fragmentação) C1 = Médios e grandes mamíferos frugívoros D = Dispersão S = Sementes grandes	Recrutamento de plântulas/ comunidade – médio prazo; Funcionalidade e composição de plântulas/ comunidade – médio prazo
18. Royo & Carson 2005	Duas Hipóteses Diferentes Testadas	Efeito indireto sem a presença do homem	2 níveis		C1 = Mamíferos herbívoros P = Herbáceas dominantes P`= Herbáceas raras	Diversidade de plantas herbáceas/ comunidade – longo prazo
19. Feeley & Terborgh 2006	Testada	Efeito indireto sem a presença do homem	2 níveis		C1 = Mamíferos herbívoros (*Alouatta seniculus*) C1`= Aves insetívoras e onívoras P = Plantas ® = Recursos	Produtividade de plantas/ ecossistema – longo prazo; Riqueza de espécies de aves/ comunidade – longo prazo

Tabela 3. Caracterização dos estudos que testaram hipóteses sobre efeitos indiretos envolvendo mamíferos terrestres em florestas tropicais quanto a: escopo espacial, escopo temporal, tipo de estudo (experimental, correlativo ou experimental/ correlativo), fator do estudo, replicação, controle dos fatores de confusão e randomização, corroboração ou não da hipótese testada, e adequação do estudo para testar a hipótese.

Referências	Escopo Espacial	Escopo Temporal	Tipo de estudo	Fator do estudo	Replicação	Fatores de confusão/ Randomização	Corrobora/ Refuta	Adequado
Terborgh et al. 2001	Ilhas do Lago Guri – Venezuela	2 anos	Correlativo	Ilhas pequenas/ médias/ grandes	6/ 4/ 5	Sim/?	Corrobora	Adequado
Terborgh et al. 2006	Ilhas do Lago Guri – Venezuela	5 anos	Correlativo	Ilhas pequenas / médias / grandes	6/ 4/ 4	Sim/?	Corrobora	Adequado
Roldán & Simonetti 2001	Estação Biológica Beni – Bolívia	1 ano	Experimenta/ Correlativo	Caça intensa/ Caça ocasional	1/ 1	Sim/Não	Refuta	Inadequado (faltam réplicas)
Dirzo & Mendonza 2007	Estação de Campo de Biologia Tropical Los Tuxtlas - México	1 ano	Experimental	Tamanho da semente; Com mamíferos / Sem mamíferos	21; 11/11	Sim/Sim	Corrobora	Adequado
Andresen & Laurance 2007	Zona do Canal do Panamá	3 meses	Correlativo	Intensidade de caça	6	Não/Não	Corrobora	Inadequado (limitado temporalmente, e não controla os fatores de confusão)
Feeley & Terborgh 2008	Ilhas do Lago Guri – Venezuela	10 anos	Correlativo	Área do fragmento	11	Sim/?	Corrobora a primeira hipótese	Adequado

Referências	Escopo Espacial	Escopo Temporal	Tipo de estudo	Fator do estudo	Replicação	Fatores de confusão/ Randomização	Corrobora/ Refuta	Adequado
Terborgh et al. 2008	Boca Manu e Estação Biológica de Cocha Cashu – Peru	2 anos	Correlativo	Área caçada/ Área não caçada	1/1	Sim/Não	Corrobora	Inadequado (faltam réplicas)
Gutiérrez-Granados & Dirzo 2010	Zona de Quintana Roo, Maya - Península de Yucatan – México	?	Correlativo	Área com extração de madeira/Área sem extração de madeira	3/3	Sim/Não	Corrobora	Adequado
Melo et al. 2010	Fragmentos de Elejido Palman, Península de Yacatan - México	1 ano	Correlativo	Área do fragmento	6	Sim/Não	Corrobora	Adequado
Royo & Carson 2005	Península Gigante / Ilhas de Barro Colorado (BCI) – Panamá	6 anos	Experimental	Com exclusão de mamíferos herbívoros/ Sem exclusão e mamíferos herbívoros	8/ 8	Sim/Sim	Refuta as duas hipóteses	Adequado
Feeley & Terborgh 2006	Ilhas do Lago Guri – Venezuela	2 anos	Correlativo	Área da ilha / Densidade de macacos / Produtividade de plantas	23/23/23	Sim/?	Corrobora	Adequado

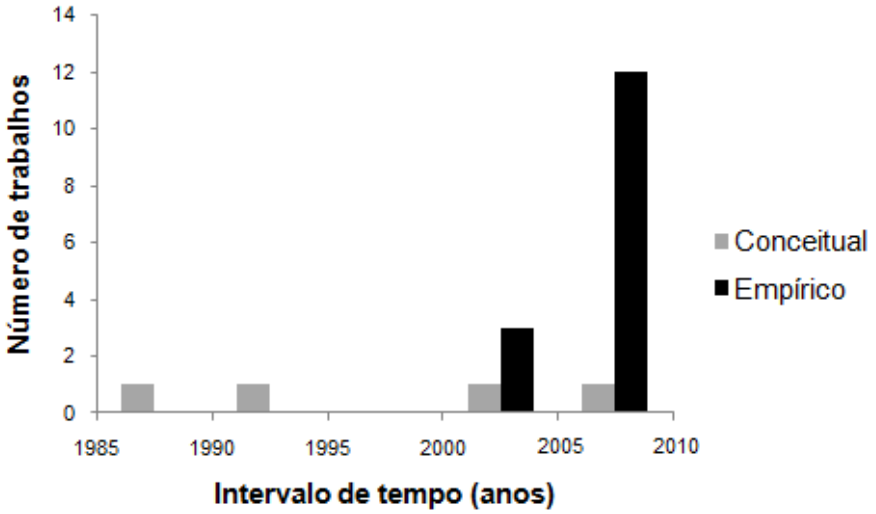


Figura 1. Número de trabalhos conceituais e empíricos publicados nas últimas três décadas sobre mamíferos e efeitos indiretos em florestas tropicais.

Figura 2. Distribuição espacial das localidades onde foram realizados estudos empíricos sobre mamíferos e efeitos indiretos em florestas tropicais. Os números representam a quantidade de trabalhos em locais onde mais de um estudo foi realizado.

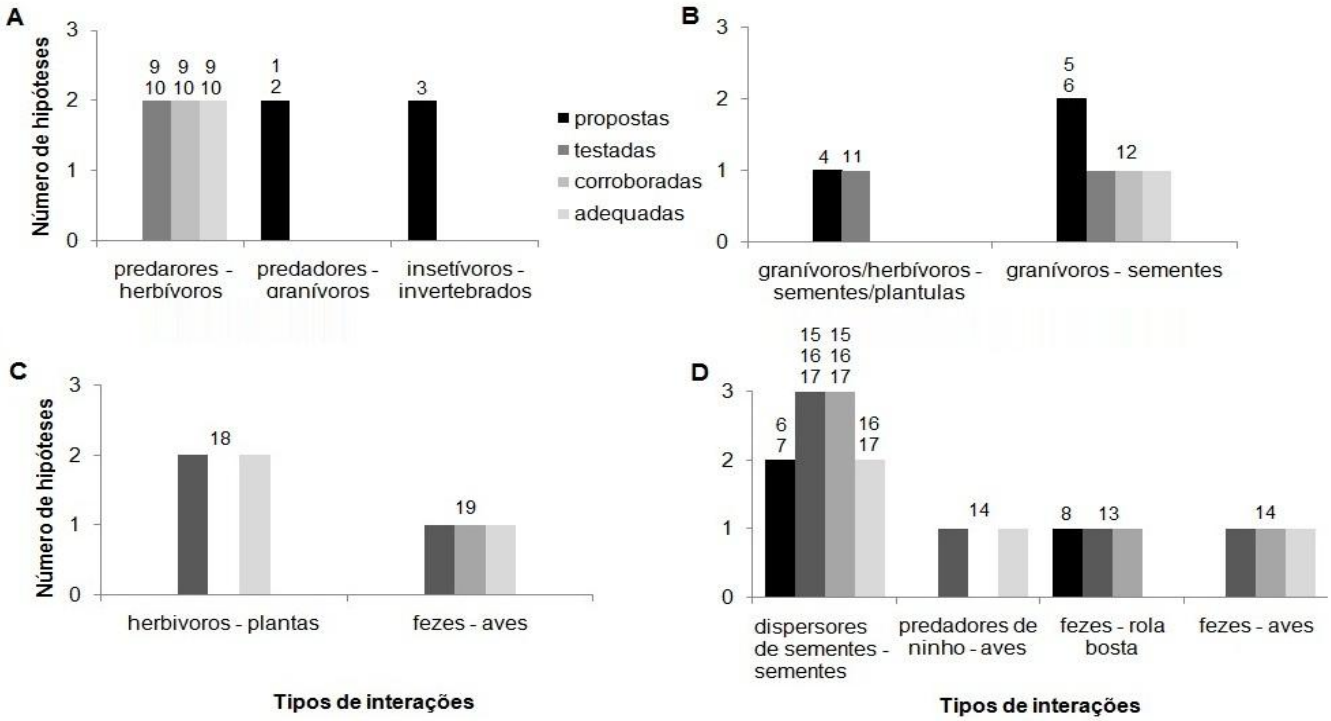


Figura 3. Número de hipóteses para cada tipo de interação entre organismos encontradas nos trabalhos empíricos e conceituais sobre efeitos indiretos envolvendo mamíferos em florestas tropicais. A – cascatas tróficas sem o envolvimento do homem, B – cascatas tróficas com o envolvimento do homem, C – outros tipos de efeitos indiretos sem o envolvimento do homem, D – outros tipos de efeitos indiretos com o envolvimento do homem. Números acima das barras referem-se aos estudos conforme Tabela 2.

CAPÍTULO 2

CONFIGURAÇÃO ESPACIAL E QUALIDADE DO HABITAT VERSUS ATIVIDADES HUMANAS ATUAIS: QUAIS FATORES DETERMINAM A DISTRIBUIÇÃO DE MAMÍFEROS DE MAIOR PORTE EM PAISAGENS RURAIS?

CONFIGURAÇÃO ESPACIAL E QUALIDADE DO HABITAT VERSUS ATIVIDADES HUMANAS ATUAIS: QUAIS FATORES DETERMINAM A DISTRIBUIÇÃO DE MAMÍFEROS DE MAIOR PORTE EM PAISAGENS RURAIS?

RESUMO

Os estudos sobre os impactos das atividades humanas têm focado na importância da configuração espacial e qualidade do habitat remanescente para a distribuição das espécies, e em grande parte desconsideram as atividades humanas em andamento. Mamíferos de maior porte estão entre os grupos para os quais as atividades humanas atuais podem ser até mais importantes do que aspectos da configuração e qualidade dos remanescentes de habitat. Este trabalho visa investigar como fatores associados à configuração e qualidade do habitat e a outras atividades humanas em andamento interagem e condicionam a distribuição de mamíferos terrestres de maior porte em paisagens modificadas pelo homem. Para tanto, amostramos 23 remanescentes florestais de uma paisagem intensamente modificada e, através da construção de modelos de ocupação e do uso da abordagem de seleção de modelos, testamos a hipótese de que as atividades humanas atuais são também importantes na determinação da distribuição dos mamíferos de maior porte em paisagens modificadas pelo homem. Para representar a configuração espacial e a qualidade do habitat, quantificamos o tamanho, a distância para a rodovia, a disponibilidade de água e a proporção de matas mais tardias em cada fragmento. Para representar as atividades humanas em andamento, quantificamos a intensidade de caça, a área plantada com milho, o número de pessoas que visitou o fragmento e a frequência de registros de cachorros domésticos. A assembléia de mamíferos de maior porte encontrada na paisagem estudada é simplificada e dominada por mamíferos generalistas de médio porte, sugerindo que o controle de mesopredadores e a regeneração das florestas podem estar comprometidos. Os resultados dos modelos de ocupação sugerem que: (1) em paisagens já muito fragmentadas e modificadas pelo homem, onde as áreas antropogênicas são amplas e inadequadas ao uso, a distribuição de mamíferos de maior porte deve ser condicionada mais pela configuração espacial do que pela qualidade do habitat florestal, sendo o tamanho dos fragmentos e a distância a rodovias particularmente importantes; (2) as atividades humanas em andamento são tão ou mais importantes que a configuração espacial e a qualidade do habitat para a maioria

das espécies, sendo a caça e a presença do cachorro doméstico as atividades humanas mais deletérias. A relevância das atividades humanas em andamento sugere que estratégias de manejo que foquem em mudanças na atitude da população humana, através de programas de conscientização e educação, podem ter resultados significativos em termos da persistência de populações de mamíferos em paisagens rurais.

INTRODUÇÃO

Os estudos sobre os impactos das atividades humanas em ecossistemas terrestres vêm focando principalmente a importância da configuração espacial e da qualidade do habitat remanescente para a persistência de populações (Fahrig 2003, Kupfer et al. 2006, Laurance 2008). O tamanho e o isolamento das manchas de habitat, considerados os fatores que definem os processos de extinção, colonização e recolonização das manchas de habitat (Whittaker & Fernández-Palacios 2007, Hanski 2009), e a heterogeneidade das paisagens e o contexto em que as manchas de habitat estão inseridas (Fisher et al. 2006, Li & Wu 2007, Laurance 2008, Li & Mander 2009), são hoje considerados os aspectos mais importantes da configuração espacial do habitat. Por outro lado, os efeitos de borda (Ewer & Didham 2005, Lindenmayer & Fisher 2007) e a heterogeneidade dos ambientes do entorno quanto à permeabilidade para a fauna e flora nativas (Gyllenberg & Hanski 1997, Vandermeer & Carvajal 2001, Pardini et al. 2009) são os aspectos da qualidade do habitat que têm sido considerados fundamentais. Estes aspectos sugerem que a simplificação conceitual de mosaicos de habitats complexos em paisagens binárias de "habitat – não habitat" é insuficiente para a compreensão da distribuição e persistência de espécies em paisagens modificadas pelo homem (Lindenmayer et al. 2003, Kupfer et al. 2006, Sick 2007).

O acúmulo de evidências empíricas nos últimos anos sugere que, de fato, nas florestas tropicais, assim com em outras regiões do mundo, tanto a configuração espacial do habitat remanescente (e.g. Pardini et al. 2005, Martensen et al. 2008, Dixo et al. 2009, Pardini et al. 2010, Haag et al. 2010) como os efeitos de borda (Laurance 1994, Péron 2009, Qie et al. 2011) ou tipos de ambientes antropogênicos do entorno (e.g. Barlow et al. 2007, Umetsu et al. 2008, Pardini et al. 2009) são fundamentais para distribuição e diversidade da fauna em paisagens modificadas pelo homem. Menos ênfase, no entanto, tem sido dada a outro fator que altera grandemente a qualidade dos remanescentes de floresta: o estádio sucessional (DeWalt 2003, Dunn 2004). Dado que paisagens

dominadas pelo homem em regiões tropicais apresentam dinâmica complexa, o histórico de desmatamento e regeneração leva a variações nos estádios sucessionais (Etter et al. 2005, Ferraz et al. 2005, Teixeira et al. 2009) e pode afetar a distribuição da fauna entre diferentes fragmentos de floresta (Lira 2011).

Embora tanto a configuração espacial como a qualidade do habitat remanescente resultem do histórico das atividades humanas nas paisagens modificadas pelo homem (Gardner et al. 2009), os estudos sobre os efeitos destes dois fatores exclui em grande parte os impactos causados pelas atividades humanas em andamento. Assim, assumem que as atividades humanas realizadas atualmente não causam impactos consideráveis sobre a biodiversidade. Desta maneira incluem o homem apenas indiretamente, através do efeito que, no longo prazo, suas atividades têm sobre a configuração espacial e qualidade dos habitats. Entretanto, vários estudos têm demonstrado que as atividades humanas atuais no entorno e dentro dos remanescentes florestais tem papel importante mesmo que não alterem imediatamente a configuração espacial e qualidade estrutural dos habitats. É o caso das atividades de caça e de exploração de outros recursos não-madeireiros (Peres 2001, Moegenburg & Levey 2003, Wright et al. 2007), dos cultivos agrícolas e criações de animais domésticos, que podem servir de recursos a serem explorados pela fauna (Rao et al. 2002, Naughton-Treves et al. 2003, Dotta & Verdade 2007, Baker et al. 2008), da simples presença do homem dentro dos remanescentes florestais, que pode afugentar os animais (Treves & Brandon 2005, Cunha 2010), e da criação ou cultivo de espécies exóticas, que podem invadir os remanescentes (Hejda et al. 2009, Gardner et al. 2009, Vanak & Gompper 2009).

Mamíferos terrestres de grande porte devem estar entre os grupos para os quais estas atividades humanas em andamento em paisagens fragmentadas podem ser mais importantes do que a configuração espacial e a qualidade do habitat. A distribuição geográfica ampla, que engloba diferentes biomas, e a alta vagilidade da maioria das espécies indicam que mamíferos de maior porte sejam relativamente generalistas em termos dos requerimentos de habitats e menos sensíveis a configuração espacial e qualidade do habitat. No entanto, a alta vagilidade sugere também que estes animais cruzem ou usem com freqüência os ambientes antropogênicos do entorno (Naughton-Treves et al. 2003, Michalski & Peres 2005, Michalski et al. 2006, Dotta & Verdade 2007), ficando expostos ao efeito das estradas e aumentando a chance de conflito com o homem. A utilização de recursos como plantações e criações de animais domésticos de

fato desencadeia conflitos entre a população humana e os mamíferos, que muitas vezes acabam sendo mortos por prevenção ou retaliação (Baker et al. 2008, Kissui 2008, Palmeira et al. 2008). O tamanho corpóreo e a demanda por carnes silvestres também tornam os mamíferos de maior porte particularmente vulneráveis a pressão de caça (Peres 2001, Peres & Lake 2003, Corllet 2007). A caça e perseguição, por sua vez, podem fazer com que a simples presença de pessoas dentro dos remanescentes afugente estes animais de maior porte (Morris et al. 2009, Cunha 2010). Por fim, os animais domésticos, que incluem muitos mamíferos, podem causar impactos negativos sobre a fauna silvestre em geral, mas principalmente sobre os mamíferos nativos, através da predação (Campos et al. 2007, Silva-Rodríguez & Sieving 2011), competição (Butler & du Toit 2002, Vanak & Goomper 2009), ou transmissão de doenças infecciosas (Pedersen et al. 2007, Whiteman et al. 2007). Carnívoros e ungulados silvestres, por exemplo, são os animais mais freqüentemente afetados pela transmissão de doenças por cães domésticos e gado (Pedersen et al. 2007).

A ação destes múltiplos fatores tem resultado no empobrecimento das faunas de grandes mamíferos em todo o mundo (Morrison et al. 2007, Estes et al. 2011). No entanto, apesar da importância ecológica destes animais, seja como predadores de topo (Crooks & Soulé 1999, Terborgh et al. 2001) ou dispersores e predadores de sementes e plântulas (Dirzo & Miranda 1990, Wright et al. 2007), e das evidências de que as atividades humanas realizadas no presente possam ser particularmente importantes para esse grupo, poucos estudos investigaram conjuntamente os efeitos da configuração espacial e qualidade do habitat, e das atividades humanas atuais (Michalski & Peres 2007, Urquiza-Haas et al. 2009, Sampaio et al. 2010). Em particular, não encontramos trabalhos que tenham simultaneamente abordado a importância de múltiplos aspectos associados a estes dois grupos de fatores sobre a distribuição de mamíferos terrestres de maior porte.

Este trabalho visa contribuir com o entendimento de como fatores associados à configuração espacial e qualidade do habitat e a outras atividades humanas em andamento interagem e condicionam a distribuição de mamíferos terrestres de maior porte em paisagens modificadas pelo homem. Para tanto, amostramos 23 remanescentes florestais de uma paisagem intensamente modificada, e escolhemos cuidadosamente as variáveis que melhor representam a variação na configuração espacial e qualidade do habitat e nas atividades humanas atualmente realizadas dentro e fora dos remanescentes. Através da construção de modelos de ocupação e do uso da abordagem de seleção de

modelos, testamos a hipótese de que as atividades humanas em andamento são também importantes na determinação da distribuição dos mamíferos terrestres de maior porte em paisagens modificadas pelo homem.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma paisagem fragmentada de 10.800 ha, localizada nas zonas rurais dos municípios de Ribeirão Grande e Capão Bonito, no Planalto Atlântico Paulista (Figura 1). A região era originalmente coberta por Floresta Atlântica Baixo Montana (Oliveira-Filho & Santos 2000), e situa-se a aproximadamente 700 m acima do nível do mar (www.cpa.unicamp.br). O clima é tipo Cwa, i.e. temperado quente e úmido (Koppen 1948), com precipitação anual de 1221 mm e com temperaturas variando de 11 a 30 ºC (www.cpa.unicamp.br).

As florestas da paisagem de estudo encontram-se altamente fragmentadas pelo menos desde a década de 60, quando já restavam apenas 11,3% da cobertura florestal (Lira 2011). Atualmente 11,1% da paisagem de estudo ainda estão cobertos por florestas. Apesar da quantidade total de floretas não ter se modificado grandemente nos últimos 50 anos, neste período houve tanto desmatamento como regeneração, alterando a idade e aumentando a heterogeneidade na qualidade do habitat florestal remanescente (Lira 2011). Além disso, a área ocupada por vegetação nativa em estágios iniciais de regeneração (áreas abandonadas e capoeiras) diminuiu em 462 ha, representando hoje apenas 4% da paisagem. Por outro lado, houve expansão das áreas de pastagens e cultivo agrícola, que atualmente representam (81%) da paisagem, e das áreas de reflorestamento, instalações rurais e urbanas, e corpos d'água que juntos constituem 3% da área de estudo (Figura 1).

A zona rural de Capão Bonito abriga 8.354 moradores e 649 estabelecimentos agropecuários, sendo responsável por 20% do PIB do município (IBGE 2011). A área é ocupada por 17.490 ha de cultivos de milho, 6.435 ha de cultivos de feijão, e 1.200 ha de cultivos de soja, além de 15.835 ha de pastagens. As principais criações são as de galináceos (20.238 cabeças), bovinos (18.480), e suínos, eqüinos e ovinos (3.658) (IBGE 2011). Já o município de Ribeirão Grande abriga 5.078 pessoas em 480 estabelecimentos na zona rural, que são responsáveis por 13% do PIB do município (IBGE 2011). A área é ocupada por 1.456 ha de cultivos de milho e 221 ha de cultivos de feijão, e por 6.446 ha

de pastagens. As principais criações são de bovinos (5.219 cabeças), galináceos (4.869), e suínos e eqüinos (1.248) (IBGE 2011).

Desenho amostral

O primeiro passo para a escolha dos fragmentos a serem amostrados foi o cálculo do tamanho de todos os fragmentos florestais da paisagem de estudo. Para tanto, utilizamos o programa ArcMap 9.2 (ESRI 2007) e um mapa de uso do solo obtido através da interpretação de imagens SPOT do ano de 2005 (Figura 1). Dado que 70% dos fragmentos florestais da paisagem de estudo são bastante pequenos (0,12 a 4,92 ha) e correspondem em seu conjunto a apenas 2% da área da paisagem, a seleção dos fragmentos a serem amostrados levou em consideração: o tamanho dos fragmentos (maiores do que 5 ha), o tipo de ocupação no entorno (circundados por pequenas propriedades rurais, tendo sido excluídos os poucos fragmentos muito próximos a centros ou bairros urbanos), e a distância entre eles (no mínimo 900 m, de forma a maximizar a independência espacial). Assim foram escolhidos 23 fragmentos florestais, que apresentam ampla variação no tamanho dos remanescentes (5,62 a 106,93 ha) - um dos aspectos mais importantes relacionados à configuração do habitat - e estão dispersos por toda a paisagem (Figura 1). Este conjunto de fragmentos florestais amostrados representa 6,3% da área da paisagem, e 57% da área de floresta remanescente.

Coleta de dados

Mamíferos terrestres de maior porte

Para amostrar os mamíferos de maior porte foram utilizadas armadilhas fotográficas, que são eficientes para registrar uma ampla gama de espécies com variações de tamanho e hábitos, e são menos dependentes das condições de visibilidade proporcionada pela vegetação (Silveira et al. 2003, Tobler et al. 2008, Espartosa et al. in press, Munari et al. in press). Três armadilhas fotográficas (Trapacamera - www.trapacamera.com) foram instaladas em cada um dos 23 fragmentos florestais estudados, dispostas ao longo de um transecto, a 100 m uma da outra (maior distância possível, tendo como fator limitante o tamanho do menor fragmento). As armadilhas foram posicionadas em árvores a uma altura de 25 cm do chão da floresta. Os conjuntos laterais de câmeras foram iscados com banana, milho e sal e a câmera central com sardinha. As armadilhas fotográficas foram instaladas fora de trilhas e distante de corpos

d'água, já que estes fatores podem afetar a detectabilidade de muitas espécies (Weckel et al. 2006; Harmsen et al. 2010)

Entre os meses de fevereiro e julho de 2009, as armadilhas de todos os 23 remanescentes ficaram acionadas por três períodos de 15 dias, sendo que 11 ou 12 fragmentos foram amostrados simultaneamente. As câmeras foram carregadas com filmes de 36 poses e checadas a cada dois dias para manutenção, troca de pilhas e filme, e reposição das iscas. Devido ao mau funcionamento de algumas câmeras o esforço variou de 100 a 135 câmeras-dia entre os 23 fragmentos, totalizando um esforço de 2843 câmeras-dia na paisagem. Este esforço total de amostragem se mostrou adequado para o registro até mesmo de mamíferos mais raros (Tobler et al. 2008).

Variáveis independentes

Dois grupos de variáveis independentes foram mensurados. O primeiro grupo refere-se à configuração espacial e qualidade do habitat e foi dividido em dois aspectos: (1) a configuração espacial, e (2) a qualidade do habitat florestal. O segundo grupo refere-se às atividades humanas atuais, e aborda três aspectos: (1) pressão de caça, (2) recursos potenciais na matriz e (3) perturbação ao habitat florestal.

Configuração espacial e qualidade do habitat

Para representar a configuração espacial do habitat quatro variáveis foram quantificadas inicialmente. Duas delas, tamanho do fragmento e quantidade de mata no entorno dos 23 sítios amostrais, foram mensuradas a fim de representar a quantidade de floresta disponível em escala local. Já a distância mínima dos fragmentos amostrados para a mata mais próxima com no mínimo 10 ha, foi escolhida para representar o grau de isolamento. A quarta variável quantificada foi a menor distância da borda dos fragmentos amostrados a estradas de asfalto. Para animais com grande vagilidade as estradas podem ser importantes no isolamento de populações, por impedir os movimentos ou levar a mortalidade (van Langevelde & Jaarsma 2004, Fahrig & Rytwinski 2009, Rytwinski & Fahrig 2011). As quatro variáveis foram calculadas utilizando o programa Arc Map 9.2 e o mapa de uso da terra do ano de 2005 (Figura 1). Para quantificar a mata no entorno dos 23 sítios de amostragem foi considerada uma circunferência de 800 m de raio a partir da armadilha central. Este raio foi escolhido dado o conhecimento prévio sobre a resposta de mamíferos de maior porte terrestres à estrutura da paisagem na Amazônia (Timo 2003) e

na distância entre os sítios de amostragem, tendo em vista que não é desejável que haja grande sobreposição entre as áreas de entorno de sítios adjacentes.

Com relação à qualidade do habitat florestal, duas variáveis foram quantificadas: a disponibilidade de água e a proporção de matas tardias. Embora a água de maneira geral não seja um recurso limitante em florestas tropicais, em paisagens altamente fragmentadas como a estudada este recurso pode ficar restrito a apenas alguns fragmentos florestais, levando à variação na qualidade do habitat entre os remanescentes. Nestas paisagens cujo histórico de ocupação é antigo e intenso, a dinâmica das paisagens tende a ser complexa (Lira 2011, Teixeira et al. 2009), envolvendo tanto desmatamento quanto regeneração, e levando a uma grande variação nos estádios sucessionais da floresta. Nestes casos onde dominam florestas secundárias, os efeitos de borda sobre a estrutura da vegetação não são pronunciados (Naxara 2008; Banks et al. 2010) mas a variação no estádio sucessional deve levar a grandes variações na qualidade do habitat florestal para a fauna (DeWalt et al. 2003).

A disponibilidade de água foi determinada através do fluxo acumulado em cada fragmento e foi calculada através do programa Arc Map 9.2. O fluxo acumulado é calculado a partir da delimitação dos canais hídricos por onde a água escoa e se concentra (Mendes & Cirilo 2001). Para quantificar este fluxo foram utilizados o mapa de uso da terra do ano de 2005 (Figura 1) e um mapa de elevação obtido através do programa "Shuttle Radar Topography Mission" (SRTM). Já a proporção de matas tardias em cada fragmento foi obtido através do programa Arc Map 9.2 e de mapas de uso da terra dos anos de 1962, 1980 e 2005 (Lira 2011). A partir da sobreposição destes mapas, foi gerado um mapa de idade das florestas, com as categorias: (1) matas com no mínimo 43 anos (já presentes em 1962), (2) matas entre 25 e 43 anos (ausentes em 1962, mas presentes em 1980) e (3) matas com menos de 25 anos (presentes apenas em 2005) (Figura 2). A partir desse mapa, a proporção da área de cada um dos fragmentos florestais amostrados ocupada por matas com no mínimo 43 anos, ou seja, pelas matas mais tardias disponíveis na paisagem de estudo, foi calculada.

Atividades humanas

Quantificar a pressão de caça diretamente é uma tarefa difícil já que está é uma atividade ilícita (Kumpel et al. 2010). Várias medidas indiretas têm sido utilizadas e devem levar em consideração o sistema local de caça (Rist et al. 2008). Como em outros

locais em que a caça é proibida, a população residente na paisagem de estudo não se sente a vontade para responder questões relacionadas à freqüência de caça de animais silvestres. Assim criamos um índice de intensidade de caca, que considera o número de pessoas mais propensas a caçar (homens com mais de 15 anos), e a quantidade de espingardas disponíveis (o equipamento mais utilizado para caça na paisagem de estudo).

Quanto aos recursos potenciais na matriz, quantificamos duas variáveis. A primeira foi a área plantada com milho no entorno, e foi selecionada através de entrevistas preliminares realizadas com os agricultores da área de estudo, que relataram que este era o cultivo mais atacado por animais silvestres. A segunda variável selecionada foi a quantidade de aves domésticas registradas nas propriedades do entorno, as quais segundo as entrevistas preliminares são as mais frequentemente atacadas na paisagem de estudo.

Cinco variáveis foram inicialmente quantificadas para representar a perturbação ao habitat florestal. O número de pessoas que residem no entorno e o número de pessoas que visitou os fragmentos no último mês são medidas indiretas que representam a perturbação ao habitat florestal causada pela presença de pessoas. As outras três variáveis representam a perturbação ao habitat florestal causada pela presença de uma espécie exótica invasora, o cachorro doméstico. Duas delas (número de cachorros criados no entorno e o número de visitas por cachorros na última semana obtidos por entrevista) são medidas indiretas, e a terceira (frequência de registros de cachorros domésticos por armadilhas fotográficas) uma medida direta. Embora a atitude dos proprietários dos fragmentos florestais estudados pudesse inibir a perturbação causada pela entrada de pessoas estranhas nestes remanescentes, as entrevistas realizadas indicam que apenas na metade dos fragmentos estudados o proprietário proíbe a entrada de pessoas, mas que essa proibição não impede a visita freqüente por moradores do entorno. Assim a atitude dos proprietários apesar de quantificada nas entrevistas foi descartada das análises.

Para quantificar as variáveis relacionadas às atividades humanas, inicialmente foram realizadas entrevistas piloto com 28 chefes de família residentes na região de estudo, com o objetivo de levar em consideração as particularidades da região e de sua população para elaboração de um questionário com perguntas claras e objetivas (Anexo 1). Este questionário foi utilizado para quantificar as variáveis relacionadas a pressão de caça, recursos potenciais na matriz e perturbação ao habitat florestal. Para tanto, foram realizadas entrevistas com os chefes de todos os domicílios dentro da área de 800 m de raio ao redor das câmeras centrais de cada fragmento estudado. O questionário foi

dividido em duas partes e foram obtidas as seguintes informações para cada domicílio e para a área de entorno de cada fragmento:

a - censo (número de domicílios; número, idade e sexo dos residentes; número de cachorros; número de espingardas; questões de 1 a 9);

b - recursos potenciais para mamíferos terrestres de maior porte (número de aves domésticas; questões de 10 a 14);

c- perturbação ao habitat florestal (número de pessoas e de cachorros que visitou o fragmento estudado no último mês e semana; questões de 15 a 18).

A partir das informações do censo, o índice de intensidade de caça foi calculado para cada fragmento da seguinte maneira: (1) para cada domicílio do entorno, o número de homens residentes com mais de 15 anos foi multiplicado pelo número de espingardas disponíveis, (2) nos casos em que o número de espingardas ultrapassou o número de homens residentes com mais de 15 anos, o número de espingardas foi igualado ao número de homens com mais de 15 anos, e (3) esses valores foram somados entre todos os domicílios da área de entorno de cada fragmento. Já as áreas plantadas com milho na última estação chuvosa foram identificadas através de entrevistas e mapas com todos os proprietários cujas propriedades estavam pelo menos em parte englobadas nas áreas de entorno de 800 m de raio ao redor dos 23 sítios de amostragem. Por fim, a frequência de registros de cachorros domésticos nos fragmentos florestais foi obtida através de armadilhas fotográficas, seguindo o mesmo protocolo de amostragem dos mamíferos silvestres. A frequência de ocorrência foi calculada, para cada sítio de amostragem através da soma do número de fotos obtidas em dias distintos, isto é, descartamos as fotos obtidas em um mesmo dia, fossem da mesma ou de câmeras diferentes.

Análise de dados

Correlação entre as variáveis independentes

Para definir as variáveis que seriam mantidas nas análises de dados foram realizados testes de correlação entre as seis variáveis relacionadas à configuração e qualidade do habitat previamente selecionadas (Tabela 1). Apenas três variáveis foram significativamente correlacionadas: o tamanho do fragmento, a quantidade de mata no entorno e a distância mínima dos fragmentos amostrados para a mata mais próxima com no mínimo 10 ha, todas associadas à configuração espacial do habitat (Tabela 1). Tal correlação é comum entre métricas que consideram a quantidade, o isolamento ou a

conectividade do habitat (Kindlmann & Burel 2008). Dessa maneira, entre as três métricas associadas à configuração espacial do habitat, selecionamos apenas o tamanho dos fragmentos para ser usada como uma variável independente nas análises. Essa variável representa bem a quantidade de mata em paisagens como a estudada em que os remanescentes formam fragmentos estruturalmente isolados. Assim, duas variáveis foram mantidas para representar a configuração espacial do habitat: o tamanho dos fragmentos florestais e a distância da borda destes fragmentos para a rodovia, e outras duas para representar a qualidade do habitat florestal, a disponibilidade de água e a proporção de matas mais tardias em cada fragmento.

A intensidade de caça não apresentou correlação com nenhuma das outras variáveis associada às atividades humanas (Tabela 2). A área plantada com milho no entorno dos fragmentos foi à variável selecionada para representar os recursos potenciais na matriz, já que não apresentou correlação com nenhuma das outras variáveis. Já o número de aves domésticas no entorno foi excluído, pois apresentou forte correlação com o número de pessoas e de cães domésticos no entorno, o que a tornaria uma variável de difícil interpretação (Tabela 2). Dentre as cinco variáveis associadas à perturbação ao habitat florestal, duas foram mantidas: número de pessoas que entrou na mata no último mês e a freqüência de ocorrência de cachorros domésticos por armadilhas fotográficas. Essas variáveis foram selecionadas por não estarem correlacionadas entre si, representarem medidas mais diretas do uso dos fragmentos por pessoas e cachorros, e estarem correlacionadas com as outras medidas mais indiretas (Tabela 2). Dessa maneira, quatro variáveis foram mantidas para representar as atividades humanas: a intensidade de caça, a área plantada com milho no entorno, o número de pessoas que visitou o fragmento no último mês e a freqüência de registros de cachorros domésticos.

Entre as oito variáveis selecionadas para representar a configuração espacial e qualidade do habitat e as atividades humanas, apenas a disponibilidade de água e a frequência de registro de cachorros foram correlacionadas ($r = 0,63$; $P < 0,01$) (Tabela 3).

Seleção de modelos de ocupação

Para investigar os efeitos dos dois grupos de variáveis independentes (configuração espacial e qualidade do habitat e atividades atuais da população humana) sobre a distribuição das espécies de mamíferos de maior porte, utilizamos modelos de ocupação (Mackenzie et al. 2002) e a abordagem de seleção de modelos (Burnham &

Anderson 2002). Estes modelos são constituídos por dois parâmetros: (1) probabilidade de ocupação (Ψ, probabilidade de um sítio amostral estar ocupado durante o período de amostragem); e (2) probabilidade de detecção (p, probabilidade de uma espécie ser detectada em um sítio ocupado em uma ocasião particular de amostragem). Este último pode ser influenciado por fatores que afetam tanto a eficiência do método de amostragem quanto à abundância da espécie (Mackenzie et al. 2002, Royle & Nichols 2003). Os dois parâmetros (Ψ e p) podem ser modelados em função de co-variáveis espaciais e apenas o de detecção (p) pode ser modelado em função de co-variáveis temporais (Mackenzie et al. 2002, Bailey et al. 2004, Perry et al. 2011).

Apenas as espécies que foram registradas em pelo menos quatro dos 23 fragmentos estudados foram analisadas. A probabilidade de ocupação (Ψ) foi modelada para as espécies que ocorreram em no mínimo quatro e no máximo em 20 fragmentos, a probabilidade de detecção (p) foi modelada para as espécies que ocorreram em no mínimo 10 fragmentos, e tanto a probabilidade de ocupação (Ψ) quanto à de detecção (p) foram analisadas para as espécies que ocorreram entre 10 e 20 fragmentos (Tabela 4). Para modelar a probabilidade de ocupação (Ψ) e detecção (p) os dados de detecção (1) e não detecção (0) para cada sítio amostral foram armazenados em três vetores de uns e zeros, correspondentes a cada uma das três ocasiões de amostragem (três campanhas de 15 dias cada), gerando assim um histórico de detecção para cada espécie.

No caso das espécies para as quais modelamos apenas um parâmetro (Ψ ou p), inicialmente foram realizadas duas seleções de modelos. Na primeira seleção, o parâmetro (Ψ ou p) foi modelado em função das co-variáveis associadas à configuração espacial e qualidade do habitat, e na segunda seleção em função das co-variáveis relacionadas às atividades da população humana. Cada uma destas seleções considerou como modelos candidatos um modelo sem co-variáveis mais modelos que consideram todas as combinações possíveis entre as quatro co-variáveis de um dos dois grupos de variáveis: (1) configuração espacial e qualidade do habitat (tamanho do fragmento, distância a partir da borda do fragmento para a rodovia, disponibilidade de água, e proporção de matas tardias), ou (2) atividades da população humana (área plantada com milho, pressão de caça ou perseguição, número de pessoas que entrou na mata no último mês, e frequência de registros de cachorros domésticos). Assim, cada seleção considerou um modelo sem co-variáveis, quatro modelos simples (contendo apenas cada uma das quatro co-variáveis) e 11 modelos múltiplos contendo duas, três ou todas as co-variáveis.

Estas duas seleções permitiram selecionar o modelo mais plausível que continha: (1) apenas co-variáveis da configuração espacial e qualidade do habitat ou (2) apenas co-variáveis das atividades humanas. Quando em ambas as seleções iniciais modelos contendo co-variáveis foram selecionados entre os melhores modelos ($\Delta AIC \leq 2$), foi realizada uma terceira seleção na qual os melhores modelos das seleções iniciais foram comparados a modelos que combinavam as co-variáveis contidas nestes melhores modelos, considerando todas as combinações possíveis entre elas. Assim foi possível verificar se um dos dois grupos de co-variáveis, ou se ambos em conjunto são determinantes para a probabilidade de ocupação (Ψ), ou a probabilidade de detecção (p) de cada uma das espécies de mamíferos. No caso do cachorro doméstico, houve uma variável a menos já que a frequência de registros de cachorros domésticos não foi considerada como uma das variáveis independentes, resultando em um número menor de modelos. Porém os demais procedimentos da seleção de modelos foram os mesmos.

Para uma das espécies (quati), foi possível modelar tanto a probabilidade de ocupação (Ψ) quanto a de detecção (p). Neste caso, o procedimento descrito acima (duas seleções com grupos de variáveis distintas) foi realizado duas vezes, uma delas mantendo a probabilidade de detecção constante e modelando a ocupação $\Psi(\text{cov})p(.)$, e outra mantendo a ocupação constante e modelando a probabilidade de detecção $\Psi(.)p(\text{cov})$. Depois de selecionados os melhores modelos para cada parâmetro (da mesma maneira descrita acima), estes foram comparados a um modelo em que ambos os parâmetros foram modelados, $\Psi(\text{cov})p(\text{cov})$, e que continha as co-variáveis dos melhores modelos em que só um parâmetro foi modelado.

A seleção entre os modelos candidatos foi realizada através do Critério de Informação de Akaike para amostras pequenas (AICc) (Burnham e Anderson 2002). O AICc é calculado para cada modelo a partir de suas verossimilhanças e do número de parâmetros (Anderson et al. 2000; Hobbs & Hilborn 2006, Batista 2009). A plausibilidade de cada modelo alternativo em relação ao melhor foi estimada por diferenças em seus valores de AICc ($\Delta AICc$), sendo que um valor de $\Delta AICc \leq 2$ indica modelos igualmente plausíveis (Burnham & Anderson 2002; Burnham & Anderson 2004). As análises foram rodadas no programa R (R Development Core Team 2010), e foi utilizado o pacote Unmarked.

RESULTADOS

Mamíferos de maior porte

Considerando o esforço total de 2843 câmeras-dia empreendido nos 23 fragmentos florestais, foi obtido um total de 1301 registros fotográficos (soma do número de fotos de cada espécie em cada fragmento obtidas em dias diferentes, isto é, desconsiderando as fotos obtidas no mesmo dia, fossem da mesma ou de câmeras diferentes). Estes registros se referem a 14 espécies nativas de mamíferos de maior porte de cinco ordens distintas, e quatro espécies exóticas – boi (*Bos taurus*), búfalo (*Bubalus* sp.), porco doméstico (*Sus domesticus*) e cachorro doméstico (*Canis familiaris*) (Tabela 4). As quatro espécies nativas mais registradas – gambá (*Didelphis aurita*), tatu-galinha (*Dasypus novemcinctus*), quati (*Nasua nasua*) e irara (*Eira barbara*) - representaram 88% dos registros, sendo que o gambá foi responsável por 66% do total de registros, e assim como o tatu-galinha ocorreu em todos os 23 fragmentos florestais (Tabela 4). O cachorro doméstico foi a quarta espécie mais registrada com 5% dos registros e esteve presente em 21 fragmentos florestais (Tabela 4).

Configuração espacial e qualidade do habitat, e atividades humanas atuais

O tamanho dos fragmentos estudados variou de 5,68 a 107,03 ha (média = 26,66 e desvio padrão = 28,49), a distância para a rodovia calculada a partir da borda do fragmento de zero a 6747,88 m (média = 2301,85 e desvio padrão = 2310,45), a disponibilidade de água dentro dos remanescentes florestais de 2,66 a 53.782 (média = 3.201,21 e desvio padrão = 11.395,94), e a proporção de matas tardias de 0 a 85,09 (média = 43,45 e desvio padrão = 27,02). Já a intensidade de caça no entorno destes fragmentos florestais variou de zero a oito (média = 2 e desvio padrão = 2,13), o número de pessoas que visitou os fragmentos no último mês de zero a 18 (média = 3,91 e desvio padrão = 4,36), a frequência de registros de cachorros domésticos de zero a 12 (média = 3,09 e desvio padrão = 2,83), e a área plantada com milho de zero a 89,78 ha (média = 28,13 e desvio padrão = 31,49).

Seleção de modelos de ocupação

Dado que o gambá foi registrado em todos os 23 fragmentos e em todas as campanhas não foi possível utilizar os modelos de ocupação para essa espécie.

Dasypus novemcinctus

Para a probabilidade de detecção (*p*) do tatu galinha, cinco modelos foram selecionados, e em todos a co-variável intensidade de caça (coeficiente positivo) esteve presente, mas entre os melhores, sempre com outras co-variáveis (Tabela 5). A co-variável disponibilidade de água (coeficiente positivo) esteve presente em quatro dos modelos selecionados, a distância a rodovia (coeficiente negativo) em dois, e a frequência de registro de cachorros domésticos (coeficiente positivo) e o número de pessoas que visitou o fragmento (coeficiente positivo) em um (Tabela 5). Sendo assim, os modelos selecionados indicam que existe uma maior probabilidade de detecção desta espécie principalmente em fragmentos com maior intensidade de caça (e consequentemente onde a frequência de visitas de pessoas e cachorros domésticos é eventualmente maior), maior disponibilidade de água e mais próximos a rodovias. Desta forma, a probabilidade de detecção do tatu galinha está relacionada prioritariamente a aspectos das atividades humanas, em especial a pressão de caça, e secundariamente a aspectos da qualidade do habitat (disponibilidade de água) e da configuração do habitat (distância a rodovia) (Tabela 6).

Canis familiaris

Para a probabilidade de detecção (*p*) do cachorro doméstico, 13 modelos foram selecionados, os quais contem seis das oito variáveis independentes analisadas, e incluem o modelo sem co-variáveis entre eles, na sexta posição (Tabela 5). No entanto, a co-variável proporção de matas tardias (coeficiente negativo) esteve presente nos três melhores modelos, incluindo o melhor modelo onde aparece sozinha. Além disso, a disponibilidade de água e a intensidade de caça (coeficientes positivos) estiveram presentes no segundo e terceiro modelos, junto com a proporção de matas tardias. Por fim, o número de pessoas que visitou o fragmento (coeficiente positivo) esteve presente sozinha, ou junto com o tamanho do fragmento (coeficiente positivo), nos dois modelos restantes melhores do que o sem co-variáveis. Esse resultado indica que existe uma maior probabilidade de detecção de cachorros domésticos em fragmentos com menor proporção de matas tardias, onde há maior disponibilidade de água e maior intensidade de caça, e em fragmentos com maior visitação por pessoas. Dessa maneira, a probabilidade de detecção desta espécie exótica é prioritariamente influenciada por aspectos da qualidade do hábitat (proporção de matas tardias), e secundariamente por aspectos da qualidade do

habitat (disponibilidade de água) e das atividades humanas, relacionados à intensidade de caça e perturbação do habitat pela visitação de pessoas (Tabela 6).

Nasua nasua

Após incluir co-variáveis em ambos os parâmetros, probabilidade de ocupação (Ψ) e probabilidade de detecção (p), apenas um modelo contendo co-variáveis no parâmetro de detecção foi selecionado. Este modelo contém as variáveis intensidade de caça (coeficiente positivo), frequência de registros de cachorros domésticos (coeficiente negativo), tamanho do fragmento (coeficiente positivo) e distância a rodovia (coeficiente positivo) (Tabela 5). O modelo indica que a probabilidade de detecção do quati aumenta onde a intensidade de caça é maior, a frequência de cachorros domésticos é menor, e em fragmentos maiores e mais distantes da rodovia. Sendo assim, a probabilidade de detecção desta espécie é determinada tanto por aspectos das atividades humanas (perturbação ao habitat pela frequência de ocorrência de cachorros domésticos e pressão de caça), como por aspectos da configuração espacial do habitat (tamanho do fragmento e distância a rodovia) (Tabela 6).

Eira barbara

Para a probabilidade de ocupação (Ψ) da irara, dois modelos foram selecionados, sendo que a distância a rodovia (coeficiente positivo) esteve presente nos dois (o segundo contendo apenas esta co-variável) (Tabela 5). O melhor modelo inclui também o tamanho do fragmento (coeficiente positivo), indicando que a probabilidade de ocupação é maior em fragmentos grandes e distantes da rodovia. Sendo assim, a probabilidade de ocupação desta espécie é determinada exclusivamente por aspectos da configuração espacial do habitat (distância a rodovia e tamanho do fragmento) (Tabela 6).

***Leopardus* spp.**

Para o parâmetro modelado, ocupação (Ψ), três modelos foram selecionados, sendo o melhor o sem co-variáveis (Tabela 5). Os outros dois modelos apesar de serem simples, contendo apenas uma co-variável, foram piores do que o modelo sem co-variáveis. Um deles contém apenas a frequência de registros de cachorros domésticos (coeficiente positivo), e o outro apenas a disponibilidade de água (coeficiente positivo) indicando que nenhum dos aspectos relacionados à configuração espacial e qualidade do

habitat, e atividades humanas é determinante para a probabilidade de ocupação desta espécie (Tabela 6).

Cabassous tatouay

Para o parâmetro modelado, ocupação (*Ψ),* três modelos foram selecionados, sendo o melhor o sem co-variáveis. Da mesma maneira que para o gato do mato, apesar dos outros dois modelos selecionados serem constituídos por apenas uma co-variável foram piores do que o sem co-variáveis. Um deles contém apenas a disponibilidade de água (coeficiente positivo) e o outro apenas o número de visitas por pessoas (coeficiente negativo) (Tabela 5). Sendo assim, os modelos selecionados sugerem que nenhum dos aspectos relacionados à configuração espacial e qualidade do habitat, e atividades humanas é determinante para a probabilidade de ocupação do tatu de rabo mole (Tabela 6).

Procyon cancrivorus

Para a probabilidade de ocupação (*Ψ)* do guaxinim, três modelos foram selecionados, sendo que o modelo sem co-variáveis foi o último entre eles. A co-variável área plantada com milho (coeficiente negativo) esteve presente nos outros dois modelos, e foi a única co-variável presente no melhor modelo. Além disso, a co-variável intensidade de caça (coeficiente negativo) esteve presente no segundo modelo. Assim,a probabilidade de ocupação do guaxinim é maior em fragmentos que tenham pequenas áreas plantadas com milho no entorno e menor intensidade de caça (Tabela 5). Desta forma, a probabilidade de ocupação desta espécie está relacionada prioritariamente a aspectos das atividades humanas, em especial aos recursos potenciais na matriz (área plantada com milho), e secundariamente a pressão de caça (Tabela 6).

DISCUSSÃO

A assembléia de mamíferos de maior porte encontrada na paisagem estudada é simplificada e dominada por mamíferos silvestres generalistas de médio porte (entre 1 e 10 kg), como era de se esperar, já que o histórico de desmatamento e fragmentação da paisagem é antigo, e a pressão de caça sobre estas espécies pode ter sido intensa no passado. Mamíferos de maior porte (> de 10 kg) considerados predadores de topo, como a onça-parda (*Puma concolor*) e a jaguatirica (*Leopardus pardalis*), assim como grandes

herbívoros, como o veado (*Mazama* sp.) e a capivara (*Hidrochoerus hydrochaeris*) foram registrados em baixa frequência e em poucos fragmentos. As espécies mais sensíveis a fragmentação e a caça, como a onça pintada (*Panthera onca*), a anta (*Tapirus terrestris*), porcos do mato (*Tayassu pecari* e *Pecari tajacu*), e a paca (*Cuniculus paca*) (Chiarello 1999, Cullen Jr et al. 2000, Peres 2001, Michalski & Peres 2007, Galetti et al. 2009) não foram registradas. Nem mesmo a cutia (*Dasyprocta azarae*), que normalmente ocorre em paisagens alteradas (Naughton-Treves et al. 2003, Michalski & Peres 2007), foi registrada na paisagem de estudo. Por outro lado, duas espécies com muitos registros merecem destaque: o gambá, que foi responsável por 66% dos registros obtidos, e o cachorro doméstico, uma espécie exótica que apresentou ampla distribuição entre os fragmentos florestais.

A distribuição restrita ou ausência de grandes mamíferos predadores de topo e dispersores e predadores de sementes e plântulas pode significar que processos ecológicos importantes como o controle de mesopredadores e a regeneração das florestas estejam comprometidos na paisagem estudada (Dirzo & Miranda 1990, Terborgh et al. 2001, Wright et al. 2007, Prugh et al. 2009). É provável que a proliferação do gambá seja conseqüência da baixa frequência ou ausência de predadores de topo, assim como do aumento de recursos, tais como comida, lixo e plantações (Rossi et al. 2006, Prugh et al. 2009, Ritchie & Jonhson 2009). O aumento excessivo desta espécie, por sua vez, pode ter consequências negativas principalmente sobre a estruturação da comunidade de pequenos mamíferos e aves, seja através da predação ou da competição por recursos (Fonseca & Robinson 1990, Staller et al. 2005, Moura et al. 2009). A explosão desta espécie também pode representar uma potencial ameaça à população humana através da transmissão da doença de Chagas que ocorre por meio de suas fezes e urina (Ruiz-Piña & Cruz-Reyes 2002). Já a presença de cachorros domésticos no entorno e interior dos fragmentos florestais tem sido registrada recentemente em outros estudos (Espartosa 2009, Lacerda et al. 2009, Torres & Prado 2010), e pode ter efeitos deletérios sobre a fauna silvestre seja através da predação (Campos et al. 2007, Silva-Rodríguez & Sieving 2011), competição (Butler & du Toit 2002, Vanak & Goomper 2009), ou da transmissão de doenças infecciosas (Cleaveland et al. 2000, Whiteman et al. 2007).

Importância da configuração espacial e da qualidade do habitat

Características como ampla distribuição geográfica e alta vagilidade indicam que mamíferos de maior porte sejam relativamente generalistas em termos dos requerimentos de habitat, e por isso menos sensíveis a configuração espacial e a qualidade do habitat. No entanto, nossos resultados indicam que o uso ou a frequência de uso dos fragmentos florestais por mamíferos de maior porte são influenciados tanto pela configuração espacial como pela qualidade do habitat em paisagens altamente modificadas pelo homem. Dentre estes dois aspectos, entretanto, a configuração espacial parece ser mais determinante do que a qualidade do habitat remanescente.

A importância do tamanho dos fragmentos para a distribuição das espécies deve ser menor em paisagens muito desmatadas como a estudada, onde a maioria das espécies especialistas de habitat já se extinguiu (Pardini et al. 2010). Embora a maioria das espécies registradas neste estudo ocorra comumente em paisagens fragmentadas e não sejam especialistas de florestas (Michalki & Peres 2007, Stone et al. 2009), nossos resultados sugerem que o tamanho dos fragmentos é um dos fatores determinantes da distribuição de parte das espécies de mamíferos de maior porte. Isto indica que, a despeito da amplitude do nicho das espécies de mamíferos de maior porte quanto aos requerimentos de habitat, as amplas áreas antropogênicas do entorno dos fragmentos florestais são evitadas ou funcionam como áreas de alta mortalidade para estas espécies. De fato, um estudo realizado com a mesma metodologia em uma paisagem com 50% de mata remanescente também no Planalto Paulista demonstrou que as espécies de mamíferos de maior porte não respondem ao tamanho dos fragmentos onde estes estão muito mais próximos entre si, e onde as áreas antropogênicas e o risco para atravessá-las são menores (Espartosa 2009). Estes resultados também estão de acordo com o observado na paisagem de estudo para a assembléia de pequenos mamíferos, que, assim como a de grandes mamíferos, também é simplificada e empobrecida, mas neste caso não responde ao tamanho dos fragmentos (Pardini et al. 2010), já que as espécies encontradas são capazes de ocupar as áreas antropogênicas do entorno (Umetsu 2010).

O alto risco de mortalidade nas áreas antropogênicas do entorno dos fragmentos florestais da paisagem estudada é corroborada pelo fato de que a distância dos fragmentos florestais as rodovias (outro aspecto associado à configuração espacial do habitat) também influenciou a distribuição de algumas espécies de mamíferos. A irara e o quati ocorreram ou utilizaram com mais frequência os fragmentos mais distantes das rodovias,

assim como os maiores fragmentos da paisagem. De fato, estudos realizados em diversas partes mundo têm demonstrado que estruturas lineares como as rodovias podem influenciar a estruturação das comunidades e o uso das florestas por mamíferos de maior porte, pois atuam como barreira ou filtro para o movimento de indivíduos, e causam perturbações como barulho, vibrações, luzes e visibilidade do veículo (Clarke et al. 1998, McDonald & St Clair 2004, Fahrig & Rytwinski 2009, Colchero 2011).

Por outro lado, a ausência de resposta das espécies nativas de mamíferos de maior porte à proporção de matas tardias nos fragmentos florestais indica que estas espécies são de fato generalistas de habitat. O estudo de Michalski & Peres (2007), realizado em uma paisagem fragmentada da Amazônia, também encontrou uma importância maior da configuração espacial do que da qualidade do habitat para a distribuição de mamíferos de maior porte. A variação da riqueza e abundância das espécies deste grupo entre fragmentos florestais foi explicada pelo tamanho dos fragmentos e não pela qualidade do habitat florestal (Michalski & Peres 2007). Assim, em paisagens muito modificadas, a persistência de espécies de mamíferos de maior porte parece estar mais associada à quantidade do que à qualidade dos habitats florestais.

Da mesma maneira, a ausência de resposta da maioria das espécies de mamíferos de maior porte à disponibilidade de água nos fragmentos florestais também deve estar associada à baixa especificidade de habitat e a capacidade de utilizar áreas de vegetação nativa mesmo que estreitas e/ou em estágios iniciais de regeneração (Hilty & Merenlender 2004, Less & Peres 2008). Embora a disponibilidade de água seja pequena dentro de alguns dos fragmentos estudados, dada a lei 4771/65 do Código Florestal que estabelece a obrigatoriedade de áreas de proteção permanente ao redor dos corpos d'água, muitos destes corpos na paisagem de estudo estão adjacentes ou ligados aos fragmentos florestais por corredores de vegetação nativa em estádios iniciais.

Importância das atividades humanas atuais

Apesar do longo histórico de ocupação da paisagem estudada, que deve ter contribuído para a extinção local de muitas espécies de mamíferos de maior porte no passado, nossos resultados indicam que a distribuição das espécies que hoje ainda persistem nesta paisagem é influenciada pelas atividades humanas atuais. Este resultado é relevante, uma vez que a maior parte dos estudos sobre a distribuição e persistência de espécies deste grupo em paisagens fragmentadas foca a importância da configuração

espacial e qualidade do habitat remanescente (Chiarello 1999, Crooks 2002, Dotta & Verdade 2007, Stone et al. 2009) e desconsidera os efeitos das atividades humanas em andamento. Os nossos resultados indicam que todos os aspectos investigados associados às atividades humanas atuais influenciam ou influenciarão no futuro o uso ou a frequência de uso dos fragmentos florestais por mamíferos de maior porte.

A pressão de caça foi à atividade humana que esteve relacionada com a distribuição de um maior número de espécies nativas (tatu-galinha, quati, guaxinim). Porém, ao contrário do esperado, a relação observada foi positiva, indicando que a pressão de caça é mais intensa nos fragmentos florestais que são utilizados com maior frequência por estes animais. De fato, caçadores despendem um esforço maior e tendem a percorrer distâncias mais longas para caçar a medida que a disponibilidade de animais diminui perto de aldeias ou assentamentos (Sirén et al. 2004, Rao et al. 2005, Rist et al. 2008). Estes dados indicam que deve haver uma relação positiva entre pressão de caça atual e a ocorrência ou freqüência de animais caçados, como observamos. Ao contrário, os estudos que registraram uma relação negativa entre a pressão de caça e a distribuição de mamíferos de maior porte quantificaram não a pressão de caça atual, mas a pressão histórica da caça em escalas espaciais relativamente amplas (Cullen Jr et al. 2000, Peres 2000, Jerozolimski & Peres 2003). Esta relação positiva entre a pressão de caça e a frequência de uso dos fragmentos florestais indicam que as espécies mais visadas pelos caçadores na paisagem de estudo são o tatu-galinha e o quati, para os quais os fragmentos onde ocorrem com maior frequência estão funcionando como dreno. Além disso, nossos dados indicam que medidas indiretas de caça são efetivas e podem de fato representar a pressão de caça quando são levadas em consideração as características da população local e a forma como a caça é praticada na região.

Por outro lado, os recursos potenciais na matriz foram pouco importantes para a distribuição dos mamíferos de maior porte na paisagem estudada. A área plantada com milho no entorno dos fragmentos florestais esteve relacionada à distribuição de apenas uma espécie (guaxinim), com pequeno poder explanatório, e efeito negativo. Isto indica que os efeitos positivos que estas plantações podem ter sobre os mamíferos de maior porte (Rao et al. 2002, MacDonalds et al. 2007) pode ser compensado ou até sobrepujado por efeitos negativos. Quando utilizam estas áreas de plantações, para se alimentar ou se locomover entre fragmentos florestais, os animais se tornam expostos e vulneráveis e podem acabar sendo mortos por prevenção ou retaliação, seja pela população humana ou

por cachorros domésticos (Baker et al. 2008, Kissui 2008). De fato durante os trabalhos de campo observou-se pegadas de várias espécies de mamíferos de maior porte em áreas de cultivo de milho, e os proprietários de áreas agrícolas relataram frequentemente durante as entrevistas piloto que este era o principal cultivo atacado por espécies silvestres. Além disso, 13% dos chefes de família entrevistados relataram não gostar dos mamíferos de maior porte porque eles atacam as plantações (dados não publicados). Assim, aparentemente o benefício de tais plantações em termos dos recursos alimentares oferecidos, parece ser contrabalanceado pelos efeitos deletérios associados à perseguição e morte dos indivíduos que as atacam. Embora o conflito entre felinos de grande porte e criações de animais domésticos tenha sido estudado com maior frequência (Baker et al. 2008, Inskit & Zimmermann 2009), o efeito deletério da competição e dos conflitos entre outros mamíferos de maior porte e o homem são bem conhecidos (Gillingham & Lee 2003, Pérez & Pacheco 2006).

A perturbação ao habitat florestal causada pela visita de pessoas não foi importante para nenhuma espécie silvestre, mas a perturbação causada pela presença de cachorros domésticos foi importante para o quati. De fato, alguns estudos têm sugerido que os cachorros domésticos podem ter efeitos deletérios sobre mamíferos silvestres (Galetti & Sazima 2006, Campos et al. 2007, Silva-Rodríguez & Sieving 2011). Entretanto, poucos estudos demonstraram que o uso dos fragmentos florestais por mamíferos silvestres de maior porte pode ser influenciado negativamente pela presença de cachorros domésticos dentro destes (Espartosa 2009, Lacerda et al. 2009).

Variação entre as espécies de mamíferos de maior porte

A resposta dos mamíferos de maior porte quanto aos aspectos investigados variou entre as espécies. A configuração espacial do habitat foi importante para a distribuição de três espécies (irara, quati e tatu-galinha). A irara e o quati, que hoje representam os maiores mamíferos carnívoros na paisagem de estudo, sofrem efeitos negativos do tamanho dos fragmentos. Embora outros estudos não tenham observado efeito do tamanho dos fragmentos sobre estas espécies (Michalski & Peres 2005, Espartosa 2009), estes foram realizados em paisagens mais florestadas ou onde o tamanho dos fragmentos analisados era muito maior. Além disso, estas duas espécies se mostraram sensíveis as perturbações causadas pelas rodovias já que ocorreram e utilizaram com maior frequência fragmentos florestais distantes destas, o que está de acordo com o fato de hoje estarem

entre as espécies maiores e mais vágeis da paisagem de estudo. Por outro lado, o tatu-galinha foi mais comum em fragmentos florestais próximos a rodovias, como observado no estudo de Espartosa (2009). Esta relação positiva pode estar associada à menor vagilidade desta espécie de menor porte associada à baixa freqüência de carnívoros nestes fragmentos próximos a rodovia (Colchero et al. 2011).

Já a qualidade do habitat foi importante apenas para uma espécie silvestre, o tatu galinha, e para o cachorro doméstico. O tatu-galinha utilizou com maior frequência os fragmentos florestais com maior disponibilidade de água. Esta relação positiva pode estar associada à disponibilidade de recursos, já que esta espécie forrageia principalmente em locais onde o solo é úmido (Goulart et al. 2009). Por outro lado, os cachorros domésticos foram mais comuns nos fragmentos florestais com pequena proporção de matas tardias. Ou seja, esta espécie utilizou com maior frequência fragmentos florestais em estádios iniciais de regeneração, o que vem sendo indicado também por outros estudos que registraram esta espécie com mais frequência na borda dos fragmentos florestais (Butler & du Toit 2002, Srbek-Araujo & Chiarello 2008, Torres & Prado 2010).

A pressão de caça, por sua vez, esteve fortemente associada à distribuição de três espécies (tatu-galinha, quati e o cachorro doméstico). Devido à extinção local de outras espécies que são preferencialmente caçadas como a anta, porcos do mato, veados, paca e cutia (Redford & Robinson 1987, Cullen Jr et al. 2000), a pressão de caça atual na paisagem estudada tem se voltado principalmente sobre as espécies de menor porte que ocorrem com maior frequência nos fragmentos florestais. O quati pode estar sendo preferencialmente perseguido, não só por ser a espécie mais comum entre as maiores da paisagem de estudo, mas por representar uma ameaça às plantações de milho (Escamilla et al. 2000, Alves-Costa & Eterovick 2007, Pérez & Pacheco 2006), sendo frequentes os relatos de ataques a estas plantações entre a população local. Por sua vez, o tatu-galinha, assim como outras espécies de tatus, é comumente preferido por caçadores nos Neotrópicos (Cullen Jr et al. 2000, Peres & Nascimento 2006, Hanazaki et al. 2009). Por outro lado, a relação positiva observada entre a pressão de caça e a frequência de uso dos fragmentos florestais por cachorros domésticos indica que, como em outras áreas dos Neotrópicos, cachorros são utilizados frequentemente para a caça na paisagem de estudo (Cullen Jr et al. 2000, Wright et al. 2000, Hanazaki et al. 2009).

A perturbação ao habitat florestal influenciou a frequência de uso dos fragmentos florestais pelo quati e pelo cachorro doméstico, porém através de variáveis diferentes. O

quati utilizou com menor frequência os fragmentos florestais mais visitados por cachorros domésticos. Um dos poucos estudos que testou a influência da presença de cachorros domésticos sobre a distribuição de mamíferos de maior porte também encontrou uma associação negativa principalmente para duas espécies, o quati e o cachorro do mato (Espartosa 2009). Além disso, outro estudo que investigou a dieta de cachorros domésticos demonstrou que o quati foi a presa silvestre mais consumida por cachorros domésticos (Campos et al. 2007). O uso de fragmentos florestais pelo cachorro doméstico, por sua vez, esteve positivamente relacionado à freqüência de visita de pessoas aos fragmentos. Assim como a relação positiva com a pressão de caça, esta relação indica a associação íntima que existe entre esta espécie exótica e o homem (Vanak & Goomper 2009).

CONCLUSÕES

Os nossos resultados indicam que a comunidade de mamíferos de maior porte é bastante simplificada, sendo constituída em sua maior parte por espécies generalistas de médio porte. Dessa maneira, o controle de mesopredadores e o processo de regeneração das florestas podem estar comprometidos, já que as espécies que desempenham estes papéis ecológicos, mamíferos predadores de topo ou dispersores e predadores de sementes e plântulas, são raros ou não foram registrados na paisagem estudada.

Em paisagens já muito fragmentadas e modificadas pelo homem, onde as áreas antropogênicas são amplas e inadequadas ao uso, a distribuição de mamíferos de maior porte deve ser condicionada mais pela configuração espacial do que pela qualidade do habitat florestal. O tamanho dos remanescentes e o isolamento causado por estradas de asfalto parecem ser particularmente importantes. Além disso, nossos resultados sugerem que às atividades humanas em andamento, que são pouco consideradas em estudos sobre a distribuição destas espécies, são tão ou mais importantes que a configuração espacial e a qualidade do habitat, sendo a caça e a presença do cachorro doméstico os fatores associados às atividades humanas mais deletérios para os mamíferos de maior porte. A importância dos aspectos associados às atividades humanas em andamento sugere que estratégias de manejo que foquem em mudanças na atitude da população humana, através de programas de conscientização e educação, podem ter efeitos significativos para a persistência de populações de mamíferos em paisagens rurais, mesmo que não alterem significativamente a quantidade ou qualidade do habitat remanescente.

Apesar da resposta aos fatores estudados variar grandemente entre as espécies de mamíferos de maior porte, esta variação parece consistente com as diferenças na história natural e hábitos entre elas. Assim, o tamanho dos fragmentos florestais e o efeito deletério das rodovias parecem ser mais importantes para os carnívoros de maior porte, que apresentam as maiores áreas de vida e maior vagilidade. Espécies de menor porte como o tatu-galinha, por outro lado, não só parecem ser mais influenciadas pela qualidade do habitat florestal do que as espécies de maior porte, como podem se beneficiar da menor abundancia das espécies de maior porte em determinados fragmentos. A pressão de caça e a freqüência de visita de pessoas levam à maior freqüência de cachorros domésticos nos remanescentes. Tanto a pressão de caça como os cachorros domésticos parecem afetar principalmente a espécie de carnívoro mais comum da região.

REFERÊNCIAS

Alves-Costa, C.P., Eterovick, P.C. 2007. Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. Acta Oecologia 32: 77-92.

Anderson, D.R., Burnham,K.P., Thompson, W.L. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. Journal of Wildlife Management 64: 912-923.

Bailey, L.L., Simons, T.R., Pollock, K.H. 2004. Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. Ecological Applications 14(3): 692-702.

Baker, P.J., Boitani, L., Harris, S., Saunders, G., White, P.C.L. 2008. Terrestrial carnivores and human food production: impact and management. Mammal Review 38: 123-166.

Banks-Leite, C., Ewers, R.M., Metzger, J.P. 2010. Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. Oikos 119: 918-926.

Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., Vila-Pires, T.T.A., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., 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., Silva,

M.M.N.F., Motta, C.S., Peres, C.A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. PNAS 104(47): 18555-18560.

Batista, J.L.F. 2009. Verossimilhança e Máxima Verossimilhança. Material de estudo que acompanha aula sobre o tema. Centro de Métodos Quantitativos (http://cmq.esalq.usp.br/), Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Campus Piracicaba.

Burnham K.P., Anderson D.R. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information - theoretic approach. Springer, New York.

Burnham, K. P., Anderson, D.R. 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in model selection. Sociological Methods & Research 33: 261-304.

Butler, J.R.A., du Toit, J.T. 2002. Diet of free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) in rural Zimbabwe: implications for wild scavengers on the periphery of wildlife reserves. Animal Conservation 5: 29-37.

Campos, C.B., Esteves C.F., Ferraz K.M.P.M.B., Crawshaw Jr. P.G., Verdade L.M. 2007. Diet of free-ranging cats and dogs in a suburban and rural environment, south-eastern Brazil. Journal of Zoology 273: 14-20.

Cepagri. 2011. Disponível em: < www.cpa.unicamp.br >, acessado em 15 de abril de 2011.

Chiarello, A.G., 1999. Efects of fragmentation of the Atlantic Forest on mammal communities in south-eastern Brazil. Biological Conservation 89(1): 71-82.

Clarke, G.P., White, P.C.L., Harris, S. 1998. Effects of roads on badger Meles meles populations in south-west England. Biological Conservation 86: 117-124.

Cleaveland, S., Appel M.G.J., Chalmes W.S.K., Chillingworth C., Kaare M., Dye C. 2000. Serological and demographic evidence for domestic dog as a source of canine distemper virus infection for Serengeti wildlife. Veterinary Microbiology 72: 217-227.

Colchero, F., Conde, D.A., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A. Ceballos, G. 2011. Jaguars on the move: modeling movement to mitigate fragmentation from road expansion in the Mayan Forest. Animal Conservation 14: 158-166.

Corlett, R. T., 2007. The impact of hunting on the mammalian fauna of Tropical Asian Forests. Biotropica 39(3): 292-303.

Crooks, K. R., Soulé, M. E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. Nature 400: 563-566.

Crooks, K.R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. Conservation Biology 16(2): 488-502.

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

Cunha, A.A. 2010. Negative effects of tourism in a Brazilian Atlantic Forest National Park. Journal for Nature Conservation 18: 291-295.

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.

Dixo, M., Metzger, J.P., Morgante, J.S., Zamudio, K.R. 2009. Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. Biological Conservation 142: 1560-1569.

Dirzo, R., Miranda, A., 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - A sequel to John Terborgh. Conservation Biology 4(4): 444-447.

Dotta, G., Verdade, L.M., 2007. Trophic categories in a mammal assemblage: diversity in an agricultural landscape. Biota Neotropica 7(2): 287-292.

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

Escamilla, A., Sanvicente, M., Sosa, M., Galindo-Leal, C. 2000. Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the Tropical Forest of Calakmul, Mexico. Conservation Biology 14(6): 1592-1601.

Espartosa, K.D., Pinotti, B.T., Pardini, R. In press. Performance of camera trapping and track counts for surveying large mammals in rainforest remnants. Biodiversity and Conservation.

Espartosa, K.D. 2009. Mamíferos terrestres de maior porte e a invasão de cães domésticos em remanescentes de uma paisagem fragmentada de mata atlântica: avaliação da eficiência de métodos de amostragem e da importância de múltiplos fatores sobre a distribuição das espécies. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

ESRI. 2007. ArcGis, the Complete Geographical Information System. Redlands, CA.

Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jachson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L.,

Oksanen, T., Paine, R.T., Pikitch, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, Wardle, D.A. 2011. Trophic downgrading of Planet Earth. Science 333: 301-306.

Etter, A., McAlpine, C., Pullar, D., Possingham, H. 2005. Modeling the age of tropical moist forest fragments in heavily-cleared lowland landscapes of Colombia. Forest Ecology and Management 208: 249-260.

Ewer, R.M., Didham, R.M. 2005. Confunding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. Biological Reviews 81(1): 117-142.

Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic 34(1): 487-515.

Fahrig, L., Rytwinski ,T. 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. Ecology and Society 14(1): 21.

Ferraz, S.F.B., Vettorazzi, C.A., Theobald, D.M., Ballester, M.V.R. 2005. Landscape dynamics of Amazonian deforestation between 1984 and 2002 in central Rondônia, Brazil: assessment and future scenarios. Forest Ecology and Management 204: 67-83.

Fisher, J., Lindenmayer, D.B., Hobbs, R.J. 2006. Landscape pattern and biodiversity, pp. 431-437. Em: The Princeton guide of ecology (S.A. Levin, eds). Princeton University Press, New Jersey.

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.

Galetti M., Sazima I. 2006. Impact of feral dogs in an urban Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil. Natureza e Conservação 4(1): 146-151.

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., Begott, R.A., Meirelles, F., Nobre, R.A., Chiarello, A.G., Peres, C.A. 2009. Priority áreas for the conservation of Atlantic forest large mammals. Biological Conservation 142(6): 1229-1241.

Gardner, T.A., Barlow J., Chazdon R., Ewers R., Harvey C.A., Peres C.A., Sodhi N. 2009. Prospects for tropical Forest biodiversity in a human-modified world. Ecology Letter 12: 561–582.

Gillingham, S., Lee, P.C. 2003. People and protected areas: a study of local perceptions of wildlife crop-damage conflict in an area bordering the Selous Game Reserve, Tanzania. Oryx 37(3): 316-325.

Goulart, F.V.B., Cáceres, N.C., Graipel, M.E., Tortato, M.A., Ghizoni Jr, I.R. Oliveira-Santos, L.G.R. 2009. Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. Mammalian Biology 74: 182–190.

Gyllenberg, M., Hanski, I. 1997. Habitat deterioration, habitat destruction, and metapopulation persistence in a heterogenous landscape. Theoretical Population Biology 52: 198-215.

Haag, T., Santos, A.S., Sana, D.A., Morato, R.G., Cullen Jr, L., Crawshaw Jr, P.G., De Angelo, C., Di Bitetti, M.S., Salzano, F.M., Eizirik, E. 2010. The effect of habitat fragmentation on the genetic structure of a top predator: loss of diversity and high differentiation among remnant populations of Atlantic Forest jaguars (Panthera onca). Molecular Ecology 19: 4906-4921.

Hanazaki, N., Alves, R.R.N., Begossi, A. 2009. Hunting and use of terrestrial fauna used by Caiçaras from the Atlantic Forest coast (Brazil). Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 5(36): 1-8.

Hanski, I. 2009. The theories of island biogeography and metapopulation dynamics pp. 186-213. Em: The theory of island biogeography revisited (Losos, J.B., Ricklefs, R.E, eds). Princeton University Press.

Harmsen, B.J., Foster, R.J., Silver, S., Ostro, L., Doncaster, C.P. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. Biotropica 42(1): 126-133.

Hejda, M., Pysek, P., Jarosik, V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. Journal of Ecology 97: 393-403.

Hilty, J.A., Merenlender, A.M. 2004. Use of riparian corridors and vineyards by mammalian predators in northern California. Conservation Biology 18(1): 126-135.

Hobbs, N.T., Hilborn, R. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: A Guide to Self Teaching. Ecological Applications 16: 5–19.

IBGE. 2007. Disponível em < www.ibge.gov.br >, acessado em: 05 de abril de 2011.

Inskip, C., Zimmermann, A. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. Oryx 43(1): 18-34.

Jerozolimski A., Peres, C. A. 2003. Bringing home the biggest bacon: a cross-site analysis of the structure of hunter-kill profiles in Neotropical forests. Biological Conservation 11: 415–425.

Kissui, B.M. 2008. Livestock predation by lions, leopards, spotted hyenas, and their vulnerability to retaliatory killing in the Maasai steppe, Tanzania. Animal Conservation 11: 422–432.

Kindlmann, P., Burel. 2008. Connectivity measures: a review. Landscape Ecology 23: 879-890.

Koppen, W., 1948. Climatologia. Ed. Fondo Cultura Economica, Mexico City.

Kupfer, J.A., Malanson, G.P., Franklin, S.B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. Global Ecology and Biogeography 15: 8-20.

Kumpel, N.F., Milner-Gulland, E.J., Cowlishaw, G., Rowcliffe, J.M. 2010. Incentives for hunting: the role of bushmeat in the household economy in rural Equatorial Guinea. Human Ecology 38: 251-264.

Lacerda, A.C.R., Tomas, W.M., Marinho-Filho, J. 2009. Domestic dogs as an edge effect in the Brasília National Park, Brazil: interactions with native mammals. Animal Conservation 12: 477-487.

Laurance, W.F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in Tropical Queensland. Biological Conservation 69: 23-32.

Laurance, W.F. 2008. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. Biological Conservation 141: 1731-1744.

Less A., Peres, C.A. 2008. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. Conservation Biology 22(2): 439-449.

Li, H., Wu, J. 2007. Landscape pattern analysis: key issues and challenges, pp. 39-61. Em: Key topics in landscape ecology (J. Wu & J. Hobbs, eds). Cambridge University Press, New York.

Li, X., Mander, U. 2009. Future options in landscape ecology: development and research. Progress in Physical Ecology 33 (1): 31-48.

Lindenmayer, D.B., McIntyre, S., Fisher, J. 2003. Birds in eucalypt and pine forests: landscape alteration and its implications for research models of faunal habitat use. Biological Conservation 110: 45-53.

Lindenmayer, D.B., Fischer, J. 2007. Edge effects, pp. 165-178. Em: Conservation Science and Practice Series - Managing and Designing Landscapes for Conservation: Moving from Perspectives to Principles (D.B.Lindenmyer & J.Hobbs, eds). Blackwell Publishing Ltd, Oxford.

Lira, P.K. 2011. Efeitos do histórico de alterações da paisagem sobre aves e pequenos mamíferos na mata atlântica. Tese de doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

Mackenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology 83(8): 2248-2255.

Martensen, A.C., Pimentel, R.G., Metzger, J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. Biological Conservation 141: 2184-2192.

McDonald, W., St Clair, C.C., 2004. The effects of artificial and natural barrieis on the movement of small mammals in Banff National Park, Canada. Oikos 105: 397-407.

MacDonald, D.W., Tattersall, F.H., Service, K.M., Firbank, L.G., Feber, R.E. 2007. Mammals, agri-environment schemes and set-aside – what are the putative benefits? Mammal Review 37(4): 259-277.

Mendes, C.A.B., Cirilo, J.A. 2001. Geoprocessamento em recursos hídricos: princípios, integração e aplicação. Porto Alegre: ABRH, 536 p.

Michalski, F., Peres, C.A., 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. Biological. Conservation 124: 383-396.

Michalski, F., Jr-Crawshaw, P. G., Oliveira, T. G., Fabián, M. E. 2006. Notes on home range and habitat use of three small carnivore species in a disturbed vegetation mosaic of southeastern Brazil. Mammalia 70: 52-57.

Michalski F., Peres C.A. 2007. Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. Conservation Biology 21(6): 1626-1640.

Moegenburg, S.M., Levey, D.J. 2003. Do frugívoros respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses. Ecology 84(10): 2600-2612.

Morris, D.W., Kotler, B.P., Brown, J.S., Sundararaj, V., Ale, S.B. 2009. Behavioral indicators for conserving mammal diversity. Annals of the New York Academy of Sciences 1162: 334–356.

Morrison, J.C., Sechrest, W., Dinerstein, E., Wilcove, D.S., Lamoreux, J.F. 2007. Persistence of large mammal faunas as indicators of global human impacts. Journal of Mammalogy 88(6): 1363-1380.

Moura, M.C., Vieira, M.V., Cerqueira, R. 2009. Occasional intraguild predation structuring small mammal assemblages: the marsupial *Didelphis aurita* in the Atlantic Forest of Brazil. Austral Ecology 34: 481-489.

Munari, D.P., Keller, C., Venticinque, E.M. In press. An evaluation of field techniques for monitoring terrestrial mammal populations in Amazonia. Mammalian Biology.

Naughton-Treves, L., Mena, J.L., Treves, A., Alvarez, N. Radeloff, V.C. 2003. Wildlife survival beyond park boundaries: the impact os slash-and-burn agriculture and hunting on mammals in Tambopata, Peru. Conservation Biology 17(4): 1106-1117.

Naxara, L.R.C. 2008. Importância dos corredores ripários para a fauna – pequenos mamíferos em manchas de florestas, matriz do entorno e elementos lineares em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in southeastern Brazil and influence of climate. Biotropica 32(4): 793-810.

Palmeira, F.B.L., Crawshaw, P. G., Haddad, C. M., Maria, K.P M. B., Verdade, L. M., 2008. Cattle depredation by puma (Puma concolor) and jaguar (Panthera onca) in central-western Brazil. Biological Conservation 141: 118-125.

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: 254-266.

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., Bueno, A.A., Gardner, T.A., Prado, P.I., Metzger, J.P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. Plos One 5(10): 1-10.

Pedersen, A.B., Jones, K.E., Nunn, C.L., Altizer, S. 2007. Infectious diseases and extinction risk in wild mammals. Conservation Biology 21(5): 1269-1279.

Peres, C.A. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrates community structure in Amazonian forest. Conservation Biology 14(1): 240-253.

Peres, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. Conservation Biology 15(6): 1490-1505.

Peres, C. A., Lake, I. R., 2003. Extent of nontimber resource extraction in Tropical Forest: accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon Basin. Conservation Biology 17(2): 521-535.

Peres, C. A., Nascimento, H.S. 2006. Impact of game hunting by the Kayapó of south-eastern Amazonia: implications for wildlife conservation in tropical forest indigenous reserves. Biodiversity and Conservation 15: 2627-2653.

Pérez, E., Pacheco, L.F. 2006. Damage by large mammals to subsistence crops within a protected area in a montane forest of Bolivia. Crop Protection 25: 933-939.

Péron, G., Crochet, P.A. 2009. Edge effect and structure of mixed-species bird flocks in an Afrotropical lowland forest. Journal of Ornithology 150(3): 585-599.

Perry, R.W., Wigley, B.T., Melchiors, M.A., Thill, R.E., Tappe, P.A., Miller, D.A. 2011. Width of riparian buffer and structure of adjacent plantations influence occupancy of conservation priority birds. Biodiversity and Conservation 20(3): 625–642.

Prugh, L.R., Stoner, C. J., Epps, C. W., Bean, W. T., Ripple, J. W., Laliberte, A. S., Brashares, J. S. 2009. The rise of mesopredator. Bioscience 59: 779-791.

Qie, L., Lee, T.M., Sodhi, N.S., Lim, S.L.H. 2011. Dung beetle assemblages on tropical land-bridge islands: small island effect and vulnerable species. Journal of Biogeography 38: 792-804.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rao, K.S., Maikhuri, R.K., Nautiyal, S., Saxena, G.K. 2002. Crop damage and livestock depredation by wildlife: a case study from Nanda Devi Biosphere Reserve, India. Journal of Environmental Management 66: 317-327.

Rao, M., Myint, T., Zaw, T., Htun, Saw. 2005. Hunting patterns in tropical forests adjoining the Hkakaborazi National Park, north Myanmar. Oryx 39(3): 292-300.

Redford, H., Robinson, J.G. 1987. The game of choice: patterns of indian and colonist hunting in the Neotropics. American Anthropologist 89(3): 650-667.

Rist, J., Rowcliffe, M., Cowlishaw, G., Milner-Gulland, E.J. 2008. Evaluating measures of hunting effort in a bushmeat system. Biological Conservation 141: 2086-2099.

Ritchie, E. G., Johnson, C.N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. Ecolgy Letters 12: 982-998.

Rossi, R.V., Bianconi G.V., Pedro W.A. 2006. Ordem Didelphimorphia, pp. 27 - 66. Em: Mamíferos do Brasil (N.R.Reis., A.L.Peracchi., W.A.Pedro & I.P.Lima, Eds). Nélio R. dos Reis, Londrina.

Royle, J.A., Nichols, J.D. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. Ecology 84(3): 777-790.

Ruiz-Piña H.A., Cruz-Reyes A. 2002. The opossum *Didelphis virginiana* as a synanthropic reservoir of *Trypanosoma cruzi* in Dzidzilché, Yucatán, México. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 97 (5): 613-620.

Rytwinski, T., Fahrig, L. 2011. Reproductive rate and body size predict road impacts on mammal abundance. Ecological Applications 21(2): 589-600.

Sampaio, R., Lima, A.P., Magnusson, W.E., Peres, C.A. 2010. Long-term persistence of midsized to large-bodied mammals in Amazonian landscapes under varying contexts of forest cover. Biodiversity Conservation 19: 2421-2439.

Sick, T.D. 2007. Incorporating edge effects into landscape design and management, pp. 151-164. Em: Conservation Science and Practice Series - Managing and Designing Landscapes for Conservation: Moving from Perspectives to Principles (D.B. Lindenmyer & J.Hobbs, eds). Blackwell Publishing Ltd, Oxford.

Silva-Rodríguez, E.A., Sieving, K.E. 2011. Influence of car of domestic carnivores on their predation on vertebrates. Conservation Biology 25(4): 808-815.

Silveira, L., Jácomo, A.T.A., Diniz-Filho, J. A.F., 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. Biological Conservation 114: 351-355.

Sirén, A., Hamback, P., Machoa, J. 2004. Including spatial heterogeneity and animal dispersal when evaluating hunting: a model analysis and na empírical assessment in na Amazonian commutity. Consevation Biology 18(5): 1315-1329.

Srbek-Araujo A.C., Chiarello A.G. 2008. Domestic dog in Atlantic Forest preserves of south-eastern Brazil: a camera trapping study on patterns of entrance and site occupancy rates. Brazilian Journal of Biology 68(4): 631-637.

Staller E.L., Palmer W.E., Carroll J.P., Thornton R.P., Sisson D.C. 2005. Identifying predators at bobwhite northern nests. Journal of Wildlife Management 69(1): 124-132.

Stone, A.I., Lima, E.M., Aguiar, G.F.S., Camargo, C.C., Flores, T.A., Kelt, D.A., Marques-Aguiar, S.A., Queiroz, J.A.L., Ramos, R.M., Silva Jr, J.S. 2009. Non-volant mammalian diversity in fragments in extreme eastern Amazonia. Biodiversity Conservation 18: 1685-1694.

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(5548): 1923-26.

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.

Timo, T. P. de C., 2003. Influência da fragmentação e matriz sobre a comunidade de mamíferos de médio e grande porte em uma floresta de terra firma na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas.

Tobler, M.W., Carrilo-Percastegui, S.E., Pitman, R.L., Mares, R., Powell, G. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. Animal Conservation 11: 169-178.

Torres, P.C., Prado, P.I. 2010. Domestic dogs in a fragmented landscape in the Brazilian Atlantic Forest: abundance, habitat use and caring by owners. Brazilian Journal of Biology 70(4): 987-994.

Treves, A., Brandon, K. 2005. Tourist impacts on the behavior of black howling monkeys (*Alouatta pigra*) at Lamanai, Belize, pp. 147-167. Em: Commensalism and conflict: The human primate interface (J. Paterson, & J. Wallis, eds). American Society of Primatologists, Norman.

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. 2010. Efeito do contexto da paisagem em diferentes escalas sobre a distribuição de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas e em remanescentes florestais. Tese de doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

Urquiza-Haas, T., Peres, C.A., Dolman, P.M. 2009. Regional scale effects of human density and forest disturbance on large-bodied vertebrates throughout the Yucata´n Peninsula, Mexico. Biological Conservation 142: 134-148.

Vandermeer, J., Carvajal, R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. The American Naturalist 158(3): 211-220.

van Langevelde, F., Jaarsma, C. F., 2004. Using traffic flow theory to model traffic mortality in mammas. Landscape Ecology 19: 895-907.

Vanak, A.T., Gompper, M.E. 2009. Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. Mammal Review 3: 265–283.

Weckel, M., Giuliano, W., Silver, S. 2006. Jaguar (Panthera onca) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. Journal of Zoology 270: 25-30.

Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M. 2007. Island theory and conservation, pp. 252-289. Em: Island Biogeography – Ecology, Evolution and Conservation (Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, eds). Oxford University Press.

Whiteman, C.W., Matushima, E.R., Confalonieri, U.E.C., Palha, M.D.C., Silva, A.S.L., Monteiro, V.C. 2007. Human and domestic animal populations as a potential threat to wild carnivore conservation in a fragmented landscape from the Eastern Brazilian Amazon. Biological Conservation 138: 290-296.

Wright, S.J., Zeballos, H., Domínguez, I., Gallardo, M.M., Moreno, M.C., Ibáñez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical Forest. Conservation Biology 14(1): 227-239.

Wright, S. J., Hernandéz, A., Condit, R., 2007. The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds and seeds dispersed by bats, birds, and wind. Biotropica 39(3): 363-371.

Tabela 1. Coeficientes de correlação (e valores de significância associados) entre as variáveis independentes utilizadas para quantificar a configuração espacial e qualidade do habitat nos 23 fragmentos amostrados em Ribeirão Grande/Capão Bonito-SP.

	Quantidade de floresta no entorno	**Distância para o fragmento mais próximo com no mínimo 10 ha**	**Distância dos fragmentos para rodovia a partir da borda**	**Proporção de mata com mais de 43 anos**	**Disponibilidade de água**
Tamanho do fragmento	r = 0.84; P = 4.423e-07 *****	r = -0.49; P = 0.01544 *****	r = -0.26; P = 0.2224	r = -0.28; P = 0.1841	r = -0.03; P = 0.8908
Quantidade de floresta no entorno		r = -0.42; P = 0.04248 *****	r = -0.26; P = 0.2305	r = -0.13; P = 0.5467	r = 0.23; P = 0.2792
Distância para o fragmento mais próximo com no mínimo 10 ha			r = -0.34; P = 0.1116	r = 0.39; P = 0.06206	r = -0.09; P = 0.6518
Distância dos fragmentos para rodovia a partir da borda				r = 0.08; P = 0.7027	r = 0.04; P = 0.8554
Proporção de mata com mais de 43 anos					r = -0.004; P = 0.9843

*variáveis que apresentaram correlação significativa (P<0,05)

Tabela 2. Coeficientes de correlação (e valores de significância associados) entre as variáveis independentes utilizadas para quantificar as atividades humanas nos 23 sítios amostrais, nos 23 fragmentos amostrados em Ribeirão Grande/Capão Bonito-SP.

	Aves domésticas	**Área plantada com milho**	**Número de cachorros**	**Visita por cachorro doméstico**	**Frequência de cachorro doméstico**	**Número de pessoas**	**Visita por pessoas**
Intensidade de caça	r = 0.35; P = 0.09828	r = -0.013; P = 0.9528	r =0.19; P = 0.3821	r = 0.26; P = 0.2156	r = 0.21; P = 0.3334	r = 0.10; P = 0.6452	r = 0.03; P = 0.8593
Aves domésticas		r = -0.20; P = 0.3566	r = 0.71; P = 0.0001382 *****	r = 0.19; P = 0.3735	r = 0.19; P = 0.3801	r = 0.73; P = 6.616e-05 *****	r = 0.64; P = 0.001002 *****
Área plantada com milho			r = -0.20; P = 0.3388	r = 0.01; P = 0.9406	r = -0.14; P = 0.5083	r = -0.19; P = 0.3712	r =-0.22; P = 0.2939
Número de cachorros				r = 0.32; P = 0.1313	r = 0.32; P = 0.1354	r = 0.83; P = 5.607e-07 *****	r = 0.56; P = 0.005227 *****
Visita por cachorro doméstico					r = 0.73; P = 6.213e-05 *****	r = 0.22; P = 0.3036	r = 0.20; P = 0.3412
Frequência de cachorro doméstico						r = 0.25; P =0.2367	r = 0.24; P = 0.2691
Número de pessoas							r = 0.64; P = 0.0008592 *****

*variáveis que apresentaram correlação significativa (P<0,05)

Tabela 3. Coeficientes de correlação (e valores de significância associados) entre as variáveis independentes utilizadas para quantificar a configuração espacial e qualidade do habitat e as atividades humanas nos 23 sítios amostrais em Ribeirão Grande/Capão Bonito-SP.

	Distância dos fragmentos para rodovia a partir da borda	**Disponibilidade de água**	**Proporção de mata com mais de 43 anos**	**Área plantada com milho**	**Intensidade de caça**	**Visita de pessoas**	**Frequência de cachorro doméstico**
Tamanho do fragmento	r = - 0.26; P = 0.22	r = 0.05; P = 0.80	r = -0,29; P = 0.17	r = 0.08; P = 0.69	r = -0.13; P = 0.54	r = -0.06; P = 0.75	r = -0.17; P = 0.43
Distância dos fragmentos para rodovia a partir da borda		r = 0.04; P = 0.85	r = - 0.08; P = 0.68	r = - 0.17; P = 0.41	r = - 0.26; P = 0.23	r = 0.11; P = 0.59	r = -0.07; P = 0.73
Disponibilidade de água			r = -0.004; P = 0.98	r = 0.09; P = 0.67	r = 0.33; P = 0.11	r = -0.03; P = 0.87	r = 0.63; P = 0.001 *****
Proporção de mata com mais de 43 anos				r = 0.36; P = 0.08	r = 0.12; P = 0.57	r = - 0.26; P = 0.22	r = -0.18; P = 0.40
Área plantada com milho					r = - 0.01; P = 0.95	r = - 0.19; P = 0.37	r = - 0.14; P = 0.50
Intensidade de caça						r = 0.03; P = 0.85	r = 0.21; P = 0.33
Visita de pessoas							r = 0.22; P = 0.30

*variáveis que apresentaram correlação significativa (P<0,05)

Tabela 4. Total, média (X) e desvio padrão (DP) do número de registros, e número total de sítios com registros, das espécies nativas e exóticas de mamíferos de maior porte nos 23 remanescentes de mata amostrados em Ribeirão Grande/Capão Bonito-SP, indicando o parâmetro modelado, ocupação (Ψ) e/ou detectabilidade (p).

Espécie **Nome Vulgar**	**Nome Popular**	**Registros**			**Sítios**	**Parâmetro modelado**
		Total	**X**	**DP**		
Ordem Artiodactyla						
Bos taurus	Boi	11	0.48	2.09	2	
Bubalus sp.	Búfalo	17	0.74	3.54	1	
Sus domesticus	Porco	14	0.61	2.50	3	
Mazama sp.	Veado	2	0.09	0.29	2	
Ordem Cingulata						
Dasypus novemcinctus	Tatu galinha	146	6.35	4.50	23	p
Cabassous tatouay	Tatu de rabo mole	4	0.17	0.39	4	Ψ
Ordem Carnivora						
Canis familiaris	Cachorro doméstico	71	3.09	2.83	21	p
Leopardus pardalis	Jaguatirica	1	0.04	0.21	1	
Puma concolor	Onça parda	2	0.09	0.42	1	
Procyon cancrivorus	Mão pelada	5	0.22	0.52	4	Ψ
Leopardus spp.	Gato do mato	7	0.30	0.63	5	Ψ
Cerdocyon thous	Cachorro do mato	7	0.30	1.06	3	
Nasua nasua	Quati	112	4.87	5.71	16	Ψ /p
Eira barbara	Irara	23	1.00	2.34	5	Ψ
Galictis sp.	furão	1	0.04	0.21	1	
Ordem Didelphimorphia						
Didelphis albiventris	Gambá	12	0.52	1.75	2	
Didelphis aurita	Gambá	865	37.60	6.02	23	
Ordem Rodentia						
Hydrochoerus hydrochaeris	Capivara	1	0.04	0.21	1	
Número Total de Registros		1301	72.27	202.12		
Número de Espécies		18	5.08	1.56		

Tabela 5. Modelos de ocupação selecionados para as espécies de mamíferos de maior porte nos 23 remanescentes de mata amostrados em Ribeirão Grande/ Capão Bonito, SP. São apresentados os parâmetros modelados (Ψ e/ou p), os modelos selecionados (ΔAICc ≤ 2), o número de parâmetros (K), o valor de AICc, a diferença entre o AICc do modelo considerado e do melhor modelo (ΔAICc), o peso da evidência (w), e o sinal do coeficiente para cada co-variável. Os códigos das variáveis são: milho (área plantada com milho no entorno do remanescente), caça (intensidade de caça), cão (frequência de registros de cachorros domésticos dentro do remanescente), visita (número de pessoas que visitou o remanescente no último mês), frag (o tamanho do fragmento), rodo (distância a partir da borda do fragmento para a rodovia), água (fluxo acumulado de água no fragmento), prop (proporção de matas tardias).

Modelos de Ocupação							**Coeficientes**							
	Parâmetro Modelado	**Modelos selecionados**	**K**	**AICc**	**ΔAICc**	**w**	**frag**	**rodo**	**água**	**prop**	**caça**	**milho**	**visita**	**cão**
		caça_rodo_água	5	67.98	0.00	0.18		-	+		+			
		caça_cão_água	5	68.48	0.50	0.14			+		+			+
Dasypus novemcinctus	detectabilidade	caça_visita_rodo_água	6	68.60	0.62	0.13		-	+		+		+	
		caça_água	4	68.68	0.70	0.13			+		+			
		caça	3	69.72	1.73	0.08					+			
		prop	3	98.06	0.00	0.09				-				
		água_prop	4	98.71	0.65	0.06			+	-				
		caça_prop	4	98.95	0.89	0.06				-	+			
		visita	3	98.97	0.91	0.06							+	
		visita_frag	4	99.00	0.94	0.05	+						+	
		sem co-variáveis	2	99.08	1.02	0.05								
Canis familiaris	detectabilidade	frag	3	99.17	1.11	0.05	+							
		visita_água	4	99.46	1.40	0.04			+				+	
		água	3	99.48	1.42	0.04			+					
		visita_prop	4	99.60	1.54	0.04				-			+	
		frag_prop	4	99.69	1.63	0.04	+			-				
		milho_frag	4	99.89	1.83	0.03	+					-		
		milho	3	99.99	1.93	0.03						-		
Nasua nasua	ocupação/detectabilidade	caça_cão_frag_rodo.det	7	86.38	0.00	0.93	+	+			+			-

Modelos de Ocupação							Coeficientes							
	Parâmetro Modelado	**Modelos selecionados**	**K**	**AICc**	**ΔAICc**	**w**	**frag**	**rodo**	**água**	**prop**	**caça**	**milho**	**visita**	**cão**
Eira barbara	ocupação	frag_rodo	4	28.30	0.00	0.45	+	+						
		rodo	3	29.40	1.10	0.26		+						
Leopardus sp.	ocupação	sem co-variáveis	2	40.48	0.00	0.44								
		cão	3	41.29	0.81	0.29								+
		água	3	42.32	1.84	0.17			+					
Cabassous tatouay	ocupação	sem co-variáveis	2	35.15	0.00	0.35								
		água	3	36.60	1.46	0.17			+					
		visita	3	36.99	1.84	0.14							-	
Procyon cancrivorus	ocupação	milho	3	37.94	0.00	0.25						-		
		milho_caça	4	38.39	0.46	0.20					-	-		
		sem co-variáveis	2	39.32	1.39	0.13								

Tabela 6. Fatores e variáveis que influenciam os parâmetros modelados, ocupação (Ψ) e/ou detectabilidade (p), para as espécies de mamíferos de maior porte nos 23 remanescentes de mata amostrados em Ribeirão Grande/ Capão Bonito, SP. Os códigos das variáveis são: milho (área plantada com milho no entorno do remanescente), caça (intensidade de caça), cão (frequência de registros de cachorros domésticos dentro do remanescente), visita (número de pessoas que visitou o remanescente no último mês), frag (o tamanho do fragmento), rodo (distância a partir da borda do fragmento para a rodovia), água (fluxo acumulado de água no fragmento), prop (proporção de matas tardias).

	Parâmetro modelado	**Fatores determinantes**	**Aspectos configuração espacial/qualidade do hábitat**	**Aspecto das atividades humanas**	**Variáveis importantes**
Didelphis aurita					
Dasypus novemcinctus	p	Configuração espacial/qualidade do hábitat e atividades humanas	Configuração espacial e qualidade do habitat	Pressão de caça	rodo, água e caça
Canis familiaris	p	Configuração espacial/qualidade do hábitat e atividades humanas	Qualidade do habitat	Perturbação, pressão de caça	prop, água, caça e visita
Nasua nasua	Ψ/p	Configuração espacial/qualidade do habitat e atividades humanas	Configuração espacial do habitat	Perturbação e pressão de caça	frag, rodo, caça e cão
Eira barbara	Ψ	Configuração espacial/qualidade do hábitat	Configuração espacial do habitat		frag e rodo
Leopardus spp	Ψ				
Cabassous tatouay	Ψ				
Procyon cancrivorus	Ψ	Atividades humanas		Pressão de caça e recurso na matriz	caça e milho

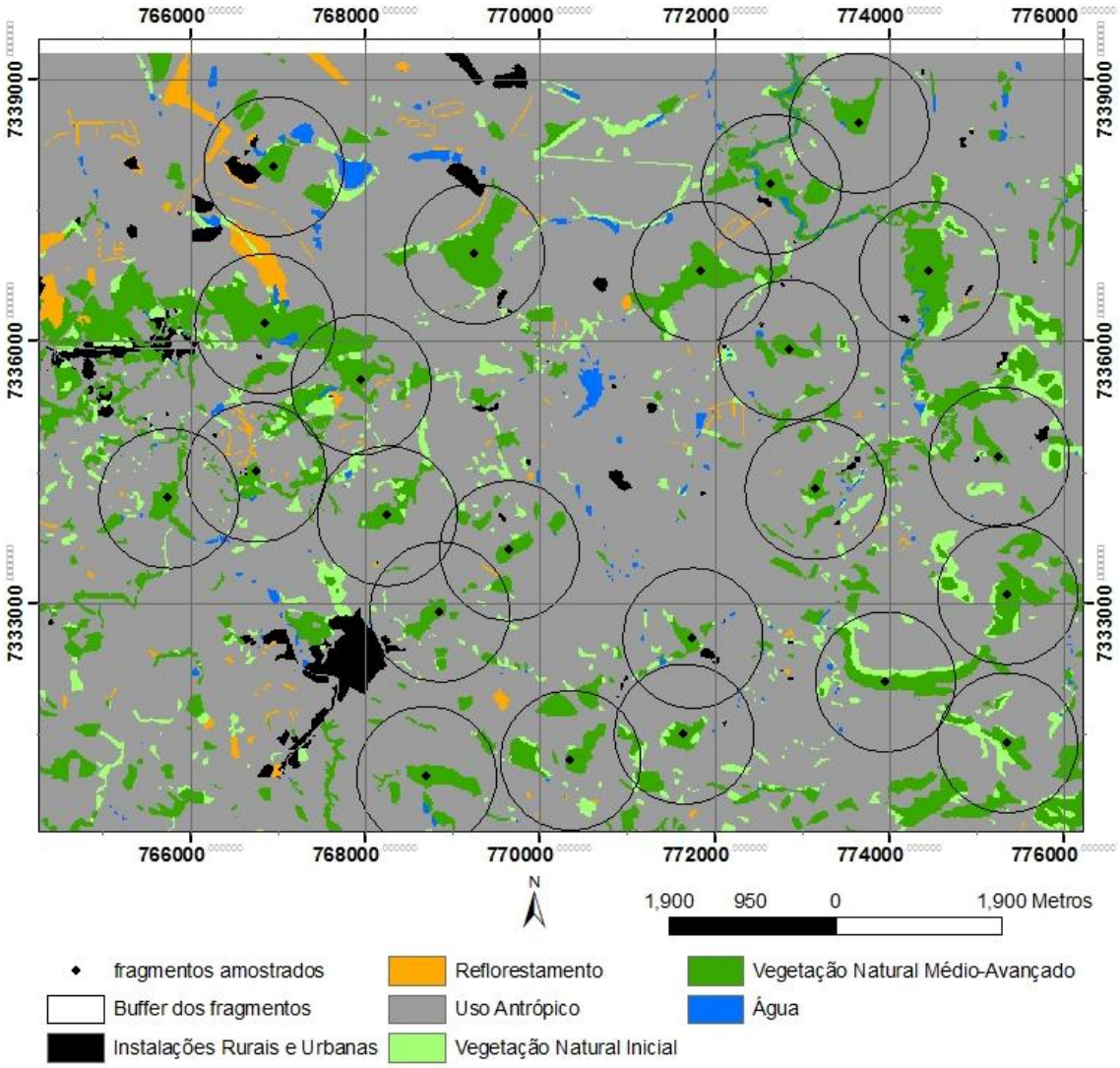


Figura 1. Mapa de uso da terra da paisagem de estudo, em Ribeirão Grande e Capão Bonito - São Paulo, para o ano de 2005, e localização dos 23 sítios de amostragem e suas respectivas áreas de entorno (800 m de raio).

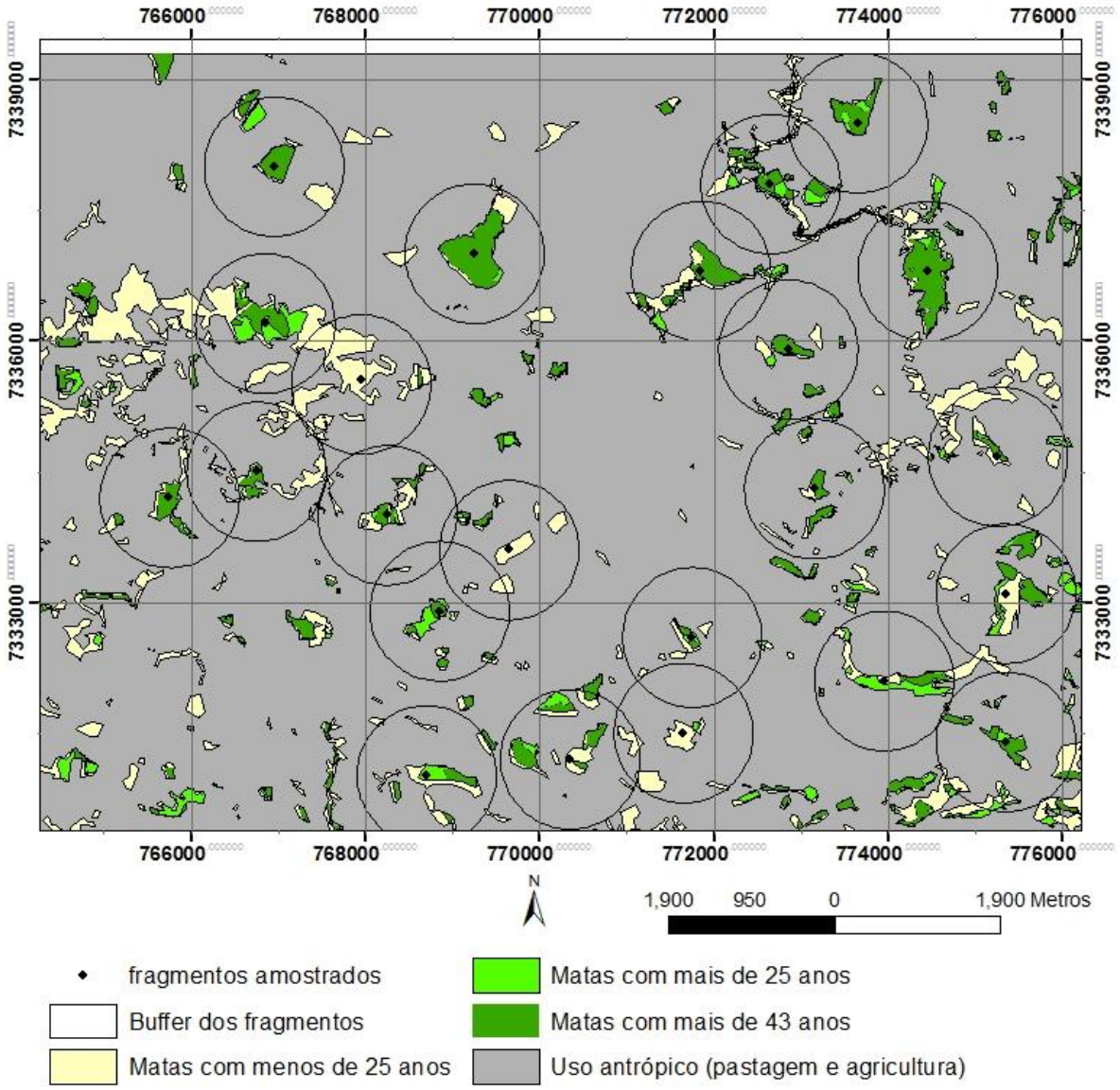


Figura 2. Mapa de uso da terra da paisagem de estudo, em Ribeirão Grande e Capão Bonito - São Paulo, mostrando a distribuição das florestas em diferentes classes de idade, assim como a localização dos 23 sítios de amostragem e suas respectivas áreas de entorno (800 m de raio).

Anexo 1 – Questionário utilizado para entrevistar os 240 chefes das residências dentro da área de 800 m de raio ao redor dos 24 sítios de amostragem.

INFORMAÇÕES GERAIS SOBRE O ENTREVISTADO

- Nome do Fragmento? Coordenadas? Data? Nome do entrevistado?

QUESTÕES APLICADAS SOBRE O CENSO

1. Quem é o chefe da família aqui na sua casa?
2. Em que ano você nasceu? Em que dia?
3. Quantas pessoas moram com você aqui na sua casa?
4. Quantos cachorros vocês todos que moram aqui nesta casa têm?
5. Quantos homens moram com você aqui na sua casa?
6. Qual a idade dos homens que moram com você aqui na sua casa?
7. Quantas mulheres moram com você aqui na sua casa?
8. Qual a idade das mulheres que moram com você aqui na sua casa?
9. Quantas espingardas funcionando vocês todos que moram aqui nesta casa têm?

QUESTÕES APLICADAS SOBRE RECURSOS POTENCIAIS PARA MAMÍFEROS TERRESTRES DE MAIOR PORTE E PERTURBAÇÃO AO HABITAT FLORESTAL

10. Quantas galinhas e frangos vocês, que moram na sua casa, criam?
11. Quantas angolas vocês, que moram na sua casa, criam?
12. Quantos patos vocês, que moram na sua casa, criam?
13. Quantos gansos vocês, que moram na sua casa, criam?
14. Quantos perus vocês, que moram na sua casa, criam?
15. Além de você, alguém que mora com você (adulto ou criança) aqui na sua casa, foi até a mata_____ para pegar lenha nos últimos 30 dias, ou seja, do dia_____ao dia _____?
16. Além de você, alguém que mora com você (adulto ou criança) aqui na sua casa foi até a mata _____ para pescar nos últimos 30 dias, ou seja, do dia_____ao dia _____?
17. Além de você, alguém que mora com você (adulto ou criança) aqui na sua casa foi dar uma volta na mata _____ nos últimos 30 dias, ou seja, do dia_____ao dia _____?
18. Além de você, alguém que mora com você (adulto ou criança) aqui na sua casa foi até a mata _____ para ver como estava a mina d´água ou a tubulação que trás a água da mata nos últimos 30 dias, ou seja, do dia_____ao dia _____?

RESUMO

Nesta dissertação investigamos o papel dos mamíferos em cascatas tróficas nas florestas tropicais, e os efeitos da configuração espacial e qualidade do habitat assim como das atividades humanas atuais sobre a distribuição de mamíferos de maior porte em uma paisagem rural de Mata Atlântica. No primeiro capítulo, através de uma revisão da literatura sumarizamos e avaliamos a evidência empírica de que mamíferos estão envolvidos em cascatas tróficas em florestas tropicais com o objetivo de indicar os avanços, os problemas e os desafios nessa área. Poucos estudos empíricos e conceituais foram encontrados na literatura, todos realizados nas últimas três décadas, enquanto que a maioria dos estudos empíricos foi realizada nos Neotrópicos. Grande parte das hipóteses relacionadas a cascatas tróficas foi apenas proposta, e considera o homem como predador de topo. Além da maior parte das variáveis quantificadas não serem adequadas para demonstrar efeitos em cascata, a escala temporal da maioria dos estudos revisados foi curta para acessar estes efeitos sobre a comunidade de plantas que contém espécies longevas. Nenhuma hipótese abordou o efeito dos predadores de topo sobre as populações de presas pequenas via o controle da densidade e distribuição de mesopredadores. A maioria das hipóteses que encontramos na literatura se refere a outros efeitos indiretos causados por mamíferos, em particular através da dispersão de sementes e da disponibilização de nutrientes via fezes. Dessa maneira, demonstramos que o termo "cascata trófica" tem sido utilizado amplamente, englobando outros efeitos indiretos que se propagam via outras interações que não tróficas, e que a evidência empírica disponível até o momento de que mamíferos desencadeiam cascatas tróficas em florestas tropicais é pequena. No segundo capítulo, através da amostragem de 23 remanescentes florestais e do uso de modelos de ocupação e da abordagem de seleção de modelos, investigamos como fatores associados à configuração espacial e qualidade do habitat e a outras atividades humanas em andamento interagem e condicionam a distribuição de mamíferos terrestres de maior porte em paisagens intensamente modificadas pelo homem. A assembléia de mamíferos de maior porte encontrada na paisagem estudada é simplificada e dominada por mamíferos silvestres generalistas de médio porte, sugerindo que o controle de mesopredadores e a regeneração das florestas podem estar comprometidos. Os resultados também sugerem que: (1) a distribuição de mamíferos de maior porte deve ser condicionada mais por fatores associados à configuração espacial do que à qualidade do habitat florestal; (2) as atividades humanas atuais são tão ou mais importantes que a

configuração espacial e a qualidade do habitat para a maioria das espécies. O tamanho dos fragmentos e a distância a rodovias, entre os fatores associados à configuração espacial, e a caça e a presença do cachorro doméstico, entre as atividades humanas atuais, foram particularmente importantes para a distribuição das espécies de mamíferos de maior porte. A relevância das atividades humanas em andamento sugere que estratégias de manejo que foquem em mudanças na atitude da população humana, através de programas de conscientização e educação, podem ter resultados significativos em termos da persistência de populações de mamíferos em paisagens rurais.

ABSTRACT

In this dissertation we investigated the role of large mammals in trophic cascades in tropical forests, and the effects of habitat configuration and quality as well as of current human activities on the distribution of large mammals in a rural Atlantic forest landscape. In the first chapter, through a literature review we summarized and evaluated the empirical evidence that mammals are involved in trophic cascades in tropical forest, with the aim of highlighting the progress, problems and challenges in this area. Few conceptual and empirical studies were found in the literature, all of which were performed in the last three decades, while most of the empirical studies were developed in the Neotropics. Most of the hypotheses related to trophic cascades were only proposed and not tested, and considered humans as top predators. Not only most of the quantified variables were not appropriate to demonstrate cascading effects, but also the temporal scale of most studies was short to detect these effects on plant communities composed of long-lived species. We did not find hypotheses addressing the effect of top predators on the populations of small prey through the control of mesopredator density and distribution. Most hypotheses in the reviewed literature refer to other indirect effects played by mammals, especially through seed dispersal and nutrient allocation via feaces. Thus, we demonstrate that the term "trophic cascade" has been used widely, encompassing other indirect effects that propagate through other, non-throphic interactions, and that the empirical evidence available so far that mammals are drivers of trophic cascades in tropical forest is weak. In the second chapter, through the sampling of 23 forest fragments and using occupancy models and a model selection approach, we investigated how factors associated with habitat configuration and quality and with other current human activities interact to define the distribution of terrestrial large mammals in

human-modified landscapes. The large mammal assemblage from the studied landscape is impoverished and dominated by medium-sized generalist species, suggesting that both the control of mesopredators and forest regeneration may be compromised. Our results also suggest that: (1) the distribution of large mammals is determined mainly by aspects of habitat configuration rather than by aspects of habitat quality, and (2) current human activities are equally or more important than habitat configuration and quality for most of the species. Fragment size and distance to roads, among the factors associated with habitat configuration, and hunting pressure and domestic dog presence, among those associated with current human activities, were particularly important to the distribution of large mammal species. The relevance of current human activities suggests that management strategies that focus on changing people attitudes, through programs of education, can have significant results in terms of the persistence of mammal populations in rural landscapes.