Camilla Presente Pagotto

**RECUPERAÇÃO DA FAUNA DURANTE A SUCESSÃO EM FLORESTAS
NEOTROPICAIS**

São Paulo

2012

Camilla Presente Pagotto

**RECUPERAÇÃO DA FAUNA DURANTE A SUCESSÃO EM FLORESTAS
NEOTROPICAIS**

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para obtenção de título de Mestre em
Ciências, na área de Ecologia.**

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

São Paulo

2012

Ficha Catalográfica

Pagotto, Camilla Presente

Recuperação da fauna durante a sucessão em florestas neotropicais

Número de páginas: 64

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

1. Sucessão ecológica, 2. Regeneração florestal, 3. Estrutura de comunidades, 4. Pequenos mamíferos, 5. Mata Atlântica

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

Comissão Julgadora

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

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

Prof^a. Dr^a. Renata Pardini

Dedicatória

Dedico às florestas tropicais

Epígrafe

Todo preto como eu
Só quer um terreno no mato só seu.
Sem luxo, descalço, nadar no riacho.
Sem fome pegando as frutas do cacho.

Mano Brown

Prezo insetos mais que aviões.
Prezo a velocidade das tartarugas
mais do que a dos mísseis.

Tenho em mim
esse atraso de nascença.

E fui aparelhado
para gostar de passarinhos.

Tenho abundância
de ser feliz por isso.

Meu quintal
É maior do que o mundo.

Manoel de Barros

Agradecimentos

Às agências financiadoras Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pelas bolsas de estudo concedidas. A FAPESP (processo 05/56555-4) e ao Programa de Cooperação Brasil - Alemanha Ciência e Tecnologia para a Mata Atlântica (CNPq/BMBF processo 690144/01-6) pelos financiamentos.

A Renata Pardini agradeço imensamente por aceitar me orientar, por tudo que aprendi, especialmente pelos puxões de orelha que me reergueram muitas vezes quando nem eu mesma sabia como fazer isso. Sou muito grata por tudo Re, valeu mesmo!!!

Ao Brunomys, que me aceitou em seu projeto, que me co-orientou (não oficialmente), que esteve do meu lado em praticamente todos os momentos, mesmo longe. Difícil explicar só com palavras sua amizade e ajuda na elaboração dessa dissertação, que só existe por conta da sua parceria.

Aos professores Glauco e Paulo pela valiosa contribuição extra-curricular, que me ajudou tanto nos momentos mais difíceis. Ao Miúdo, sempre disposto a me ajudar com as análises, muito obrigada.

A minha família, minha mãe e tias, aos mais de dois anos acendendo velas para dar tudo certo durante a jornada acadêmica, mas especialmente ao Raphael Pagotto, meu irmão, amigo e cúmplice que me incentivou em todos os momentos.

A minha segunda família (não por ordem de importância), Bruna, Thula e Mãe Ogra, pelo carinho e amor que cultivamos juntas.

A Sandra Favorito, Patrícia Bertola, Carol Gioia, Arlei Marcili e Laerte Viola, com quem eu aprendi a dar os primeiros passos. Não dá para descrever todo carinho e gratidão que tenho por vocês.

A Laura Naxara pela amizade e por me ensinar com toda paciência tanta coisa desse mundo da ciência.

Aos amigos do Dicom, Fabi, Laura, Bruno, Dri, Camilinha, Thais, Ju, Nati, Gustavo, Enrico, Cassano, Thomas e Pati, fundamentais para a minha formação e para a elaboração dessa dissertação. Além dos amigos queridos do IB, Carla Skol, Kiwi, Melina, Davi e D2.

A Camilinha, que nem sei bem como agradecer, mas é chegada a hora de dizer que sem você não teria sido nada fácil, nem as análises, nem a redação, nem os momentos de apuros e desespero, nem todo o resto. Obrigada por tudo, minha amiga querida!

A Thais, minha irmã de alma, por toda cumplicidade e questionamentos madrugadas afora sobre os tais *trade-offs*. Pelo amor que nos une, pela sua amizade sincera e infinita. Gratidão!

Aos ajudantes de campo. Ajudantes é muito pouco para definir a importância de vocês na maratona Morro Grande, o campo dos touros enlouquecidos (né Nati?), dos ladrões de mochilas (lembra Ju?), dos dias de fome e dos dilúvios torrenciais. Obrigada imensamente Zé Mario, Ju de Luca, Camilinha, Thomas, Thais, Amom, Nati, Enrico, Celso, Verônica, Erika, Thiago, Fritz, Seu Vanil, Ananda, Karen e Mariana. Guerreiros!

Aos amigos de outras vidas que acompanharam essa minha caminhada me incentivando horrores, Paulet's sem palavras amiga, você é sem igual! Carla Skol (minha irmã e parceira de todos os momentos), Raphael, Bruna, Mãe Ogra, Melina, Fábio Véio, Celso, Camile, Livia, Rodrigo, Mau Mau, Aninha, Guinão, Igor e Dolores.

Aos efanos amados, que fizeram parte da minha formação de uma maneira avassaladora! Obrigada aos “vinte quatro amados” e aos professores queridos, Tabarelli, Bráulio, Hélder, Fabrício, Inara, Ana e Adriano.

À esperança, de que um dia o conhecimento científico passe a ser agregado a outros setores da sociedade, principalmente aos setores responsáveis pela proteção do nosso maior patrimônio: os remanescentes de vegetação nativa.

Índice

Resumo	01
---------------	----

Abstract	02
-----------------	----

Capítulo 1. Sucessão em comunidades de animais em florestas neotropicais

Introdução	04
-------------------	----

Objetivos	09
------------------	----

Métodos	10
----------------	----

Resultados	11
-------------------	----

Lacunas e oportunidades	15
--------------------------------	----

Referências bibliográficas	18
-----------------------------------	----

Tabelas	25
----------------	----

Figuras	29
----------------	----

Anexos	30
---------------	----

Capítulo 2. Recuperação da comunidade de pequenos mamíferos entre estádios sucessionais da Mata Atlântica

Introdução	36
-------------------	----

Métodos	39
----------------	----

Resultados	45
-------------------	----

Discussão	46
------------------	----

Implicações	48
--------------------	----

Referências bibliográficas	50
-----------------------------------	----

Tabelas	56
----------------	----

Figuras	58
----------------	----

Resumo

Este trabalho teve como objetivo investigar a recuperação da fauna durante a sucessão florestal, através de duas abordagens distintas. No primeiro capítulo, visando a identificação das lacunas e oportunidades para o avanço do tema, realizamos uma revisão de artigos sobre sucessão em comunidades animais em florestas neotropicais analisados criticamente quanto: (1) às regiões e grupos estudados, (2) à qualidade dos trabalhos com relação a adequação do delineamento amostral, (3) aos padrões observados (diversidade, biomassa e estrutura), e (4) à base teórica utilizada. Foram encontrados e analisados 33 trabalhos, os quais focaram em poucos grupos da fauna, principalmente aves, mamíferos e formigas. No geral, a maioria dos trabalhos é descritiva, não explicitando expectativas sobre os padrões e mecanismos responsáveis pela recuperação da fauna, não apresenta delineamento amostral adequado, principalmente no que se refere à justificativa da alocação dos sítios de amostragem com relação a fatores de confusão, e quantifica de maneira categórica, e muitas vezes imprecisa e arbitrária, a sucessão. As lacunas identificadas nesta revisão apontam a limitação do conhecimento atual sobre os padrões e mecanismos associados à sucessão em comunidades animais em florestas neotropicais, o que conseqüentemente implica na falta de informações que embasem a elaboração de planos de manejo e restauração destas florestas. Já o segundo capítulo refere-se à investigação empírica da recuperação da comunidade de pequenos mamíferos entre estádios sucessionais em uma área contínua de Mata Atlântica. Verificamos a congruência das modificações observadas na riqueza, composição e estrutura da comunidade estudada com as expectativas geradas pelos dois principais mecanismos propostos na literatura: (1) substituição de espécies causada por demandas conflitantes (*trade-offs*), associada ao gradiente de produtividade primária líquida e disponibilidade de recursos durante a sucessão, ou (2) aumento de diversidade causado pela possibilidade de partição de nicho, associado ao aumento da biomassa e da complexidade da vegetação, e da diversidade de recursos durante este processo. Embora a riqueza, estrutura e composição da comunidade não tenham sido influenciadas pela sucessão, houve uma mudança na abundância de parte das espécies da comunidade, com algumas aumentando e outras diminuindo das matas mais jovens para as mais tardias. Nossos resultados indicam que a hipótese de demandas conflitantes é mais plausível para explicar a recuperação da fauna de pequenos mamíferos durante a sucessão florestal.

Abstract

This study aims at investigating fauna recovery during forest succession using two distinct approaches. In the first chapter, in order to identify the gaps and opportunities for advancing our understanding of this subject, we carried out a review of articles on succession in animal communities in neotropical forests, which were critically analyzed in relation to: (1) the study regions and study groups, (2) the quality with respect to the adequacy of the sampling design, (3) the observed patterns (diversity, biomass and structure), and (4) the theoretical basis. We found and analyzed 33 studies, which focused on a few wildlife groups, especially birds, mammals, and ants. In general, most studies are descriptive, with no explicit expectations about the patterns and mechanisms responsible for wildlife recovery, lack adequate sampling design, especially concerning the justification for the allocation of sampling sites with respect to confounding factors, and quantify succession into categories, which are often imprecise and arbitrary. The gaps identified in this review indicate the limitation of our current knowledge on the patterns and mechanisms associated with succession in animal communities in neotropical forests, which consequently implies in the lack of information for developing management and restoration plans for these forests. The second chapter refers to an empirical investigation on the recovery of small mammal communities across successional stages in a continuous area of Atlantic Forest. We verified the congruence of the observed changes in community richness, composition and structure with the expectations generated by the two main mechanisms proposed in the literature: (1) species replacement caused by trade-offs, associated with the gradient in net primary productivity and resource availability during succession, or (2) increase in diversity caused by the possibility of niche partitioning, associated with increased vegetation biomass and complexity, and increased resource diversity during this process. Although community richness, structure and composition were not influenced by succession, there was a change in the abundance of some species, with some increasing and others decreasing from younger to older forests. Our results indicate that the hypothesis on trade-offs is more plausible to explain the recovery of small mammal communities during forest succession.

Capítulo 1

SUCESSÃO EM COMUNIDADES DE ANIMAIS EM FLORESTAS NEOTROPICAIS

Introdução

Para alguns autores, sucessão é um processo causado simplesmente por um gradiente de estresse, sendo as espécies adaptadas a diferentes condições ao longo deste gradiente a partir de suas estratégias de história de vida (Drury & Nisbet, 1971). Para outros autores, entretanto, a sucessão é causada pelo deslocamento competitivo entre espécies (Pickett, 1976). Finegan (1984) descreve sucessão como um processo de mudança na fisionomia e composição da vegetação. Já Connell e Slatyer (1977) estendem o conceito para outros grupos, referindo-se “às mudanças de composição de espécies observadas em comunidades ecológicas”. Para este trabalho adotaremos a definição de Huston & Smith (1987): “sucessão é a mudança na abundância relativa das espécies dominantes em uma comunidade ao longo de um período de tempo”, que ocorre em diversos sistemas (Connell & Slatyer, 1977; Anderson, 1896), e é dependente do tempo e das condições iniciais (McCook, 1994; Sousa, 1984).

De maneira similar, o conceito de comunidade é controverso e alguns autores consideram-no arbitrário ou muito abrangente (Strong *et al.*, 1986). Para Connell & Slatyer (1977), comunidade é um conjunto de organismos que ocorrem juntos e afetam a distribuição e abundância uns dos outros. Por sua vez, Ricklefs (1993) argumenta que o termo comunidade aplica-se a um grupo de populações que ocorrem juntas sem necessariamente interagirem. Segundo este autor, apesar do termo ser utilizado por muitos ecólogos levando em consideração as interações entre populações, ou seja, implicando num uso mais funcional do mesmo, tais interações se estendem além das fronteiras espaciais arbitrárias. Aqui consideraremos comunidade como um conjunto de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo, circunscrita por bordas naturais (comunidade de serpentes do solo) ou arbitrárias (todos os organismos dentro de uma parcela) (Fauth *et al.*, 1996).

Desde a sua origem os estudos sobre sucessão ecológica foram marcados por pontos de vista distintos. Um dos primeiros trabalhos de grande influência foi o de Clements (1916) que defendia a idéia de comunidade como um todo integrado ("super organismo"), considerando sucessão como o “crescimento ou desenvolvimento e reprodução de um organismo complexo”, que apresenta no final do processo um único estado estável (clímax). Assim, Clements (1916) considerava que o processo de sucessão seria determinístico, e que as espécies dominantes de uma fase modificam o seu ambiente (particularmente luz e solo), tornando-o menos favorável para si e talvez

mais favorável para novas espécies invasoras (facilitação), que poderiam dominar competitivamente os primeiros ocupantes. Porém, já na mesma época, Gleason (1927) abordava a sucessão de comunidades de maneira bem distinta. Para este autor, a sucessão seria um processo estocástico que dependente inteiramente da composição inicial de espécies. Egler (1954) também sustentou que a composição florística inicial do local é um forte determinante da composição encontrada ao final do processo. Criticou as idéias de Clements ao sugerir a possibilidade de efeitos inibitórios atuarem durante o processo de sucessão (além dos efeitos de facilitação propostos por Clements), e apontou a falta de evidências para a existência de um único estado estável (clímax).

Mais recentemente, o processo de sucessão tem sido entendido como o resultado de demandas conflitantes (*trade-offs*) na alocação de recursos para diferentes funções de um organismo (McCook, 1994), de tal forma que a alocação em uma função implica em prejuízo à outra (McCook, 1994; Tilman, 1990; Chaise & Leibold, 1992; West-Eberhard, 2003). A idéia de que demandas conflitantes podem explicar a sucessão de comunidades foi influente por um período considerável (McCook, 1994), com um acúmulo de trabalhos que trazem evidências de que demandas conflitantes estão por trás da substituição de espécies ao longo da sucessão, e da manutenção da diversidade dentro das comunidades (Rees *et al.*, 2001), permitindo a coexistência entre as espécies (Silverton, 2004). Entretanto, alguns trabalhos teóricos (e.g. Yu & Wilson, 2001) e empíricos (e.g. Lieberman *et al.*, 1995) têm questionado a importância de algumas demandas conflitantes.

Por outro lado, desde o início dos estudos de sucessão, o tema esteve centrado nas comunidades de plantas (Kneitel & Jonathan, 2004; Amarasekare, 2003; McCook, 1994; Rees, 1993; Tilman, 1990a; Tilman, 1990b; Huston & Smith, 1987; Clements, 1928; Gleason, 1927; Egler, 1954), com uma minoria abordando comunidades de animais sésseis (Farrel, 1991; Connell & Slatyer, 1977) e de carcaças de animais mortos (Jones *et al.*, 2008). A grande maioria dos pesquisadores que estudam sucessão trabalha com plantas (Connell & Slatyer, 1977), e é comum encontrar em alguns artigos o termo “sucessão vegetal” como sinônimo de “sucessão”. Além disso, Egler (1954) em um dos seus trabalhos sugeriu o termo “desenvolvimento da vegetação” como alternativa para “sucessão”.

Se por um lado houve e ainda há grande discussão sobre a definição de sucessão ou os processos e mecanismos associados a ela, os padrões são relativamente claros e reconhecidos há bastante tempo. Após o distúrbio, geralmente observa-se um padrão de mudança na dominância das espécies, que envolve o aparecimento em um mesmo estágio de espécies com atributos semelhantes, e conjuntos de espécies com atributos distintos em fases diferentes (McCook & Chapman, 1991). Em estádios iniciais as espécies apresentam uma série de atributos correlacionados, incluindo grande capacidade de dispersão, alta fecundidade, rápido crescimento e alta sobrevivência quando os recursos são abundantes. Em estádios tardios de sucessão os atributos das espécies são opostos (Kneitel & Jonathan, 2004; Amarasekare, 2003; McCook, 1994; Rees, 1993; Tilman, 1990a; Tilman, 1990b; Huston & Smith, 1987).

Por consequência das mudanças na dominância das espécies, características das comunidades vegetais sejam estruturais (e.g., biomassa, e riqueza), ou funcionais (e.g., ciclagem de nutrientes, produtividade primária) (Guariguata & Ostertag, 2001; Brown & Lugo, 1990) também se modificam. Esses padrões são observados em muitas florestas temperadas e tropicais (Chazdon, 2008). Nas florestas tropicais, o aumento de biomassa durante a sucessão está associado ao aumento da área basal, aumento do coeficiente de variação da distribuição do diâmetro dos caules, altura variável do dossel (presença freqüente de clareiras), presença de caules grossos e muitas árvores grandes (Clark, 1996). Há também uma mudança na alocação de recursos pela comunidade vegetal, sendo que no início da sucessão os recursos são alocados na aquisição de tecidos jovens (aumento da produtividade primária) e em fases mais avançadas os recursos são alocados em componentes estruturais, como troncos e raízes (Guariguata & Ostertag, 2001). Assim há também um gradiente de decréscimo na produtividade primária líquida associado ao gradiente de aumento de biomassa (Guariguata & Ostertag, 2001). Por outro lado, o acúmulo de biomassa modifica também a estrutura do chão da floresta em termos de quantidade e altura da serrapilheira, afetando a ciclagem de nutrientes (Guariguata & Ostertag, 2001).

A riqueza de espécies vegetais também se modifica. Contudo essa mudança depende do histórico de uso da terra e da distância às fontes de propágulos. Distúrbios menos severos, como abandono de pasto sem queima e a presença de fontes de sementes próximas, resultam num aumento rápido da riqueza durante os primeiros anos da sucessão (Guariguata & Ostertag, 2001). Entretanto, o grande número de espécies raras

ou características de estádios tardios pode demorar longos períodos de tempo para ser encontrado (Brown & Lugo, 1990).

Todas essas mudanças na dominância de espécies, estruturais e funcionais que ocorrem na vegetação de florestas tropicais durante o processo de sucessão devem ter implicações para a fauna. A mudança na composição ou abundância das espécies vegetais deve afetar a qualidade do hábitat (Stevenson, 2001), uma vez que em florestas maduras é comum a presença de lianas lenhosas e epífitas (Clark, 1996), que aumentam a complexidade estrutural; de espécies de árvores com frutos carnosos, que constituem um importante recurso para frugívoros (Stevenson, 2001); e de espécies de palmeiras, recursos chave para muitas espécies de aves e mamíferos durante períodos de escassez de frutos (Terborgh, 1986). Esses recursos, por sua vez, são escassos ou inexistentes no início do processo. Já a composição das espécies vegetais nos estádios iniciais é caracterizada por plantas com folhas mais palatáveis, visto que nessa fase as espécies alocam menos energia em defesas químicas, tornando-as um recurso ideal para animais herbívoros (Hartshorn, 1980).

Por outro lado, o acúmulo de biomassa vegetal leva ao aumento da complexidade vertical da floresta, apontado como responsável por uma maior diversidade de recursos e de espécies animais (Pianka, 2000; Malcolm, 1995), já que levaria a um aumento de oportunidades para a subdivisão de nicho (Malcolm, 1995), influenciando a estrutura de comunidades de mamíferos, aves e artrópodes (Lambert *et al.*, 2006; Pardini *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2002; Malcolm 1995; Hill *et al.*, 1995; Estrada *et al.*, 1994; Schwarzkopf & Rylands, 1989). Alterações estruturais no chão da floresta como altura, quantidade ou qualidade do folheto também podem influenciar a fauna (Naxara *et al.*, 2009; Hillers *et al.*, 2008; Vargas *et al.*, 2007; Sayer *et al.*, 2006; Chung *et al.*, 2000; Carvalho & Vasconcelos, 1999), assim como a quantidade de galhadas, que fornecem alimento, abrigo e condições microclimáticas favoráveis (Naxara *et al.*, 2009; Lambert *et al.*, 2006; Lachat *et al.*, 2006; Grove, 2002; Vonesh, 2001). Por sua vez, o aumento da produtividade primária nos estádios mais iniciais leva ao aumento da disponibilidade de recursos alimentares, como a biomassa de artrópodes e de frutos (DeWalt *et al.*, 2003; Malcolm, 1997), itens importante na dieta de muitos animais (Pinotti *et al.*, 2011; Lambert *et al.*, 2006; DeWalt *et al.*, 2003; Stevenson *et al.*, 2000), como frugívoros (DeWalt *et al.*, 2003), insetívoros (Carvalho *et al.*, 1999) e onívoros.

Assim, as mudanças que ocorrem durante o processo de sucessão na vegetação criam um gradiente de restrições ambientais para a fauna, cujos efeitos dependem do grupo envolvido e de características de forrageio, dieta, locais de abrigo, uso do espaço, entre outros (DeWalt *et al.*, 2003). A partir dos padrões observados para a vegetação é de se esperar que espécies da fauna que dependem de maior complexidade do chão da floresta como folhiço e galhadas, da estrutura vertical, ou de certos recursos alimentares, como frutos carnosos ou frutos de palmeiras, provavelmente encontrem limitações em áreas em estádios mais iniciais de sucessão, enquanto que espécies que não dependem desses recursos poderiam se beneficiar da maior disponibilidade de alimento devido à alta produtividade em matas secundárias.

A sucessão secundária é essencialmente um processo ao longo do tempo, que se segue a um evento de distúrbio (Chazdon, 2008). No entanto, devido ao histórico de perturbações que as florestas tropicais vêm sofrendo, as mesmas encontram-se distribuídas em manchas de diferentes estádios sucessionais, associando uma variação espacial, além da temporal, entre os estádios (Clark, 1996). Dessa maneira, a partir do estudo de sucessão é possível compreender como a variação na frequência, temporal ou espacial, de distúrbios modifica o padrão de dominância das espécies e afeta a diversidade local e regional em florestas tropicais (Liebsh *et al.*, 2008). Além disso, o estudo da sucessão possibilita o entendimento de como se dá a recuperação das comunidades de florestas tropicais após distúrbios (Chazdon, 2003), sendo fundamental para o desenvolvimento e elaboração de planos específicos de restauração ou propostas para a conservação, que devem estar aliados ao conhecimento dos mecanismos que direcionam o processo de sucessão (MacMahon & Holl, 2001).

Assim, os estudos sobre sucessão podem fortalecer o entendimento de algumas questões ainda muito debatidas e pouco compreendidas. Por exemplo, há atualmente um grande debate sobre o valor que florestas secundárias teriam para a conservação da biodiversidade tropical, dado que quase metade das áreas remanescentes é composta por áreas degradadas ou de floresta secundária (Wright, 2010; Wright, 2005). Em geral, a atual tendência demográfica de diminuição do crescimento populacional e urbanização intensiva cria razões para acreditar na diminuição nas taxas de desmatamento, e no aumento do tempo disponível para que florestas secundárias se regenerem e restabeleçam habitats adequados para as espécies residentes (Wright & Muller-Landau, 2006). Por outro lado, outros autores argumentam que florestas secundárias são

depauperadas e dominadas por espécies generalistas (Brook *et al.*, 2006), não sendo suficientes para a manutenção das espécies que dependem de características de florestas maduras (Pardini *et al.*, 2009; Barlow *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2007; Dunn, 2004; Lawton, 1998).

Em artigo recente, Prach e Walker (2011) ressaltam que apesar do longo histórico de estudos e debates a respeito da sucessão nos últimos 110 anos e da permanência como um dos temas centrais da ecologia ainda hoje, as lições aprendidas não tem sido adequadamente integradas em esforços para combater problemas ambientais modernos. Segundo estes autores, os estudos de sucessão trazem contribuições fundamentais acerca das mudanças ambientais atuais, como a perda de biodiversidade, espécies invasoras, mudanças climáticas e melhor entendimento para implementar técnicas de restauração. Neste contexto, fica evidente que o foco excessivo dos estudos de sucessão nas comunidades de plantas é preocupante, uma vez que as lacunas deixadas com a escassez de trabalhos sobre a fauna dificultam o entendimento do sistema como um todo.

Objetivos

Frente ao exposto anteriormente, pretendemos realizar uma revisão crítica dos trabalhos sobre a recuperação de comunidades de animais durante a sucessão em florestas neotropicais, visando:

- (1) Identificar as regiões e grupos estudados;
- (2) Avaliar a qualidade dos trabalhos realizados, quanto à adequação do delineamento e área de estudo;
- (3) Sintetizar os padrões observados quanto à diversidade, biomassa e estrutura das comunidades e substituição de grupos de espécies com atributos distintos;
- (4) Sintetizar a base teórica utilizada, e os mecanismos propostos ou testados;
- (5) Apontar as lacunas e oportunidades para o avanço nessa área.

Métodos

A revisão dos trabalhos foi realizada com o intuito de buscar na literatura artigos sobre a sucessão em comunidade de animais em florestas tropicais (e em particular neotropicais). Na base ISI Web of Science, fizemos a busca utilizando quatro grupos de palavras chaves relacionadas: (1) ao processo de sucessão (regeneration, succession e recovery), utilizando AND e OR; (2) a diversos grupos da fauna (fauna, vertebrate, invertebrate, coleoptera, mammal, bat, bird, avifauna, lizard, snake, herpetofauna, frog e anura), utilizando AND e OR; (3) a florestas tropicais (rain forest e tropical forest) utilizando SAME entre as expressões, e (4) a exclusão de trabalhos com comunidades de plantas (plant e vegetational), utilizando NOT. Não houve restrição ao ano de publicação. Dos artigos encontrados foram mantidos aqueles que amostravam e comparavam comunidades animais entre pelo menos dois estádios sucessionais em florestas tropicais (e neotropicais em particular), sendo excluídos aqueles que: (1) apesar de amostrar áreas em diferentes estádios, o objetivo não estava relacionado à comparação da fauna entre eles; (2) englobavam áreas com diferentes níveis de corte seletivo; (3) amostravam a fauna associada a plantas específicas (ex: insetos dentro de bromélias em diferentes estádios sucessionais); (4) analisavam menos que cinco espécies de uma dada comunidade de animais.

Para cada artigo, foram anotadas informações sobre os seguintes aspectos:

- (1) Localização e grupo estudado: região do globo, ano de publicação, grupo da fauna abordado;
- (2) Qualidade dos trabalhos: histórico de perturbação das áreas estudadas e controle dos fatores de confusão, número de sítios amostrais, distribuição e justificativa para a alocação dos sítios, amplitude do gradiente sucessional amostrado (longo e curto), existência de área controle (área madura sem distúrbio), forma e justificativa da quantificação da variável sucessão (contínua ou categórica);
- (3) Padrões: variáveis dependentes consideradas (diversidade, biomassa, ou composição/ abundância), forma de quantificação das mesmas, classificação das espécies quanto a atributos ecológicos;
- (4) Base teórica utilizada, e mecanismos propostos ou testados: na introdução explicitação da base teórica e das hipóteses ou expectativas sobre os padrão ou

mecanismos analisados, na discussão proposição de hipóteses de mecanismo para o padrão encontrado.

Resultados

Grupos e regiões estudados, e acúmulo temporal de trabalhos

Foram encontrados e revisados 33 trabalhos sobre sucessão em comunidades de animais nos Neotrópicos (Anexo 1). Este número é maior do que a soma dos trabalhos realizados nas demais regiões zoogeográficas tropicais (Figura 1). A proporção de trabalhos sobre sucessão em comunidades animais entre as regiões zoogeográficas tropicais parece estar bastante relacionada à proporção de floresta tropical que estas regiões mantêm hoje em dia (FAO, 2010). Isto é, as regiões onde foram realizados o maior número de trabalhos são também aquelas que abrigam a maior parte da cobertura de floresta tropical remanescente (Figura 1). Por sua vez, dos 33 trabalhos realizados na região Neotropical, a maioria foi realizado no Brasil (10), seguido do Equador (sete), México (7), Costa Rica (quatro), Colômbia (dois), Porto Rico (dois) e Guatemala (um). Na região Neotropical o maior número de trabalhos concentrou-se em 2001 e 2007, já nas demais regiões zoogeográficas tropicais a maioria dos trabalhos foi realizada mais tarde, em 2005 e 2009 (Figura 2).

A maioria dos 33 trabalhos realizados na região Neotropical analisou apenas um grupo da fauna, sendo que poucos trabalhos (cinco) consideraram três ou mais grupos (multitaxa). Os trabalhos resultaram em 190 análises que compararam diversidade, biomassa, ou composição/ abundância para 15 grupos distintos (Tabela 1). Os grupos mais estudados foram os vertebrados (110 análises, 24 trabalhos), em especial aves (50 análises, oito trabalhos) e mamíferos (terrestres, primatas e morcegos, 36 análises, oito trabalhos), seguidos dos répteis (13 análises, quatro trabalhos) e anfíbios (11 análises, quatro trabalhos). Para invertebrados o total de análises soma 80, sendo o maior número para um pequeno grupo, que são formigas (18 análises, cinco trabalhos), coleópteros (17 análises, quatro trabalhos) e lepidópteros (13 análises, seis trabalhos), os demais tiveram de seis a duas análises apenas. As variáveis dependentes consideradas foram diversidade (71 análises, 29 trabalhos), biomassa/ abundância total (63 análises, 22 trabalhos), composição/ abundância (57 análises, 23 trabalhos) (Tabela 1).

Qualidade dos trabalhos

Dos trabalhos revisados (33), a maior parte (19) alocou os sítios de amostragem em paisagens contínuas, 10 em paisagens fragmentadas ou urbanizadas, e quatro trabalhos não apresentam informações sobre as paisagens onde os sítios foram alocados. Apenas um trabalho considerou como variável independente (sucessão) uma variável contínua, o tempo após o abandono. Todos os demais 32 trabalhos consideraram a sucessão de maneira categórica. Destes, 14 categorizaram os estádios sucessionais com base na estrutura da vegetação (e.g. DAP, cobertura do dossel e quantidade da serrapilheira), ou estrutura da vegetação e composição do componente arbóreo, ou na fisionomia inferida por fotos aéreas. No entanto, a maior parte dos trabalhos (18) não explicita como as categorias foram definidas. Além disso, a maioria dos trabalhos (24) abordou gradientes curtos de sucessão (somente estádios de fisionomia florestal, somente estádios de fisionomia não-florestal, ou apenas dois estádios) e apenas nove trabalhos contemplaram desde estádios iniciais de fisionomia campestre até estádios florestais avançados (floresta madura).

Em boa parte dos trabalhos (18) a replicação foi adequada (mínimo de três réplicas por estádio e de oito unidades amostrais para variáveis contínuas). O histórico de uso do solo foi em sua maioria pecuária (8) e agricultura (6), corte raso seguido de abandono (4), corte e queima (5), e distúrbios naturais (2). Os trabalhos restantes (8) não mencionam o histórico de uso do solo para os sítios amostrados. Para a grande maioria dos trabalhos não há explicação ou justificativa para a alocação dos sítios de amostragem - em um trabalho o autor justifica a alocação dos sítios com base na distância a outros fatores que poderiam confundir a amostragem (e.g. distância a outros estádios sucessionais evitando assim o efeito de borda), e em outro trabalho os sítios foram alocados em fragmentos grandes a fim de minimizar o efeito de borda.

Padrões de diversidade e mecanismos propostos

Dentre as análises que investigaram a diversidade de comunidades animais (71), a maioria (43) considerou a diversidade total das comunidades. Dentre estas, a maioria demonstrou haver um aumento de diversidade durante a sucessão (22 análises). Porém, 12 trabalhos sugerem que não há alteração na diversidade e o restante (oito) observou uma diminuição da diversidade (Tabela 2). Todas as análises (nove) que consideraram apenas as espécies generalistas (de hábitat ou dieta) encontraram ou diminuição (5) ou não alteração (4) da diversidade durante a sucessão (Tabela 2). Já as análises (17) que

focaram nas espécies especialistas, na maioria das vezes, encontraram aumento (8) ou não alteração (7) de diversidade, com a minoria (2) resultando em diminuição (Tabela 2). As análises (2) realizadas considerando apenas as espécies endêmicas resultaram em aumento ou diminuição da diversidade (Tabela 2). As medidas de diversidade mais utilizadas foram número de espécies (47 análises, 20 trabalhos), riqueza estimada (11 análises, quatro trabalhos) e os índices de diversidade Simpson e Shannon (13 análises, cinco trabalhos).

Dos 29 trabalhos que analisaram a diversidade, a maioria (20) tinha como objetivo principal simplesmente descrever a mudança na diversidade durante a sucessão ou o valor das florestas secundárias, com o intuito de demonstrar que essas florestas não têm a capacidade de abrigar um grande número de espécies em comparação às florestas maduras. De fato, poucos trabalhos (11) apresentaram hipóteses ou expectativas sobre qual deveria ser o padrão de alteração da diversidade, sendo que a maioria (nove) esperava aumento e o restante (dois) diminuição da diversidade durante a sucessão. Além disso, nenhum dos trabalhos revisados propõe mecanismos para o padrão de diversidade encontrado durante o processo de sucessão nas comunidades animais, seja na introdução ou discussão.

Padrões de abundância e biomassa total da comunidade e mecanismos propostos

Das análises realizadas (63) com o intuito de quantificar a abundância total/ biomassa de comunidades animais durante a sucessão, 32 não subdividiram as comunidades segundo algum atributo ecológico das espécies (Tabela 3). Entre estas, 12 análises encontraram aumento e outras 12 não alteração, enquanto oito análises demonstraram que houve uma diminuição da abundância total/ biomassa. Para as espécies especialistas (de hábitat ou dieta) foram realizadas poucas análises (15), sendo que cinco registraram aumento, três diminuição e sete não alteração da abundância total/ biomassa. Considerando as 12 análises para as espécies generalistas a maioria encontrou diminuição (sete) ou não alteração (quatro) da abundância total/ biomassa, e apenas uma aumento. Dentre as três análises realizadas para raridade, uma demonstrou aumento e as outras duas sugerem diminuição da abundância total/ biomassa dessas espécies. Para as espécies não endêmicas, a única análise realizada demonstra aumento da abundância total/ biomassa de espécies somente em estágio inicial de sucessão (pasto abandonado). A medida mais utilizada (57 análises, 20 trabalhos) foi a contagem do número total de indivíduos (abundância).

Dos trabalhos revisados (22), a maior parte (17) é centrada unicamente na descrição do padrão de mudança na abundância total/ biomassa durante a sucessão sem necessariamente explicitar as expectativas em relação ao seu aumento, diminuição ou não alteração. Dos poucos trabalhos (5) que tinham expectativas sobre a mudança na abundância total/ biomassa durante a sucessão, a maioria (4) esperava aumento para as espécies generalistas e diminuição das especialistas. Não foram mencionadas hipóteses sobre os mecanismos que poderiam atuar no padrão de mudança na abundância total/ biomassa das comunidades de animais em nenhum dos trabalhos.

Padrões de estrutura da comunidade e mecanismos propostos

Em um total de 56 análises que investigaram a mudança na estrutura de comunidades de animais durante a sucessão, 34 consideraram as comunidades como um todo, sem subdividi-las segundo atributos ecológicos das espécies (Tabela 4). Entre estas, a grande maioria (33) demonstrou mudança na estrutura das comunidades. As demais análises (22) consideraram espécies generalistas (10) e especialistas (10) (de habitat e dieta), espécies endêmicas (uma) e raras (uma), todas encontrando alteração nas estruturas das comunidades (Tabela 4). As medidas de estrutura mais utilizadas foram índices de similaridade, que consideraram a abundância das espécies (46 análises, 18 trabalhos) e dados de presença/ ausência de espécies (10 análises, cinco trabalhos).

Dos trabalhos revisados (23), 15 descrevem alguma expectativa em relação à mudança na estrutura de comunidades, mas apenas um deles atribui essa mudança às diferenças nos atributos de história de vida entre as espécies, propondo um mecanismo relacionado à capacidade de dispersão e amplitude da dieta das espécies (Hilt & Fiedler, 2006). O trabalho propõe ainda que possivelmente (apesar de não testar experimentalmente) as diferenças nas condições microclimáticas durante o gradiente sucessional poderiam influenciar a substituição de espécies e também ser responsável pela presença de espécies exclusivas em áreas de florestas maduras. Por outro lado, o restante dos trabalhos não menciona ou propõe nenhum mecanismo para o padrão de substituição de espécies encontrado desde a introdução até a discussão.

Lacunas e oportunidades

Apesar da região Neotropical possuir o maior número de trabalhos sobre sucessão em comunidades animais em relação a outras regiões zoogeográficas tropicais, há uma grande concentração das análises em um número restrito de grupos animais. Dessa maneira, hoje em dia nosso conhecimento sobre o tema ainda é muito enviesado para aves, mamíferos, formigas, coleópteros e lepidópteros. Em particular, os poucos trabalhos sobre a recuperação da fauna de invertebrados do solo, especialmente a comunidade de anelídeos nativos, dificulta o entendimento de como o uso intenso do solo pode afetar esse grupo, que desempenha papel importante na decomposição e ciclagem de nutrientes e parece ser bastante afetado (Sanchez-De Leon *et al.*, 2003).

Além da ausência de trabalhos sobre a recuperação em diversas comunidades animais, os trabalhos já realizados apresentam problemas em relação a outros aspectos. Discutiremos mais detalhadamente os aspectos relacionados à: 1) base teórica utilizada, 2) ao delineamento amostral e 3) à quantificação da variável sucessão.

No que se referem à base teórica, esta revisão demonstrou que a grande maioria dos trabalhos sobre sucessão em comunidades animais desconsidera os atributos das espécies e são puramente descritivos, não apresentando expectativas sobre os padrões a serem observados. A falta de hipóteses impede que o leitor compreenda, apóie ou critique a visão que o autor tenha sobre o funcionamento do sistema de estudo (Farji-Brener, 2003), e no caso dos trabalhos de recuperação da fauna, está relacionada a não consideração dos atributos ecológicos das espécies. Chama a atenção que quando se consideraram atributos das espécies, as variações nas comunidades de animais foram mais congruentes entre diferentes trabalhos e diferentes grupos da fauna. Portanto, considerar os atributos ecológicos parece ser importante para a compreensão dos padrões associados à recuperação da fauna.

Essa falta de embasamento teórico resultou também na ausência de trabalhos que propõem mecanismos para o padrão de recuperação da fauna. Apesar do número relativamente grande de trabalhos realizados sobre comunidades animais e sucessão de florestas neotropicais, somente um trabalho menciona quais mecanismos podem estar por trás dos padrões observados (Hilt & Fiedler, 2006). Este problema poderia ser resolvido se os autores partissem de expectativas sobre a relação entre os atributos das espécies e os recursos que se alteram durante o processo de sucessão, como

disponibilidade de recursos alimentares, abrigo, condições microclimáticas, mudança nas características estruturais da vegetação e do chão da floresta.

Além da ausência de embasamento teórico, a maioria dos trabalhos apresenta problemas em relação ao delineamento, que não parece ser adequado para os estudos de sucessão em fauna, uma vez que a maioria dos trabalhos alocou seus sítios de amostragem em paisagens fragmentadas, não apresentaram informações sobre o uso de histórico do solo, e não justificaram a alocação dos sítios de amostragem com relação a potenciais fatores de confusão. A alocação dos sítios em paisagens fragmentadas condiciona os resultados a diversos fatores como diferenças na configuração e isolamento nos remanescentes, efeito de borda, presença de matrizes inóspitas a determinadas espécies e distância de áreas fonte (Fahrig, 2003). Devido a sinergia entre estes fatores, os resultados destes trabalhos devem estar enviesados para espécies mais generalistas ou de habitats alterados (Pardini *et al.*, 2009). O conhecimento sobre os distúrbios a que o solo já foi exposto é também fundamental para entender como alguns grupos da fauna são afetados, principalmente aqueles mais associados às características do chão da floresta, como a comunidade de anelídeos nativos (Sanchez-De Leon *et al.*, 2003) e de formigas habitantes do folhiço (Bihn *et al.*, 2008), que parecem se recuperar mais lentamente quando o histórico de uso do solo é mais severo. Assim, estudos futuros sobre a sucessão em comunidades animais devem procurar isolar os efeitos da fragmentação de habitat e da intensidade do uso do solo.

Outra lacuna observada refere-se à maneira como a variável sucessão é quantificada, sendo que a maioria dos trabalhos utilizou uma variável categórica sem definição precisa das categorias, e abordou um gradiente curto, o que, em conjunto, limita o valor dos resultados obtidos. A sucessão é um processo contínuo, que se reflete em uma mudança gradual e complexa da vegetação, o que torna difícil a subdivisão em fases, como descrito por Clements (1916) (sucessão em série). Portanto, quando a sucessão é transformada em uma variável categórica, a chance de detectar a resposta das comunidades diminui. Além disso, a categorização dos estádios de sucessão é frequentemente imprecisa, confusa, arbitrária, com poucos trabalhos utilizando características estruturais, de riqueza ou composição, que tragam confiabilidade e replicabilidade à categorização utilizada.

Essa imprecisão nas definições das categorias pode levar a uma grande dificuldade na comparação dos resultados entre diferentes trabalhos. O trabalho de Clark (1996), que

sugere uma maneira de quantificação de características estruturais para definir estádios sucessionais utilizada e aceita por vários outros trabalhos (Lugo & Brown, 1992; Saldarriaga & Uhl, 1991; Saldarriaga *et al.*, 1988), poderia ser usado para elaboração de categorizações mais precisas e comparáveis. Se a imprecisão acerca da categorização é problemática nos estudos, a ausência de trabalhos que abordem um gradiente longo (abrangendo boa parte da sucessão) também contribui para a limitação dos resultados disponíveis na literatura.

Esta revisão torna evidente a incerteza sobre os padrões, e principalmente sobre os mecanismos, associados à sucessão de comunidades de animais em florestas neotropicais. É fundamental que os estudos futuros levem em consideração as lacunas identificadas nesta revisão, em particular no que se refere ao embasamento teórico e delineamento amostral, para que se avance não só na compreensão dos mecanismos envolvidos, mas também na elaboração de planos de manejo ou de restauração, particularmente importantes diante do cenário atual de perda de florestas tropicais maduras e expansão de florestas secundárias (Prach & Walker, 2011).

Referências bibliográficas

- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*. 6: 1109-1122.
- Barlow, J.; Gardner, T. A.; Araujo, I. S.; Avila-Pires, T. C.; Bonaldo, A. B.; Costa, J. E.; Esposito, M. C.; Ferreira, L. V.; Hawes, J.; Hernandez, M. I. M.; Hoogmoed, M. S.; Leite, R. N.; Lo-man-hung, N. F.; Malcolm, J. R.; Martins, M. B.; Mestre, L. A. M.; Miranda-Santos, R.; Nunes-Gutjahr, A. L.; Overal, W. L.; Parry, L.; Peters, S. L.; Ribeiro-Junior, M. A.; da Silva, M. N. F.; da Silva Motta, C. & Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104: 18555–18560.
- Bowen, M. E.; McAlpine, C. A.; House, A. P. N. & Smith, G. C. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biological Conservation*. 140: 273-296.
- Brown, S. & Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*. 6: 1-32.
- Carvalho, K. S. & Vasconcelos, H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91: 151-157.
- Chaise, J. M. & Leibold, M. A. 1992. Revising the niche concept. *Ecological Niches – Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L. 2009. Chance and determinism in tropical forest succession. In: *Tropical Forest Community Ecology*. Carson, W. P. & Schnitzer, S. A. (Eds.). Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Republic of Panama.
- Clark, D. B. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology*. 12(5): 735-739.
- Clements, F. E. 1928. *Plant Succession and Indicators: A definitive edition of Plant Succession and Plant Indicators*. The H. W. Wilson Company, New York.
- Connell, J. H. & Slayer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. 111(982): 1119-1144.

- Chung, A. Y. C.; Eggleton, P.; Speight, M. R.; Hammond, P. M. & Chey, V. K. 2000. The diversity of beetle assemblages in different habitat types in Sabah, Malaysia. *Bulletin of Entomological Research*. 90: 475-496.
- 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.
- Dunn, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*. 18: 302-309.
- Drury, W. H. & Nisbet, I. C. T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*. 54: 331-368.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial Floristic Composition. A factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*. 4: 412-417.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. & Meritt, D. 1994. Non-flying mammals and landscape changes in the tropical rain-forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*. 17: 229-241.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 34: 487-515.
- FAO. 2010. Global Forest Resources Assessment 2005: Progress Towards Sustainable Forest Management. Food and Agriculture Organization. United Nations, Forestry Paper No 147. Roma.
- Farji-Brener, A. G. 2003. Uso correcto, parcial e incorrecto de los términos hipótesis y predicciones en ecología. *Ecología Austral*. 13: 223-227.
- Farrel, T. M. 1991. Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*. 61:95-113.
- Fauth, J. E.; Bernardo, J.; Camara, M.; Resetarits Jr; Van Buskirk, J. & McCollum, S. A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*. 147: 282-286.

- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 119-124.
- Gardner, T. A; Barlow, J.; Parry, L. W.; Peres, C. A. 2007. Predicting the uncertain future of tropical species in a data vacuum. *Biotropica*. 39:25-30.
- Gleason, H. A. 1927. Further Views on the Succession Concept. *Ecology*. 8: 299-326.
- Grove, S. J. 2002. Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. *Ecological Indicators*. 1: 171-188.
- Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. 148: 185-206.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*. 12: 23-30.
- Hill, J. K.; Hamer, K. C.; Lace, L. A. & Banham, W. M. T. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology*. 32: 754-760.
- Hillers, A.; Veith, M. & Rodelt, M. O. 2008. Effects of forest fragmentation and habitat degradation on west African leaf-litter frogs. *Conservation Biology*. 22: 762-772.
- Hilt, J. K. & Fiedler K. . 2006. Arctiid moth ensembles along a successional gradient in the Ecuadorian montane rain forest zone: how different are subfamilies and tribes? *Journal of Biogeography*. 33: 108-120.
- Huston, M. & Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*. 130:168-198.
- Jones, E. G.; Collins, M. A.; Bagley, P. M. S. & Priede, I. G. 1998. The fate of cetacean carcasses in the deep sea: observations on consumption rates and succession of scavenging species in the abyssal Northeast Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 265: 1119–1127.
- Kneitel, J. M. & Chase, J. M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*. 7: 69-80.

- Lachat, T.; Nagel, P.; Cakpo, Y.; Attignon, S.; Goergen, G.; Sinsin, B. & Peveling, R. 2006. Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. *Forest Ecology and Management*. 255: 27-38.
- Lambert, T. D.; Malcolm, J. R. & Zimmerman, B. L. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy*. 87: 766-776.
- Lawton, J. H.; Bignell, D. E.; Bolton, B.; Bloemers, G. F.; Eggleton, P.; Hammond, P. M.; Hodda, M.; Holt, R. D.; Larsen, T. B.; Mawdsley, N. A.; Stork, N. E.; Srivastava, D. S. & Watt, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*. 391: 72-76.
- Lieberman, M.; Lieberman, D.; Peralta, R. & Hartshorn, G. S. 1995. Canopy closure and distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 11: 161-178.
- Liebsch, D.; Marques, M. C. M. & Goldenberg, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation*, 141: 1717-1725.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of neotropical small mammals. In: *Forest Canopies*. Lowman, M. D. & Nadtorni, N. M. (Eds.). Academic Press. San Diego.
- McCook, L. J. & Chapman, A. R. O. 1991. Community succession following massive ice-scour on an exposed rocky shore: Effects of *Fucus* canopy algae and of mussels during late succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 154: 137-169.
- McCook, L. J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110:115-147.
- MacMahon, J. A. & Holl, K. D. 2001. Ecological restoration: a key to conservation. pages 245-269, In: *Conservation Biology*. Soulé, M. E. & Orians, G. H. (Eds.). Island Press, Washington.

- Naxara, L.; Pinotti, B. T. & Pardini, R. 2009. Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic forest. *Journal of Mammalogy*. 90: 404-415.
- Pacala, S. W. & Rees, M. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *American Naturalist*. 152: 729-737.
- Pardini, R.; Souza, S. M.; Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*. 124: 253-266.
- Pardini, R.; 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: 1178-119
- Pickett, S. T. A. 1976. Succession – evolutionary interpretation. *American Naturalist*. 110: 107-119.
- Pinotti, B. T.; Naxara, L. & Pardini, R. 2011. Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 46: 1-9.
- Prach, K. & Walker, L. R. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 119-123.
- Rees, M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. *Letters to Nature*. 336: 150-152.
- Rees, M.; Condit, R.; Crawley, M.; Pacala, S. & Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*. 293: 650-655.
- Ricklefs, R. E. 1993. *Economia da Natureza*. Rio de Janeiro, Guanabara, Koogan.
- Saldarriaga, J. G. & Uhl, C. 1991. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper rio Negro. In: *Tropical rain forest: regeneration and management*. Gomez-Pompa, A.; Whitmore, T. C. & Hadley, M. (Eds.), Blackwell, New York.

- Saldarriaga, J. G.; West, D. C.; Tharp, M. L. & Uhl, C. 1988. Long-term chronosequence in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*. 76: 938-958.
- Sayer, E. J.; Tanner, E. V. J. & Lacey, A. L. 2006. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. *Forest Ecology and Management*. 229: 285-293.
- Schwarzkopf, L. & Rylands, A. B. 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biological Conservation*. 48: 1-12.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 15: 353-91.
- Stevenson, P. R.; Quiñones, M. J. & Ahumada, J. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*. 32 (3): 533-544.
- Strong, D. R.; Jr.; Simberloff, D.; Abele, L. G. & Thistle, A. B. 1986. In: *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Strong, D. R.; Jr.; Simberloff, D.; Abele, L. G. & Thistle, A. B. (Eds.). Princeton, Princeton University Press.
- Tabarelli, M.; Mantovani, W. & Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*. 91: 119-127.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: *Conservation Biology*. Soulé, M. E (Ed.). Sanderland, Sinauer.
- Tilman, D. 1990a. Constraints and trade-offs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*. 58: 3-15.
- Tilman, D. 1990b. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of plant competition. In: *Perspectives on plant competition*. Grace, J. B. & Tilman, D. (Eds.). Academic Press, San Diego.
- Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats: evaluating matrix quality in an Atlantic Forest landscape. *Landscape Ecology*, 22: 517-530.

- Vargas, A. B.; Mayhe-Nunes, A. J.; Queiroz, J. M.; Souza, G. O. & Ramos, E. F. 2007. Effects of environmental factors on the ant fauna of Restinga community in Rio de Janeiro, Brazil. *Neotropical Entomology*. 36: 28-37.
- Vonesh, J. R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica*. 33: 502-510.
- Yu, D. W. & Wilson, W. B. 2001. The competition-colonization trade-off is dead; long live the competition-colonization trade-off. *The American Naturalist*. 158 (1): 49-63.
- West-Eberhard, M. J. 2003. Quantitative shifts and correlated change. *Developmental Plasticity and Evolution*. New York, Oxford. University Press.
- Williams, S. E.; Marsh, H. & Winter, J. 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology*. 83: 1317–1329.
- Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. 2006a. The uncertain future of tropical forest species. *Biotropica* 38: 443-445.

Tabela 1. Grupos da fauna e variáveis dependentes utilizadas nos 33 trabalhos revisados sobre sucessão em comunidades animais realizados na região Neotropical.

Grupo		Diversidade	Biomassa/ abundância total	Composição/ abundância
Gastrópodes terrestres		1	0	1
Minhocas		1	1	0
Aracnídeos		2	2	1
Gafanhotos		2	2	1
Coleópteros		6	7	4
Borboletas		2	2	3
Mariposas		5	4	4
Dípteras		2	3	1
Abelhas		2	0	1
Cupim		1	0	1
Formigas		10	3	5
Aves		19	16	15
Mamíferos	Terrestres	3	3	5
	Primatas	2	3	1
	Morcegos	5	10	4
Répteis		6	3	4
Anfíbios		2	4	5
Total		71	63	56

Tabela 2. Resultados das 71 análises de diversidade nos 33 trabalhos revisados sobre sucessão em comunidades animais realizados na região Neotropical. Diversidade total das espécies (T), diversidade de espécies generalistas (G), diversidade de espécies especialistas (E), diversidade de espécies endêmicas (End), diversidade de espécies raras (R) e diversidade de espécies comuns (C).

		Aumenta						Diminui						Não se modifica					
Grupo		T	G	E	End	R	C	T	G	E	End	R	C	T	G	E	End	R	C
Gastrópodes terrestres		1																	
Minhocas		1																	
Aracnídeos															1	1			
Gafanhotos															1	1			
Coleópteros		1						2						1	1	1			
Borboletas				1				1											
Mariposas		2						2						1					
Dípteras															1	1			
Abelhas								2											
Cupim		1																	
Formigas		7				1								2					
Aves		2		4	1			1	1	1	1			5		3			
Mamíferos	Terrestres	1							1					1					
	Primatas	2																	
	Morcegos	1		1					1	1				1					
Répteis		3		1					1					1					
Anfíbios				1					1										
Total		22	0	8	1	1		8	5	2	1			12	4	7			

Tabela 3. Resultado das 63 análises de biomassa/ abundância total nos 33 trabalhos revisados sobre sucessão em comunidades animais realizados na região Neotropical. Biomassa/ abundância total das espécies (T), biomassa/ abundância total de espécies generalistas (G), biomassa/ abundância total de espécies especialistas (E), biomassa/ abundância total de espécies endêmicas (End), biomassa/ abundância total de espécies raras (R) e biomassa/ abundância total de espécies comuns (C).

Grupo	Aumenta						Diminui						Não se modifica					
	T	G	E	End	R	C	T	G	E	End	R	C	T	G	E	End	R	C
Gastrópodes terrestres																		
Minhocas							1											
Aracnídeos														1	1			
Gafanhotos														1	1			
Coleópteros							2						3	1	1			
Borboletas								1					1					
Mariposas	2				1		1											
Dípteras													1	1	1			
Abelhas																		
Cupim																		
Formigas	2						1											
Aves	2		3				1	4	1				3		2			
Mamíferos	Terrestres												1					
	Primatas								1									
	Morcegos						1	1	1				1		1			
Anfíbios	1					1					1		1					
Répteis	2												1					
Total	12	1	5		1	1	8	7	3		2		12	4	7			

Tabela 4. Resultado das 57 análises de estrutura da comunidade nos 33 trabalhos revisados sobre sucessão em comunidades animais realizados na região Neotropical. Composição/ abundância de todas as espécies (T), composição/ abundância de espécies generalistas (G), composição/ abundância de espécies especialistas (E), composição/ abundância de espécies endêmicas (End), composição/ abundância de espécies raras (R) e composição/ abundância de espécies comuns (C).

Grupo	Modifica						Não se modifica					
	T	G	E	End	R	C	T	G	E	End	R	C
Gastrópodes terrestres	1											
Minhocas												
Aracnídeos	1											
Gafanhotos	1											
Coleópteros	1	1	1				1					
Borboletas	1	1	1									
Mariposas	3				1							
Dípteras	1											
Abelhas	1											
Cupim	1											
Formigas	5											
Aves	6	4	4	1								
Mamíferos												
Terrestres	3	1	1									
Primatas	1											
Morcegos	2	1	1									
Anfíbios	2	1	1									
Répteis	3	1	1									
Total	33	10	10	1	1		1

Figura 1. Proporção do número total de trabalhos publicados sobre sucessão em comunidades de animais, e proporção do total de cobertura de floresta tropical remanescente no globo, entre regiões zoogeográficas tropicais.

Figura 2. Número de artigos sobre sucessão em comunidades animais realizados na região Neotropical (barras em cinza escuro) e demais regiões zoogeográficas tropicais (barras em cinza claro) por ano.

Anexo 1

- Andresen E. 2008. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in Western Mexico. *Journal of Insect Conservation*. 12: 639-650.
- Avila-Cabadilla, L. D.; Stoner, K. E.; Henry, M. & Anorve, M. Y. A. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*. 256: 986-996.
- Bandeira, A. G. & Vasconcellos, A. 2002. A quantitative survey of termites in a gradient of disturbed highland forest in northeastern Brazil (Isoptera). *Sociobiology*. 39: 429-439.
- Barlow, J.; Gardner, T. A.; Araujo, I. S.; Avila-Pires, T. C.; Bonaldo, A. B.; Costa, J. E.; Esposito, M. C.; Ferreira, L. V.; Hawes, J.; Hernandez, M. I. M.; Hoogmoed, M. S.; Leite, R. N.; Lo-man-hung, N. F.; Malcolm, J. R.; Martins, M. B.; Mestre, L. A. M.; Miranda-Santos, R.; Nunes-Gutjahr, A. L.; Overal, W. L.; Parry, L.; Peters, S. L.; Ribeiro-Junior, M. A.; da Silva, M. N. F.; da Silva Motta, C. & Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104: 18555–18560.
- Becker, C. D. & Agreda, A. 2005. Bird community differences in mature and second growth Garua forest in Machalilla National Park, Ecuador. *Ornitologia Neotropical*. 16:3, 297-319.
- Belshaw, R. & Bolton, B. 1993. The effect of forest disturbance on the leaf-litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation*. 2: 656-666.
- Bihn, J. H.; Gebauer, G. & Brandl, R. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*. 91: 782-792.
- Bihn, J. H.; Verhaagh, M.; Brändle, M. & Brandl, R. 2008. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation*. 141: 733-743.

- Borges, S. H. 2007. Bird assemblages in secondary forests developing after slash-and-burn agriculture in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*. 23: 469-477.
- Calderon-Mandujano, R. R.; Galindo-Leal C. & Cedeño-Vázquez, J R. 2008. Habitat use by reptiles in successional stages of tropical forests of Campeche, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana Nueva Serie*. 24: 95-114.
- Castillo, M. L. & Lobo, J. M. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 1257-1269.
- Baños, J. C. B. & Lopez-Mata, L. 2001. Abundance and temporal distribution of birds in a deciduous tropical rain forest in central Veracruz, Mexico. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología*. 72: 259-283.
- Silva, M. D.; Ramalho, M.; Florence, C. T.; Leao, P. C. G.; Oliveira, J. P. L.; Monteiro, D.; Rosa, J. F. & Almeida, M. E. 2008. Spatial heterogeneity and diversity of Meliponini bees in the Atlantic rainforest (RPPN of Michelin, Bahia). *Sitientibus Serie Ciencias Biológicas*. 8: 298-301.
- Diaz, I. A.; Armesto, J. J.; Reid, S.; Sieving, K. E. & Willson, M. F. 2005. Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forests of Chiloe' Island, Chile. *Biological Conservation*. 123: 92-101.
- Doblas-Miranda, E; Wardle, D. A.; Peltzer, D. A. & Yeates, G. W. 2008. Changes in the community structure and diversity of soil invertebrates across the Franz Josef Glacier chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry*. 40: 1069-1081.
- dos Santos, S. B. & Monteiro, D. P. 2001. Composition of terrestrial gastropods in two areas of the Center to Environmental Studies and Sustainable Development (CEADS), Vila Dois Rios, Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brazil: A preliminary study. *Revista Brasileira de Zoologia*. 18: 181-190.
- Ficetola, G. F; Furlani, D.; Colombo, G.; De Bernardi, F. 2008. Assessing the value of secondary forest for amphibians: Eleutherodactylus frogs in a gradient of forest alteration. *Biodiversity and Conservation*. 17: 2185-2195.

- Furlani, D.; Ficetola, G. F.; Colombo, G.; Ugurlucan, M. & De Bernardi, F. 2009. *Zoological Science*. 26: 197-202.
- Gardner T. A.; Barlow J.; Parry L. W. & Peres C. A. 2007. Predicting the uncertain future of tropical species in a data vacuum. *Biotropica* 39:25-30.
- Herrera-Montes, A. & Brokaw, N. 2010. Conservation value of tropical secondary forest: A herpetofaunal perspective. *Biological Conservation*. 143: 1414-1422.
- Hilt, N.; Brehm, G. & Fiedler, K. 2006. Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 2155-166.
- Hilt, N. & Fiedler, K. 2005. Diversity and composition of Arctiidae moth ensembles along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Diversity and Distributions*. 11: 387-398.
- Hilt, N. & Fiedler, K. 2006. Arctiid moth ensembles along a successional gradient in the Ecuadorian montane rain forest zone: how different are subfamilies and tribes. *Journal of Biogeography*, 33: 108-120.
- Luja, V. H.; Herrando-Perez, S.; Gonzalez-Solis, D. & Luiselli, L. 2008. Secondary Rain Forests are not Havens for Reptile Species in Tropical Mexico. *Biotropica*, 40: 747-757.
- Neves, F. S.; Braga, R. F.; do Espirito-Santo, M. M.; Delabie, J. H. C.; Fernandes, G. W. & Sanchez-Azofeifa, G. A. 2010. Diversity of Arboreal Ants In a Brazilian Tropical Dry Forest: Effects Of Seasonality and Successional Stage. *Sociobiology*, 56: 177-194.
- Noriega, J. A.; Realpe, E. & Fagua, G. 2007. Diversity of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in a gallery forest of three successional stages. *Universitas Scientiarum*, 12: 51-63.
- O'Dea, N. & Whittaker, R. J. 2007. How resilient are Andean montane forest bird communities to habitat degradation? *Biodiversity and Conservation*, 16: 1131-1159.
- Pardini, R.; Faria, D.; Accacio, G. M.; Laps, R. R.; Mariano, E.; Paciencia, M. L. B.; Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining biodiversity in the

- Atlantic forest: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation*. 142: 1178-119.
- Parry, L.; Barlow, J. & Peres, C. A. 2007. Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*. 23: 653-662.
- Reis, Y. T. & Cancellato, EM. 2007. Termite (Insecta, Isoptera) richness in primary and secondary Atlantic Forest in southeastern Bahia. *Iheringia Serie Zoologia*, 97: 229-234.
- Renner, S. C.; Waltert, M. & Muhlenberg, M. 2006. Comparison of bird communities in primary vs. Young secondary tropical montane cloud forest in Guatemala. *Biodiversity and Conservation*, 15: 1545–1575.
- Sanchez-De Leon, Y.; Zou, X. M.; Borges, S. & Ruan, H. H. 2003. Recovery of native earthworms in abandoned tropical pastures. *Conservation Biology*, 17: 999-1006.
- Schonberg, L. A.; Longino, J. T.; Nadkarni, N. M.; Yanoviak, S. P. & Gering, J. C. 2004. Arboreal ant species richness in primary forest, secondary forest, and pasture habitats of a tropical montane landscape. *Biotropica*, 16: 402-409.
- Silva, R. R.; Feitosa, R. S. M. & Eberhardt, F. 2007. Reduced ant diversity along a habitat regeneration gradient in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*. 240: 61-69.
- Smith, A. L.; Ortiz, J. S. & Robertson, R. J. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan peninsula, Mexico. *Acta Biologica Colombiana*, 12: 43-55.
- Sorensen, T. C. & Fedigan, L. M. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation*, 92: 227–240.
- Vasconcelos, H. L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of groundforaging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 8: 409–420.

Wilkie, K. T. R.; Mertl, A. L. & Traniello, J. F. A. 2009. Diversity of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in primary and secondary forests in Amazonian Ecuador. *Myrmecological News*. 12: 139-147.

Capítulo 2

RECUPERAÇÃO DA COMUNIDADE DE PEQUENOS MAMÍFEROS ENTRE ESTÁDIOS SUCESSIONAIS DA MATA ATLÂNTICA

Introdução

As atividades humanas, como a exploração seletiva das matas para a extração de madeira, o fogo e a derrubada da cobertura vegetal para a formação de pastagens ou de outras culturas, vêm reduzindo e alterando as florestas tropicais, principalmente as áreas de florestas maduras (Wright & Muller-Landau, 2006a). Somando-se ao abandono de áreas desmatadas, estas atividades têm resultado na formação de mosaicos de florestas que variam quanto à heterogeneidade e complexidade da vegetação e na expansão de florestas secundárias (Wright, 2005). Apesar da diminuição das taxas de desmatamento das florestas tropicais nos últimos anos (Wright & Muller-Landau, 2006b), mais da metade das áreas remanescentes são compostos de áreas degradadas ou de vegetação secundária (Wright, 2010; Wright, 2005).

Devido à grande extensão que ocupam, recentemente vários autores têm discutido a importância destas florestas secundárias para a conservação da biodiversidade na região tropical (Gibson *et al.*, 2011; Chazdon *et al.*, 2009; Brook *et al.*, 2006; Wright e Miller-Landau, 2006b). Por um lado, florestas secundárias podem ser crucialmente importantes, por poderem adquirir características de floresta madura no médio-longo prazo, diminuindo a chance de extinção causada pelo declínio de florestas maduras (Wright & Miller-Landau, 2006a). Por outro lado, essas áreas de florestas secundárias podem ser depauperadas, dominadas por espécies generalistas, e assim não seriam adequadas como habitat para muitas espécies, abrigando menor diversidade (Brook *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007). Deste ponto de vista, florestas maduras seriam insubstituíveis para a manutenção da biodiversidade tropical (Gibson *et al.*, 2011).

A importância das florestas secundárias, apesar de muito debatida, ainda não é satisfatoriamente compreendida (Bowen *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2007). O processo de sucessão da vegetação é dependente de fatores como histórico e intensidade de uso da terra (Bowen *et al.*, 2007), proximidade a remanescentes de florestas maduras (Chazdon *et al.*, 2009), quantidade de nutrientes do solo (DeWalt *et al.*, 2003), e espécies presentes no banco de sementes (Guariguata & Ostertag, 2001). No entanto, certos aspectos estruturais e funcionais da vegetação apresentam padrões recorrentes de recuperação tanto em florestas tropicais (Guariguata & Ostertag, 2001), como em florestas temperadas (Chazdon, 2008).

As mudanças estruturais/ funcionais estão relacionadas a uma substituição de espécies de plantas com atributos ecológicos distintos, que por sua vez está associada a demandas conflitantes (*trade-offs*) na alocação de recursos para diferentes funções de um organismo, de tal forma que a alocação em uma função implica em prejuízo à outra. As espécies que se estabelecem no início necessitam de incidência frequente de luz para se desenvolverem, possuem crescimento rápido, alta fecundidade e ciclo de vida curto. Ao contrário, as espécies adaptadas às fases mais avançadas são plantas tolerantes à sombra, com crescimento lento, baixa fecundidade e ciclo de vida longo (Kneitel & Chase, 2004; Amarasake, 2003; McCook, 1994; Rees, 1993; Tilman, 1990b; Tilman, 1990b; Huston & Smith, 1987).

Assim, no início do processo de sucessão, há grande disponibilidade de recursos (por exemplo, luz) e a alocação de recursos pelas plantas é direcionada principalmente para o crescimento dos tecidos jovens, resultando em produtividade primária líquida alta (Guariguata & Ostertag, 2001). Já durante as fases mais avançadas, quando os recursos são mais escassos, estes passam a ser investidos para formação e crescimento de componentes estruturais, como troncos e raízes (Guariguata & Ostertag, 2001). Nestas fases, a produtividade primária líquida é menor, mas a biomassa vegetal é grande, resultando em maior complexidade vertical (e.g., estratos da floresta) e horizontal (e.g., presença frequente de clareiras) (Clark, 1996), e há maior diversidade de plantas (Letcher & Chazdon, 2009; Guariguata & Ostertag, 2001). Além disso, o acúmulo de biomassa altera a estrutura do chão da floresta em termos de quantidade e altura da serrapilheira, afetando a ciclagem de nutrientes (Uhl & Jordan, 1984).

Embora vários trabalhos tenham mostrado que para vários grupos da fauna também há uma mudança na composição e aumento diversidade durante a sucessão em florestas tropicais (Pardini *et al.*, 2009; Bowen *et al.*, 2007; Dunn, 2004; Barlow *et al.*, 2007), os mecanismos por trás destes padrões não foi estudado. Por um lado, é de se supor que a diminuição da produtividade primária líquida durante o processo de sucessão crie um gradiente de disponibilidade de recursos para a fauna, similar ao gradiente de disponibilidade de luz que se observa durante o processo para as plantas. Nas fases mais iniciais, a maior produtividade primária líquida está associada à maior biomassa de frutos (Stevenson *et al.*, 2000; DeWalt *et al.*, 2003) e, devido a um efeito *bottom-up*, também à maior biomassa de artrópodes (Malcolm, 1997, Carvalho & Vasconcelos, 1999, Lambert *et al.*, 2006; Pinotti *et al.*, 2011). Além disso, predominam plantas com

folhas mais palatáveis, uma vez que nessa fase as plantas alocam pouco recurso para aquisição de mecanismos de defesa químicas como metabólitos secundários (e.g., alcaloides, taninos e glicosídeos) e de defesas físicas (e.g., lignina, espinhos) (Lambers *et al.*, 2008; Herms & Mattson, 1992). Esta mudança na disponibilidade de recursos para a fauna pode assim levar a uma alteração na estrutura de comunidades animais associada a demandas conflitantes, análoga a que se conhece para as comunidades de plantas: uma diminuição da abundância de espécies adaptadas a muitos recursos e aumento de abundância das espécies adaptadas a ambientes menos produtivos. Por outro lado, durante a sucessão, o acúmulo de biomassa vegetal e consequentemente aumento da complexidade estrutural (vertical e horizontal) e da diversidade de espécies de plantas é apontado como responsável por uma maior diversidade de espécies animais (Malcolm, 1995), o que sugere que o mecanismo responsável esteja associado à oportunidade para partição de nicho.

Os trabalhos que avaliaram as mudanças em comunidades animais durante a sucessão encontraram que a riqueza de espécies se recupera relativamente rápido, em alguns casos, podendo atingir valores comparáveis ao de florestas maduras em 20 a 40 anos (Dunn, 2004). Por outro lado, a estrutura da comunidade demora mais tempo para se recuperar, havendo um padrão de diminuição na abundância de espécies generalistas ou características de biomas abertos, e um aumento de espécies especialistas de floresta (Pardini *et al.*, 2009; Umetsu & Pardini, 2007; Barlow *et al.*, 2007; Pardini *et al.*, 2005; Dunn, 2004). No entanto, em comparação à ecologia vegetal, os estudos de fauna têm dado pouca ênfase à compreensão dos fatores e mecanismos responsáveis por estas mudanças (capítulo 1).

Neste trabalho investigamos as mudanças na comunidade de pequenos mamíferos entre estádios sucessionais da Mata Atlântica na Reserva Florestal do Morro Grande, SP, a fim de verificar a quais dos dois principais mecanismos propostos acima elas seriam congruentes. Se o que direciona a mudança na comunidade são principalmente demandas conflitantes associadas ao gradiente de disponibilidade de recursos, então espera-se uma substituição de espécies de pequenos mamíferos, e consequentemente uma mudança na estrutura e/ ou composição da comunidade. Neste caso, espera-se também um aumento de riqueza nos estádios intermediários de sucessão, devido à possibilidade de coexistência das espécies adaptadas aos extremos do gradiente. Por outro lado, se o que direciona a mudança na comunidade estiver relacionado à

possibilidade de partição de nicho associada ao aumento de diversidade de recursos, espera-se um aumento na riqueza da comunidade de pequenos mamíferos nas fases mais avançadas do processo, e um aninhamento da comunidade de estádios mais jovens em relação às comunidades de estádios mais tardios.

Métodos

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Florestal do Morro Grande (23°39'-23°48'S, 47°01'-46°55'W), município de Cotia, São Paulo, um dos maiores remanescentes florestais do Planalto Atlântico Paulista, com cerca de 9400 ha de Mata Atlântica contínua à Serra Mar, em altitudes que variam de 860 a 1075 m (Metzger *et al.*, 2006). O clima predominante é Cfb, temperado quente e úmido, a temperatura varia de 16,5 a 20,5 °C na época mais fria e seca e de 20,7 a 23,5 °C na época mais quente e úmida (Metzger *et al.*, 2006). A precipitação anual média é de 1339 mm, sendo que a média do mês mais seco oscila entre 30 - 60 mm, enquanto a do mês mais quente varia de 150 - 200 mm (Metzger *et al.*, 2006). Apesar de haver uma sazonalidade na região, com uma diminuição na pluviosidade e temperaturas médias entre os meses de abril e agosto, não há déficit hídrico e as variações de precipitação não são suficientes para caracterizar um clima com estação seca marcada (Metzger *et al.*, 2006). A vegetação predominante da Reserva é a Floresta Ombrófila Densa Montana, com contribuições da Floresta Estacional Semidecidual e das florestas mistas com Araucária, todas pertencentes ao domínio da Mata Atlântica (Catharino *et al.*, 2006).

A região da Reserva vem sendo explorada desde a época da colonização do Brasil. No entanto, o desmatamento mais extenso ocorreu junto com a ocupação do território paulista, a partir do século XVII, quando a região servia como via de acesso entre São Paulo, Sorocaba e Itú. No início do século XX a região de Cotia já era conhecida pelo predomínio de propriedades agrícolas de médio porte. Essas propriedades, entretanto, ocupavam pequenas áreas, sendo que a maior parte das terras era mantida sob forma de capoeira (pousio) ou então como áreas de pastagens. Com o passar do tempo, essas atividades cederam espaço à necessidade de abastecimento das grandes cidades e com isso houve uma intensificação das atividades agrícolas. O uso intenso do solo resultou no seu desgaste propiciando a expansão das atividades de extração de lenha e carvão,

como alternativa econômica. Grande parte das florestas atuais da região de Cotia estabeleceu-se após o período de extração de madeira. Outras áreas foram completamente desmatadas e algumas manchas permaneceram pouco perturbadas.

A Reserva foi criada através da Lei Estadual n. 1.949 de 04 de abril de 1979, com a destinação específica de preservação da flora e da fauna e proteção aos mananciais (SABESP, 1997). No entanto, a supressão das atividades humanas na área da Reserva ocorreu muito antes, após a desapropriação das terras para construção de reservatórios para abastecimento público, no início do século XX, há cerca de 90 anos (Metzger *et al.*, 2006). Dessa maneira, a Reserva é atualmente composta por um mosaico de florestas em diferentes estádios de sucessão, e hoje representa uma das poucas áreas com predomínio de florestas em estágio médio e avançado de sucessão na região de Cotia (Metzger *et al.*, 2006). Apresenta um dos mais altos índices de diversidade de plantas do Estado de São Paulo (Catharino *et al.*, 2006), sendo as famílias mais representativas Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Euphorbiaceae e Sapindaceae e Sapotaceae (Catharino *et al.*, 2006).

Delineamento amostral

A classificação da vegetação nativa da área de estudo em diferentes estádios sucessionais foi realizada de acordo com a legislação Brasileira, resoluções nº 10 e 1 do CONAMA, de 19/10/1993 e 31/01/1994, respectivamente, e a resolução conjunta SMA/IBAMA/SP-1 de 17/02/1994. Essas resoluções definem os estádios sucessionais para Mata Atlântica a partir da fisionomia da vegetação (principalmente altura e distribuição diamétrica das árvores, ocorrência de lianas, epífitas, árvores emergentes) e alguns indicadores de composição florística. Para tanto, foi realizado inicialmente um mapeamento de diferentes fisionomias a partir de fotografias aéreas (Pinotti 2010). Posteriormente, foram realizadas viagens a campo para checar o mapeamento em 64 pontos da Reserva. Nessas áreas foram anotadas características da vegetação associadas ao estabelecido na legislação, como a altura do dossel, distribuição diamétrica das árvores, quantidade e tamanho das aberturas do dossel, quantidade de epífitas, quantidade de palmeiras no sub-bosque, quantidade de bambus e densidade da folhagem no sub-bosque

O mapeamento das fisionomias foi feito a partir dos padrões de granulometria em pares de fotografias aéreas (anos de 1994 e 1995; 1:25.000) observadas em estereoscópio de espelho (Wild 64), em uma zona de 1 km ao redor das estradas da Reserva, sobre um

fotomosaico digitalizado e georreferenciado (Pinotti, 2010). O mapa de cobertura do solo resultante contém 10 classes, incluindo quatro estádios sucessionais (Figura 1).

A maior parte da área mapeada da Reserva é coberta por vegetação nativa em estágio médio, médio/ avançado e avançado, que juntas correspondem a 92,53% (Pinotti, 2010). As manchas em estágio médio/ avançado e avançado foram mapeadas por toda a sua extensão, mesmo que ultrapassassem a zona de 1 km ao redor das estradas, para permitir o cálculo do tamanho das manchas.

A Reserva é cortada por uma estrada de ferro dividindo-a em duas porções, norte e sul, as quais apresentam diferenças no grau de isolamento, já que a porção sul está conectada a matas em áreas privadas e em unidades de conservação (Barbosa & Nunes, 2000). Além disso, observamos ao sul da ferrovia maior proporção de matas em estágio avançado (29,31%) do que ao norte (3,36%) (Figura 1) e altitudes mais elevadas (entre 950 a 1075 m), em comparação a parte norte que apresenta altitudes que vão de 860 a 900 m (Metzger *et al.*, 2006). Dessa forma decidimos alocar metade dos pontos de amostragem na parte norte e metade na parte sul.

Para a escolha dos sítios de amostragem, consideramos as áreas em estágio médio, médio/ avançado e avançado, que representam a maior parte da Reserva. Foram selecionadas para o estudo as maiores manchas de mata em estágio médio/ avançado e avançado (> 5 ha). Uma vez que as matas em estágio médio são contínuas, não formando manchas, para a escolha dos sítios construímos uma grade de pontos com 100 m de espaçamento e sorteamos 10 sítios de amostragem. Portanto, as 28 unidades de amostragem estão distribuídas em três estádios de sucessão: 10 em estágio médio, oito em estágio médio/ avançado e 10 em estágio avançado. Todos os sítios estão a uma distância mínima de 500 m uns dos outros, de 100 m da borda de contato com outros tipos de mata ou de estradas, e de 50 m a corpos d'água, de maneira a controlar o efeito desses fatores de confusão.

Coleta de dados

Em cada sítio de amostragem foi estabelecida uma parcela de 100 x 70 m onde as variáveis da estratificação vertical da vegetação e da comunidade de pequenos mamíferos foram coletadas (Figura 2).

Estratificação vertical da vegetação

O acúmulo de biomassa e consequentemente aumento dos estratos da floresta é uma das principais características do processo de sucessão em florestas tropicais (Clark, 1996). Deste modo, para incluir uma variável que sintetizasse essas mudanças de maneira contínua, coletamos dados sobre a estratificação vertical da vegetação em cada sítio de amostragem.

Para tanto, utilizamos uma modificação do método descrito por Malcolm (1995). Em 24 pontos por sítio de amostragem, um no início e outro no fim de 12 transecções de 15 m (Figura 2), utilizamos uma vara de 3 m como mira para o estabelecimento de uma coluna imaginária de cerca de 15 cm de diâmetro, onde a altura do limite inferior e superior das faixas cobertas por vegetação foram anotados utilizando um telêmetro. Calculamos o comprimento preenchido por vegetação nos diferentes estratos da floresta (0-1 m, 1-5 m, 5-10 m, 10-15 m, 15-20 m, 20-25 m, e assim por diante) para cada ponto de amostragem. Para cada um dos sítios, foi calculada a média da metragem ocupada por vegetação em cada estrado entre os 24 pontos. Os dados de estratificação vertical da vegetação foram coletados em todos os sítios em janeiro de 2008.

Pequenos mamíferos

Em cada sítio de amostragem, foi instalada uma linha central de armadilhas de interceptação e queda com 60 m de comprimento, contendo sete baldes de 60 L distantes 10 m um do outro e ligados por cercas-guia de 50 cm de altura. Distanto 20 m desta linha central, foram instaladas 2 linhas de 80 m com 9 armadilhas de contenção viva (*shermans*) cada, distantes 10 m uma da outra. Uma armadilha *sherman* foi instalada 10 m do primeiro e do último balde, completando assim 20 armadilhas *shermans* por sítio de amostragem (Figura 2). As armadilhas *shermans* foram instaladas no sub-bosque e iscadas com uma mistura de pasta de amendoim, banana, sardinha e fubá. O emprego dos dois tipos de armadilhas teve por objetivo aumentar a eficiência na captura das espécies de pequenos mamíferos que possuem diferentes hábitos locomotores.

Entre novembro de 2007 a abril de 2008, foram realizadas três sessões de captura de cinco dias cada em cada sítio. Em cada sessão, sete sítios foram amostrados simultaneamente, de maneira que todos os 28 sítios foram amostrados no período de um mês. Os indivíduos capturados foram identificados, pesados, medidos, tiveram o sexo e

condição reprodutiva inspecionada, e foram marcados com brincos metálicos (Fish and small animal tag-size 1 – National Band and Tag Co., Newport, Kentucky), de forma a evitar a contagem redundante. Aqueles espécimes que apresentaram identificação duvidosa ou os indivíduos que morreram foram coletados para posterior identificação.

Dos 28 sítios de amostragem, um foi excluído da análise devido à predação frequente dos animais capturados nas armadilhas por gambás (*Didelphis aurita*) e bandos de quatis (*Nasua nasua*). Em outros dois sítios não foi possível prosseguir com a amostragem por motivo de segurança, e, de um total de três sessões apenas duas sessões foram finalizadas. Dessa maneira os dados referentes às variáveis da comunidade de pequenos mamíferos (riqueza e estrutura) e estrutura da floresta (estratificação vertical da vegetação) serão apresentados para 27 sítios de amostragem (10 em estágio médio, oito em estágio médio/ avançado e 9 em estágio avançado).

Análises de dados

Variáveis independentes

Os dados referentes a metragem ocupada por vegetação nos diferentes estratos da floresta foram utilizados em uma análise de componentes principais (PCA). Os escores dos sítios no primeiro eixo desta análise foram utilizados como uma variável independente contínua, que sintetiza as principais mudanças estruturais que ocorrem durante o processo de sucessão (Guariguata & Ostertag, 2001; Clark, 1996). Além desta variável contínua, utilizamos também a variável categórica estádios de sucessão (estádio médio, médio/ avançado e avançado).

Variáveis dependentes

Riqueza

Para padronizar o esforço de amostragem, calculamos para cada sítio a média entre o número de espécies encontradas em cada uma das sessões de amostragem (duas ou três).

Estrutura e composição da comunidade

Consideramos para a estrutura da comunidade uma matriz com a abundância das espécies em cada sítio de amostragem. Como o esforço de amostragem foi desigual entre os sítios, a abundância de cada espécie foi calculada como a média do número de indivíduos entre as sessões de amostragem (duas ou três). Para a composição da comunidade, utilizamos uma matriz de presença/ ausência das espécies nos sítios.

Para sintetizar a variação na estrutura e composição da comunidade entre sítios, calculamos as distâncias entre os sítios, utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis, e realizamos análises de ordenação *non-metric multidimensional scaling* (MDS). A análise MDS possibilita a visualização em dimensões reduzidas da matriz de dados primários que é multidimensional (Clarke, 1993).

Análises estatísticas

Para investigar se a riqueza de pequenos mamíferos aumenta durante a sucessão (como sugere a hipótese relacionada à partição de nicho), utilizamos uma análise de variância (ANOVA) com a variável estádios de sucessão, e uma regressão linear simples com a variável PCA1.

Para investigar se o conjunto de espécies dos estádios mais iniciais (médio e médio/avançado) é um sub-conjunto das espécies no estágio avançado (como sugere a hipótese relacionada à partição de nicho), realizamos uma análise de aninhamento. Para determinar o máximo grau de aninhamento utilizamos o índice de NODF na matriz de presença/ ausência de espécies nos sítios (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Os sítios foram comparados par a par, para calcular a porcentagem de espécies comuns entre os pares. A média destes valores de percentagem entre pares de sítios foi calculada para a matriz de dados e comparada com as médias geradas após permutação (Almeida-Neto *et al.*, 2008).

Para investigar se a estrutura ou composição da comunidade se altera durante a sucessão (como sugere a hipótese relacionada às demandas conflitantes), utilizamos as variáveis independentes (estádios e PCA1) em análises de ordenação MDS sem restrição (*unconstrained*). Para verificar a correlação da variável PCA1 com a estrutura e composição da comunidade, utilizamos uma função que ajusta essa variável às distâncias de Bray-Curtis, de maneira que a direção do vetor da variável no gráfico do MDS indica a direção do gradiente de variação da mesma e o seu comprimento é a proporção da correlação entre a variável e a ordenação (Oksanen *et al.*, 2007). Para a variável estádios, foi utilizada a matriz de dissimilaridades de cada ordenação (estrutura e composição) na análise “multiple response permutation procedure” (MRPP), que permite comparar entre os estádios o valor médio das distâncias observadas e das distâncias gerados por permutação (Biondini *et al.*, 1988). Em ambas as análises o valor de significância foi baseado em 1000 permutações.

Todas as análises, exceto a análise de aninhamento, foram realizadas utilizando o programa R (R.10.1, The R Foundation for Statistical Computing, 2009, Viena, Austria). Utilizamos funções fornecidas pelos pacotes “vegan” do R (Oksanen et al., 2007). Para a análise de aninhamento utilizamos o software ANINHADO (Guimarães & Guimarães, 2006).

Resultados

Foram capturados 633 indivíduos de 25 espécies de pequenos mamíferos, sendo oito marsupiais e 17 roedores. A espécie *Monodelphis americana* e *M. scalops* são espécies crípticas e de difícil identificação, tendo sido analisadas conjuntamente. Dentre as 25 espécies, 20 possuem distribuição restrita a Mata Atlântica, 14 são terrestres e 10 são arborícolas (Tabela 1). As espécies com maior número de capturas foram *Delomys sublineatus*, *Marmosops incanus*, *Oligoryzomys nigripes*, *Akodon montensis* e *Euryoryzomys russatus*. Entre elas, as espécies *Delomys sublineatus* e *Marmosops incanus* ocorreram em 25 e 26 sítios, respectivamente, e foram mais abundantes nos sítios em estágio avançado de sucessão. De maneira contrária, *Oligoryzomys nigripes* e *Akodon montensis*, que ocorram em 23 e 24 sítios, respectivamente, foram mais abundantes nos sítios em estágio médio de sucessão (Tabela 1). O número total de espécies capturadas em cada estágio variou pouco (18 ou 19, Tabela 1).

O primeiro eixo da Análise de Componentes Principais (PCA) explicou 38% da variação dos dados de estratificação vertical da vegetação. Esse eixo representa um gradiente de diminuição da densidade da vegetação nos estratos inferiores e aumento na densidade da vegetação nos estratos superiores. Do lado esquerdo do gráfico está a maioria dos sítios em estágio médio de sucessão e, do lado direito, a maioria dos sítios em estágio avançado, sendo que há uma sobreposição mais evidente dos sítios em estágio médio/ avançado com os sítios em estágio médio. (Figura 3).

A riqueza de pequenos mamíferos não foi influenciada pela sucessão quando se considera a variável categórica ($F=1,01$; $GL=24$; $p=0,37$), ou a variável contínua ($R^2=0,02$; $GL= 25$; $p=0,45$) (Figura 4A, 4B). No entanto, os valores mais altos foram observados em dois sítios do estágio intermediário (médio/ avançado) (Figura 4A). Houve aninhamento entre os sítios de amostragem quanto à presença das espécies ($p< 0,001$). No entanto, este aninhamento não está associado aos estádios sucessionais. Isto

é, sítios do mesmo estágio não estão agrupados na planilha ordenada de maneira a obter o máximo aninhamento entre os sítios (Figura 5).

Também não houve influência da sucessão sobre a estrutura (variável categórica: $p=0,36$; variável contínua: $p=0,19$) ou a composição da comunidade (variável categórica: $p=0,16$; variável contínua: $p=0,51$) (Figura 6). No entanto, a diferenciação da comunidade entre estágios é maior quando se considera a abundância (estrutura) do que a presença/ ausência das espécies (composição) (Figura 6). É possível perceber que há um aumento na abundância de *Delomys sublineatus*, *Rhipdomys mastacalis*, *Euryoryzomys russatus* e *Juliomys pictipes*, e uma diminuição da abundância de *Akodon montensis* e *Marmosa paraguayana*, dos estágios mais iniciais para os mais avançados de sucessão (Figura 6).

Discussão

Não detectamos um padrão forte e claro de aumento de riqueza ou de substituição de espécies de pequenos mamíferos ao longo do processo de sucessão. No entanto, não só a riqueza desta comunidade é maior em dois sítios do estágio intermediário (médio/ avançado), como a estrutura é um pouco mais associada aos estágios de sucessão do que a composição, e a abundância de algumas espécies se altera durante o processo.

Estes resultados sugerem que demandas conflitantes que levem a maior abundância de algumas espécies nos extremos - e um pico de riqueza no meio - do gradiente ambiental associado à sucessão é um mecanismo mais plausível para a recuperação da fauna de pequenos mamíferos do que a maior oportunidade de partição de nicho nos estados mais avançados. Entretanto, este mecanismo parece ser importante para um conjunto pequeno de espécies, não se refletindo na estrutura desta comunidade de animais como um todo.

Assim, nossos resultados indicam que as mudanças faunísticas durante o processo de sucessão podem ser sutis e associadas mais a variações de abundância de algumas espécies do que de composição ou riqueza. As variações relacionadas à abundância das espécies sugerem que existam dois grupos com respostas contrárias ao gradiente sucessional, com o aumento de um grupo de espécies (*D. sublineatus*, *R. mastacalis*, *E. russatus* e *J. pictipes*) e diminuição de outro (*A. montensis* e *M. paraguayana*). Se as demandas conflitantes parecem ser o mecanismo mais plausível para explicar essas mudanças, é de se esperar que as espécies que aumentam em abundância durante a

sucessão sejam mais eficientes na utilização de recursos limitados. Em contrapartida, as espécies que diminuem em abundância se beneficiariam de ambientes onde há maior disponibilidade de recursos. Embora outros trabalhos que investigaram a recuperação da fauna durante a sucessão em florestas tropicais encontraram um padrão similar de dominância de certas espécies em diferentes fases da sucessão (Pardini *et al.*, 2009; Barlow *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2007; Dunn, 2004; Lawton, 1998), poucos trabalhos analisaram os atributos ecológicos das espécies ou os fatores associados a essas mudanças (capítulo 1).

Em trabalho realizado na mesma área de estudo e com parte do mesmo conjunto de dados (pequenos mamíferos terrestres), Pinotti (2010) encontrou que os roedores terrestres *D. sublineatus* e *E. russatus*, que aumentam em abundância, e *A. montensis*, que diminui em abundância, nos estádios mais avançados respondem prioritariamente à diminuição da disponibilidade de recursos alimentares (frutos e artrópodes) e secundariamente ao aumento da complexidade do chão da floresta. Isto sugere que demandas conflitantes associadas ao gradiente de disponibilidade de recursos é de fato o mecanismo responsável pela variação na abundância dessas espécies.

Já para os roedores arborícolas, *J. pictipes* e *R. mastacalis* que aumentam em abundância, e o marsupial *M. paraguayana* que diminui em abundância, durante a sucessão, embora resultados semelhantes tenham sido observados em outros estudos (Rossi, 2011), não existem trabalhos com o objetivo específico de avaliar a mudança na abundância dessas espécies durante a sucessão. A inexistência deste tipo de trabalho impede o entendimento de quais fatores e atributos estão por trás da recuperação de espécies que utilizam os estratos superiores da floresta durante a sucessão.

A ausência de variação na abundância do restante das espécies de pequenos mamíferos e na riqueza da comunidade durante a sucessão pode estar relacionada a diferentes fatores. Este trabalho não abordou o gradiente sucessional inteiro, apenas os estádios florestais, deixando de fora os estádios pioneiro e inicial, de fisionomia campestre e arbustiva. Portanto, é possível que nestes estádios florestais estudados a abundância ou a riqueza de espécies já tenham se recuperado. Este aspecto deve ser particularmente importante para a riqueza, a métrica de comunidades que se recupera mais rápido durante a sucessão (Dunn, 2004). Além disso, as manchas em estágio avançado de sucessão na Reserva são pequenas e estão isoladas, o que pode ter aumentado a chance

de extinção local de espécies exclusivas destes estádios, levando à homogeneização da riqueza e da composição de espécies entre estádios.

Por fim, é preciso considerar que a resposta da fauna durante a sucessão varia de acordo com o táxon (Dunn, 2004). Grupos como aves e formigas que podem levar mais de 100 anos para se recuperar (Dunn, 2004), besouros saprófagos que dependem de grandes árvores mortas encontradas em florestas maduras (Dent & Wright, 2009), minhocas nativas (Sanchez-De Leon *et al.*, 2003) e alguns artrópodes associados ao folhicho (Bihn *et al.*, 2008) que se recuperam mais lentamente quando o histórico de perturbação da terra é mais severo, são mais sensíveis à expansão das florestas secundárias. Já os pequenos mamíferos são considerados um grupo menos afetado por mudanças na estrutura ou qualidade do habitat florestal (Pardini *et al.*, 2009; Gardner *et al.*, 2007). A presença da maioria das espécies de pequenos mamíferos em todos os estádios, sem nenhuma espécie restrita a matas maduras (com exceção dos indivíduos com uma única captura) corrobora essa idéia.

Implicações

Além de não existirem modelos gerais propostos para explicar a mudança da fauna durante a sucessão, os trabalhos que tem por objetivo investigar a recuperação da fauna, na maioria das vezes, utilizam métricas que detém pouca informação biológica, e não apresentam ou testam hipóteses de mudança na fauna que levem em consideração os atributos da história de vida das espécies (capítulo 1). É importante que a avaliação do valor das florestas secundárias para a conservação leve em consideração métricas de caracterização de comunidades adequadas. Em particular, métricas simples e pouco informativas como o número de espécies não parecem ser adequadas para esse fim, uma vez que as mudanças podem ser sutis e relacionadas à variação de abundância de algumas espécies. Além disso, só com a descrição de padrões, generalizações sobre a recuperação da fauna durante a sucessão e sobre o valor de florestas secundárias para conservação não serão possíveis. Este trabalho demonstra que a consideração das bases teóricas desenvolvidas para a vegetação pode auxiliar no avanço de quais os mecanismos envolvidos na recuperação da fauna.

A região escolhida para o estudo também tem importância grande nos trabalhos de recuperação de fauna. A maioria dos trabalhos que avaliaram como se dá a recuperação

da fauna durante a sucessão, além da falta de réplicas (Bowen *et al.*, 2007), são realizados em paisagens fragmentadas, adicionando fatores (e. g. diferentes tipos de matriz, tamanho e distância dos fragmentos, áreas fonte-dreno) que podem confundir a detecção da resposta das espécies à sucessão (capítulo 1). Dessa maneira, a importância das florestas secundárias e seu potencial para a conservação da fauna pode depender consideravelmente do contexto da paisagem onde essas florestas estão inseridas (Chazdon *et al.*, 2009). Isto é particularmente importante em biomas muito alterados como a Mata Atlântica, onde atualmente 83,4% dos fragmentos são menores que 50 ha (Ribeiro *et al.*, 2009). Quanto menor o fragmento, mais intensos são os efeitos de borda, podendo desencadear um processo de sucessão retrogressiva, no qual a comunidade de plantas torna-se empobrecida, retendo poucas espécies e pouca biomassa ao longo do tempo (Santos *et al.*, 2008). Nestas situações, bons delineamentos amostrais e a consideração das particularidades da área de estudo para a interpretação dos resultados são especialmente importantes em estudos de recuperação da fauna.

Embora neste estudo não tenham sido testados os mecanismos responsáveis pela mudança na comunidade de pequenos mamíferos, procuramos utilizar os mecanismos propostos para a vegetação para gerar expectativas sobre os padrões a serem observados para a fauna. Nossos resultados indicam que o mecanismo mais plausível de recuperação da fauna deste grupo durante a sucessão é um processo de alteração de abundância de grupos de espécies associado à demandas conflitantes. O teste desta hipótese depende de estudos futuros que investiguem aspectos fisiológicos e comportamentais das espécies.

Devido à extensão que as florestas secundárias ocupam nos trópicos, alguns autores referem-se a elas como possíveis “safety net” para a conservação (Bowen *et al.*, 2007; Dent & Wright, 2009). Este estudo apóia essa idéia, já que a composição e a riqueza da comunidade de pequenos mamíferos não se alteraram entre estádios sucessionais. Porém, para que florestas secundárias possam oferecer um porto seguro para espécies da fauna, é preciso que sejam protegidas (Chazdon *et al.*, 2009). No Brasil, as áreas de reservas legais (RLs) e áreas de proteção permanente (APPs) estabelecidas no Código Florestal são os principais instrumentos para a proteção de vegetação nativa em áreas privadas, onde a vegetação secundária se concentra (Metzger, 2010), e deveriam ser fortalecidas.

Referências bibliográficas

- Almeida-Neto M.; Guimarães P.; Guimarães P.R.; Loyola R.D. & Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 117: 1227-1239.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*. 6: 1109-1122.
- Barbosa, L. M. & Nunes, J. A. 2000. Atlas das unidades de conservação ambiental do Estado de São Paulo. Eds. Barbosa, L. M. & Nunes, J. A. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.
- Barlow, J.; Gardner, T. A.; Araujo, I. S.; Avila-Pires, T. C.; Bonaldo, A. B.; Costa, J. E.; Esposito, M. C.; Ferreira, L. V.; Hawes, J.; Hernandez, M. I. M.; Hoogmoed, M. S.; Leite, R. N.; Lo-man-hung, N. F.; Malcolm, J. R.; Martins, M. B.; Mestre, L. A. M.; Miranda-Santos, R.; Nunes-Gutjahr, A. L.; Overal, W. L.; Parry, L.; Peters, S. L.; Ribeiro-Junior, M. A.; da Silva, M. N. F.; da Silva Motta, C. & Peres, C. A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104: 18555–18560.
- Bihn J. H.; Verhaagh M.; Brandle M. & Brandl R. 2008. Do secondary forests act as refuge old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation*. 141: 733-743.
- Biondini, M. E.; Mielk P. W. Jr. & Berry, K. J. 1988. Data-dependent permutation techniques for the analysis of ecological data. *Vegetatio*. 75: 161-168.
- Bowen, M. E.; McAlpine, C. A.; House, A. P. N. & Smith, G. C. 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biological Conservation*. 140: 273-296.
- Brook, B. W.; Bradshaw, C. J. A.; Koh, L. P. & Sodhi, N. S., 2006. Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics. *Biotropica*. 38: 302-305.
- Carvalho, K. S. & Vasconcelos, H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation*, 91: 151-157.

- Catharino, E. L. M.; Bernacci, L.C.; Franco, G. A. D. C.; Durigan, G. & Metzger, J.P. 2006. Tree species composition and diversity of the Morro Grande Forest Reserve, Cotia, SP, Brazil. *Biota Neotropica*. 6: 79-106.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: *Tropical Forest Community Ecology*. Carson, W. P. & Schnitzer, S. A. (Eds.). Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Republic of Panama.
- Chazdon L. R.; Peres C. A.; Dent D.; Sheil D.; Lugo A. E.; Lamb D.; Stork N. E. & Miller S. E. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*. 23: 1406-1417.
- Clark, D. B. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology*. 12(5): 735-739.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18: 117-143.
- Dent, D. H. & Wright, S. J. 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. *Biol. Conserv.* 142: 2833-2843.
- DeWalt, S. J.; Maliakal, S. K. & Denslow, J. S. 2003 Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*. 182: 139-151.
- Dunn, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*. 18: 302-309.
- Gardner T. A.; Barlow J.; Parry L. W. & Peres C. A. 2007. Predicting the uncertain future of tropical species in a data vacuum. *Biotropica*, 39:25-30.
- Gibson L.; Lee T. M.; Koh L. P.; Brook B. W.; Gardner T. A.; Barlow J.; Peres C. A.; Bradshaw, C. J. A.; Laurance W. F.; Lovejoy T. E. & Sodhi N. S. 2010. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*. 478: 378-381.
- Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*. 148: 185-206.

- Guimarães, P. R. & Guimarães P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. 21: 1512-1513.
- Harms, D. A. & Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*. 67: 283-325.
- Huston M. & Smith T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*. 130:168-198.
- Kneitel, J. M. & Chase, J. M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*. 7: 69-80.
- Lambers, H.; Chapin, F. S. & T. L. Pons. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Lambers, H.; Chapin, F. S. & T. L. Pons (Eds.). Springer, New York.
- Lambert, T. D.; Malcolm, J. R. & Zimmerman, B. L. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy*. 87: 766-776.
- Letcher S. G. & Chazdon R. L. 2009. Rapid Recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*. 41: 608-617.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of neotropical small mammals. In: *Forest Canopies*. Lowman, M. D.; Nadtorni, N. M. (Eds.) Academic Press. San Diego.
- Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In: *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Laurance, W. F. & Bierregaard, R. O. (Eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- McCook L. J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*. 110: 115-147.
- Metzger, J. P.; Alves, L. F.; Goulart, W.; Teixeira, A. M. G.; Simões, S.L.C. & Catharino, E. L. M., 2006. An important biological area, but still poorly known: the Morro Grande Forest Reserve. *Biota Neotropica*. 6: 45-78.

- Metzger J. P. 2010. O código florestal tem base científica? *Natureza e conservação*. 8: 92-99.
- Oksanen, J.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'Hara, B. & Stevens, M. H. H. 2007. Vegan: Community Ecology Package. R package version 1.8-8. <<http://r-forge.r-project.org/projects/vegan/>>.
- Pardini, R.; Souza, S. M.; Braga-Neto, R. & Metzger, J. P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*. 124: 253-266.
- Pardini, R., 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: 1178-119.
- Pinotti, B. T. 2010. Pequenos mamíferos terrestres e a regeneração da Mata Atlântica: influência da estrutura do habitat e da disponibilidade de alimento na recuperação da fauna. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade de São Paulo (USP). São Paulo, SP.
- Pinotti, B. T.; Naxara, L. & Pardini, R. 2011. Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 46: 1-9.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena. Available: <http://www.R-project.org>. Accessed December 2009.
- Rees, M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. *Letters to nature*. 336: 150-152.
- Ribeiro, M. C.; Metzger, J. P.; Martensen, A. C.; Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*. 142: 1141-1153.

- Rossi N. F., 2011. Pequenos mamíferos não-voadores do Planalto Atlântico de São Paulo: Identificação, história natural e ameaças. Dissertação de mestrado apresentada à Universidade de São Paulo.
- SABESP. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação ambiental. Sabesp/Fundação Brasileira para o desenvolvimento Sustentável, São Paulo. 1997.
- Sanchez-De Leon Y.; Zou X.; Borges S. & Ruan H. 2003. Recovery of native earthworms in abandoned tropical pastures. *Conservation Biology*. 17: 999-1006.
- Santos B. A.; Peres C. A.; Oliveira M. A.; Grillo A.; Alves-Costa C. P. & Tabarelli M. 2007. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic Forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*. 141: 249-260.
- Stevenson, P. R.; Quiñones, M. J. & Ahumada, J. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*, 32: 533-544.
- Tilman, D. 1990a. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of plant competition. In: *Perspectives on Plant Competition*. Grace, J. B. & Tilman D. (Eds.), Academic Press, San Diego.
- Tilman, D. 1990b. Constraints and trade-offs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58: 3-15.
- Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats: evaluating matrix quality in an Atlantic Forest landscape. *Landscape Ecology*. 22: 517-530.
- Uhl C. & Jordan C. F. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology*. 65: 1476-1490.
- Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*. 20: 553-560.
- Wright, S. J., & Muller-Landau, H. C. 2006a. The uncertain future of tropical forest species. *Biotropica*, 38: 443-445.

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

Wright, S. J., 2010. The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Science*. 1195: 1-27.

Tabela 1. Espécies de pequenos mamíferos capturadas na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia - SP. São apresentados o número de indivíduos capturados e número de sítios em que ocorreram no total e em cada estágio sucessional, a porcentagem de captura nas armadilhas de queda e sherman, o hábito locomotor, a classificação quanto ao endemismo das espécies em relação à Mata Atlântica e a riqueza e abundância total para cada estágio sucessional. Consideramos no mínimo 35% de capturas nas armadilhas sherman para a classificação do hábito locomotor das espécies. Para as espécies com baixo número de captura (*) e com descrição recente (^{1,2}), utilizamos caracteres morfológicos para classificação. * Espécies com quatro ou menos indivíduos capturados.

Espécies	Total	Estádio médio	Estádio médio/ avançado	Estádio avançado	% Armadilhas de queda (chão)	% Sherman (sub- bosque)	Hábito locomotor	Endêmicos
Roedores								
<i>Delomys sublineatus</i>	126 (25)	40 (10)	22 (7)	64 (8)	100	0	Terrestre	sim
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	89 (23)	36 (10)	23 (6)	30 (7)	100	0	Terrestre	não
<i>Akodon montensis</i>	61 (24)	29 (9)	15 (7)	17 (8)	100	0	Terrestre	não
<i>Euryoryzomys russatus</i>	52 (21)	18 (9)	15 (7)	19 (5)	94.2	5.8	Terrestre	sim
<i>Rhipidomys mastacalis</i>	39 (16)	5 (4)	12 (5)	22 (7)	0	100	Arborícola	sim
<i>Thaptomys nigrita</i>	39 (20)	19 (8)	9(5)	11 (7)	100	0	Terrestre	sim
<i>Brucepattersonius soricinus</i>	17 (11)	8 (6)	1 (1)	8 (4)	100	0	Terrestre	sim
<i>Juliomys pictipes</i>	14 (9)	0	6 (5)	8 (4)	64.3	35.7	Arborícola	sim
<i>Phyllomys cf. nigrispinus</i>	12 (10)	5 (5)	3 (2)	4 (3)	33.3	66.7	Arborícola	sim
<i>Sooretamys angouya</i>	11 (10)	4 (4)	5 (4)	2 (2)	90.9	9.1	Terrestre	sim
<i>Juliomys ossitenuis</i> ² *	4 (3)	4 (3)	0	0	100	0	Arborícola	sim
<i>Blarinomys breviceps</i> *	2 (2)	1 (1)	0	1 (1)	100	0	Terrestre	sim

<i>Guerlinguetus ingrami</i> *	2 (2)	0	(1) 1	1 (1)	0	100	Arborícola	sim
<i>Bibimys labiosus</i> *	1(1)	1 (1)	0	0	100	0	Terrestre	não
<i>Drymoreomys albigularis</i> † *	1 (1)	0	0	1 (1)	100	0	Arborícola	sim
<i>Necomys lasiurus</i> *	1 (1)	0	1 (1)	0	100	0	Terrestre	não
<i>Oligoryzomys flavescens</i> *	1 (1)	0	0	1 (1)	100	0	Terrestre	não
Marsupiais								
<i>Marmosops incanus</i>	103 (26)	28 (10)	31 (7)	44 (9)	32	68	Arborícola	sim
<i>Monodelphis ihering</i>	14 (9)	9 (4)	2 (2)	3 (3)	100	0	Terrestre	sim
<i>Monodelphis americana/ scalops</i>	12 (9)	2 (2)	4 (2)	6 (5)	100	0	Terrestre	sim
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	11 (8)	4 (2)	2 (2)	5 (4)	36.4	63.6	Arborícola	sim
<i>Marmosa paraguayana</i>	10 (6)	8 (4)	2 (2)	0	10	90	Arborícola	sim
<i>Monodelphis sp. nova</i>	9 (5)	5 (2)	3 (2)	1 (1)	100	0	Terrestre	sim
<i>Marmosops paulensis</i> *	2 (1)	1 (1)	0	0	50	50	Arborícola	sim
Abundância total	633	235	166	265	-	-	-	-
Riqueza total	24	19	18	19	-	-	-	-

Figura 1. Mapa de cobertura do solo obtido a partir da interpretação de fotografias aéreas e visitas a campo na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia – SP.

Figura 2. Esquema da parcela de 100 x 70 m para captura dos pequenos mamíferos e quantificação da estratificação vertical da vegetação, estabelecida em cada um dos sítios de amostragem na Reserva Florestal do Morro Grande. Círculos – armadilhas de interceptação e queda; retângulos – armadilhas *sherman*; linha tracejada – transectos para a quantificação da estratificação vertical da vegetação.

Figura 3. Biplot do primeiro e segundo eixo da Análise de Componentes Principais (PCA) com a densidade da vegetação em sete estratos verticais da floresta em 27 sítios da Reserva Florestal do Morro Grande. Círculos vermelhos – sítios em estágio avançado; círculos verdes – sítios em estágio médio/ avançado; círculos cinza – sítios em estágio médio.

Figura 4. Riqueza de pequenos mamíferos na Reserva Florestal do Morro Grande em função (A) dos estádios de sucessão e (B) dos escores dos sítios no primeiro eixo da análise de componentes principais com os dados de estratificação vertical da vegetação (PCA1). Círculos vermelhos – sítios em estágio avançado; círculos verdes – sítios em estágio médio/ avançado; círculos cinza – sítios em estágio médio.

Figura 5. Representação do aninhamento entre os 27 sítios de amostragem na Reserva Florestal do Morro Grande quanto à presença das 25 espécies de pequenos mamíferos. Vermelho - sítios em estágio avançado; verde – sítios em estágio médio/ avançado; cinza – sítios em estágio médio.

Figura 6. Gráficos bi-dimensionais das ordenações MDS para a comunidade de pequenos mamíferos em 27 sítios de amostragem na Reserva Florestal do Morro Grande. Estrutura – dissimilaridade a partir da matriz de abundância das espécies; composição – dissimilaridade a partir da matriz de presença/ ausência das espécies; espécies - dissimilaridade a partir da matriz de abundância das espécies, e gráficos em

que o tamanho dos círculos é proporcional à abundância de uma determinada espécie. Círculos vermelhos – sítios em estágio avançado; círculos verdes – sítios em estágio médio/ avançado; círculos cinza – sítios em estágio médio. Seta azul, vetor da variável contínua representada pelos escores dos sítios no primeiro eixo da análise de componentes principais com os dados de estratificação vertical da vegetação (PCA1).