



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

**ESTUDO DAS COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS TERRESTRES
DA MATA ATLÂNTICA: DIVERSIDADE BETA E FUNCIONAL**

JOÃO PESSOA – PB

2016

NEWTON MOTA GURGEL FILHO

**ESTUDO DAS COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS TERRESTRES
DA MATA ATLÂNTICA: DIVERSIDADE BETA E FUNCIONAL**

Tese de Doutorado apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas da Universidade
Federal da Paraíba (UFPB), área de
concentração em Zoologia, para a
obtenção do título de Doutor.

Orientador: Dr. Luiz Serramo Lopez

JOÃO PESSOA – PB

2016

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

G979e Gurgel Filho, Newton Mota.

Estudo das comunidades de pequenos mamíferos terrestres da Mata Atlântica : diversidade beta e funcional / Newton Mota Gurgel Filho. - João Pessoa, 2016.

133 f. : il.

Orientação: Luiz Carlos Serramo Lopez.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Pequenos mamíferos - Mata Atlântica. 2. Mamíferos - Roedores. 3. Mamíferos - Marsupiais. 4. Mata Atlântica - Diversidade beta. 5. Biomas - Mata Atlântica. I. Lopez, Luiz Carlos Serramo. II. Título.

UFPB/BC

CDU 599.22/.23:631.962(043)

NEWTON MOTA GURGEL FILHO

ESTUDO DAS COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS TERRESTRES DA MATA ATLÂNTICA: DIVERSIDADE BETA E FUNCIONAL

BANCA EXAMINADORA

Dr. Luiz Carlos Serramo Lopez
Orientador – UFPB

Dr. Daniel Oliveira Mesquita
Membro Titular Interno – UFPB

Dr. Bráulio Almeida Santos
Membro Titular Interno – UFPB

Dr. Daniel Cassiano Lima
Membro Titular Externo – UECE

Dr. Bruno Augusto T. P. Campos
Membro Titular Externo

Dr. Hugo Fernandes Ferreira
Membro Suplente Externo – UECE

JOÃO PESSOA – PB

2016

**Ata da 93ª Apresentação e Banca de Defesa de
Doutorado de Newton Mota Gurgel Filho**

Ao(s) vinte e seis dias do mês de agosto de dois mil e dezesseis, às 08:00 horas, no(a) Auditório do CCEN, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **Newton Mota Gurgel Filho**, candidato(a) ao grau de Doutor em Ciências Biológicas. A banca foi composta pelos seguintes professores/pesquisadores: **Dr. Luiz Carlos Serramo Lopez (orientador)**, **Dr. Daniel Oliveira Mesquita (titular)**, **Dr. Bráulio Almeida Santos (titular)**, **Dr. Daniel Cassiano Lima (titular)** e **Dr. Bruno Augusto T. P. Campos (titular)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra para o(a) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **Newton Mota Gurgel Filho**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado **"Estudo das Comunidades de Pequenos Mamíferos Terrestres da Mata Atlântica: Diversidade Beta e Funcional"**. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito APROVADO. Perante a aprovação, declarou-se o(a) candidato(a) legalmente habilitado(a) a receber o grau de **Doutor em Ciências Biológicas**, área de concentração **Zoologia**. Nada mais havendo a tratar eu, **Dr. Luiz Carlos Serramo Lopez**, como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

João Pessoa, 26/08/2016.

Dr. Luiz Carlos Serramo Lopez (orientador)

Dr. Daniel Oliveira Mesquita (titular)

Dr. Bráulio Almeida Santos (titular)

Dr. Daniel Cassiano Lima (titular)

Dr. Bruno Augusto T. P. Campos (titular)

CONFERE CI ORIGINAL

João Henrique A. Xavier
João Henrique A. Xavier
Secretário do PPGCB/UFPB
SIAPE 01679634

AGRADECIMENTOS

O ato de agradecer não é pequeno nem mera formalidade, consiste em expressar gratidão, um verdadeiro sentimento de reconhecimento pelos atos de suporte e auxílio que recebi ao longo deste doutoramento, e que manifesto:

A Deus, que sempre esteve presente nos melhores e piores momentos da minha vida – “eu era cego; agora vejo”;

Aos meus pais, Mirian Menezes e Newton Gurgel, pelo seu apoio incondicional e incansável, sacrificando-se sempre para garantir meu futuro, pois acreditaram no meu potencial;

Ao meu avô, Nestor Holanda Gurgel, que me incutiu desde cedo o amor pela leitura e pelas ciências;

À minha esposa, Ilana de Oliveira Silveira, que me manteve de pé, ensinou-me a ver o bem nas pessoas e a querer viver plenamente;

Aos Doutores e amigos, Gustavo Toledo e Paula Honório, pela grande amizade, conselhos e pelo abrigo em João Pessoa;

Ao Dr. Alfredo Langguth, grande mestre nos mais diversos assuntos da vida e da ciência, que me encaminhou do mestrado até o fim do doutorado, e até hoje pela sincera amizade;

Ao professor Dr. Luiz Lopez, por acreditar no meu potencial, me ajudar a superar graves bloqueios psicológicos (não foi fácil) em relação ao doutorado e pela orientação estimulante e eficiente;

Ao nobre Dr. Telton Ramos, pela avaliação de uma versão preliminar deste manuscrito;

Aos professores Dr. Bruno A.T.P. Campos e Dr. Daniel Mesquita, por acompanharem o andamento deste projeto desde a qualificação, por aceitarem compor a banca avaliadora e pelas importantes considerações;

Aos professores Dr. Bráulio Santos e Dr. Daniel Cassiano, por aceitarem compor a banca de defesa e que forneceram considerações extremamente relevantes para a versão final do manuscrito;

Ao professor Dr. Hugo Fernandes-Ferreira pela parceria no início de minha vida acadêmica, por corrigir versões prévias deste manuscrito, aceitar compor a banca como membro suplente e pelo apoio;

Ao Dr. Pedro Cordeiro Estrela, pelos ensinamentos durante o início do meu doutoramento e superados todos os conflitos interpessoais, especialmente por me introduzir ao mundo da linguagem R;

À Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UFPB, na pessoa do ex-coordenadores Dr. Ricardo Rosa e Dr. Alexandre Vasconcelos, e do servidor Dr. Josias Xavier, pelo empenho na manutenção do programa;

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de estudos em nível doutorado por todo o período em que estive regularmente matriculado ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba (UFPB);

“Tenhamos alguma humildade. Arrumemos o quarto. Cuidemos da família. Sigamos a consciência. Endireitemos a vida. Encontremos uma coisa produtiva e interessante para fazer e comprometamo-nos com ela. Quando conseguirmos fazer isso tudo, então procuremos um problema maior para resolver, se nos atrevermos. Se também isso funcionar, avancemos para projetos ainda mais ambiciosos. E, para esse processo, o início necessário é um: esqueça a ideologia.”

***Jordan Bernt Peterson, psicólogo – livro
Mapas do significado.***

RESUMO

A Mata Atlântica brasileira é um dos mais diversos e ameaçados biomas, sendo considerada como um *hotspot* de biodiversidade mundial. Abriga cerca de 40% da diversidade de mamíferos do Brasil, dos quais destacam-se os pequenos mamíferos, pertencentes aos *taxa* Rodentia e Didelphimorphia. Estes grupos são alvos frequentes de estudos sobre os padrões de diversidade alfa e fatores que determinam sua distribuição geográfica. Abordagens complementares sobre diversidade β (beta) ou funcionais são escassas. Assim, a pesquisa teve como objetivo estudar os padrões de diversidade β e Funcional das comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica brasileira com base em bancos de dados de distribuição de espécies, e investigar sua correlação com variáveis climáticas e espaciais. Foram obtidos altos valores de *turnover* entre as comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica, com uma contribuição significativa de *nestedness* apenas para Marsupiais. Existem indícios para considerar a Mata Atlântica dividida em duas regiões distintas, uma norte e outra sul. Estes padrões de diversidade estão relacionados a fatores climáticos e espaciais. A Diversidade Funcional apresenta grande variação, com Roedores e Marsupiais se complementando funcionalmente. As comunidades de roedores são estruturadas pela similaridade limitante e as de marsupiais estão sob filtragem ambiental na porção norte da Mata Atlântica. Adicionalmente, constatou-se que Roedores e Marsupiais devem ser analisados separadamente para evitar o obscurecimento de padrões intrínsecos de cada grupo filogenético.

Palavras-chave: Pequenos mamíferos, roedores, marsupiais, diversidade beta, diversidade funcional, macroecologia.

ABSTRACT

The Brazilian Atlantic Forest is one of the most diverse and threatened biomes, considered a global biodiversity hotspot. It has about 40% of the diversity of mammals in Brazil. Noteworthy are the small mammals belonging to Rodentia and Didelphimorphia *taxa*. These groups are frequent targets of studies on alpha diversity patterns and factors that determine their geographical distribution. Complementary approaches such as β (beta) or functional diversity are scarce. Thus, this research aimed to study the patterns β and functional diversity of the small mammal's communities of the Brazilian Atlantic Forest based on species distribution databases, and investigate its correlation with climate and spatial variables. High turnover values were obtained for the small mammal's communities of the Atlantic Forest, with a significant nestedness contribution only for Marsupials. There is evidence to consider the Atlantic divided into two distinct areas, one north and one south. These diversity patterns are related to climate and spatial factors. Functional Diversity shows great variation, with Rodents and Marsupials complemented functionally. The rodent communities are structured by limiting similarity. Marsupials are under environmental filtering in the northern part of the Atlantic Forest. Additionally, it was found that Marsupials and Rodents must be analyzed separately to avoid obscuring the intrinsic patterns of each phylogenetic group.

Keywords: Small mammals, rodents, marsupials, betadiversity, functional diversity, macroecology.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	05
RESUMO.....	08
INTRODUÇÃO GERAL.....	18
1. A Mata Atlântica.....	18
2. Pequenos Mamíferos.....	26
3. Estudos de Diversidade.....	28
4. Referências Bibliográficas.....	32
CAPÍTULO 1.....	44
1. Introdução.....	45
1.1 Diversidade Beta.....	46
1.2 Estudos na Mata Atlântica.....	52
2. Objetivos.....	54
3. Material e Métodos.....	56
3.1 Banco de dados.....	56
3.2. Análise de Dados.....	59
4. Resultados.....	69
5. Discussão.....	69
6. Conclusões.....	75
7. Referências Bibliográficas.....	76
CAPÍTULO 2.....	85
1. Introdução.....	86
1.1 Estudos de Diversidade de Pequenos Mamíferos.....	86
1.2 Diversidade Funcional.....	87

1.3 Estruturação de comunidades.....	91
2. Objetivos.....	94
3. Material e Métodos.....	96
3.1 Banco de dados.....	96
3.2 Variáveis Climáticas e Espaciais.....	97
3.3 Diversidade Funcional.....	99
3.4 Análise dos dados.....	101
4. Resultados.....	103
5. Discussão.....	114
6. Conclusões.....	118
7. Referências Bibliográficas.....	119
 CONCLUSÕES GERAIS.....	 128
ANEXO I.....	130

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa que denota a distribuição geográfica da Mata Atlântica brasileira (área na cor verde) construído com base no <i>shapefile</i> do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE.....	18
Figura 2: Delimitação dos três principais centros de endemismos da Mata Atlântica brasileira (área na cor verde) propostas pelos primeiros estudos sobre endemismo.....	20
Figura 3: Delimitação das quatro principais e mais consensuais áreas de endemismo de vertebrados na Mata Atlântica, propostas até hoje, com base na compilação da literatura e nomeadas na orem norte-sul: Centro de endemismo de Pernambuco (PEec); Centro de Endemismo da Bahia (BAec); Centro de endemismo da Serra do Mar (Serra do Mar ec); e São Centro de endemismo Paulo-Paraná (SP-PRec) – figura reproduzida do trabalho de Silva et al., 2012).....	24
Figura 4: Localidades amostradas para pequenos mamíferos terrestres na Mata Atlântica brasileira com base em artigos publicados.....	29
Figura 1.1: Exemplo de quatro localidades distintas. A) As comunidades A1, A2 e A3 estão completamente aninhadas. B) B1, B2 e B3 são igualmente ricas ($S=6$), cada uma com três espécies exclusivas, exibindo um claro padrão de turnover. C) C2 e C3 são subconjuntos de C1 (nestedness), mas há diferenças na composição de espécies entre C2 e C3 (turnover). D) D1, D2 e D3 apresentam influência de turnover e diferenças em riqueza. Esquema retirado de BASELGA (2010).....	49

Figura 1.2: Fórmulas dos índices. Onde $\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{nes}$, a é o número de espécies em comum para duas áreas, b é o número de espécies que ocorre na primeira área, mas não na segunda, c são as espécies que ocorrem apenas na segunda área (modificado de BASELGA, 2010).....	50
Figura 1.3: Valores de betadiversidade obtidos na análise separada dos dados de distribuição de Roedores e Marsupiais ao longo da Mata Atlântica através <i>script</i> BETAPART (BASELGA & ORME, 2012).....	52
Figura 1.4: Mapeamento dos clusters de β_{sim} (à esquerda) e β_{nes} (à direita) resultantes da análise de agrupamento com base nos valores de turnover e nestedness dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica. *Optou-se pela representação gráfica ao invés do dendrograma com 138 folhas terminais, evitando a poluição visual e a facilitação da compreensão.....	64
Figura 1.5: Correlação entre os dados de β_{sim} e distância geográfica em km ($R^2=0.86$; gráfico à esquerda), e para β_{nes} e distância ($R^2=0.03$; à direita).....	65
Figura 1.6: Correlograma de Mantel para visualização do nível de autocorrelação espacial entre os valores de β_{sim} e distância geográfica	66
Figura 1.7: Biplot da Análise de Correlação Canônica (CCA). Estão apresentados a distribuição das células do grid (círculos pretos), espécies (em vermelho) e as variáveis ambientais, utilizando dois eixos da ordenação. As variáveis ambientais indicadas pelas setas são: bio12 – Precipitação anual; bio13 – Precipitação do mês mais úmido; bio14 – precipitação do mês mais seco; bio15 – Sazonalidade de Precipitação; DPelev – Variação da altitude; netprimary – Produtividade primária.....	67

Figura 2.1: Grid de células correspondente à região da Mata Atlântica brasileira.....	96
Figura 2.2: Dendrograma funcional das espécies de pequenos mamíferos da Mata Atlântica.....	104
Figura 2.3: Distribuição das porcentagens de espécies em categorias de nicho trófico e por ordem taxonômica.....	105
Figura 2.4: Distribuição das porcentagens de espécies em tipos de locomoção e por ordem taxonômica.....	106
Figura 2.5: Distribuição das porcentagens de espécies em categorias de tamanho corporal e por ordem taxonômica.....	107
Figura 2.6: Boxplot de valores de FD calculados para Pequenos Mamíferos (Didelphimorphia + Rodentia).....	108
Figura 2.7: Mapa de distribuição dos valores de Diversidade Funcional de: a) Pequenos Mamíferos; b) Didelphimorphia; c) Rodentia.....	109
Figura 2.8: Relações lineares entre a riqueza e FD de Didelphimorphia, e a riqueza e FD de Rodentia.....	109
Figura 2.9: Valores dos resíduos do modelo linear entre FD e riqueza. a) Valores para marsupiais e roedores ao longo do grid; b) distribuição espacial dos resíduos para Didelphimorphia e; c) distribuição espacial dos resíduos para Rodentia.....	110

Figura 2.10: Distribuição dos valores de NRI (total, Didelphimorphia e Rodentia) ao longo da Mata Atlântica..... 111

Figura 2.11: Mapa de distribuição dos valores de NRI ao longo da Mata Atlântica: a) Pequenos Mamíferos; b) Didelphimorphia; c) Rodentia..... 111

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1: Variáveis ambientais obtidas no repositório <i>Worldclim</i> (disponível em http://www.worldclim.org) que foram selecionadas para avaliação da correlação com a diversidade beta, após análise de colinearidade	53
Tabela 1.2: Valores de betadiversidade obtidos na análise dos dados de distribuição de pequenos mamíferos ao longo da mata atlântica através <i>script</i> BETAPART (BASELGA & ORME, 2012).....	63
Tabela 1.3: Valores de betadiversidade obtidos na análise das classes de massa corporais separadas pela mediana (73.4 g) dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica através <i>script</i> BETAPART (BASELGA & ORME, 2012).....	63
Tabela 1.4: Valores de betadiversidade para as classes de massa corporal separadas pela mediana (73.4 g) dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica.....	64
Tabela 1.5: Partição da variação e significância das diferentes frações explicadas das comunidades de pequenos mamíferos terrestres da Mata Atlântica.....	67
Tabela 2.1: Listagem de índices básicos de FD indicados para o uso de estudos sobre o funcionamento ecossistêmico. Adaptada de Mouchet et al (2010).....	89
Tabela 2.2: Variáveis climáticas selecionadas e utilizadas na avaliação da correlação com a Diversidade Funcional.....	97
Tabela 2.3: Caracteres ecológicos utilizados para o cálculo da FD de pequenos mamíferos da Mata Atlântica.....	99

Tabela 2.4: Resultado do melhor modelo para os valores de NRI total por regressão stepwise..... 112

Tabela 2.5: Resultado do melhor modelo para os valores de NRI de Didelphimorphia por regressão stepwise..... 112

Tabela 2.6: Resultado do melhor modelo para os valores de NRI de Rodentia por regressão stepwise..... 113

INTRODUÇÃO GERAL

1. A Mata Atlântica

Figurando como a segunda maior floresta pluvial tropical do continente americano, a Mata Atlântica correspondendo hoje a uma estreita faixa florestal localizada ao longo da costa do Brasil (figura 1), que se estende por mais de 4000 km, sendo bastante heterogênea quanto a seus tipos florestais (THOMAS, 2008). Originalmente, esta formação florestal estendia-se de forma contínua ao longo da costa brasileira, penetrando na região leste do Paraguai e nordestina da Argentina em sua porção sul (TABARELLI *et al.* 2005).



Figura 1: Mapa que denota a distribuição geográfica da Mata Atlântica brasileira (área na cor verde) construído com base no *shapefile* do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE.

A Mata Atlântica brasileira consiste em um bioma composto por um complexo de formações florestais úmidas e outras fitofisionomias, que encontram-se em até 17 (dezessete) estados brasileiros, no leste do Paraguai e na Província de Misiones, Argentina, em um território de mais de 1.300.000 km². Sua composição de espécies é extremamente heterogênea, influenciada por diferentes zonas climáticas, com ampla variação topográfica (do nível do mar até 2900 metros de altitude), diferentes perfis pedológicos e variações e temperatura (MANTOVANI, 2003; TABARELLI *et al.* 2005).

Suas diferentes formações possuem flora e problemas de conservação próprios, compreendendo três áreas hipotéticas potenciais de endemismos para plantas (PRANCE, 1987; THOMAS *et al.* 1998). Diferentes estudos, sobre variados *taxa* de vertebrados, invertebrados e vegetais (LYNCH, 1979; BROWN, 1982; HAFFER, 1987; BIBBY *et al.* 1982), convergiram na noção de, pelo menos, três centros de endemismo (figura 2) ao longo da distribuição da mata atlântica brasileira, listados a seguir sensu THOMAS *et al.* (1998):

I – Centro de Endemismo Pernambuco-Alagoas (PE-AL): abrangendo as florestas da costa de Paraíba, Pernambuco e Alagoas, além de seus brejos úmidos (brejos de altitude);

II – Centro de Endemismo Bahia-Espírito Santo (BA-ES): das florestas ao sul da Bahia até o norte do Rio Doce (que funcionaria como significante barreira de distribuição das espécies), no Espírito Santo;

III – Centro de Endemismo São Paulo-Rio de Janeiro (SP-RJ): das florestas do litoral paulista, passando pelo oeste do Rio de Janeiro até o sul do Espírito Santo.

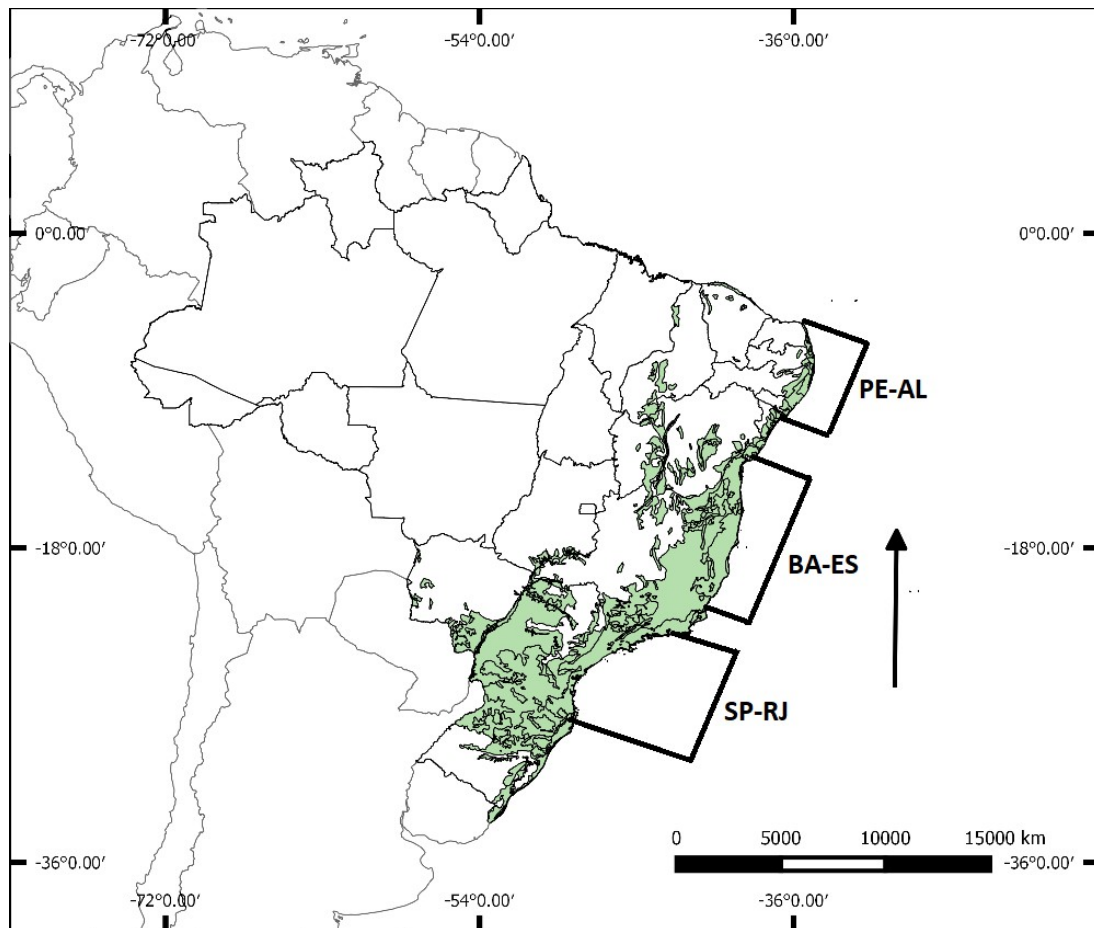


Figura 2: Delimitação dos três principais centros de endemismos da Mata Atlântica brasileira (área na cor verde) propostas pelos primeiros estudos sobre endemismo.

Primordialmente, a Mata Atlântica brasileira recobria em torno de 1.1 milhões de km², correspondendo a 12% da área territorial do Brasil (SOS MATA ATLÂNTICA & INPE, 1993). Atualmente, graças à intensa ocupação e exploração iniciada no começo do período colonial e exercida de forma contínua até a atualidade, a região está reduzida a menos de 16% de sua cobertura original (RIBEIRO *et al.* 2009; MITTERMEIER *et al.* 2005).

Considera-se então, que mais de 90% de sua área original tenha se perdido, restando menos de 100.000 km², com a estimativa de que no período de 1989 a 2000, 10% de sua cobertura tenha se perdido, embora os intensos

investimentos e medidas preservacionistas (MANTOVANI, 2003; GALINDO-LEAL & CÂMARA, 2005).

Desta forma, embora seja uma das regiões com maior número de áreas de proteção integral, muito do que restou está em terras privadas, ou seja, a maioria de seus remanescentes florestais é de pequenos fragmentos perturbados ou áreas maiores abrigadas aos sopés de montanhas (VIANA & TABANEZ, 1996; FONSECA *et al.* 1997; GALINDO-LEAL & CÂMARA, 2003). A maior parte (70%) é localizada em propriedades privadas, consistindo em florestas secundárias inseridas em matriz urbana ou rural (ALGER & LIMA, 2003; TABARELLI & GASCON, 2005).

Dada sua ampla distribuição latitudinal, a Mata Atlântica sofre influência de outros ambientes. Na região nordeste ocorre uma zona de influência (transição) da Caatinga semiárida sobre a formação florestal costeira e uma faixa florestal semidecidual atlântica que também ocorre nos enclaves úmidos (brejos) (ANDRADE-LIMA, 1982). A região sudeste apresenta maior influência do Cerrado, formando mosaicos complexos de vegetação semidecidual com a vegetação de cerrado a Oeste. Ao Sul, existe uma faixa que se estende pela bacia do rio Paraná, até o Paraguai e nordeste da Argentina, fazendo uma zona de transição com o Chaco. Nesta região existem grandes extensões de floresta ombrófila mista de Araucárias, além das formações costeiras.

Ao longo de sua existência, esta conexão com outras florestas sul-americanas resultaram em intercâmbios biológicos, seguidos de períodos de isolamentos, mecanismos amplamente favoráveis ao processo de especiação, formando uma composição atual de espécies antigas (Pré-pleistoceno) novas (Pleistoceno), distribuídas em áreas de endemismo que vem sendo

reconhecidas para vertebrados e planta terrestres: Brejos nordestinos, Centro de Endemismo de Pernambuco, da Bahia Central, Costa da Bahia e Serra do Mar (SILVA & CASTELETTI, 2003; SILVA et al., 2004).

Delimitar corretamente a Mata Atlântica é uma tarefa difícil, tendo em vista suas particularidades, como sua grande extensão, as influências que recebe de outros biomas e, em especial, sua heterogeneidade vegetacional (OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000; GALINDO-LEAL & CÂMARA, 2005). A legislação brasileira, através da lei federal 11.428/2006, a define como:

“as formações florestais nativas e ecossistemas associados, com as respectivas delimitações estabelecidas em mapa do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE: Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, também denominada de Mata de Araucárias, Floresta Ombrófila Aberta, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Estacional Decidual, bem como os manguezais, as vegetações de restingas, campos de altitude, brejos interioranos e encaves florestais do Nordeste”.

Esta definição foi construída por vários especialistas e corroborada por trabalhos posteriores (SOS MATA ATLÂNTICA 1990; CÂMARA 1991; OLIVEIRA-FILHO & FONTES 2000).

A respeito de sua biodiversidade, abriga cerca de 20.000 espécies vegetais, que corresponde a mais de 30% da flora nacional, além de cerca de 849 espécies de aves, 270 de mamíferos, 370 de anfíbios, 200 de répteis e 350 de peixes (CAMPANILI & SCHAFER, 2010). Além disso, é o bioma com o

maior número de espécies ameaçadas de extinção, com cerca de 190 somente dentre os vertebrados e também é a região com o maior grau de endemismo, representado por cerca de 42% dos vertebrados silvestres, 52% das espécies arbóreas, 74% das bromélias, 80% dos primatas e 92% dos anfíbios (CAMPANILI & SCHAFER, 2010; MYERS *et al.* 2000; MITTERMEIER *et al.* 2003).

Ao longo das últimas décadas, a teoria proposta de três centros de endemismo foi modificada, novas e diferentes áreas de endemismo foram propostas para a Mata Atlântica (figura 3), incorporando não só dados de distribuição e raridade, mas também marcadores moleculares de diferentes taxa de vertebrados (aves, mamíferos e anfíbios) são eles: o Centro de Endemismo de Pernambuco, da Bahia, Serra do Mar e o de São Paulo – Paraná (CRACRAFT, 1985; STATTERSFIELD *et al.* 1998; COSTA *et al.* 2000; SILVA *et al.* 2004; CARNAVAL *et al.* 2008; CARNAVAL *et al.* 2009).

Esta indicação de cinco, em vez de apenas três, centros de endemismos pode ser interpretada como um refinamento natural da teoria sobre seus endemismos, devido à incorporação de novos estudos abrangendo novos taxa ou métodos, especialmente aqueles de cunho molecular e filogeográficos, que conseguem verificar melhor a dinâmica entre inter e intra populações.

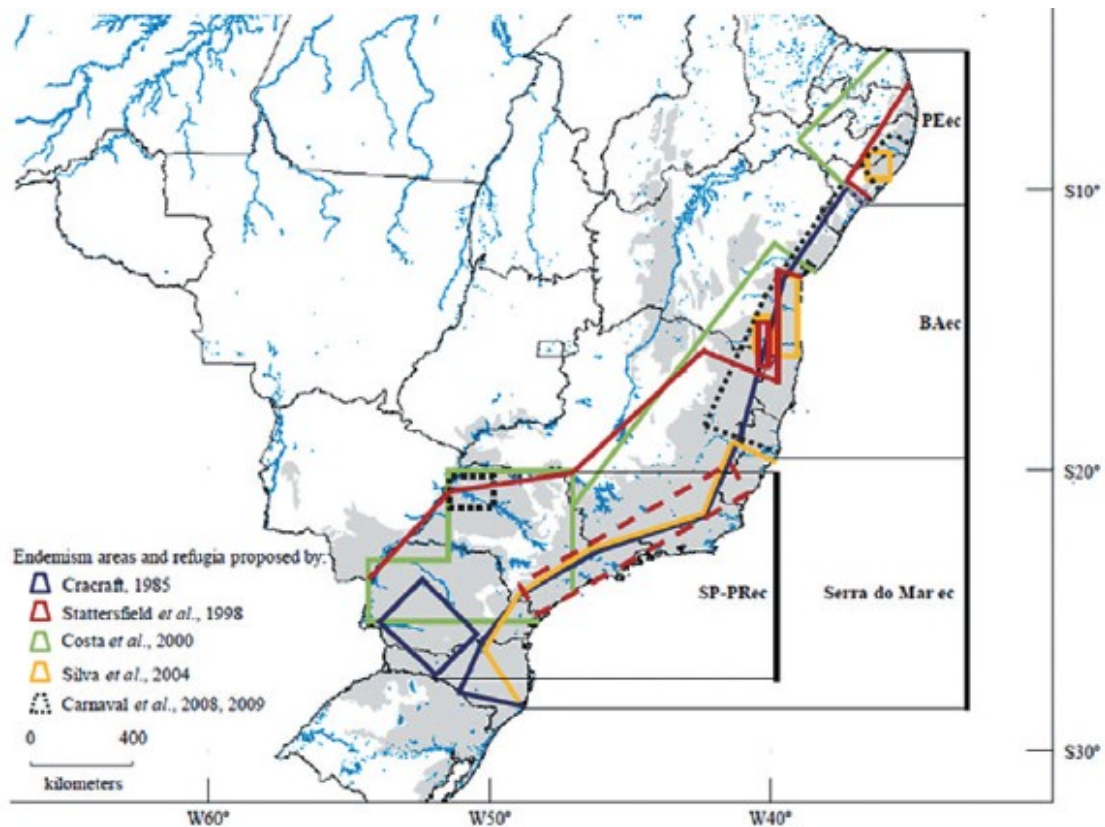


Figura 3: Delimitação das quatro principais e mais consensuais áreas de endemismo de vertebrados na Mata Atlântica, propostas até hoje, com base na compilação da literatura e nomeadas na orem norte-sul: Centro de endemismo de Pernambuco (PEec); Centro de Endemismo da Bahia (BAec); Centro de endemismo da Serra do Mar (Serra do Mar ec); e São Centro de endemismo Paulo-Paraná (SP-PRec) – figura reproduzida do trabalho de Silva et al., 2012).

De maneira complementar, alguns estudos filogeográficos mostraram evidências de uma clara divisão em duas regiões, norte e sul, para clados de vertebrados (PUORTO *et al.* 2001; PELLEGRINO *et al.* 2005; GRAZZIOTIN *et al.* 2006; MARTINS *et al.* 2007), resultando numa hipótese bem-aceita de que existem, pelo menos, dois componentes latitudinais bem definidos na diversidade da Mata Atlântica brasileira (COSTA, 2003; MORAES-BARROS *et al.* 2006; CARNAVAL & MORITZ, 2008; LARA-RUIZ *et al.* 2008).

O trabalho de SILVA *et al.* (2012) realizado através do método da panbiogeografia combinado à análise das áreas de endemismos de vertebrados, propôs a divisão em três grandes regiões organizadas latitudinalmente: Porção Norte, do extremo norte da distribuição até o rio São Francisco; Porção Central, entre os rios São Francisco e Doce; e a Porção Sul, ao sul do Rio Doce. Este padrão parece ter sido moldado por fatores climáticos que atuaram desde o Final do Mioceno e através do Pleistoceno influenciando a distribuição e diversificação dos *taxa*.

Portanto, considerando os estudos desenvolvidos até o presente momento, verificam-se que existem indícios de diferenças na composição das comunidades bióticas ao longo da Mata Atlântica, que são afetados por fatores físicos (como barreiras geográficas e variações nas condições ambientais) ao longo do seu gradiente altitudinal. Cenário este que propicia a compreensão de, pelo menos, duas macrorregiões (norte e sul) com distintas composições e espécies e dinâmicas biogeográficas.

2. Pequenos Mamíferos

A Mata Atlântica é considerada como um dos biomas nacionais de maior riqueza de espécies de mamíferos terrestres, possuindo pelo menos 229 espécies reconhecidas, sendo 55 endêmicas e 42 ameaçadas de extinção (MACHADO *et al.* 2008).

Mamíferos constituem um grupo diverso em morfologia e hábitos ecológicos, sendo que na última revisão extensa sobre a listagem de mamíferos cuja ocorrência já fora registrada neste bioma, GRAIPEL *et al.* (2017) aponta 321 (trezentos e vinte uma) espécies de mamíferos distribuídas em 35 (trinta e cinco) famílias e 10 (dez) ordens.

O grupo referido como “pequenos mamíferos terrestres” é composto por roedores e marsupiais de massa corporal de até 2-3 kg (STODDART, 1979). Embora não representem um grupo taxonômico real, e sejam considerados pouco conhecidos taxonomicamente e ecologicamente, é usualmente considerado para fins de trabalhos por serem capturados com os mesmos métodos. Este grupo está representado no Brasil por numerosas espécies pertencentes às ordens Rodentia e Didelphimorphia, somando cerca de 40% das espécies de mamíferos descritas para o país, 275 de 701 (FONSECA, 1996; PAGLIA *et al.* 2012).

Nas florestas tropicais, Amazônia e Mata Atlântica, os pequenos mamíferos (Rodentia e Didelphimorphia) constituem o grupo ecológico mais diversificado de mamíferos, com cerca de 97 representantes na Mata Atlântica (FONSECA, 1996; REIS *et al.* 2006; WILSON & REEDER, 2005; PAGLIA *et al.* 2012). Apesar de serem relativamente bem conhecidos, observa-se que

poucos locais destas florestas foram adequadamente inventariados e as listas de espécies locais estão sob o efeito de subamostragem (VOSS & EMMONS, 1996; COSTA *et al.* 2005).

Estes animais são, em sua maioria, noturnos e solitários, que se alimentam de recursos variados, como artrópodes, frutos e sementes, e por estas similaridades ecológicas acabam sendo capturados pelas mesmas técnicas amostrais (EMMONS & FEER, 1997; VOSS & EMMONS, 1996).

Além disso, segregam-se verticalmente no uso do hábitat, característica que é apontada como o importante fator que permite a coexistência de espécies arborícolas e terrestres, no entanto, os fatores que permitem a sua coexistência no mesmo estrato florestal ainda não são bem conhecidos (LEITE *et al.* 1996; CUNHA & VIEIRA, 2002; GRELLE, 2003; VIEIRA & MONTEIRO-FILHO, 2003).

Deste modo, os pequenos mamíferos influenciam a dinâmica florestal de modo que algumas espécies podem ser indicadoras de alterações de qualidade e degradação ambiental, já que são afetadas por alterações antrópicas, como a fragmentação dos habitats (BONVICINO *et al.* 2002; PARDINI, 2004). Adicionalmente, foi observado por STEVENS & HUSBAND (1998) que a diversidade de roedores e marsupiais aumentam quanto maior a distância da borda dos fragmentos.

Portanto, o estudo destas espécies, constituem uma ferramenta útil para o planejamento e o manejo da vida silvestre, incluindo a seleção de áreas para unidades de conservação e delimitação mais adequada destas áreas (BONVICINO *et al.* 2002).

3. Estudos de Diversidade

Tradicionalmente, são reconhecidos três componentes da diversidade de espécies: A diversidade alfa (α) ou diversidade local, beta (β) diferenciação e gama (γ), ou diversidade regional (KOLEFF *et al.* 2003). De maneira sintética, temos que α corresponde ao número de espécies que ocorrem em determinado hábitat e a γ à riqueza observada em todos hábitats de uma região (MAGURRAN, 2004).

Especificamente, a diversidade β é a mudança na identidade das espécies, ou seja, é a medida da diferença na composição de espécies entre duas ou mais comunidades, logo, seu aumento significa uma maior diferença entre as comunidades (WHITTAKER, 1972; KOLEFF *et al.* 2003; LEGENDRE *et al.* 2005).

A maioria dos estudos sobre mamíferos na Mata Atlântica tratam da riqueza de espécies, ou seja, diversidade α (FONSECA & KIERULF, 1989; STALLINGS *et al.* 1990; BERGALLO, 1994; PAGLIA *et al.* 1997; BRIANI *et al.* 2001; PASSAMANI, 2005; DIAS & MIKICH, 2006; PARDINI & UMETSU, 2006; ASFORA & PONTES, 2009; BONECKER *et al.* 2009; CHEREM *et al.* 2011; LEINER & SILVA, 2012; MARTIN *et al.* 2012; CARVALHO & OLIVEIRA, 2015; FEIJÓ *et al.* 2016). Observa-se que a listagem de espécies figura como um dos principais objetivos destes estudos.

Desta forma, a partir de uma compilação de artigos publicados nas últimas quatro décadas, torna-se possível uma avaliação na distribuição das localidades amostradas e nos permite visualizar que as regiões mais estudadas são a nordeste e sudeste (figura 4).

Apenas SANCHA *et al.* (2014) abordaram a diversidade β de pequenos mamíferos para estudar a estrutura de metacomunidades na Mata Atlântica. E o recente trabalho de MAESTRI & PATTERSON (2016) que estudou os padrões de riqueza e *turnover* (traduzido aqui como substituição de espécies em escala temporal e/ou espacial) de roedores para toda a América do Sul.

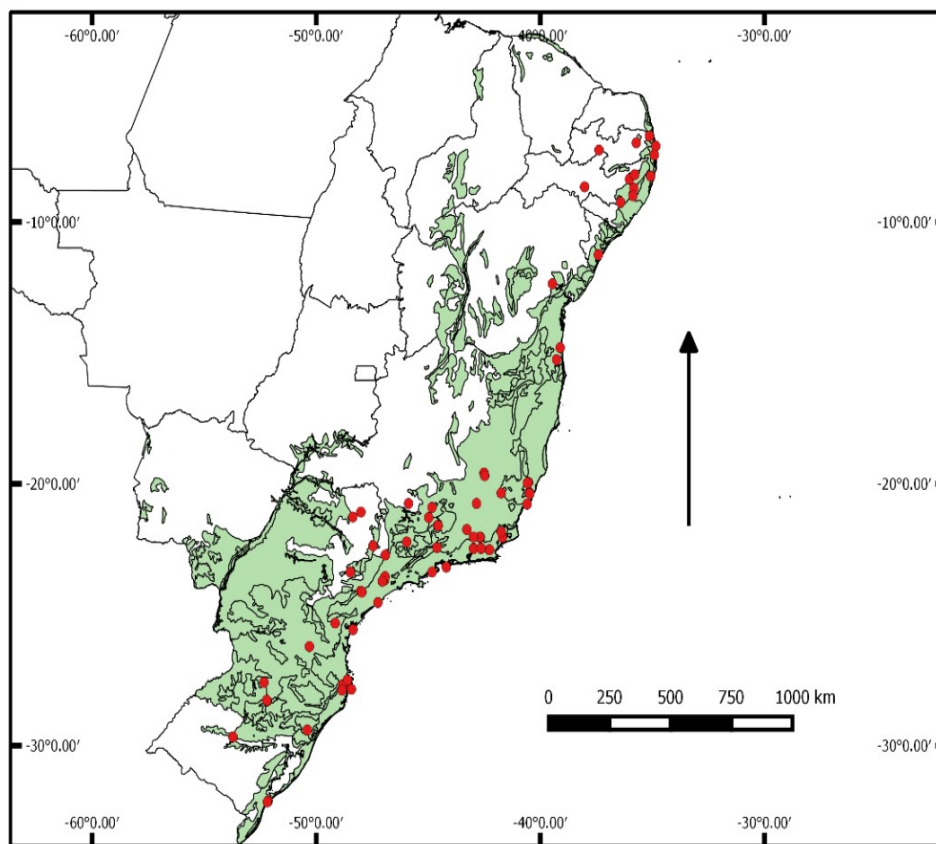


Figura 4: Localidades amostradas para pequenos mamíferos terrestres na Mata Atlântica brasileira com base em artigos publicados.

Essa atenção limitada à dimensão β da biodiversidade também é observada para outros grupos biológicos quando comparada aos trabalhos com enfoque de diversidade alfa e gama nos contextos de padrões espaciais e seus

determinantes (GASTON & BLACKBURN, 2000; BLACKBURN & GASTON, 2003).

Atualmente, existe uma tendência em considerar os métodos tradicionais de mensuração da biodiversidade, baseados na riqueza de espécies e suas contribuições relativas (abundâncias), como de pouco valor preditivo da estrutura e funcionamento das comunidades (CIANCIARUSO, 2009). Sob a crítica de que estes métodos não diferenciam as espécies quanto a suas particularidades ecológicas e históricas, o que levou a proposição de novos métodos, como a diversidade Funcional e a Filogenética.

A Diversidade Funcional (*FD – Functional Diversity*) é definida como a quantificação das distâncias relativas das espécies em um espaço multidimensional formado pela contribuição de seus traços ecológicos específicos (PETCHEY & GASTON, 2002). Consiste em uma medida de diversidade taxonômica combinada com a identidade ecológica das espécies em um ecossistema (TILMAN, 2001). E a Diversidade Filogenética (PD) é uma medida da diversidade de uma comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (MAGURRAN, 2004).

Estas duas medidas apresentam semelhanças quanto aos seus métodos. Por exemplo, as medidas de PD (FAITH, 1992) e FD (PETCHEY & GASTON, 2002) são baseadas na soma dos braços de árvore filogenética, ou dendrograma funcional, de uma comunidade.

Os primeiros estudos com esta abordagem possuíam enfoque em comunidades vegetais (PASTOR & COHEN, 1997; DÍAS & CABIDO, 2001; VALIENTE-BANUET & VERDÚ, 2007; CADOTTE *et al.* 2009). No entanto, já se percebe um aumento significativo de publicações com enfoque em grupos

animais (HOOPER *et al.* 2002; FLYNN *et al.* 2009; SAFI *et al.* 2011), ajudando a desvendar padrões obscurecidos pela riqueza taxonômica.

Dentro deste contexto, o objetivo desta tese foi estudar as comunidades de pequenos mamíferos terrestres da Mata Atlântica e, em especial, verificar e analisar a existência dos padrões de distribuição espacial através de suas composições, aplicando diferentes abordagens metodológicas.

O Capítulo 1 trata do estudo da Diversidade Beta (betadiversidade) das comunidades de pequenos mamíferos distribuídas ao longo da Mata Atlântica, baseando-se no tratamento e utilização de dados de distribuição das espécies (metadados) obtidos na literatura especializada, e pela decomposição da dimensão β de diversidade em dois componentes, *turnover* e *nestedness* (substituição e aninhamento de espécies, respectivamente), bem como avaliar a influência de fatores climáticos e espaciais que os influenciam.

O Capítulo 2 trata do estudo da Diversidade Funcional das comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica, através de sua quantificação e delimitação de padrões de distribuição espacial, a avaliação dos processos que atuam na estruturação funcional destas comunidades e a influência de fatores climáticos e espaciais.

4. Referências Bibliográficas

- ANDRADE-LIMA, D. D. 1982. Present-day forest refuges in northeastern Brazil. *Biological diversification in the tropics*, 245 – 251.
- ALGER, K; LIMA, A. 2003. Políticas públicas e a fragmentação de ecossistemas; pp 391-419. In: RAMBALDI, D. M. & OLIVEIRA, D. A. S. (Eds.). **Fragmentação de Ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- ASFORA, P. H., e PONTES, A. R. M. 2009. The small mammals of the highly impacted North-eastern Atlantic Forest of Brazil, Pernambuco Endemism Center. *Biota Neotropica*, 9(1), 31-35.
- BLACKBURN, T. M. & GASTON, K. J. 2003. **Macroecology: concepts and consequences**. Blackwell Science, Oxford.
- BIBBY, C. J.; COLLAR, N. J.; CROSBY, M. J.; HEATH, M. F.; IMBODEN, C.; JOHNSON, T. H.; LONG, A. J.; STATTERSFIELD, A. J. & THIRGOOD, S. J. 1992. Putting Biodiversity on the Map: Priority Areas for Global Conservation. Cambridge, UK: International Council for Bird Conservation.
- BONECKER, S. T.; PORTUGAL, L. G.; COSTA-NETO, S. F. & GENTILE, R. 2009. A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74(6): 467-477.
- BONVICINO, C. R.; LINDBERGH, S. M. & MAROJA, L. S. 2002. Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic Forest

- and Cerrado: Comments on their potential use for monitoring environment. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 765-774.
- BRIANI, D. C.; SANTORI, R. T.; VIEIRA, M. V. & GOBBI, N. 2001. Mamíferos não-voadores de um fragmento de mata mesófila semidecídua, do interior do Estado de São Paulo, Brasil. *Holos Environment, Rio Claro*, 1(2): 141-149.
- BROWN, K. S. 1982. Paleoecology and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies. In *Biological Diversification in the Tropics* (G. T. Prance, ed.). New York: Columbia University Press, 255 – 308.
- CADOTTE, M. W.; CAVENDER-BARES, J.; TILMAN, D. & OAKLEY, T. H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PloS one*, 4(5): e5695.
- CÂMARA, I. G. 1991. Plano de ação para a Mata Atlântica. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica.
- CAMPANILI, M. & SCHÄFFER, W. B. 2010. Mata Atlântica: Manual de adequação ambiental.
- CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187–1201.
- CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M.; HADDAD, C.; RODRIGUES, M.; MORITZ, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323: 785–789.
- CARVALHO, M. S. & OLIVEIRA, T. V. 2015. Small non-volant mammals (Didelphimorphia and Rodentia) from the RPPN Guarirú, an Atlantic Forest fragment in northeastern Brazil. *Check List*, 11(6): 1782.

- CHEREM, J. J.; GRAIPEL, M. E.; TORTATO, M. A.; ALTHOFF, S. L.; BRÜGGEMANN, F.; MATOS, J. Z.; VOLTOLINI, J. C.; de FREITAS, R. R.; ILLENSEER, R.; HOFFMANN, F. & GHIZONI-JR, I. R. 2011. Mastofauna terrestre do Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, estado de Santa Catarina, sul do Brasil. *Biotemas*, 24(3): 73-84.
- COSTA, L. P.; LEITE, Y. L. R.; FONSECA, G. A. B. & FONSECA, M. T. 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32: 872–881.
- COSTA, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Brazilian Atlantic forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30: 71–86.
- COSTA, L. P.; LEITE, Y. L. R.; MENDES, S. L. & DITCHFIELD, A. D. 2005. Conservação de mamíferos no Brasil. *Megadiversidade*, 1(1): 103-112.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographies* 36: 49–84.
- CUNHA, A. A. & VIEIRA, M. V. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Zoology*, 258(4): 419-426.
- DIAS, M. & MIKICH, S. B. 2006. Levantamento e conservação da mastofauna em um remanescente de floresta ombrófila mista, Paraná, Brasil. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 52, 61-78.
- DÍAZ, S. & CABIDO, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11): 646-655.

- EMMONS, L. H. & FEER, F. 1997. **Neotropical rainforest mammals. A field guide, 2nd**.
- FAITH, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, 61(1): 1-10.
- FONSECA, G. A.; KIERULFF, M. C. M. & STALLINGS, J. R. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 34(3): 99-152.
- FONSECA, G. A. B. 1996. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. Conservation International/Fundação Biodiversitas.
- FONSECA, G. A. B.; PINTO, L. P. & RYLANDS, A. B. 1997. Biodiversidade e unidades de conservação. In Anais do I Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação, Conferências e Palestras. Universidade Livre do Meio Ambiente, Rede Pró-Unidades de Conservação e Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba, Brasil: 189-209.
- FEIJÓ, A., NUNES, H. & LANGGUTH, A. 2016. MAMÍFEROS DA RESERVA BIOLÓGICA GUARIBAS, PARAÍBA, BRASIL. *Revista Nordestina de Biologia*, 24(1): 57-74.
- FLYNN, D. F. B.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B. T.; LIN, B. B. SIMPSON, N.; MAYFIELD, M. M. & DeCLERCK, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1): 22-33.
- GALINDO-LEAL, C.; JACOBSEN, T. R.; LANGHAMMER, P. F. & OLIVIERI, S. 2003. State of the hotspots: the dynamics of biodiversity loss. In: C. Galindo-Leal & I.G. Câmara (eds.). The Atlantic Forest of South

- America: biodiversity status, threats, and outlook. Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, Washington. D: 12-23.
- GALINDO-LEAL, C. & CÂMARA, I. D. G. 2005. Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. In: *Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (Eds.) Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica, Conservação Internacional, Centro de Ciências Aplicadas à Biodiversidade. Belo Horizonte.
- GASTON, K. J. & BLACKBURN, T. M. 2000. **Pattern and Process in Macroecology**. Blackwell Science, Oxford.
- GRAIPEL, M. E.; CHEREM, J. J.; MONTEIRO-FILHO, E. L. & CARMIGNOTTO, A. P. 2017. Mamíferos da Mata Atlântica. *Revisões em Zoologia: Mata Atlântica*, 391-482.
- GRAZZIOTIN, F.; MONZEL, M.; ECHEVERRIGARAY, S. & BONATTO, S. 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic forest. *Molecular Ecology*, 15: 3969–3982.
- GRELLE, C. E. V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2): 81-85.
- HAFFER, J. 1987. Biogeography of neotropical birds. In *Biogeography and Quaternary History in Tropical America* (T. C. Whitmore and G. T. Prance, eds). Oxford: Clarendon Press: 105 – 150.
- HOOPER, D. U.; SOLAN, M.; SYMSTAD, A.; DIAZ, S.; GESSNER, M. O.; BUCHMANN, N.; DEGRANGE, V.; GRIME, P.; HULOT, F.; MERMILLOD-BLONDIN, F. & ROY, J. 2002. Species diversity,

- functional diversity and ecosystem functioning. *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*, 195-208.
- KOLEFF, P.; GASTON, K. J.; & LENNON, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3): 367-382.
- LARA-RUIZ, P.; CHIARELLO, A. G. & SANTOS, F. R. 2008. Extreme population divergence and conservation implications for the rare endangered Brazilian Atlantic forest sloth, *Bradypus torquatus* (Pilosa: Bradypodidae). *Biological Conservation* 141: 1332–1342.
- LEGENDRE, P.; BORCARD, D. & PERES-NETO, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4): 435-450.
- LEINER, N. O. & SILVA, W. R. 2012. Non-volant small mammals at an Atlantic forest area situated nearby a limestone quarry (Limeira quarry), state of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica*, 12(4): 191-197.
- LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P. & STALLINGS, J. R. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*, 12(03), 435-440.
- LYNCH, J. D. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal (W. E. Duellman, ed.). Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Monogr. 7: 189 – 215.
- MACHADO, A. B. M.; DRUMMOND, G. M. & PAGLIA, A. P. 2008. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. Ministério do Meio Ambiente, Fundação Biodiversitas.

- MAESTRI, R. & PATTERSON, B. D. 2016. Patterns of Species Richness and Turnover for the South American Rodent Fauna. *PloS one*, 11(3): e0151895.
- MAGURRAN, A. E. 2004. **Measuring biological diversity**. Blackwell, Oxford, p. 256.
- MANTOVANI, W. 2003. A degradação dos biomas brasileiros. *In*: W. C. Ribeiro (ed.). Patrimônio ambiental brasileiro. Editora Universidade de São Paulo, São Paulo: pp. 367- 439.
- MARTIN, P. S.; GHELER-COSTA, C.; LOPES, P. C.; ROSALINO, L. M. & VERDADE, L. M. 2012. Terrestrial non-volant small mammals in agro-silvicultural landscapes of Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 282: 185-195.
- MARTINS, F.; DITCHFIELD, A.; MEYER, D. & MORGANTE, J. S. 2007. Mitochondrial DNA phylogeography reveals marked population structure in the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45: 372–378.
- MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; BROOKS, T. M.; PILGRIM, J. D.; KONSTANT, W. R.; Da FONSECA, G. A. & KORMOS, C. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(18): 10309-10313.
- MITTERMEIER, R. A.; FONSECA, G. A.; RYLANDS, A. B. & BRANDON, K. 2005. A brief history of biodiversity conservation in Brazil. *Conservation Biology*, 19(3): 601-607.

- MORAES-BARROS, N.; MIYAKI, C. Y. & MORGANTE J. S. 2007. Identifying management units in non-endangered species: the example of the sloth *Bradypus variegatus* Schinz, 1825. *Brazilian Journal of Biology* 67: 829–883.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & FONTES, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of Climate¹. *Biotropica*, 32(4b): 793-810.
- PAGLIA, A. P.; De MARCO Jr, P.; COSTA, F. M.; PEREIRA, R. F. & LESSA, G. 1995. Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12(1): 67-79.
- PAGLIA, A. P.; FONSECA, G. A. B.; RYLANDS, A. B.; HERRMANN, G.; AGUIAR, L. M. S.; CHIARELLO, A. G.; LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; SICILIANO, S.; KIERULFF, M. C. M.; MENDES, S. L.; TAVARES, V. da C.; MITTERMEIER, R. A. & PATTON J. L. 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2^a Edição / 2nd Edition. *Occasional Papers in Conservation Biology*, No. 6. Conservation International, Arlington, VA. 76pp.
- PARDINI, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and conservation*, 13: 2567-2586.

- PARDINI, R., & UMETSU, F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande—distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. *Biota Neotropica*, 6(2): 1-22.
- PASSAMANI, M.; JENILSON, D.; & LOPES, S. A. 2005. Mamíferos não-voadores em áreas com predomínio de Mata Atlântica da Samarco Mineração SA, município de Anchieta, Espírito Santo. *Biotemas*, 18(1): 135-149.
- PASTOR, J. & COHEN, Y. 1997. Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology*, 51(3): 165-179.
- PELLEGRINO, K.; RODRIGUES, M.; WAITE, A.; MORANDO, M.; YASSUDA, Y. & SITES, J. Jr. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwinii* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 13–26.
- PRANCE, G. T. 1987. Biogeography of Neotropical plants. *OXFORD MONOGR. BIOGEOGR.*
- PETCHEY, O. L. & GASTON, K. J. 2002 Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269: 1721–1727.
- PUORTO, G.; SALOMÃO, D. G.; THEAKSTON, R.; THORPE, R.; WARREL, D. A.; WUSTER, W. 2001. Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of

- Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Journal of Evolutionary Biology* 14: 527–538.
- REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A. & LIMA, I. P. 2006. **Mamíferos do Brasil**, Londrina.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J. & HIROTA, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142(6): 1141-1153.
- SANCHA, N. U.; HIGGINS, C. L.; PRESLEY, S. J. & STRAUSS, R. E. 2014. Metacommunity structure in a highly fragmented forest: has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns?. *Diversity and Distributions*, 20(9): 1058-1070.
- STALLINGS, J. R.; da FONSECA, G. A.; PINTO, L. P. D. S.; AGUIAR, L. M. D. S. & SÁBATO, E. L. 1990. Mamíferos do Parque Florestal Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(4): 663-677.
- STATTERSFIELD, A. J.; CROSBY, M. J.; LONG, A. J. & WEGE, D. C. 1998. **Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation. Cambridge**, UK: BirdLife International.
- STEVENS, S. M. & HUSBAND, T. P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation*, 85(1): 1-8.
- STODDART, D. M. 1979. **Ecology of small mammals**. Chapman & Hall, London.

- SILVA, J. M. C & CASTELETI, C. H. M. 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.). The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook. pp. 43-59. Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, Washington, D.C.
- SILVA, J. M.; SOUSA, M. C. & CASTELLETTI, C. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Brazilian Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 85–92.
- SILVA, S.; MORAES-BARROS, N. A. D. I. A.; RIBAS, C. C.; FERRAND, N. & MORGANTE, J. S. 2012. Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(1): 39-55.
- SOS MATA ATLÂNTICA. 1990. Workshop Mata Atlântica, Anais. São Paulo, Fundação SOS Mata Atlântica.
- SOS MATA ATLÂNTICA. 1998. **Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990–1995**. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, Brasil.
- TABARELLI, M. & GASCON, C. 2005. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. *Megadiversidade*, 1(1): 181 – 188.
- THOMAS, W. W.; GARRISON, J. & ARBELA, A. L. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity & Conservation*, 7(3): 311-322.

- THOMAS, W. W. 2008. Introduction. In: Thomas, W. W. (Ed.) **The Atlantic Coastal Forests of Northeastern Brazil**. Memoirs of the New York Botanical Garden, 21-66.
- TILMAN, D. 2001 Functional Diversity. In: LEVIN, S. A. (Ed.) **Encyclopaedia of biodiversity**. Academic Press, San Diego, CA, USA. 109–120.
- VALIENTE-BANUET, A. & VERDÚ, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology letters*, 10(11): 1029-1036.
- VIANA, V. M. & TABANEZ, A. A. J. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In: SCHELHAS, J. & GREENBERG, R. (Eds.). **Forest patches in tropical landscapes**. Island Press, Washington, DC. 151–167.
- VIEIRA, E. M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19(05): 501-507.
- VOSS, R. S. & EMMONS, L. H. 1996. **Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment**. American Museum of Natural History, New York, USA.
- WILSON, D. E. & REEDER, D. M. 2005. **Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference**. 3rd ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213–251.

CAPÍTULO 1

DIVERSIDADE BETA DAS COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS DA MATA ATLÂNTICA

1. INTRODUÇÃO

Confrontando-se com a manifestação exuberante da variabilidade biótica na Terra, seja interindividual, intraespecífica, interespecífica, taxonômica, genética, bioquímica, molecular, entre outras, recai ao pesquisador a proposição de descrever, mensurar e avaliar estas facetas biológicas. Seja qual for a abordagem a esta variabilidade, tratar-se-á da diversidade biológica ou biodiversidade.

Segundo MAGURRAN (2013), a diversidade biológica pode ser resumida como “a variedade e a abundância de espécies em uma área de estudo definidas”, podendo ser dividida em dois componentes principais, riqueza de espécies (o número de espécie em determinada área de estudo) e uniformidade (o quanto varia a abundância das espécies).

Há muito, ecólogos vem aplicando medidas de diversidade que incorporam riqueza e abundância, consistindo em verdadeiras medidas de heterogeneidade (HURLBERT, 1971). Apesar disso, muitos profissionais consideram a riqueza como sinônimo de diversidade biótica.

Neste contexto, faz-se necessário distinguir entre a diversidade alfa (α) e beta (β). A dimensão α da diversidade diz respeito à propriedade de uma unidade espacial definida, e a β corresponde a alteração biótica (substituição ou rotatividade) das espécies, de maneira que uma medida de diversidade β denota o quanto duas unidades espaciais diferem em composição (MAGURRAN, 2013).

1.1 Diversidade Beta

Consistindo em uma das principais abordagens nos estudos ecológicos e numa métrica para comparar diferentes comunidades em uma região, a diversidade β foi definida por Whittaker (1960; 1972) como uma medida de substituição de espécies, mudança biótica, ao longo de um gradiente ambiental. Percebe-se que ela aborda uma faceta fundamental dos padrões espaciais da biodiversidade (WHITTAKER, 1960; WHITTAKER, 1972; CODY, 1975; WILSON & SHMIDA, 1984; GASTON & WILLIAMS, 1996).

Esta métrica é considerada um conhecimento básico no estudo da distribuição das espécies, e na busca de explicações históricas da biodiversidade, além de sua utilidade no delineamento de estratégias amostrais. Ao acompanhar a composição de espécies de uma comunidade ao longo do tempo, pode-se avaliar o comportamento de fatores (variáveis abióticas) e processos (distúrbios, formação de barreiras geográficas e impactos variados, como mudanças climáticas) que influenciam a diversidade, seja provocando sua diminuição (homogeneização biótica) ou seu aumento (heterogeneização) (BOZELLI *et al.* 2015; PETSCH, 2016).

Desde as proposições iniciais de Whittaker (1960; 1972) surgiram diversas propostas (índices) para o cálculo da diversidade β , e para todo novo problema surgia uma nova abordagem: mudança em composição ao longo de gradiente espacial ou ambiental, grau de associação entre fragmentos de habitats, regiões ou amostras e a identificação de limites biogeográficos e suas implicações para o planejamento conservacionista (KOLLEF *et al.* 2003)

Um dos principais problemas nas diversas medidas propostas é que algumas são claramente correlacionadas, enquanto outras são tão discordantes que resultam em padrões bastante divergentes em análises de um mesmo conjunto de dados (WILSON & SHMIDA, 1984; BLACKBURN & GASTON, 1996; WILLIAMS, 1996; CLARKE & LIDGARD, 2000; KOLLEF *et al.* 2003). Portanto, deve-se escolher o índice mais adequado para responder a questão formulada.

As análises teóricas sobre diversidade β atestam que esta reflete dois fenômenos distintos e mensuráveis: o *Turnover* (substituição) e o *Nestedness* (aninhamento) (HARRISON *et al.* 1992; BASELGA *et al.* 2007; BASELGA, 2010).

Especificamente, o aninhamento (*nestedness*) de espécies é o processo no qual as comunidades de uma localidade são subconjuntos de outras áreas mais ricas (ULRICH & GOTTELI, 2007). No contexto do processo de aninhamento, a perda de espécies não é considerada como aleatória e ocorre devido a algum fator determinável (GASTON & BLACKBURN, 2000). Já o *turnover* espacial, se refere a substituição de algumas espécies por outras diferentes, ocorrendo por determinantes ambientais, espaciais ou históricos (QIAN *et al.* 2005).

Observe-se o exemplo a seguir, na figura 1.1. No quadro A, representa-se três comunidades (A1, A2 e A3), cada uma ocupando um espaço geográfico próprio. Percebe-se que as comunidades A2 e A3 representam subconjuntos da comunidade maior (e mais diversa) A1, representando um processo de aninhamento. O quadro B, denota três comunidades (B1, B2 e B3) com a

mesma riqueza específica, mas com diferentes composições, o que representa um processo de turnover espacial.

Ainda na figura 1.1, temos o quadro C com as comunidades C1, C2 e C3, representando a relação entre suas composições com a ocorrência dos processos de rotatividade e aninhamento. E o quadro D, demonstrando a perda de riqueza mas com rotatividade de espécies ao longo das comunidades D1, D2 e D3. Logo, compreendemos que é possível a coocorrência de padrões e processos em diferentes intensidades, ao longo de comunidade e gradientes espaciais e temporais.

A compreensão destes padrões bióticos e suas causas devem ser discernidas, pois podem ser causados pelos diferentes processos, de ganho ou perda de espécies, para isso estes processos devem ser separados/decompostos (WILLIAMS *et al.* 1999; GASTON & BLACKBURN, 2000; BASELGA, 2007). E, apesar de existirem diversos métodos para o cálculo da betadiversidade, até recentemente não havia sido proposto um método que englobasse a partição dos dois componentes.

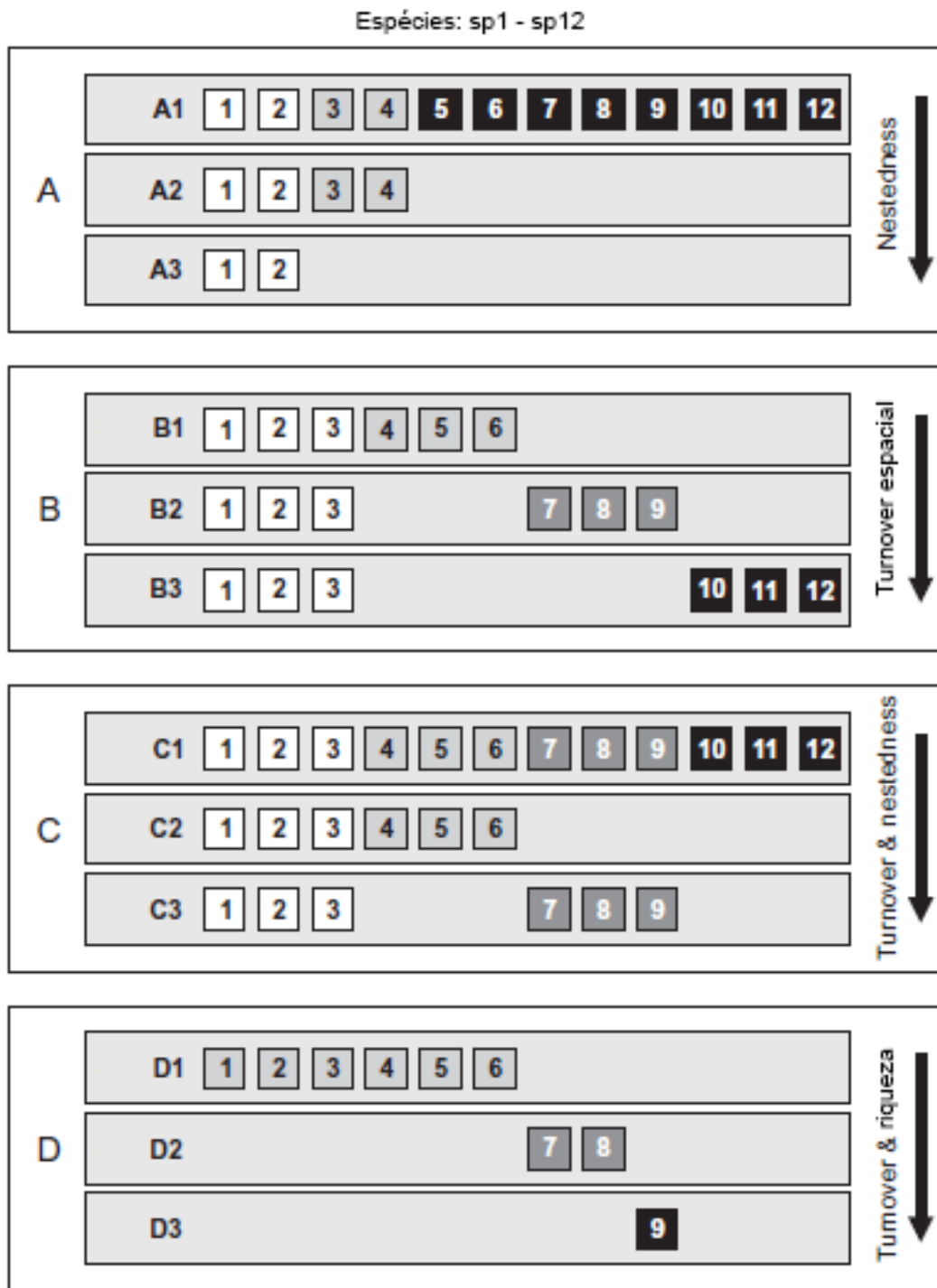


Figura 1.1: Exemplo de quatro localidades distintas. A) As comunidades A1, A2 e A3 estão completamente aninhadas. B) B1, B2 e B3 são igualmente ricas ($S=6$), cada uma com três espécies exclusivas, exibindo um claro padrão de *turnover*. C) C2 e C3 são subconjuntos de C1 (*nestedness*), mas há diferenças na composição de espécies entre C2 e C3 (*turnover*). D) D1, D2 e D3 apresentam influência de *turnover* e diferenças em riqueza. Esquema retirado de BASELGA (2010).

A partir do índice de dissimilaridade de Sorensen (β_{sor}), uma das medidas mais conhecidas devido a sua dependência da proporção de espécies compartilhadas e sua relação linear com o índice de Whittaker (DISERUD & Ødegaard, 2007), e do índice de dissimilaridade de Simpson (β_{sim}) que é capaz de descrever o *turnover* sem a influência da riqueza (LENNON *et al.* 2001), um novo índice foi construído para se medir o efeito de *nestedness*. Este é o índice da dissimilaridade resultante de *nestedness* ($\beta_{\text{nes}} = \beta_{\text{sor}} - \beta_{\text{sim}}$) que foi formulado por BASELGA (2010) (figura 1.2).

Sørensen pairwise dissimilarity	$\beta_{\text{sor}} = \frac{b+c}{2a+b+c}$
Simpson pairwise dissimilarity	$\beta_{\text{sim}} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)}$
Nestedness-resultant dissimilarity	$\beta_{\text{nes}} = \frac{\max(b,c) - \min(b,c)}{2a + \min(b,c) + \max(b,c)} \times \frac{a}{a + \min(b,c)}$

Figura 1.2: Fórmulas dos índices. Onde $\beta_{\text{sor}} = \beta_{\text{sim}} + \beta_{\text{nes}}$, **a** é o número de espécies em comum para duas áreas, **b** é o número de espécies que ocorre na primeira área, mas não na segunda, **c** são as espécies que ocorrem apenas na segunda área (modificado de BASELGA, 2010).

Este conjunto de ferramentas possibilita prever quais fatores abióticos podem estar envolvidos nos processos de diversificação das comunidades (MELO *et al.* 2009). O clima, por exemplo, é um conhecido fator estruturador da betadiversidade, especialmente em regiões com ampla variação latitudinal, o que leva a altos níveis de *turnover* (SVENNING *et al.* 2011).

Dentre os fatores que influenciam a betadiversidade estão processos relacionados às características biológicas das espécies (guildd trófica, capacidade de dispersão, por exemplo), características ambientais (heterogeneidade ambiental, complexidade topográfica) ao longo do tempo e a variação espacial (distância) (SHMIDA & WILSON, 1985; CODY, 1986;

HARRISON *et al.* 1992; NEKOLA & WHITE, 1999). Ou seja, padrões geográficos de variação gradual ou abrupta podem refletir diferenças históricas (no passado e atualmente) nos ambientes, nas interações ecológicas interespecíficas e sua biogeografia (CONDIT *et al.* 2002; TUOMISTO *et al.* 2003; QIAN *et al.* 2005; GRAHAM *et al.* 2006).

Adicionalmente, mecanismos que levem a especialização ecológica das espécies e a redução na amplitude de nicho podem gerar uma alta diversidade α em uma grande escala, como resultado de um aumento na diversidade β em escalas menores (RODRÍGUEZ & ARITA, 2004).

Outra variável biótica que pode ser levada em conta na análise de betadiversidade é o tamanho corporal, pois é considerado como o atributo mais integrativo de uma espécie, e que aparenta ser independente de espécie (*taxon-free*) DAMUTH (1992). Esta variável está relacionada a várias outras características biológicas de um organismo, pois afeta as características fisiológicas e impõe limites morfológicos e ecológicos às espécies, influenciando áreas de vida, densidade populacional e capacidade de dispersão (ROBINSON & REDFORD, 1988; SWIHART *et al.* 1988).

Além disso, os padrões de distribuição no tamanho corporal vêm intrigando os pesquisadores por décadas. Várias hipóteses já foram formuladas para explicar os processos que controlam a variação na diversidade das espécies ao longo do espectro de tamanho corporal (HUTCHINSON & MACARTHUR, 1959; BROWN, 1995; ALLEN *et al.* 2006).

Uma das observações mais marcantes seria a de que existem mais espécies de pequeno porte, pois elas poderiam dividir o habitat em maior número de nichos (HUTCHINSON & MACARTHUR, 1959).

1.2 Estudos na Mata Atlântica

Estudos macroecológicos geralmente não avaliam padrões de betadiversidade em escalas geográficas menores (regionais), e sim em áreas muito distantes, em diferentes latitudes (HARRISON *et al.* 1992; BLACKBURN & GASTON, 1996; QIAN *et al.* 2005; QIAN & RICKLEFS, 2007). Além disso, a maioria dos estudos, independente da escala adotada, buscaram apenas mapear padrões, e raramente tentou-se avaliar quais os fatores ecológicos e históricos que os resultaram (MELO *et al.* 2009).

Os resultados obtidos por MELO *et al.* (2009) parecem contradizer o conhecimento acumulado ao longo dos anos em respeito à taxonomia (BONVICINO *et al.* 2008), biogeografia (COSTA, 2000; SILVA *et al.* 2004) e estruturação genética de pequenos mamíferos (COSTA, 2003; CARNAVAL *et al.* 2009). Neste trabalho, foram verificados baixos valores de betadiversidade de mamíferos, ou seja, a Mata Atlântica não contrastou em relação aos outros ambientes do continente Sul-americano, diferindo do padrão encontrado para aves. Isto pode apontar para uma grande lacuna de informações sistematizadas e validadas por especialistas dos táxons, ou, como os próprios autores reconhecem, pode ter sido pela escala do estudo.

Existe uma clara ênfase dada a diversidade α nos estudos sobre a diversidade de pequenos mamíferos da Mata Atlântica. Dentre os poucos trabalhos que abordam o componente β da biodiversidade, estão o de PARDINI & UMETSU (2006), que aborda a diversidade α e β dos pequenos mamíferos terrestres da Reserva Florestal de Morro Grande, e o de SANCHÁ

et al. (2014) que estudou a estrutura (*Clementsiana* e *Gleasoniana*) de metacomunidades de pequenos mamíferos dos fragmentos de Mata Atlântica, obtendo resultados que corroboram a hipótese de refúgios pleistocênicos e de eventos vicariantes por barreiras ribeirinhas.

Visando a integração entre diferentes abordagens ecológicas que permitam uma melhor compreensão dos padrões e a estruturação da diversidade β , este trabalho aborda o estudo da Diversidade Beta das comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica, seus padrões por táxon (Rodentia e Didelphimorphia) e classes de massa corporal, além dos fatores ambientais que os afetam.

2. OBJETIVOS

Objetivo Geral: Estudar a diversidade β das comunidades de mamíferos distribuídas ao longo da Mata Atlântica, avaliar a influência de fatores ambientais e tamanho corporal, através dos seguintes objetivos específicos:

1. Analisar a diversidade β das comunidades de pequenos mamíferos distribuídas ao longo da Mata Atlântica;
2. Analisar as contribuições de *turnover* e *nestedness* da diversidade β nas comunidades;
3. Avaliar as diferenças de acordo com o tamanho corporal e do táxon (linhagem);
4. Avaliar a influência de fatores ambientais sobre a diversidade β observada.

2.1 Hipóteses

1. **H₁:** A Diversidade β apresenta elevados valores para a Mata Atlântica.

H₀₁: Os valores de diversidade β ao longo da Mata Atlântica são baixos;

2. **H₂:** Existem diferenças entre os níveis de *turnover* e *nestedness* da diversidade β de pequenos mamíferos na Mata Atlântica.

H₀₂: Não existem diferenças nos níveis de *turnover* e *nestedness*;

3. **H₃**: Pequenos mamíferos de diferentes classes de massa corporal apresentam diferenças nos padrões de diversidade β .

H0₃: Padrões de massa corpórea não influenciam a diversidade β ;

4. **H₄**: Mamíferos de diferentes *taxa* possuem diferentes padrões de diversidade β .

H0₄: A linhagem filogenética não influencia na diversidade β ;

5. **H₅**: Fatores climáticos e espaciais influenciam os padrões de diversidade β ao longo da Mata Atlântica.

H0₅: Não há influência de fatores climáticos e espaciais sobre a diversidade β de pequenos mamíferos.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Banco de dados

O banco de dados de PATTERSON *et al.* (2007), que consiste em uma vasta compilação de literaturas e informações relativas à distribuição de mamíferos do hemisfério ocidental, em formato de *shapes* (*.shp), foi utilizado para montar a matriz de presença e ausência de 121 (cento e vinte uma) espécies de pequenos mamíferos (Rodentia e Didelphimorphia) distribuídas ao longo da Mata Atlântica.

Utilizando o *shape* correspondente a região da Mata Atlântica brasileira disponibilizado no site do IBGE (figura 1.3), sobrepôs-se um grid de células de 1°, totalizando 198 células. A construção da matriz de ocorrência das espécies, a geração dos centroides e o cálculo das distâncias relativas entre os grids, e os valores médios das variáveis ambientais de cada célula do grid, foram realizados através do programa SAM – *Spatial Analysis in Macroecology* (RANGEL *et al.* 2010).

As variáveis climáticas foram obtidas do Worldclim (HIJMANS *et al.* 2005; disponível em <http://www.worldclim.org>), em alta resolução (1 km²) consistindo em médias mensais das variáveis obtidas a partir de diversas estações climáticas. Utilizamos as coordenadas do centroide de cada célula do grid, para o cálculo dos valores médios, de cada variável.



Figura 1.3: Grid de células correspondente à região da Mata Atlântica brasileira.

Adicionalmente, utilizou-se a altitude média e desvio padrão, a variável de produtividade primária (*net primary productivity* – NPP), a quantidade de energia que a vegetação acumula em um ano (kg de Carbono/m²) foi obtida de KUCHARIK *et al.* (2000).

A análise da colinearidade entre as variáveis foi verificada e aquelas que apresentaram alta correlação ($R^2 \geq 0.6$) com mais de uma variável foram retiradas das análises. Apenas as variáveis restantes estão listadas abaixo (tabela 1.1) com seu respectivo código.

Tabela 1.1: Variáveis ambientais obtidas no repositório *Worldclim* (disponível em <http://www.worldclim.org>) que foram selecionadas para avaliação da correlação com a diversidade beta, após análise de colinearidade.

Sigla	Variável	Sigla	Variável
Bio1	Temperatura Média Anual	Bio14	Precipitação do Mês mais Seco
Bio2	Média da faixa diurna de Temperatura	Bio15	Sazonalidade da Precipitação
Bio1 2	Precipitação Anual	<i>DPelev</i>	Desvio padrão da altitude
Bio1 3	Precipitação do mês mais úmido	<i>Netprimary</i>	Produtividade Primária Média

A base de informações sobre tamanho corporal consultada foi a de RODRIGUEZ *et al.* (2008). Para as análises, os conjuntos de espécies de menor e maior tamanho corporal foram determinados pela mediana do conjunto de valores médios da massa corpórea específica conforme literatura, com o objetivo de verificar a existência de diferenças entre estes.

3.2. Análise de Dados

3.2.1 Diversidade Beta

O cálculo da diversidade β foi realizado através do *script* BETAPART (BASELGA & ORME, 2012). O método utilizado permite a partição em dois componentes, *turnover* e *nestedness*, que refletem diferentes fenômenos e são gerados por diferentes mecanismos (BASELGA, 2010). O cálculo se baseia no fato de que o índice de dissimilaridade de Sorensen é igual a soma da dissimilaridade de Simpson com a dissimilaridade resultante de aninhamento: $\beta_{\text{sor}} = \beta_{\text{sim}} + \beta_{\text{nes}}$ (figura 1.2). Os valores destes índices variam entre 0 e 1.

O comando *beta.pair* retorna 03 matrizes de dissimilaridade par a par (*pairwise*) calculada entre os pares de células do grid, uma geral (β_{sor}), uma de *turnover* (β_{sim}) e a de aninhamento (β_{nes}). Este cálculo foi realizado para o conjunto total de espécies (Rodentia + Didelphimorphia), para cada grupo taxonômico e para cada conjunto de massa corporal (maior e menor que a mediana), separadamente.

A fim de possibilitar a comparação em significância entre os diferentes grupos taxonômicos e de tamanho corporal, realizou-se 1000 reamostragens de 50 células do grid aleatoriamente, através do comando *beta.sample*, para obtermos as médias e desvios padrões para cada métrica BASELGA (2007).

A quantificação regional foi feita pelo cálculo *beta.multi* (β_{SIM} , β_{SNE} , β_{SOR}) para obter resultados independentes da riqueza de espécies, assim as diferenças na composição devido à perda de espécies (*nestedness*) podem ser distinguidas das diferenças nas composições independentes de riqueza (BASELGA et al. 2007; BASELGA, 2010).

Para avaliar as relações espaciais determinadas pelo *turnover* e *nestedness*, as respectivas matrizes de dissimilaridade de β_{sim} e β_{nes} , do conjunto total de espécies, foram utilizadas para a construção de dendrogramas para auxiliar a visualização das relações espaciais. Utilizou-se o coeficiente de Ward, pois este minimiza a soma total dos erros quadrados do dendrograma (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). Os *cluster* resultantes tiveram sua significância testada através do ANOSIM, pacote VEGAN (OKSANEN *et al.* 2007). Posteriormente, estes agrupamentos foram mapeados no programa Quantum GIS (2014).

3.2.2 Variáveis Espaciais e Climáticas

A relação da distância geográfica com a betadiversidade foi investigada através do Teste de Mantel entre as matrizes de dissimilaridade de β_{sim} , β_{sne} e a matriz de distâncias (em km), construída através da função *earth.dist* do pacote FÓSSIL (VAVREK *et al.* 2011).

Este teste consiste em uma regressão onde as variáveis estão em forma de matriz de distâncias ou dissimilaridades que resumem similaridades par-a-par entre localidades amostrais (LEGENDRE & FORTIN, 1989). Foi construído um correlograma de Mantel, que consiste na representação gráfica dos valores de autocorrelação espacial (eixo y) ao longo da distância geográfica (eixo x), também gerado através do pacote VEGAN (OKSANEN *et al.*, 2007).

Os valores médios das variáveis ambientais para cada célula do grid, constituem a matriz de dados ambientais. Para evitar o problema de colinearidade, as variáveis que apresentaram alto coeficiente de correlação foram retiradas da análise.

Uma segunda matriz de distâncias geográficas, ou espacial, foi submetida a uma Análise das Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM), onde as coordenadas geográficas, os centroides de cada célula do grid, foram utilizadas para a construção de uma matriz de distância euclidiana, a partir daí foram calculadas as coordenadas principais (BORCARD & LEGENDRE, 2002).

A Análise de Correspondência Canônica (CCA) foi empregada para particionar devidamente a variação entre os componentes ambientais e espaciais. Ela opera sobre os dados de presença e ausência forçada por uma

segunda matriz (ambiental), calculando a quantidade de variação nos dados de composição de espécies (soma dos autovetores canônicos) explicada pelo respectivo conjunto de variáveis incluídas na terceira matriz (espacial) (BORCARD, *et al.* 1992).

Adicionalmente, aplicou-se uma CCA parcial (pCCA), que elimina o efeito de cada variável (covariável – ambiental e espacial) sobre as outras, dando origem a valores de efeito puro (BORCARD, *et al.* 1992). Os níveis de significância para as estas análises foram obtidos através da ANOVA com 1000 permutações.

Todas as análises estatísticas foram realizadas na plataforma R para Windows (R *Team Development Core*, 2008).

4. RESULTADOS

Foram observados altos valores de betadiversidade (β_{SOR}) para as comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica. A composição de espécies recebe contribuição por *turnover* (0.86) bem maior que o componente referente ao *nestedness*, praticamente inexistente (tabela 1.2).

Tabela 1.2: Valores de betadiversidade obtidos na análise dos dados de distribuição de pequenos mamíferos ao longo da mata atlântica através *script* BETAPART (BASELGA & ORME, 2012).

	Beta.multi (total)	Beta.sample (reamostragem)
<i>Turnover</i>	$\beta\text{SIM} = 0.96$	0.86 ± 0.007
<i>Nestedness</i>	$\beta\text{SNE} = 0.01$	0.05 ± 0.005
Total	$\beta\text{SOR} = 0.97$	0.91 ± 0.004

Mesmo quando analisamos separadamente os valores para cada grupo taxonômico (Rodentia e Didelphimorphia) e por classes de tamanho corporal (menores e maiores que a mediana (73.4g) da distribuição dos pesos, observamos o mesmo padrão de alto *turnover* (tabelas 1.3 e 1.4).

No entanto, apenas para os Didelphimorphia, foi observada uma considerável contribuição de *nestedness*.

Tabela 1.3: Valores de betadiversidade obtidos na análise separada dos dados de distribuição de Roedores e Marsupiais ao longo da Mata Atlântica através *script* BETAPART (BASELGA & ORME, 2012).

Roedores			Marsupiais	
	Beta.multi	Beta.sample	Beta.multi	Beta.sample
<i>Turnover</i>	$\beta\text{SIM} = 0.96$	0.87 ± 0.01	$\beta\text{SIM} = 0.93$	0.78 ± 0.02
<i>Nestedness</i>	$\beta\text{SNE} = 0.01$	0.04 ± 0.01	$\beta\text{SNE} = 0.04$	0.12 ± 0.02
total	$\beta\text{SOR} = 0.97$	0.91 ± 0.01	$\beta\text{SOR} = 0.97$	0.90 ± 0.01

Além disso, não foi observada diferença entre as diferentes classes de tamanho corporal definidos pela mediana (73.4 g), (tabela 1.4).

Tabela 1.4: Valores de betadiversidade obtidos na análise das classes de massa corporais separadas pela mediana (73.4 g) dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica através *script* BETAPART (BASELGA & ORME, 2012).

Menores		Maiores	
Beta.multi	Beta.sample	Beta.multi	Beta.sample
$\beta_{SIM} = 0.96$	0.87 ± 0.01	$\beta_{SIM} = 0.96$	0.88 ± 0.01
$\beta_{SNE} = 0.01$	0.04 ± 0.01	$\beta_{SNE} = 0.01$	0.03 ± 0.00
$\beta_{SOR} = 0.97$	0.91 ± 0.01	$\beta_{SOR} = 0.97$	0.91 ± 0.00

Nos dendrogramas gerados com base nas matrizes de β_{sim} e β_{nes} , nota-se uma divisão clara entre dois grandes *clusters* ($p < 0.01$). A visualização destes dendrogramas no mapa permitem dividir em duas regiões, norte e sul, com base no *turnover*. E com base no *nestedness*, tem-se uma região central e regiões periféricas, no extremo norte e sul (figura 1.4).

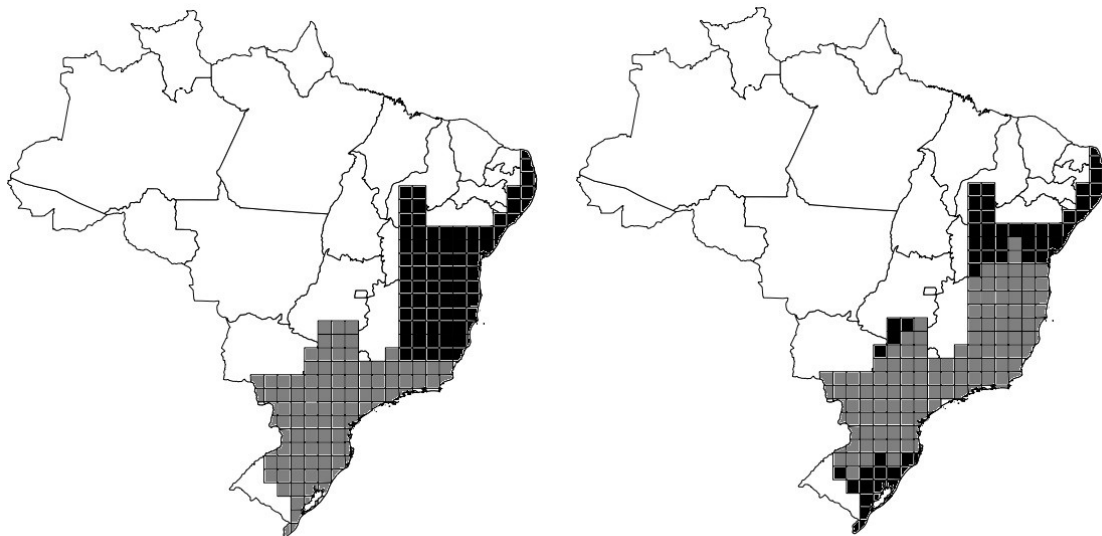


Figura 1.4: Mapeamento dos clusters de β_{sim} (à esquerda) e β_{nes} (à direita) resultantes da análise de agrupamento com base nos valores de *turnover* e *nestedness* dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica. *Optou-se pela representação gráfica ao invés do dendrograma com 138 folhas terminais, evitando a poluição visual e a facilitação da compreensão.

Através do teste de Mantel observou-se forte relação do *turnover* com a distância geográfica ($R^2=0.86$; figura 1.5). Assim, quanto mais distantes forem duas comunidades, mais dissimilares devem ser. Esta noção é reforçada na observação do correlograma de Mantel (figura 1.6), onde podemos observar que em até 1000 km de distância, existe correlação espacial positiva. Não há relação do *nestedness* com a distância geográfica ($R^2=0.03$; figura 1.5).

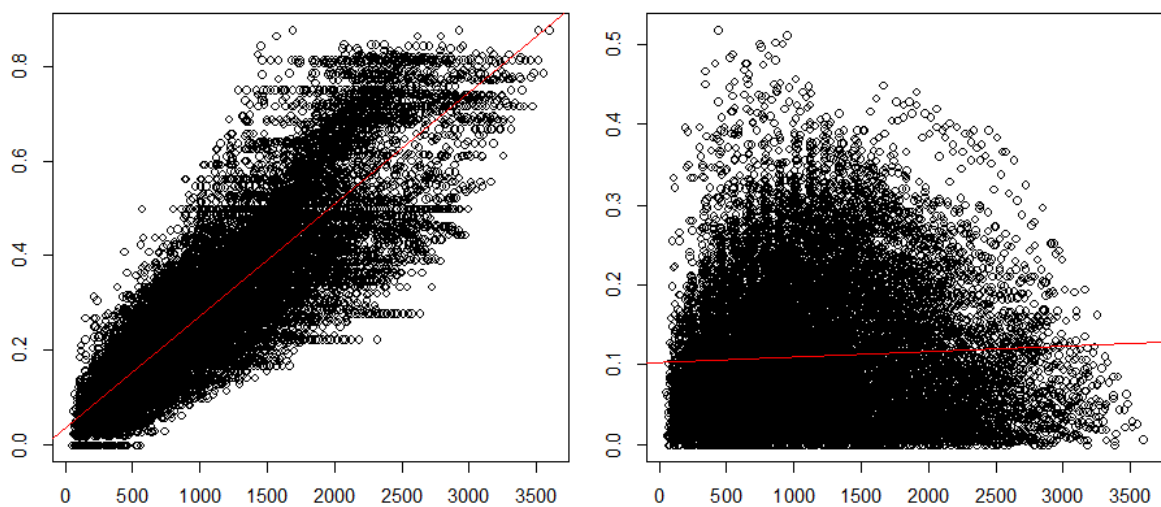


Figura 1.5: Correlação entre os dados de β_{sim} e distância geográfica em km ($R^2=0.86$; gráfico à esquerda), e para β_{nes} e distância ($R^2=0.03$; à direita).

Dentre as 20 variáveis ambientais acessadas, apenas oito foram selecionadas: Altitude (DPelev), Temperatura Média Anual (Bio1), Média da faixa diurna de Temperatura (Bio2), Precipitação Anual (Bio12) e Precipitação do Mês mais úmido (Bio13) e Seco (Bio14), Sazonalidade da Precipitação (Bio15) e Produtividade primária média (Netprimary).

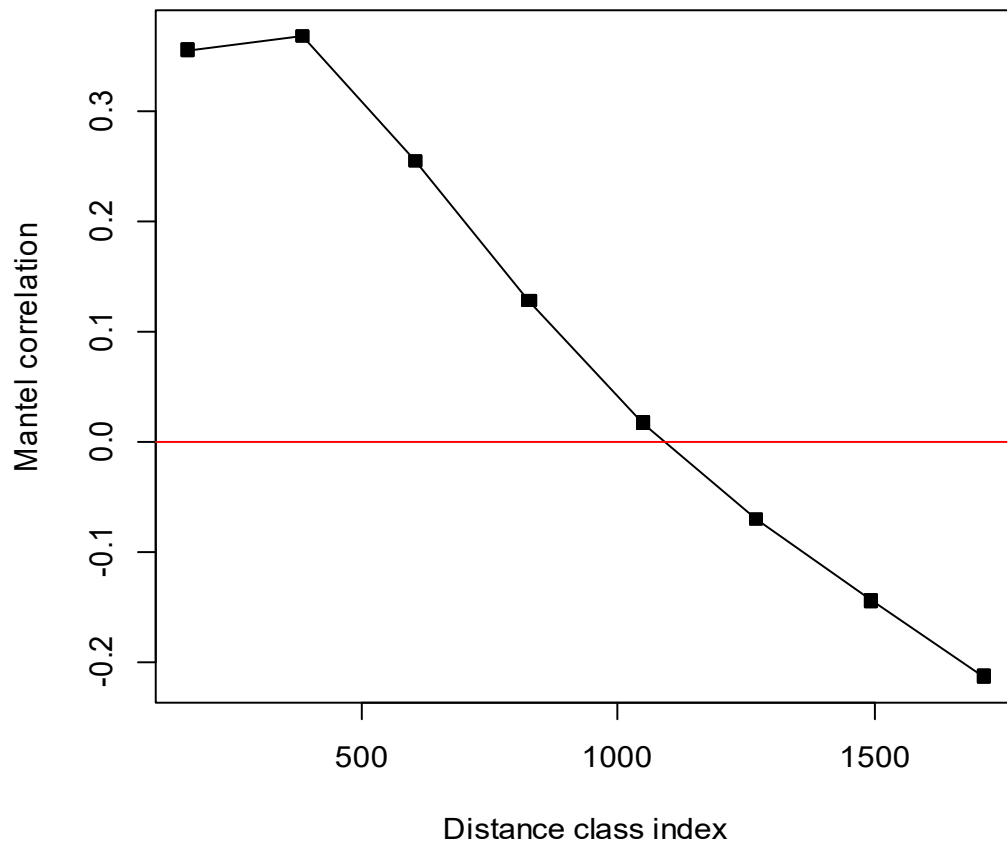


Figura 1.6: Correlograma de Mantel para visualização do nível de autocorrelação espacial entre os valores de β_{sim} e distância geográfica.

Na CCA, o modelo completo (ambiental + espacial) explicou 91,3% da variação da betadiversidade. Isolando os efeitos de cada conjunto pelo pCCA, observamos que as variáveis ambientais respondem por 21,6% ($p < 0.01$) da variação. A partição da variação observada para o componente espacial, isolando o efeito do clima, resultou em 69.7% ($p < 0.01$). Restando 8,2% de variação não explicada (tabela 1.5).

A visualização do resultado da CCA encontra-se no diagrama “*biplot*” (figura 1.7). As células do grid (círculos negros) e as espécies (em vermelho)

compõem uma nuvem de difícil visualização, devido ao grande número de variáveis envolvidas.

Tabela 1.5: Partição da variação e significância das diferentes frações explicadas das comunidades de pequenos mamíferos terrestres da Mata Atlântica.

Fração da Variação	Proporção (%)	Significância (p)
Total	91.3%	($p < 0.01$)
Ambiental	21.6%	($p < 0.01$)
Espacial	69.7%	($p < 0.01$)
Não explicada	8.2%	-

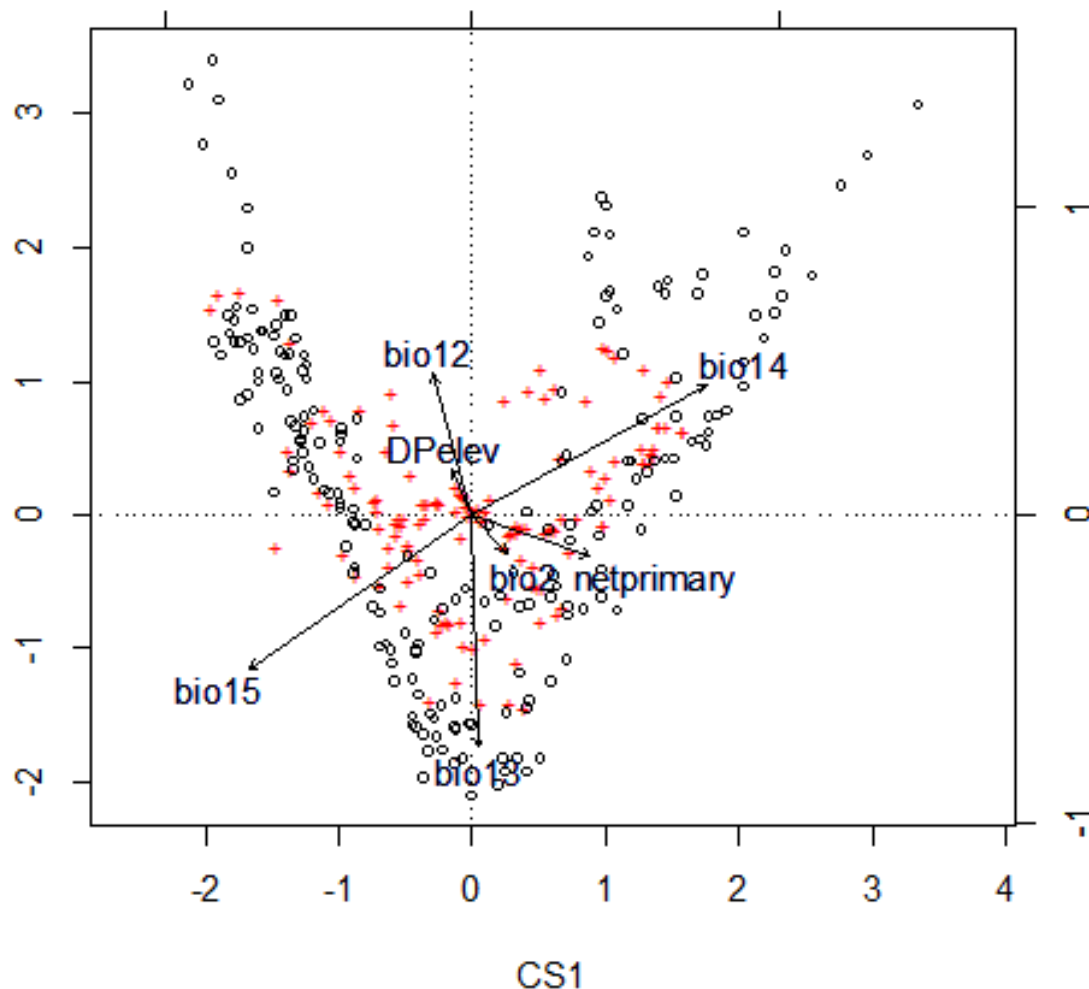


Figura 1.7: Biplot da Análise de Correlação Canônica (CCA). Estão apresentados a distribuição das células do grid (círculos pretos), espécies (em vermelho) e as variáveis ambientais, utilizando dois eixos da ordenação. As variáveis ambientais indicadas pelas setas são: bio12 – Precipitação anual; bio13 – Precipitação do mês mais úmido; bio14 – precipitação do mês mais

seco; bio15 – Sazonalidade de Precipitação; DPelev – Variação da altitude; netprimary – Produtividade primária.

As variáveis com efeito de maior magnitude foram a precipitação do mês mais seco (Bio14) e a Sazonalidade da Precipitação (Bio15). Junto com a precipitação do mês mais úmido (Bio13) e Precipitação Anual (Bio12), constituem as variáveis que mais estruturam a distribuição das comunidades de pequenos mamíferos na Mata Atlântica.

As variáveis de produtividade primária, variação da altitude e média da faixa diurna de temperatura apresentaram pouco efeito na explicação da variação da diversidade beta.

5. DISCUSSÃO

Frente aos altos níveis de *turnover* retornados pelas análises, seja para os dados conjuntos de pequenos mamíferos, separadamente por grupo taxonômica (roedores ou marsupiais) ou classes de tamanho corporal, pode-se afirmar que o *turnover* é o processo estruturador da betadiversidade de pequenos mamíferos na Mata Atlântica.

Apesar da forte degradação e redução de hábitat que ameaçam a diversidade biológica da Mata Atlântica, não foram observados níveis significantes de *nestedness* para os dados de pequenos mamíferos (roedores e marsupiais), que é um processo de diferenciação de comunidades pela perda de espécies do conjunto original.

Quando analisado isoladamente (por táxon), apenas o grupo dos marsupiais apresentou nível relevante de estruturação de suas comunidades pelo processo do aninhamento, as em nível bem menos acentuado em relação ao *turnover*. Leve-se em consideração que o grupo dos marsupiais não é tão diverso como o dos roedores na região abordada, o que pode contribuir para o nível de aninhamento observado em um ambiente tão fragmentado. Uma abordagem funcional poderia ser capaz de denotar explicações ecológicas para este padrão encontrado

No estudo de padrões de betadiversidade de aves e mamíferos para o Novo Mundo, foram encontrados valores moderados de β_{sim} (0.4-0.2) sem nenhuma distinção especial para a região da Mata Atlântica (MELO *et al* 2009). Bem como o trabalho de MAESTRI & PATTERSON (2016), com ênfase nos

Roedores da América do Sul, que também encontrou moderados níveis de β_{sim} para a Mata Atlântica.

A questão do método, como tamanho de célula e área analisada pode obscurecer interessantes padrões regionais (MELO *et al.* 2009). Destaca-se o trabalho de SVENNING *et al.* (2011) que encontrou altos valores de turnover para a fauna de mamíferos da Europa com uma pequena contribuição de *nestedness*, semelhante ao encontrado neste trabalho.

Apesar de não terem sido encontradas diferenças entre as classes de peso, não podemos descartar o possível problema da pequena variação em tamanho corporal que foi o escopo deste estudo (7.6 – 1300 g). Outros estudos podem indicar diferenças marcantes entre os padrões de diversidade β de mamíferos de médio e grande porte. Mamíferos de menor porte possuem menor capacidade de dispersão, o que dificulta a colonização de outras manchas de hábitat, aumentando seu risco de extinção (ANDRÉN, 1994; PIRES *et al.* 2002). Assim, estes acabam se restringindo a determinadas regiões, apresentando maiores taxas de endemismo.

Os altos valores numéricos de *turnover* obtidos indicam a possibilidade de que não tratamos de uma só assembleia quando tratamos da composição de espécies de pequenos mamíferos da Mata Atlântica, e sim de, pelo menos, duas – uma a partir da região norte de Minas Gerais e outro ao Sul (vide figura 1.4), possivelmente coincidindo com uma reconhecida barreira geográfica como o Rio Doce (THOMAS *et al.*, 1998; SILVA *et al.* 2012), que contribuiu para a distinção na composição das espécies de pequenos mamíferos.

Estes resultados podem subsidiar as observações de ordem biogeográficas propostas nos estudos sobre centros de endemismo

(CRACRAFT, 1985; STATTERSFIELD *et al.* 1998; COSTA *et al.* 2000; SILVA *et al.* 2004 e 2012; CARNAVAL *et al.* 2008; CARNAVAL *et al.* 2009), principalmente numa divisão em escala macro de, pelo menos, um componente norte e sul da Mata Atlântica.

Entretanto, não é possível descartar a influência da localização dos principais levantamentos primários de espécies, concentrados no nordeste e sudeste (vide figura 4 da Introdução Geral), o que influencia na construção dos modelos de distribuição de espécie. Esta observação consiste em uma tendência metodológica que pode ser explicada pela proximidade com os principais centros de produção acadêmica (como Universidades) que possibilitam a realização de trabalhos de campo nas regiões onde existem os principais pesquisadores destes grupos. Reforçando assim, a necessidade de uma maior amostragem nas áreas não contempladas.

Assim, os resultados obtidos aqui permitem distinguir a existência de duas áreas distintas na Mata Atlântica brasileira, Norte e Sul, com base nas dissimilaridades entre as comunidades de pequenos mamíferos terrestres. Resultados semelhantes foram obtidos por COSTA *et al.* (2000), que investigaram a biogeografia dos mamíferos das Florestas Amazônica e Atlântica através da análise parcimoniosa de endemismo (PAE), apesar das diferenças metodológicas. Estes resultados também são congruentes com os de COSTA (2003), CARNAVAL & MORITZ (2008) e LARA-RUIZ *et al.* (2008).

Apesar do trabalho de SILVA *et al.* (2012) considerar a divisão latitudinal norte-sul da Floresta Atlântica uma visão muito simplista, seus resultados não invalidam tal proposta, pelo contrário, a aprofundam subdividindo estes quatro componentes, correspondendo a um centro de Endemismo de Pernambuco,

sudeste Baiano, Serra do Mar e centro de endemismo São Paulo – Paraná. No entanto, o padrão de diferenciação Leste-Oeste (SILVA *et al.* 2012) não foi observado aqui. Novas investigações com a aplicação do estudo de beta diversidade para os dois componentes, um norte e outro sul, ou seja, em nível regional, podem ajudar a desvendar padrões não observados até o momento.

Quanto à investigação das influências das variáveis ambientais e espaciais correspondeu a 91,3% da variação da betadiversidade, e que ao isolar os efeitos, as variáveis ambientais respondem apenas por 21,6% destes, com o componente espacial respondendo por 69.7%.

Ou seja, apesar de constatar-se que as variáveis ambientais ligadas à precipitação são as principais determinantes da variação da diversidade beta, que, por sua vez, pode estar ligado à sazonalidade das precipitações, com diferenças em produtividade e disponibilidade de recursos nos contextos geográficos do nordeste e sudeste, o componente espacial (distância) explica melhor o conjunto de resultados observado.

BORCARD *et al.* (1992) indicam que os fatores que influenciam o *turnover* de espécies, geralmente, são uma combinação das variáveis ambientais e geográficas, e a determinação de suas contribuições é de suma importância para a compreensão dos padrões biogeográficos observados (DUIVENVOORDEN *et al.* 2002; HORTA *et al.* 2005).

Outros estudos sobre os fatores que influenciaram a variação da betadiversidade, observou-se que apenas uma parte da variação (8%) não foi explicada, mostrando que a variação da diversidade β , neste estudo, pode ser explicada pelo efeito combinado da variação de parâmetros ambientais

(Temperatura e Precipitação) e espaciais sobre o padrão de *turnover*, com maior contribuição espacial (distância geográfica).

Levando em consideração a ampla variação latitudinal, e os efeitos de estruturação nos padrões climáticos que a acompanha, as variáveis ambientais contribuem significativamente na composição das comunidades de pequenos mamíferos estudadas neste trabalho, o que também foi observado para mamíferos da América do Norte (QIAN *et al.* 2009).

O mesmo padrão foi observado para o continente europeu, onde a betadiversidade de mamíferos possui um forte *turnover* continental, especialmente na direção norte-sul, previsto pelo gradiente climático latitudinal, assim as distribuições são bem explicados pelas variáveis climáticas atuais (DORMANN *et al.* 2010; SVENNING *et al.* 2011).

Um dos fatores que promovem a betadiversidade de mamíferos na América do Norte é a heterogeneidade topográfica, esta relação foi detectada em uma escala de análise semelhante (células de 1°) (MELO *et al.* 2009). Assim como neste trabalho, outros estudos encontraram uma forte relação da variação espacial na betadiversidade para plantas, vertebrados e invertebrados (BJORHOLM *et al.* 2008; QIAN *et al.* 2009; BASELGA, 2008).

Além destes fatores, a validade da hipótese de refúgios pleistocênicos poderia significar em uma contribuição histórica, sendo os locais de refúgio representados por regiões de alto endemismo (no nordeste e ao sul) e também a existência de indícios de conectividades entre as faunas de outras regiões, como a Amazônica com a região sudeste da Mata Atlântica (COSTA *et al.* 2000/ CARNAVAL & MORITZ, 2008). Ou seja, não podemos excluir a

possibilidade de que outros fatores, possam explicar os padrões de betadiversidade observados.

6. CONCLUSÕES

O padrão geral de betadiversidade das comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica brasileira é similar ao observado em outros estudos que englobam a América do Sul, porém os valores de turnover foram mais pronunciados no presente estudo para a Mata Atlântica. Existem semelhanças nos padrões e nos fatores que os influenciam, sendo que os fatores climáticos junto aos espaciais, são capazes de explicar a maior parte da variação observada.

As diferenças nos resultados observados de outros estudos que abordaram maiores áreas (todo continente sul-americano) pode ser devido a aplicação de diferentes métodos. Análises posteriores em subdivisões menores, por exemplo: componente norte e sul encontrados, podem revelar padrões locais afetados por fatores diferentes que fogem ao escopo de uma análise em macroescala.

Estes resultados mostraram que as comunidades de pequenos mamíferos na Mata Atlântica do norte (todo o nordeste) são distintas daquelas do sul e sudeste. Além da explicação baseada em fatores climáticos, que distinguem essas duas grandes regiões, em questão de variação na pluviosidade e temperatura, essa diferença pode ter sido influenciada por fatores históricos e evolutivos diferentes das duas regiões.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, C. R.; GARMESTANI, A. S.; HAVLICEK, T. D.; MARQUET, P. A.; PEERSON, G. D.; RESTREPO, C.; STOW, C. A. & WEEKS, B. E. 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters*, 9: 630-643.
- ANDREN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 355-366.
- BASELGA, A. 2007. Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen *et al.* 2007. *Ecography*, 30: 838–841.
- BASELGA, A. 2008. Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, 31: 263–271.
- BASELGA, A.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & NICCOLINI, G. 2007. A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology letters*, 3(6): 642-645.
- BASELGA, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1): 134-143.
- BASELGA, A. & JIMÉNEZ-VALVERDE, A. 2007. Environmental and geographical determinants of beta diversity of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in the Iberian Peninsula. *Ecological Entomology*, 32(3): 312-318.
- BASELGA, A. & ORME, C. D. L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5): 808-812.

- BJORHOLM, S.; SVENNING, J. C.; SKOV, F. & BALSLEV, H. 2008. To what extent does Tobler's 1st law of geography apply to macroecology? A case study using American palms (Arecaceae), *BMC Ecology*, 8, 11.
- BLACKBURN, T. M. & GASTON, K. J. 1996. The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos*, 77: 146–152.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045-1055.
- BORCARD, D. & LEGENDRE, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153(1): 51-68.
- BOZELLI, R. L.; THOMAZ, S. M.; PADIAL, A. A.; LOPES, P. M. & BINI, L. M. 2015. Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*, 753(1): 233-241.
- BROWN, J. H. 1995. **Macroecology**. University of Chicago Press, Chicago.
- CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187–1201.
- CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M.; HADDAD, C.; RODRIGUES, M.; MORITZ, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323: 785–789.
- CLARKE, A. & LIDGARD, S. 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. *Journal of Animal Ecology*, 69: 799–814.

- CODY, M. L. 1975. Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over Mediterranean habitat gradients. *Ecology and Evolution of Communities* In: CODY, M. L. & DIAMOND, J. M. (Eds.). Belknap Press, Harvard. 214–257.
- CODY, M. L. 1986. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate ecosystems. In: SOULÉ, M. E. (Ed.). **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**. Sinauer, 122-152.
- CONDIT, R.; PITMAN, N.; LEIGH, E. G. Jr.; CHAVE, J.; TERBORGH, J.; FOSTER, R. B.; NÚÑEZ, P.; AGUILAR, S.; VALENCIA, R.; VILLA, G. & MULLER-LANDAU, H. C. 2002. Betadiversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666–669.
- COSTA, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Brazilian Atlantic forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30: 71–86.
- COSTA, L. P.; LEITE, Y. L.; FONSECA, G. A. & FONSECA, M. T. 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest1. *Biotropica*, 32(4b): 872-881.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographies* 36: 49–84.
- DAMUTH, J. D.; JABLONSKI, D.; HARRIS, J. A.; POTTS, R.; STUCKY, R. K.; SUES, H. D. & WEISHAMPEL, D. B. 1992. Taxon-free characterization of animal communities. *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*, 183-203.

- DISERUD, O. H. & ØDEGAARD, F. 2007. A multiple-site similarity measure. *Biology Letters*, 3: 20–22.
- DORMANN, C. F.; GRUBER, B.; WINTER, M. & HERMANN, D. 2010. Evolution of climate niches in European mammals?. *Biology Letters*, 6: 229–232.
- DUIVENVOORDEN, J. F.; SVENNING, J. C. & WRIGHT, S. J. 2002. Betadiversity in tropical forests – response. *Science*, 297: 636 – 637.
- GASTON, K. J. & BLACKBURN, T. M. 2000. **Pattern and process in macroecology**. Blackwell Science, Oxford.
- GASTON, K. J. & WILLIAMS, P. H. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. In: GASTON, K. J. (Ed.) **Biodiversity: a biology of numbers and difference**. Blackwell Science, Oxford. 202–229.
- GRAHAM, C. H.; MORITZ, C. & WILLIAMS, S. E. 2006. Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 103: 632–636.
- HARRISON, S.; ROSS, S. J. & LAWTON, J. H. 1992. Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61: 151–158.
- HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G. & JARVIS, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15): 1965–1978.
- HORTAL, J.; NIETO, M.; RODRÍGUEZ, J. & LOBO, J. M. 2005. Evaluating the roles of connectivity and environment on faunal turnover: patterns in recent and fossil Iberian mammals. ELEWA, A. M. T (Ed.). **Migration in Organisms. Climate, Geography, Ecology**, 301 – 327. Springer, Berlin.

- HUTCHINSON, G. E. & MACARTHUR, R. H. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *American Naturalist*, 93: 117-125.
- HURLBERT, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52(4), 577-586.
- KOLEFF, P.; GASTON, K. J.; & LENNON, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3): 367-382.
- KUCHARIK, C. J.; FOLEY, J. A.; DELIRE, C.; FISHER, V. A.; COE, M. T.; LENTERS, J. D.; YOUNG-MOLLING, C.; RAMANKUTTY, N.; NORMAN, J. M. & GOWER, S. T. 2000. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(3): 795-825.
- LARA-RUIZ, P.; CHIARELLO, A. G. & SANTOS, F. R. 2008. Extreme population divergence and conservation implications for the rare endangered Brazilian Atlantic forest sloth, *Bradypus torquatus* (Pilosa: Bradypodidae). *Biological Conservation*, 141: 1332–1342.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. **Numerical Ecology**. Volume 24, (Developments in Environmental Modelling).
- MAGURRAN, A. E. 2013. Medindo a diversidade biológica, Editora UFPR, Curitiba.
- MELO, A. S.; RANGEL, T. F. L. & DINIZ-FILHO, J. A. F. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32(2): 226-236.

- NEKOLA, J. C. & WHITE, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867–878.
- OKSANEN, J.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, B.; STEVENS, M. H. H.; OKSANEN, M. J. & SUGGESTS, M. A. S. S. 2007. The vegan package. *Community ecology package*, 10.
- PATTERSON, B. D.; CEBALLOS, G.; SECHREST, W.; TOGNETTI, M. F.; BROOKS, T.; LUNA, L.; ORTEGA, P.; SALAZAR, I. & YOUNG, B. E. 2007. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA.
- PETSCH, D. K. (2016). Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology*, 101(3-4): 113-122.
- PIRES, A. S., LIRA, P. K., FERNANDEZ, F. A., SCHITTINI, G. M., & OLIVEIRA, L. C. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*, 108(2): 229-237.
- QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. & WHITE, P. S. 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, 8: 15–22.
- QIAN, H. R. & RICKLEFS, R. E. 2007. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 10: 737-744.
- QIAN, H.; BADGLEY, C. & FOX, D. L. 2009. The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 111–122.

- QUANTUM, G. I. S. 2014. Development Team (2012) Quantum GIS geographic information system. Open source geospatial foundation.
- R, DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0}. <http://www.r-project.org>}.
- RANGEL, T. F.; DINIZ-FILHO, J. A. F. & BINI, L. M. 2010. SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*, 33 (1)1; 46-50.
- ROBINSON, J. G. & REDFORD, K. H. 1991. **Neotropical wildlife use and conservation**. University of Chicago Press.
- RODRÍGUEZ, P. & ARITA, H. T. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography*, 27: 547-556.
- RODRÍGUEZ, M. Á.; OLALLA-TÁRRAGA, M. Á. & HAWKINS, B. A. 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2): 274-283.
- SILVA, J. M.; SOUSA, M. C. & CASTELLETTI, C. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Brazilian Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 85–92.
- SILVA, S.; MORAES-BARROS, N. A. D. I. A.; RIBAS, C. C.; FERRAND, N. & MORGANTE, J. S. 2012. Divide to conquer: a complex pattern of biodiversity depicted by vertebrate components in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(1): 39-55.

- STATTERSFIELD, A. J.; CROSBY, M. J.; LONG, A. J. & WEGE, D. C. 1998. **Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation. Cambridge**, UK: BirdLife International.
- SWIHART, R. K.; SLADE, N. A., & BERGSTROM, B. J. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*, 69(2): 393-399.
- TABARELLI, M.; PINTO, L. P.; SILVA, J. M. C.; HIROTA, M. M. & BEDÊ, L. C. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade*, 1(1), 132-138.
- THOMAS, W. W.; GARRISON, J. & ARBELA, A. L. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity & Conservation*, 7(3): 311-322.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K. & YLI-HALLA, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299: 241–244.
- SHMIDA, A. & WILSON, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1–20.
- SVENNING, J. C.; FLØJGAARD, C. & BASELGA, A. 2011. Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80(2): 393-402.
- VAVREK, M. J. 2011. Fossil: palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica*, 14.1: 1T.
- WILLIAMS, P. H. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society, London B*, 263: 579–588.

- WILLIAMS, P. H.; de KLERK, H. M. & CROWE, T. M. 1999. Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *Journal of Biogeography*, 26: 459–474.
- WILSON, M. V. & SHMIDA, A. 1984. Measuring beta diversity with presence–absence data. *Journal of Ecology*, 72: 1055–1064.
- WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*, 30(3): 279-338.
- WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213–251.

|

CAPÍTULO 2

DIVERSIDADE FUNCIONAL DAS COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS DA MATA ATLÂNTICA

1. INTRODUÇÃO

1.1 Estudos de Diversidade de Pequenos Mamíferos

O uso da Riqueza de Espécies dominou nossa compreensão dos padrões de biodiversidade por séculos (GASTON, 2000; HILLDEBRAND, 2004). É notório a ênfase que é dada à esta medida pelos pesquisadores contemporâneos e conservacionistas com poder decisório, sobre os padrões de diversidade globais (STUART-SMITH, 2013).

Temos vários exemplos de estudos para a América do Sul com esta abordagem, como o trabalho de RAMIRES-VILLEGAS *et al.* (2012) sobre a riqueza da flora e os principais impactos à sua conservação, RAHBK & GRAVES (2001) tratando dos padrões de riqueza de aves e DUELLMAN (1998) sobre os de anfíbios.

No que diz respeito aos mamíferos, temos os grandes trabalhos de WILLIG & LYONS (1997) sobre o padrão de distribuição de mamíferos, sua relação com o gradiente latitudinal e a riqueza de marsupiais e quirópteros do Novo Mundo, RUGGIERO & KITZBERGER (2004) estudando a relação de fatores climáticos determinantes da distribuição da riqueza, e MAESTRI & PATTERSON (2016) no estudo dos padrões de diversidade espacial de roedores, dentre outros.

1.2 Diversidade Funcional

Atualmente, frente a grande disponibilidade de índices e abordagens ecológicas, considera-se limitado, utilizar apenas a riqueza de espécies para explicar diferentes padrões na história evolutiva e do funcionamento das comunidades, graças ao desenvolvimento de medidas alternativas de mensuração da biodiversidade, como a Diversidade Funcional (*Functional Diversity* – FD) que possibilita uma melhor compreensão dos processos subjacentes que determinam a riqueza e o funcionamento dos ecossistemas (SAFI *et al.* 2011).

Esta abordagem é conceitualmente semelhante às abordagens de diversidade filogenética (PD) de MAY (1990), FAITH (1992) e WILLIAMS *et al.* (1994), com supedâneo no comprimento dos ramos de dendrogramas de similaridade (e não em relação a uma árvore filogenética, como na PD), a partir de valores de caracteres ecológicos de onde calcula-se uma matriz de distâncias (MAGURRAN, 2013).

Apesar disso, apenas dois estudos sobre a FD de mamíferos foi realizado na Mata Atlântica, MAGIOLI *et al.* (2015 e 2016) buscaram avaliar a relação entre a FD e o tamanho de fragmentos florestais, buscando observar se estes preservam funções ecológicas relevantes, além de manter certa riqueza de espécies.

Em um estudo comparativo sobre padrões globais de diversidade de peixes, STUART-SMITH *et al.* (2013) comparam métricas tradicionais baseadas apenas em riqueza de espécies com diversidade funcional e concluíram que métricas de função ecológica podem complementar a riqueza

de espécies de forma substancial no planejamento de políticas conservacionistas, também na identificação nas prioridades e no monitoramento de mudanças da biodiversidade.

No entanto, a popularização das investigações com enfoque na diversidade funcional trouxe à baila diferentes índices, dificultando a escolha do mais adequado para a abordagem de alguma investigação, pois é algo que depende das questões formuladas e o contexto do estudo.

Temos duas abordagens básicas. Uma com enfoque no funcionamento ecossistêmico e outra que busca elucidar os processos que determinam os padrões espaciais de biodiversidade (SOBRAL & CIANCIARUSO, 2012). E, até pouco tempo, inexistia um delineamento prático para a escolha destes índices, até a publicação do trabalho de MOUCHET *et al.* (2010) que estabeleceu um guia para o uso destas medidas.

Segundo estes autores, na primeira abordagem temos a divisão dos índices em três categorias que correspondem aos aspectos complementares da FD: Riqueza funcional (FRic), Equitabilidade funcional (FEv) e Divergência funcional (FDiv), que levam em consideração a distribuição das espécies no espaço funcional e suas abundâncias (tabela 2.1).

A segunda abordagem, em macroescala, trata de desvendar os processos subjacentes que determinam a estrutura das assembleias, onde as medidas GFD (*Generalized Functional Diversity*, MOUCHET *et al.*, 2008), FD (Functional Diversity, PETCHEY & GASTON, 2002; PETCHEY & GASTON, 2006) e FRic (*Functional Richness*, VILLÉGER *et al.*, 2008) são capazes de diferenciar eficientemente os processos ecológicos envolvidos, qualquer que seja a riqueza de espécies (MOUCHET *et al.*, 2010).

Tabela 2.1: Listagem de índices básicos de FD indicados para o uso de estudos sobre o funcionamento ecossistêmico. Adaptada de Mouchet et al (2010).

Índice	Descrição	Fórmula	Baseado em
<i>FRic</i>	Espaço funcional ocupado por uma assembleia de espécies. Volume do polígono convexo de Hull.	Algoritmo de quickHull	Valores dos caracteres.
<i>FEve</i>	Distribuição das abundâncias das espécies no espaço funcional. Soma dos ramos da <i>Minimum Spanning tree</i> ponderada pela abundância.	$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$	Valores dos caracteres e abundância.
<i>FDiv</i>	Distância relativas das abundâncias no espaço funcional. Desvio médio em relação ao centroide pela abundância relativa.	$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta d + dG}$	Valores dos caracteres e abundância.
<i>GFD</i>	Soma dos comprimentos dos braços em uma classificação funcional (dendrograma)	$GFD = i' \cdot h2$	Classificação hierárquica. Sem abundância.
<i>FD</i>	Soma dos comprimentos dos braços em uma classificação funcional (dendrograma)	$FD = i' \cdot h2$	Classificação hierárquica. Sem abundância.

*(*S* = riqueza total; *PEW*= *Partial weighted evenness*; Δd = soma dos desvios ponderados pela abundância; $\Delta|d|$ = desvio absoluto ponderado pela abundância em reação ao centroide; *dG*= distância média do centroide; *i'* = presença/ausência; *h*= comprimento do ramo).

Na prática, GFD e FD são iguais, por utilizarem dados de incidência de espécies e comportarem dados quantitativos e qualitativos na construção de seus dendrogramas.

Assim, a medida “Diversidade Funcional” (FD) é uma representação de como as espécies são distribuídas em um nicho espacial multidimensional definido por caracteres funcionais (“*traits*”) (PETCHEY & GASTON 2002; PETCHEY & GASTON 2006). Ou seja, a FD é um componente da Biodiversidade que representa a amplitude de papéis que os organismos executam nas comunidades e ecossistemas (PETCHEY & GASTON 2006).

Esse parâmetro pode ser considerado a medida de biodiversidade mais relevante (DÍAZ & CABIDO, 2001), proporcionando uma ligação entre a composição de assembleias de espécies e o funcionamento ecossistêmico (PETCHEY & GASTON 2002).

Basicamente, medir a FD de uma comunidade seria medir a diversidade de características funcionais das espécies, independentemente da filogenia dos grupos em estudo (CIANCIARUSO *et al.*, 2009). PETCHEY & GASTON (2002) propuseram a medida de FD, uma medida relativamente simples, que tem como base a análise de agrupamento que consiste na soma dos braços de um dendrograma funcional gerado por uma matriz de espécies x características funcionais.

Sabe-se que estes índices (FD e GFD) crescem linearmente com o aumento da riqueza, pois há um possível aumento do espaço funcional ligado ao acréscimo de espécies. No entanto, há o aspecto vantajoso de serem úteis para detectar as “regras de montagem” de uma assembleia ou comunidade (*assembly rules*) (MOUCHET *et al.* 2010).

Percebe-se então, que os recentes estudos sobre diversidade funcional (FD) não contemplam correções para a alta correlação da riqueza de espécies com a FD, o que pode mascarar padrões e levar a conclusões errôneas sobre os processos aos quais vem sendo relacionados.

1.3 Estruturação de comunidades

A busca para estabelecer quais os processos que determinam a composição e a estrutura de assembleias (comunidades) de espécies são um dos principais objetivos da Ecologia. Estas regras de montagem são os processos ecológicos impostos sobre um banco regional de espécies, que atuam determinando a estrutura das comunidades no tempo e espaço (KEDDY, 1992).

Existem duas hipóteses para explicar os processos que atuam na constituição de comunidades bióticas: A **Hipótese da Filtragem Ambiental** prevê que espécies coexistentes são mais similares entre si do que seria esperado pelo acaso por causa das condições ambientais (propriedades abióticas dos habitats) que permitem que apenas um estreito espectro de espécies utilize eficientemente o espectro de nicho disponível e, assim, sobreviva (ZOBEL, 1997).

Como resultado, as espécies que passam pelo filtro ambiental compartilham mais características adaptativas em comum, e aquelas que não se adaptaram acabam sendo excluídas.

No caso da **Hipótese da Similaridade Limitante ou Superdispersão** (*overdispersion*), onde temos as interações bióticas atuando como os principais responsáveis pela limitação na riqueza das espécies em escala local através dos processos da exclusão competitiva (HARDIN, 1960; MACARTHUR & LEVINS, 1967), onde espécies coexistentes estão em uma competição de magnitude proporcional à similaridade das espécies. Seguindo este raciocínio,

as espécies que coexistem de maneira estável devem ser mais dissimilares entre si e, por consequência, funcionalmente complementares.

Em outras palavras, temos que a coocorrência entre duas ou mais espécies só é possível se elas possuírem características, funções, distintas entre si.

Ambas as hipóteses foram corroboradas empiricamente por STATZNER *et al.* (2004) e STUBBS & WILSON (2004). O primeiro foi um estudo sobre a comunidade de invertebrados em corpos d'água na Europa e os tipos de filtros ambientais que poderiam ter influenciado os padrões de tamanho corporal e a duração dos ciclos de vida. O segundo tratou do estudo de espécies vegetais coexistentes de ambientes de dunas na Nova Zelândia que diferiam em seus padrões de uso da água e reforçou a validade da hipótese da similaridade limitante.

Neste momento, a questão não seria mais qual a melhor hipótese ou qual dos dois mecanismos está operando, mas sim, qual deles tem a maior influência no processo de estruturação de uma comunidade (MOUILLOT, 2007).

Apesar de existirem estudos que evidenciam a relação entre comunidades animais e o funcionamento dos ecossistemas em que se inserem, estes ainda são minoria (SOBRAL & CIANCIARUSO, 2012).

Nos vários estudos de diversidade realizados sobre pequenos mamíferos da Mata Atlântica já publicados, como os de COSTA *et al.* (2000); DÍAS & MIKICH, (2006); UMETSU & PARDINI, (2007); MELO *et al.* (2009); MARTIN *et al.* (2012); SANCHA *et al.* (2014), as comunidades de mamíferos foram raramente submetidas aos estudos de diversidade funcional, sendo um

dos principais motivos a dificuldade envolvida em obter-se medidas quantitativas de traços funcionais (SAFI *et al.* 2011). Mesmo assim, temos alguns exemplos como o trabalho de BLACKBURN *et al.* (2005) que buscou avaliar a relação entre a FD de mamíferos predadores não-nativos e a taxa de extinção de aves nativas em algumas ilhas, e o de CHILO & OJEDA (2012), onde avaliaram a perda de FD em comunidades de mamíferos decorrente de efeitos antropogênicos em áreas áridas e semiáridas.

Recentemente, MAGIOLI *et al.* (2015; 2016) aplicaram o conceito de Diversidade Funcional no estudo de mamíferos de médio e grande porte na Mata Atlântica, para avaliar a relação entre esta medida e o tamanho do fragmento florestal, obtendo tamanhos mínimos recomendáveis para assegurar a manutenção de comunidades ecologicamente viáveis.

Sabendo que a Mata Atlântica é um dos mais importantes *hotspots* de biodiversidade do mundo, além de ser um dos biomas mais ameaçados do planeta (MYERS *et al.* 2000), que é o segundo bioma em níveis de diversidade e endemismos de mamíferos, perdendo apenas para a Amazônia (COSTA *et al.* 2005). A integração entre diferentes abordagens de estudo ecológico, que permitam uma melhor compreensão de seus padrões ecológicos e a estruturação da diversidade, torna-se prioridade para qualquer política conservacionista.

Neste contexto, este trabalho visa o estudo da Diversidade Funcional de pequenos mamíferos da Mata Atlântica, sua distribuição, estruturação e fatores ambientais que a afetam.

2. OBJETIVOS

Geral: Descrever e quantificar a Diversidade Funcional (FD) das comunidades de pequenos mamíferos distribuídas ao longo da Mata Atlântica e fornecer informações sobre os padrões observados para as ordens Didelphimorphia e Rodentia através dos seguintes objetivos específicos:

1. Analisar o padrão da FD de pequenos mamíferos distribuídos ao longo da Mata Atlântica;
2. Investigar qual o processo de maior influência na estruturação das comunidades com base na FD;
3. Avaliar a influência de fatores climáticos e espaciais sobre a FD.

2.1 Hipóteses

1. **H₁:** A Diversidade Funcional apresenta alta variação ao longo da Mata Atlântica.

H₀₁: Não há variação de FD ao longo da Mata Atlântica;

2. **H₂:** Comunidades de Roedores e Marsupiais diferem em seus valores de Diversidade Funcional.

H₀₂: Roedores e Marsupiais não diferem nos seus padrões de Diversidade Funcional;

3. **H₃:** A estrutura funcional da comunidade de pequenos mamíferos da Mata Atlântica é determinada igualmente pelos processos de Similaridade limitante e Filtragem Ambiental

H0₃: Não há estruturação funcional nas comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica;

4. **H₄:** Fatores climáticos e espaciais influenciam os padrões de FD ao longo da Mata Atlântica.

H0₄: Não há influência de fatores climáticos e espaciais sobre a FD.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Banco de dados

O banco de dados digital de PATTERSON *et al.* (2007) com os dados de distribuição de mamíferos, em formato de shapes (*.shp), do hemisfério oeste foi utilizado para montar a matriz de presença e ausência de 134 espécies de pequenos mamíferos (Rodentia e Didelphimorphia) distribuídas ao longo da Mata Atlântica.

Utilizando um shape correspondente a região da Mata Atlântica (figura 2.1), sobrepôs-se um grid de células de $\sim 1 \times 1^\circ$, totalizando 198 células (numeradas no sentido Sul-Norte). A matriz de incidência das espécies foi construída do através do programa SAM (RANGEL *et al.* 2010), bem como os valores dos centroides para o cálculo das distâncias relativas e médias climáticas de cada célula do grid.



Figura 2.1: Grid de células correspondente à região da Mata Atlântica brasileira.

3.2 Variáveis Climáticas e Espaciais

As variáveis climáticas foram obtidas do Worldclim (HIJMANS *et al.* 2005; disponível em <http://www.worldclim.org>), em alta resolução (1 km²) consistindo em médias mensais das variáveis obtidas a partir de diversas estações climáticas. Utilizamos as coordenadas do centroide de cada célula do grid, para o cálculo dos valores médios, de cada variável.

Adicionalmente, utilizou-se a altitude média e seu desvio padrão, além da variável de produtividade primária (net primary productivity – NPP), que é a quantidade de energia que a vegetação acumula em um ano (kg de Carbono/m²), obtida de KUCHARIK *et al.* (2000). A evapotranspiração real (AET) que é a estimativa da quantidade de água evaporada de uma superfície devido a respiração ou transpiração, obtida de HEARN *et al.* (2003).

Adicionalmente, investigou-se a colinearidade entre as variáveis e aquelas que apresentaram alta correlação ($R^2 \geq 0.6$) com mais de uma variável foram retiradas das análises. De forma que, apenas as variáveis selecionadas ($R^2 < 0.6$) estão listadas abaixo (tabela 2.2) com seu respectivo código:

Tabela 2.2: Variáveis climáticas selecionadas e utilizadas na avaliação da correlação com a Diversidade Funcional.

Bio1	Temperatura Média Anual	Bio15	Sazonalidade da Precipitação
Bio2	Média da faixa diurna de Temperatura	Malt	Altitude média
Bio12	Precipitação Anual	DPalt	Desvio padrão da altitude
Bio13	Precipitação do mês mais úmido	NPP	Produtividade Primária Média
Bio14	Precipitação do Mês mais Seco	PET	Evapotranspiração potencial

O componente espacial é incluído na análise pela Análise das Coordenadas de Matrizes Vizinhas (PCNM), onde as coordenadas geográficas (neste caso, dos centroides dos *grids*) são utilizadas para a construção de uma matriz de distância euclidiana, a partir daí são retiradas as coordenadas principais (BORCARD & LEGENDRE, 2002).

3.3 Diversidade Funcional

A FD foi calculada a partir de uma Matriz Funcional: de espécies x caracteres funcionais (i.e. nicho alimentar, modo locomotor e massa corpórea etc.), que foi transformada em uma matriz de distância utilizando o coeficiente de Gower, pois este suporta a entrada de dados em vários formatos: binários, categóricos, ordinais (PODANI & SCHMERA, 2006). É importante notar que a FD é pouco afetada pelo tipo de distância utilizada (PETCHEY & GASTON, 2006), assim o coeficiente de Gower é a melhor escolha pois os dados aqui utilizados são contínuos (massa corpórea) e, os demais, binários.

A seleção dos caracteres (“*traits*”) ecológicos foi baseada em uso de recursos alimentares e físicos, incluindo dados comportamentais, pois estes podem influenciar o uso de recursos pelas espécies estudadas, semelhante ao procedimento usado por FLYNN *et al.* (2009). Estas características (tabela 2.3 - ver Anexo I) são amplamente utilizadas em estudos de Diversidade Funcional de Mamíferos (FLYNN *et al.* 2009; CARVALHO *et al.* 2010; SAFI *et al.* 2011; MAGIOLI *et al.* 2015 e 2016).

Tabela 2.3: Caracteres ecológicos utilizados para o cálculo da diversidade funcional (FD) de pequenos mamíferos da Mata Atlântica.

Característica	Categorias
Massa corporal	7.6 – 1300 g
Período de atividade	Diurno, Noturno, Crepuscular
Forma de locomoção	Arborícola, Terrestre, Fossorial, Aquático
Guilda Trófica	Carnívoro, Insetívoro, Frugívoro, Granívoro, Herbívoro

Os dados de massa corpórea foram obtidos de RODRIGUEZ *et al.* (2008), sendo que para as análises exploratórias, os conjuntos de espécies foram divididos utilizando os quartis. A principal fonte de informações ecológicas utilizada foi o banco de dados global: **Pantheria** (JONES *et al.* 2009).

Reconhecendo a dificuldade de caracterizar algumas espécies de roedores e marsupiais quanto aos seus hábitos específicos, como os alimentares, consultamos artigos publicados sobre a dieta e hábitos locomotores de pequenos mamíferos da Mata Atlântica (CADEMARTORI, 2003; VIEIRA *et al.* 2003; GONÇALVES *et al.* 2007; PINOTTI *et al.* 2011) e também livros clássicos sobre mamíferos (EMMONS & FEER, 1997; REIS *et al.* 2011).

O dendrograma funcional foi construído pelo método de agrupamento da média ponderada UPGMA (CIANCIARUSO, 2009; PIELOU, 1984) para a produção de um dendrograma com o maior coeficiente cofenético (SNEATH & SOKAL, 1973). A medida selecionada para quantificar a FD foi aquela proposta por PETCHEY & GASTON (2002), que consiste na soma dos braços do dendrograma funcional (gerado pela matriz funcional). Esta métrica se mostrou a melhor medida de diversidade funcional que se relaciona com o funcionamento das comunidades e ainda serve para detectar as regras de montagem de uma comunidade (MOUCHET *et al.* 2010; PETCHEY *et al.* 2004; PETCHEY & GASTON, 2006).

3.4 Análise dos dados

Com base na matriz de pequenos mamíferos (Roedores + Marsupiais) calculamos a FD total e para cada célula, obtendo a média e o desvio padrão, usando o índice de PETCHEY & GASTON (2002) através do pacote Vegan (OKSANEN *et al.* 2013). Em seguida, repetimos os cálculos para roedores e marsupiais isoladamente e plotamos os valores de FD contra a riqueza, e os mapeamos.

Para obter as informações independentes da riqueza de espécies utilizam-se modelos nulos (PETCHEY *et al.* 2007) ou os resíduos da regressão linear entre FD e Riqueza (SAFI *et al.*, 2011; MOUILLOT *et al.*, 2007). Optou-se dar ênfase na comparação dos valores observados (FD observada) com aqueles esperados por um modelo que aleatoriza a ocorrência das espécies nas comunidades estudadas, removendo efeitos triviais da riqueza de espécies (MANLY & SANDERSON, 2002; MASON *et al.* 2011; RICHARDSON *et al.* 2012).

Assim, aplicou-se uma abordagem semelhante aos estudos de Diversidade Filogenética (PD) como em HIDASI-NETO *et al.* (2012). Primeiro calculou-se a “MPD” funcional (*Mean pairwise distance*), que é a distância funcional média entre duas espécies de comunidades diferentes (WEBB *et al.* 2002). Em seguida, obteve-se o SES (*Standardized Effect Size*) da MPD, o valor resultante é conhecido como NRI (*Nearest Relative Index*), que descreve as diferenças entre as distâncias funcionais nas comunidades, comparando com o modelo nulo gerado, dividindo pelo desvio padrão das distâncias na distribuição nula. Ou seja, $SES = \frac{média(X_{nula}) - X_{obs}}{sd(X_{nula})}$. O valor

resultante foi corrigido, multiplicando-se por -1, já que o numerador da fórmula implementada é o inverso de $X_{obs} - média(X_{null})$. Valores positivos de NRI indicam “agrupamento funcional” (*clustering*) devido a filtros ambientais e valores negativos indicam “complementaridade funcional” (*overdispersion*) devido à similaridade limitante (HOISS *et al.* 2012).

Os valores de MPD e SES foram calculados através do pacote Picante (KEMBEL *et al.* 2010), para testar se as hipóteses do processo de Similaridade Limitante ou Filtragem Ambiental explicam melhor os padrões observados.

Para melhor avaliar o padrão espacial, os valores de FD e NRI foram plotados em mapas para facilitar a visualização, utilizando o programa Quantum Gis (QGIS) (QUANTUM, 2013).

Posteriormente, avaliou-se a influência das variáveis climáticas com os valores de NRI através de modelos lineares generalizados (GLM) e regressão *stepwise*, para determinar qual o melhor modelo para explicar a variação observada. Além disso, o efeito da autocorrelação espacial foi investigado pelo índice de Moran (*Moran's i*), utilizando uma matriz de distâncias geográficas entre os centroides das células do grid, construídas através do pacote Fossil (VAVREK *et al.* 2011).

Todas as análises estatísticas foram realizadas na plataforma R para Windows (R Team Development Core, 2008).

4. RESULTADOS

O dendrogama funcional obtido, permite a observação de toda a dimensão das relações funcionais existentes entre as espécies de pequenos mamíferos da Mata Atlântica (figura 2.2). A partir do valor de 0.4 (altura/2) podemos delimitar a existência de oito agrupamentos funcionais, tais como: 1. Roedores arborícolas de maior tamanho, herbívoros/frugívoros (ramo de cor vermelha); 2. Marsupiais escansoriais de tamanho variável e onívoros (ramo amarelo); 3. Pequenos mamíferos arborícolas, insetívoros, frugívoros de pequeno tamanho (verde); 4. Pequenos roedores fossoriais e insetívoros (azul); 5. Pequenos mamíferos semiaquáticos (cinza); 6. Roedores terrestres de tamanho variável, insetívoros/onívoros (marrom); 7. Pequenos roedores terrestres, herbívoros/granívoros (laranja); 8. Pequenos mamíferos terrestres, insetívoros e de hábito diurno/noturno (preto).

As percentagens de espécies por categorias ecológicas de nicho alimentar (figura 2.3) diferiram entre as duas ordens analisadas. Em relação ao nicho trófico, os Didelphimorphia possuem mais espécies insetívoras, seguidas por carnívoras e frugívoras.

As espécies de Rodentia são predominantemente insetívoras e herbívoras, seguidas de espécies granívoras e frugívoras. Em ambas as ordens a piscivoria está presente e é restrita a duas espécies em cada.

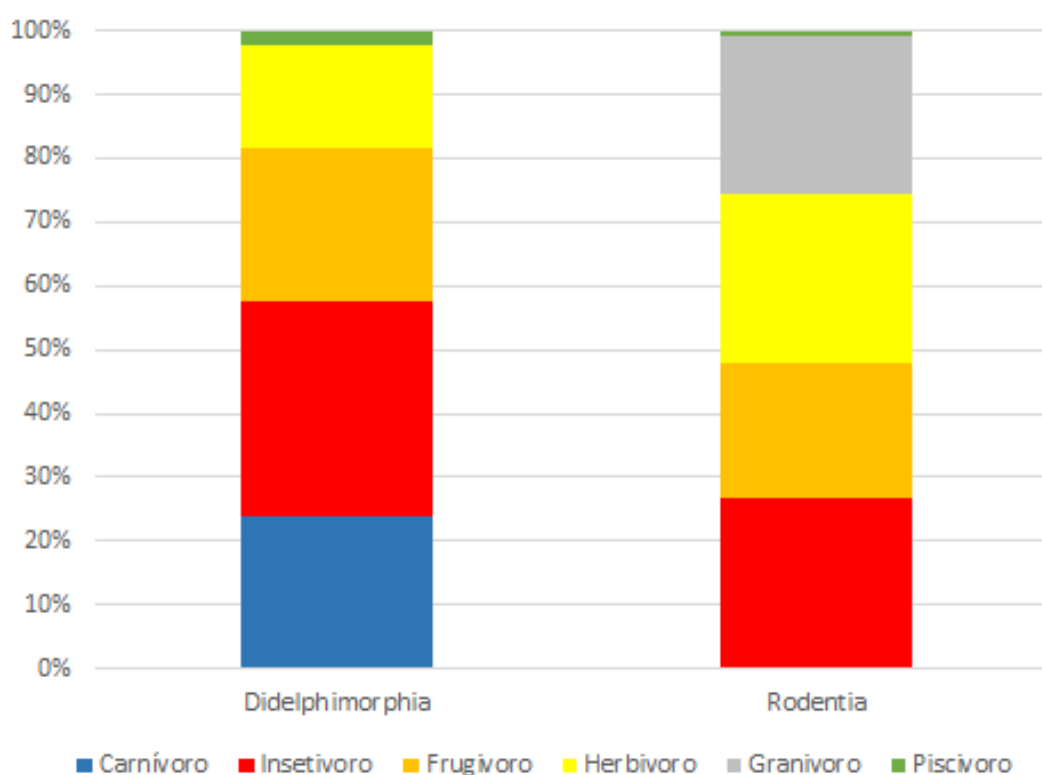


Figura 2.3: Distribuição das percentagens de espécies em categorias de nicho trófico e por ordem taxonômica.

O hábito locomotor terrestre é o mais frequente nas espécies de ambos grupos taxonômicos (figura 2.4). Nos marsupiais, o segundo hábito mais comum é o arborícola, seguido do hábito aquático duas espécies (*Chironectes minimus* e *Lutreolina crassicaudata*). E nos roedores, observamos o mesmo

padrão, sendo que este grupo possui maior diversidade de modos locomotores, como o hábito fossorial (12 espécies) e aquático (8 espécies).

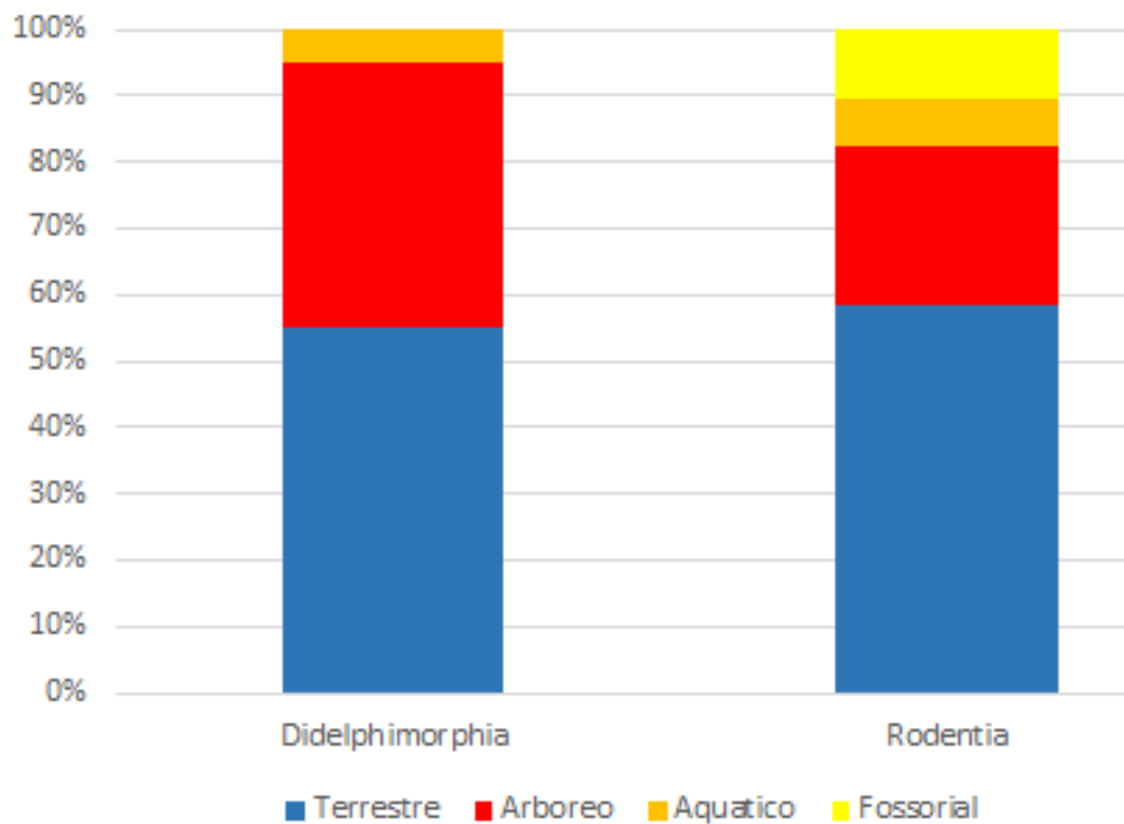


Figura 2.4: Distribuição das porcentagens de espécies em tipos de locomoção e por ordem taxonômica.

Em respeito à massa corpórea (figura 2.5), as espécies de Didelphimorphia são principalmente distribuídas nas categorias grande e pequena. Nos Roedores a classe mais ocupada foi Médio e Pequeno.

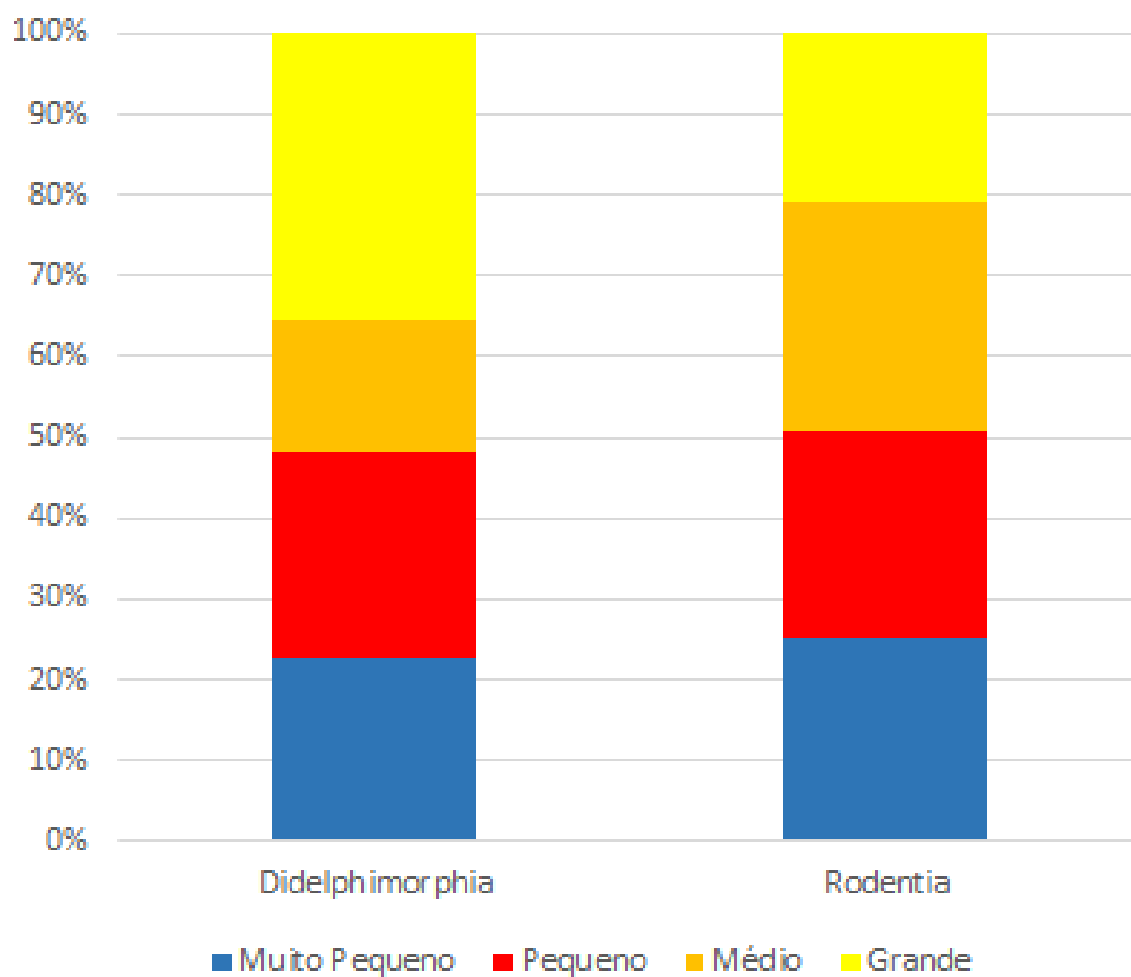


Figura 2.5: Distribuição das porcentagens de espécies em categorias de tamanho corporal e por ordem taxonômica. (Muito pequeno $\leq 1^{\circ}$ quartil – 34.5g; Pequeno $\leq 2^{\circ}$ quartil – 74.56g; Médio $\leq 3^{\circ}$ quartil – 224.09g; Grande $\geq 3^{\circ}$ quartil).

Os valores de FD ao longo da Mata Atlântica variaram consideravelmente entre os grupos taxonômicos estudados (figura 2.6).

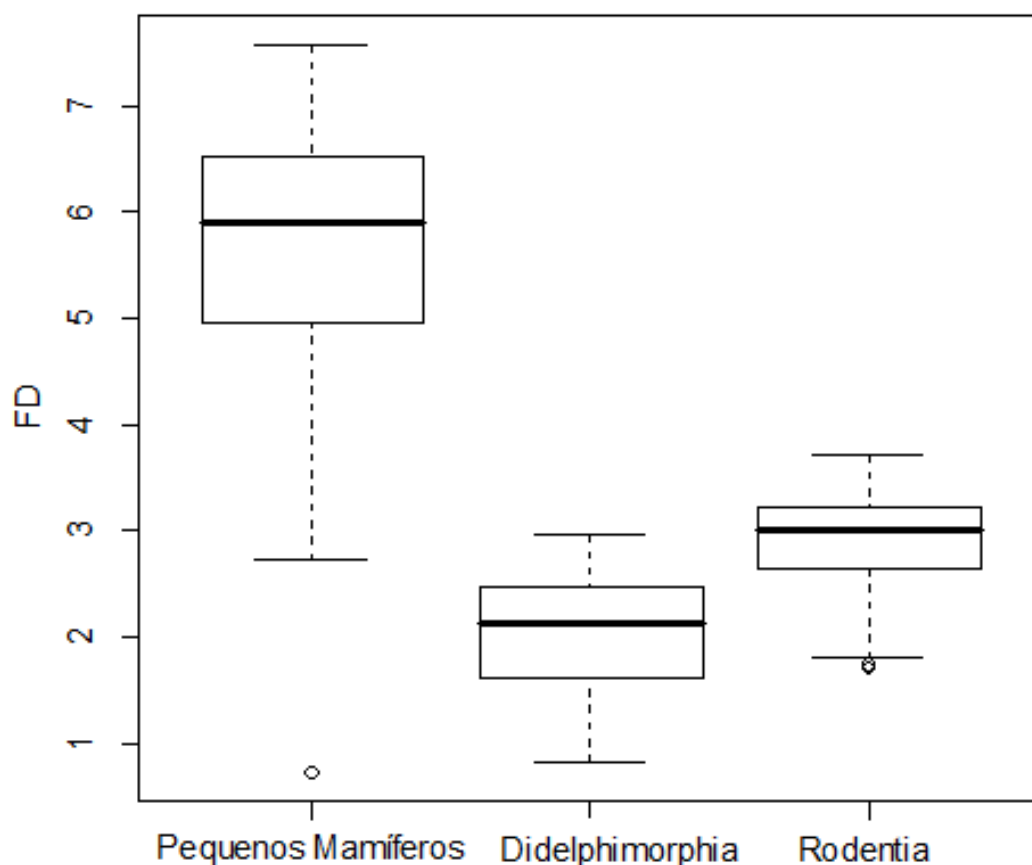


Figura 2.6: Boxplot de valores de FD calculados para Pequenos Mamíferos (Didelphimorphia + Rodentia).

A FD média variou em torno da média de 5.68 ± 1.1 , os maiores valores estão concentrados na região sudeste (do Sul da Bahia, Sudeste de Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná até o noroeste do Rio Grande do Sul). Os menores valores se concentram na região nordeste (do norte de Minas Gerais até o Rio Grande do Norte) e na região sul (do leste de Santa Catarina até o limite sul do Rio Grande do Sul) (Figura 2.7).

Ao observar a $FD_{\text{Marsupiais}} (2.05 \pm 0.54)$ e $FD_{\text{Roedores}} (3.0 \pm 0.43)$, temos um padrão semelhante ao geral, os valores mais altos estão concentrados na região sudeste e os menores valores nos extremos da distribuição da Mata Atlântica (Figura 2.7).

A riqueza está fortemente correlacionada com a FD geral e por grupo taxonômico (figura 2.8).

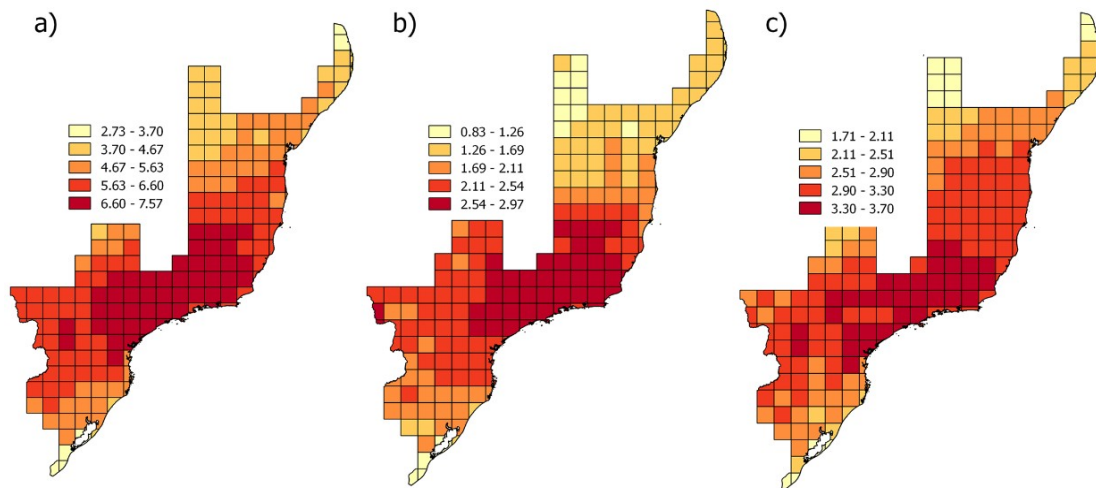


Figura 2.7: Mapa de distribuição dos valores de Diversidade Funcional de: a) Pequenos Mamíferos; b) Didelphimorphia; c) Rodentia.

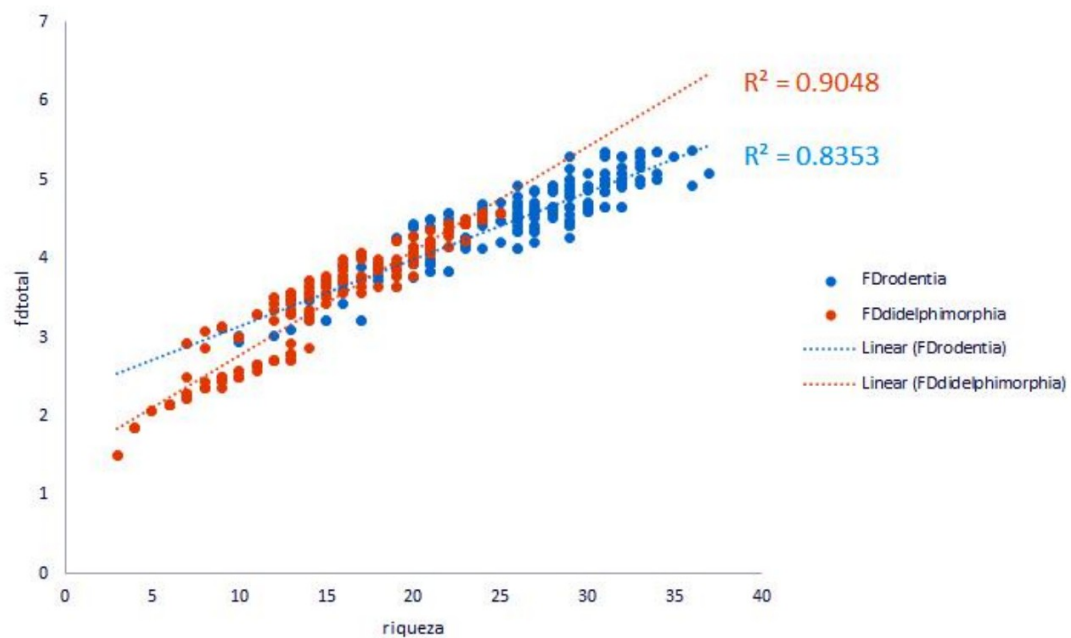


Figura 2.8: Relações lineares entre a riqueza e FD de Didelphimorphia, e a riqueza e FD de Rodentia.

A correção para a riqueza (resíduos) dos roedores e marsupiais apresenta baixos valores e pouca variação, no entanto, observa-se uma distribuição espacial complementar entre os roedores e marsupiais (figura 2.9). As regiões com FD maior que o esperado para os marsupiais, se restringem ao sul da Mata Atlântica e uma faixa central ao norte de Minas Gerais, com valores menores para o nordeste e sudeste. Os valores para roedores complementam os de marsupiais, ou seja, maiores valores sudeste e nordeste.

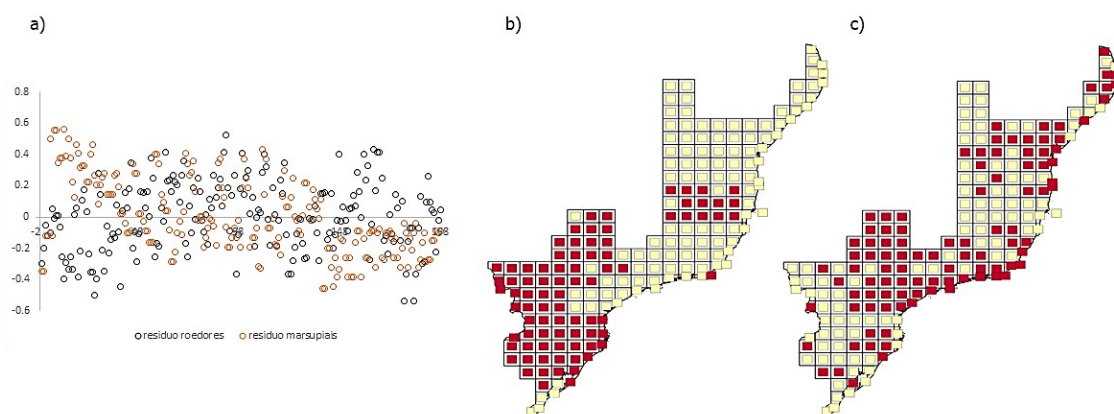


Figura 2.9: Valores dos resíduos do modelo linear entre FD e riqueza. a) Valores para marsupiais e roedores ao longo do grid; b) distribuição espacial dos resíduos para Didelphimorphia e; c) distribuição espacial dos resíduos para Rodentia (valores: vermelho>0, amarelo<0).

Quanto aos valores obtidos de NRI, eles são em sua maioria negativos (figura 2.10), indicando uma alta complementaridade funcional no geral e para ambos os grupos. Os valores de NRI dos marsupiais tornam-se positivos da região central ao norte da Mata Atlântica indicando a presença de filtragem ambiental (figura 2.11).

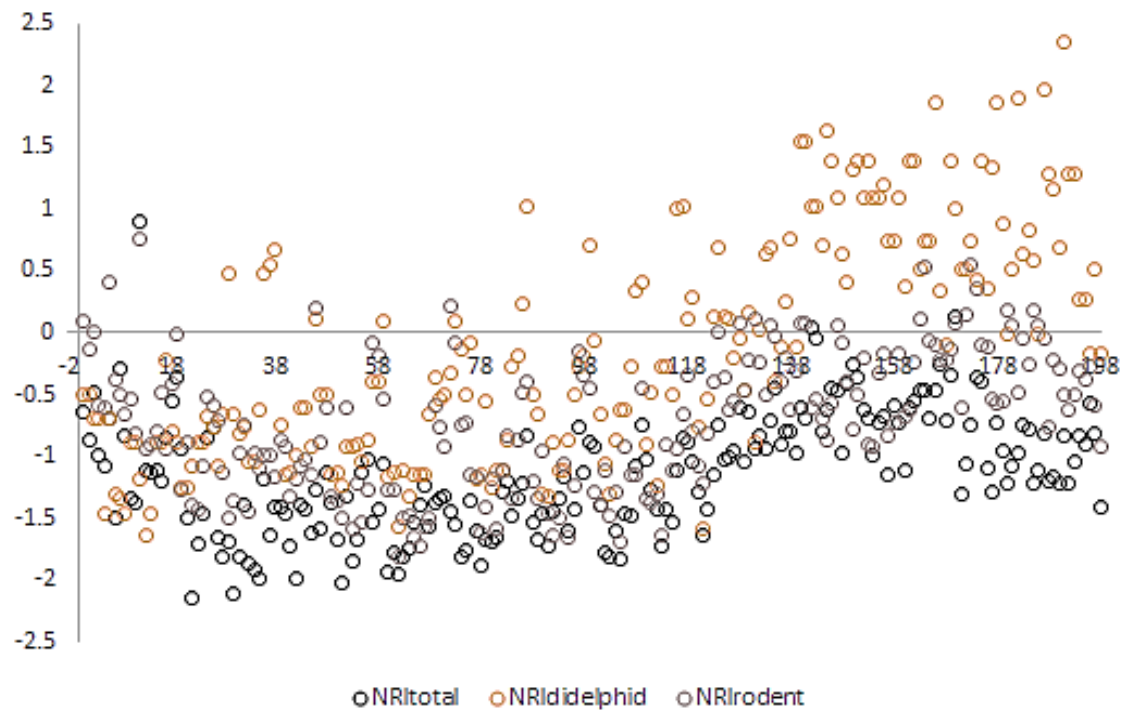


Figura 2.10: Distribuição dos valores de NRI (total, Didelphimorphia e Rodentia) ao longo da Mata Atlântica.

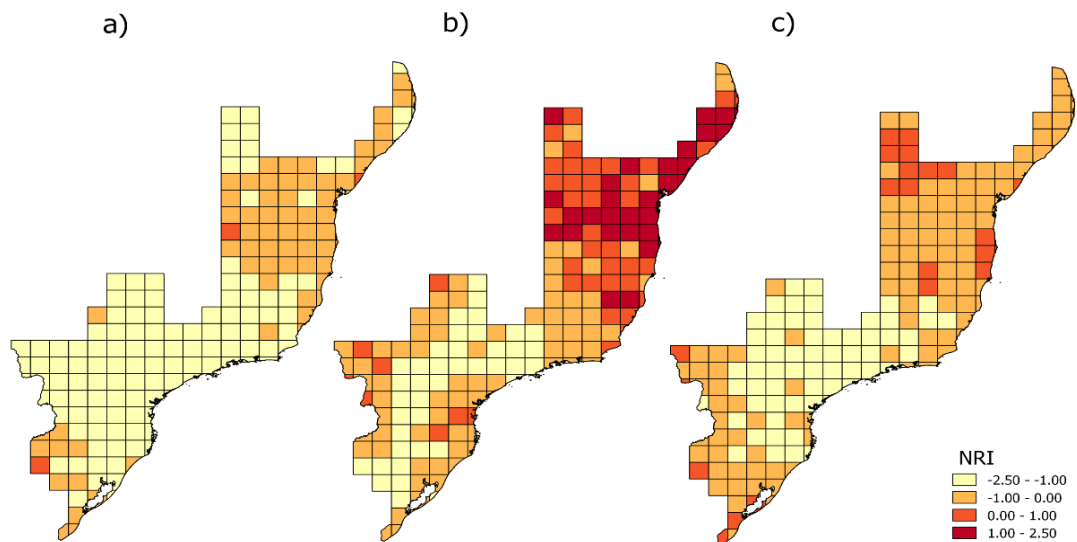


Figura 2.11: Mapa de distribuição dos valores de NRI ao longo da Mata Atlântica: a) Pequenos Mamíferos; b) Didelphimorphia; c) Rodentia.

Existem correlações significativas entre diferentes variáveis ambientais e os valores de NRI analisados. Para NRI total (tabela 2.4), a Média da faixa diurna de Temperatura (Bio2), Precipitação anual (Bio12), Precipitação do mês mais úmido (Bio13), Precipitação do mês mais seco (Bio14), Sazonalidade de Precipitação (Bio15) e Evapotranspiração real (AET) foram selecionadas como variáveis que mais contribuíram ao modelo ($R^2 = 0.32$).

Tabela 2.4: Resultado do melhor modelo para os valores de NRI total por regressão stepwise.

Variável	Coefficiente	<i>p</i>
Bio2	-0.016	>0.01
Bio12	0.001	0.05
Bio13	-0.002	>0.01
Bio14	0.003	0.025
Bio15	0.002	>0.01
AET	0.006	>0.01

Para NRI de Didelphimorphia (tabela 2.5), a Média da Faixa diurna de Temperatura, Precipitação anual, Precipitação do mês mais úmido, Sazonalidade de Precipitação, Produtividade Primária (NPP) e Evapotranspiração real ($R^2 = 0.55$). E para o NRI de Rodentia (tabela 2.6), Temperatura média anual (Bio1), Precipitação do mês mais úmido, Precipitação do mês mais seco e Sazonalidade de Precipitação ($R^2 = 0.43$).

Tabela 2.5: Resultado do melhor modelo para os valores de NRI de Didelphimorphia por regressão stepwise.

Variável	Coefficiente	<i>p</i>
Bio2	-0.037	>0.01
Bio12	0.002	>0.01
Bio13	-0.003	>0.01
Bio15	0.003	>0.01
NPP	-0.003	0.02
AET	0.012	>0.01

Tabela 2.6: Resultado do melhor modelo para os valores de NRI de Rodentia por regressão stepwise.

Variável	Coeficiente	<i>p</i>
Bio1	0.009	>0.01
Bio13	-0.004	>0.01
Bio14	0.004	>0.01
Bio15	0.001	0.04

Baixos valores de *i* de Moran foram observados: 0.24, 0.37 e 0.24, para NRI total, Didelphimorphia e Rodentia, respectivamente. O que indica um baixo índice de autocorrelação espacial para estes valores.

5. DISCUSSÃO

No geral, os valores de diversidade filogenética (FD) apresentam alta variação espacial, com uma concentração dos maiores valores na região sudeste. A comparação realizada entre os diferentes grupos estudados revelou valores bem maiores para a análise geral (Didelphimorphia + Rodentia) do que os valores isolados por taxa.

Em respeito a diferença entre os grupos taxonômicos estudados, a FD de marsupiais tende a ser menor que a de roedores, o que é explicado pelo fato de constituírem um grupo menos diverso em número de espécies, não ocupando tantos nichos.

Com base nas diferenças observadas entre os diferentes grupos de pequenos mamíferos, é recomendável que se dividam as análises por grupo taxonômico (i.e. linhagens), pois a mistura de características intrínsecas pode mascarar a existência de importantes padrões na distribuição da diversidade.

Ressalta-se que a análise independente de riqueza não costuma ser contemplada nos estudos atuais de FD de mamíferos (MAGIOLI *et al.* 2016; SAFI *et al.* 2011), o que pode contribuir para uma interpretação incompleta dos resultados apresentados.

A alta correlação de FD com a riqueza foi demonstrada (vide figura 2.8), e qualquer consideração sobre a FD está intimamente associada à riqueza de espécies, como o padrão global observado por SAFI *et al.* (2011).

Desta forma, a distribuição espacial dos valores de FD é congruente com o padrão geográfico observado para a riqueza de pequenos mamíferos

(WILLIG & LYONS 1997; RUGGIERO & KITZBERGER, 2004; MAESTRI & PATTERSON 2016). No caso da Mata Atlântica, a região de maior riqueza é a sudeste, próximo ao corredor da Serra do Mar, exatamente como observado na figura 2.7.

Frente a esta problemática, optou-se pela apreciação dos valores dos resíduos, a parcela de variação de FD não explicada pela riqueza de espécies, o que nos permitiu constatar a complementação da diversidade funcional entre os grupos de pequenos mamíferos.

Por exemplo, a região nordeste apresenta baixos valores de resíduos para marsupiais e altos valores para roedores, já na região sul da distribuição da Mata Atlântica, os resíduos de marsupiais são maiores que os de roedores. Isso pode indicar que estes dois grupos tendem a ocupar espaços funcionais diferentes e complementares em diferentes comunidades ao longo da Mata Atlântica.

Os cálculos de NRI indicam a forte influência do processo de Similaridade Limitante na estruturação das comunidades de pequenos mamíferos em toda extensão da Mata Atlântica. Neste processo temos a exclusão competitiva como o principal responsável pela limitação na riqueza das espécies em escala local. Isto é condizente com a complementação funcional entre roedores e marsupiais observada pelos resíduos de FD. Portanto, avaliar isoladamente os valores de NRI mostram padrões diferentes que não foram detectados na análise geral.

Comparativamente, a distribuição dos valores para Marsupiais difere dos Roedores, com um menor nível de complementaridade. Ou seja, para os Didelphimorphia, temos indícios de um acentuado efeito de Filtro Ambiental do centro ao norte da Mata Atlântica (da Bahia até o Rio Grande do Norte), coincidindo com as regiões de influência do clima seco da Caatinga. E maior influência da similaridade limitante ao sul. Enquanto que no caso dos Rodentia, o padrão é semelhante ao geral, com uma alta complementaridade funcional ao longo de toda extensão da Mata Atlântica.

De forma geral, a estrutura funcional das comunidades de roedores e marsupiais se mostraram com padrões bastante distintos, mas com relações de determinantes ambientais semelhantes.

As variáveis relacionadas a variação da temperatura influenciaram todos os modelos (NRI geral e por grupo taxonômico). E a variável de produtividade primária (NPP) revelou-se como explicativa apenas para Didelphimorphia. Apenas as variáveis relacionadas a temperatura média tiveram influência na variação de NRI dos Roedores.

Também fora observado que os fatores ambientais, ou climáticos, são capazes de explicar a maior parte da variação na FD observada. A influência destes determinantes ambientais na distribuição dos valores de FD é semelhante a correlação observada entre riqueza de mamíferos e fatores climáticos (BROWN, 2001; MCCAIN, 2004). Estas variáveis ambientais são relacionadas à variação da precipitação e da temperatura, como observado no trabalho sobre riqueza de mamíferos, de RUGGIERO & KITSBERGER (2004). Este trabalho define essa relação como “hipótese espécie-energia”, que postula a relação positiva com a produtividade (Evapotranspiração, por exemplo) na

escala continental. Seguindo esse raciocínio, também seria esperado a relação com a produtividade primária (NPP), observado apenas no caso dos marsupiais.

A estruturação por filtragem ambiental das comunidades de Marsupiais pode ser corroborada pelas características fisiológicas e reprodutivas deste grupo, como baixas taxas metabólicas, desenvolvimento extrauterino estendido, a termorregulação só é possível após o desmame, que os fazem extremamente sensíveis a mudanças no clima, particularmente à baixas temperaturas (HULBERT, 1988; MCNABB 2005; GOIN *et al.* 1995). Sendo os roedores menos susceptíveis a estas restrições climáticas.

Além disso, os baixos valores do i de Moran, não foram estatisticamente significantes ($p > 0.05$), sendo possível que a distribuição destes valores tenha se dado por influência de processos espaciais aleatórios.

Compreender estes padrões de diversidade funcional, bem como seus determinantes ambientais são importantes tarefas da pesquisa macroecológica (RICKLEFS, 1987; MCCAIN, 2005), proporcionando, assim, a base científica para o planejamento das medidas de conservação biológica (AMORI *et al.* 2013). Apesar deste estudo se restringir à Mata Atlântica, ele pode ser estendido a qualquer outra região do continente e servir como base para estudos futuros e planejamentos de políticas conservacionistas.

6. CONCLUSÕES

Este trabalho constitui o primeiro estudo sobre Diversidade Funcional (FD) de comunidades de pequenos Mamíferos da Mata Atlântica, conseguindo separar contribuições isoladas a FD de pequenos Mamíferos.

Além disso, foi demonstrado que FD e riqueza de espécies tem forte correlação, sendo imprescindível a correção para eliminar os efeitos da riqueza nos valores obtidos de FD. Este ponto representa um aprimoramento do método, que deve ser seguido para uma melhor interpretação dos padrões de diversidade. Tendo em vista que os recentes estudos que utilizam métricas funcionais estão, na verdade, investigando o efeito da riqueza.

Comprovou-se a necessidade de tratar os grupos taxonômicos de roedores e marsupiais de maneira separada nas análises ecológicas. Além de apresentarem alta complementaridade funcional, a presente abordagem permitiu a conclusão de que as comunidades de Roedores e Marsupiais são estruturadas por fenômenos diferentes ao longo da Mata Atlântica. O padrão geral é o de Similaridade limitante, especialmente para os Rodentia.

No entanto, os marsupiais sofrem um claro efeito de Filtragem ambiental na porção norte da Mata Atlântica. O que foi corroborado pela explicação da variação de FD obtida através das variáveis ambientais ligadas à temperatura, precipitação e produtividade primária ($R^2=0.55$). Estes dados reforçam a hipótese “espécie-energia” de RUGGIERO & KITSBERGER (2004). Ressalta-se que a FD de roedores também sofreu significativa influência destas variáveis ambientais ($R^2=0.43$).

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORI, G.; CHIOZZA, F.; PATTERSON, B. D.; RONDININI, C.; SCHIPPER, J. & LUISELLI, L. 2013. Species richness and distribution of Neotropical rodents, with conservation implications. *Mammalia*, 77: 1–19.
- BLACKBURN, T. M.; PETCHEY, O. L.; CASSEY, P.; & GASTON, K. J. 2005. Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology*, 86(11): 2916-2923.
- BORCARD, D. & LEGENDRE, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153(1): 51-68.
- BROWN, J. H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 101–109.
- CADEMARTORI, C. V. 2003. Reproductive biology and daily and seasonal abundance patterns of *Delomys dorsalis* (Hensel 1872)–Cricetidae, Sigmodontinae—in an area of mixed forest with conifers, Rio Grande do Sul state, Brazil. *Mastozool. Neotropical / Journal of Neotropical Mammal*, 10(2): 342.
- CHILLO, V. & OJEDA, R. A. 2012. Mammal functional diversity loss under human-induced disturbances in arid lands. *Journal of Arid Environments*, 87: 95-102.
- CIANCIARUSO, M. V.; IGOR, A. S.; & MARCO, A. B. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9(3): 93-103.

- COSTA L. P.; LEITE, Y. L. R., FONSECA, G. A. B. & FONSECA, M. T. 2000. Biogeography of South American Forest Mammals: Endemism and Diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*. 32:4b, 872-881.
- DÍAS, M. & MIKICH, S. B. 2006. Levantamento e conservação da mastofauna em um remanescente de floresta ombrófila mista, Paraná, Brasil. *Pesquisa Florestal Brasileira*, (52), 61.
- DUELLMAN, W. E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79-104.
- EMMONS, L. H. & FEER, F. 1997. **Neotropical rainforest mammals. A field guide**, 2.
- FAITH, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological conservation*, v. 61, n. 1: 1-10.
- FLYNN, D. F.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B. T.; LIN, B. B.; SIMPSON, N.; MATFIELD, M. M. & DECLERCK, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1): 22-33.
- GASTON, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–227.
- GOIN, F. J. 1995. Los marsupiales. Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. *Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid*, 165-179.
- GONÇALVES, G. L.; FARIA-CORREA, M. A.; CUNHA, A. S. & FREITAS, T. R. 2007. Bark consumption by the spiny rat *Euryzygomatomys spinosus* (G. Fischer)(Echimyidae) on a *Pinus taeda* Linnaeus (Pinaceae)

- plantation in South Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(1): 260-263.
- HEARN, P.; HARE, T.; SCHRUBEN, P.; SHERRILL, D.; LaMAR, C. & TSUSHIMA, P. 2003 Global GIS Global Coverage DVD. American Geological Institute U.S. Geological Survey. See <http://www.agiweb.org/pubs/globalgis>.
- HIDASI-NETO, J.; BARLOW, J. & CIANCIARUSO, M. V. 2012. Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of forest structure. *Animal Conservation*, 15(4): 407-415.
- HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G. & JARVIS, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15): 1965-1978.
- HILLEBRAND, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am. Nat.* 163, 192–211.
- HULBERT, A. J. 1988. Metabolism and the development of endothermy. In: TYNDALE-BISCOE, C. H. (Ed.) **The Developing Marsupial**. Springer Berlin Heidelberg, 148-161.
- JONES, K. E.; BIELBY, J.; CARDILLO, M.; FRITZ, S. A.; O'DELL, J.; ORME, C. D. L.; SAFI, K.; SECHREST, W.; BOAKES, E. H.; CARBONE, C. & CONNOLLY, C. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals: Ecological Archives E090-184. *Ecology*, 90(9): 2648-2648.
- KEDDY, P. A. 1992. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, v. 3, n. 2, p. 157-164.

- KEMBEL, S. W.; COWAN, P. D.; HELMUS, M. R. CORNWELL, W. K.; MORLON, H.; ACKERLY, D. D.; BLOMBERG, S. P. & WEBB, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11): 1463-1464.
- KUCHARIK, C. J.; FOLEY, J. A.; DELIRE, C.; FISHER, V. A.; COE, M. T.; LENTERS, J. D.; YOUNG-MOLLING, C.; RAMANKUTTY, N.; NORMAN, J. M. & GOWER, S. T. 2000. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(3): 795-825.
- MARTIN, P. S.; GHELER-COSTA, C.; LOPES, P. C.; ROSALINO, L. M. & Verdade, L. M. 2012. Terrestrial non-volant small mammals in agro-silvicultural landscapes of Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 282: 185-195.
- MAGIOLI, M.; RIBEIRO, M. C.; FERRAZ, K. M. P. M. B. & RODRIGUES, M. G. 2015. Thresholds in the relationship between functional diversity and patch size for mammals in the Brazilian Atlantic Forest. *Animal Conservation*, 18(6): 499-511.
- MAGIOLI, M.; de BARROS, K. M. P. M.; SETZ, E. Z. F.; PERCEQUILLO, A. R.; RONDON, M. V. D. S. S.; KUHNEN, V. V.; da SILVA CANHOTO, M. C.; dos SANTOS, K. E. A. KANDA, C. Z., de LIMA FREGONEZI, G. & do Prado, H. A. 2016. Connectivity maintain mammal assemblages functional diversity within agricultural and fragmented landscapes. *European Journal of Wildlife Research*, 1-16.
- MAGURRAN, A. E. 2013. Medindo a diversidade biológica, Editora UFPR, Curitiba.

- MANLY, B. & SANDERSON, J. G. 2002. A note on null models: justifying the methodology. *Ecology*, 83: 580–582.
- MASON, N. W. H.; CARSWELL, F. E.; RICHARDSON, S. J. & BURROWS, L. E. 2011. Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post-cultural woody succession in New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, 22: 6–17.
- May, R. M. 1990. Taxonomy as Destiny. *Nature*, v. 347, n. 6289: 129-130.
- McCAIN, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31: 19–31.
- McCAIN, C. M. 2005. Elevational gradient in diversity of small mammals. *Ecology*, 86: 366–372.
- McNAB, B. K. 2005. Uniformity in the basal metabolic rate of marsupials: its causes and consequences. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 78: 183-198.
- MELO, A. S.; RANGEL, T. F. L. V. B. & DINIZ-FILHO, J. A. F. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32: 226-236.
- MOUCHET, M. A.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. & MOUILLOT, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4): 867-876.
- MOUILLOT, D.; DUMAY, O. & TOMASINI, J. A. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71(3): 443-456.

- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C, G.; Da FONSECA, G. A. B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- OKSANEN, J.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, B.; STEVENS, M. H. H.; OKSANEN, M. J.; & SUGGESTS, M. A. S. S. 2007. The vegan package. *Community ecology package*, 10.
- PETCHEY, O. L. & GASTON, K. J. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1721–1727.
- PETCHEY, O. L.; HECTOR, A. & GASTON, K. J. 2004. How do measures of functional diversity perform? *Ecology*. 85(3): 847-857.
- PETCHEY, O. L. & GASTON, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9: 741– 758.
- PIELOU, E. C. 1984. **The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination.** John Wiley & Sons.
- 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): 1-9.
- PODANI, J., & SCHMERA, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, 115(1): 179-185.
- QUANTUM, G. I. S. 2013. Development Team, 2012. Quantum GIS geographic information system. Open source geospatial foundation project. *Free Software Foundation, India*.
- R, DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0}. <http://www.r-project.org>.

- RANGEL, T. F.; DINIZ-FILHO, J. A. F. & BINI, L. M. 2010. SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*, 33(1): 46-50.
- RAHBEK, C. & GRAVES, G. R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(8): 4534-4539.
- REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A. & LIMA, I. P. 2011. **Mamíferos do Brasil**, 2a edição. *Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Brazil*, 439.
- RICHARDSON, S. J.; WILLIAMS, P. A.; MASON, N. W. H.; BUXTON, R. P.; COURTNEY, S. P.; RANCE, B. D.; CLARKSON, B. R.; HOARE, R. J. B., St. JOHN, M. G. & WISER, S. K. 2012. Rare species drive local trait diversity in two geographically disjunct examples of a naturally rare alpine ecosystem in New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, 23: 626–639.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- RODRÍGUEZ, M. Á.; OLALLA-TÁRRAGA, M. Á. & HAWKINS, B. A. 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2): 274-283.
- RUGGIERO, A. & KITZBERGER, T. 2004. Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography*, 27(4): 401-417.

- SAFI, K.; CIANCIARUSO, M. V.; LOYOLA, R. D.; BRITO, D.; ARMOUR-MARSHALL, K. & DINIZ-FILHO, J. A. F. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1577): 2536-2544.
- SANCHA, N. U.; HIGGINS, C. L.; PRESLEY, S. J. & STRAUSS, R. E. 2014. Metacommunity structure in a highly fragmented forest: has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns?. *Diversity and Distributions*, 20(9): 1058-1070.
- SOBRAL, F. L. & CIANCIARUSO, M. V. 2012. Estrutura filogenética e funcional de assembleias:(re) montando a Ecologia de Comunidades em diferentes escalas espaciais = Phylogenetic and functional assembly structure:(re) assembling the community ecology on different spatial scales. *Bioscience Journal*, 28(4).
- SNEATH, P. H., & SOKAL, R. R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.
- STATZNER, B.; DOLEDEC, S. & HUGUENY, B., 2004. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, 27: 470e488.
- STUBBS, W. J. & WILSON, J. B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92, 557e567
- STUART-SMITH, R. D.; BATES, A. E.; LEFCHECK, J. S.; DUFFY, J. E.; BAKER, S. C.; THOMSON, R. J.; STUART-SMITH, J. F.; HILL, N. A.; KININMONTH, S. J.; AIROLDI, L. & BECERRO, M. A. 2013. Integrating

- abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501(7468): 539-542.
- 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(4): 517-530.
- VIEIRA, E. M.; PIZO, M. A. & IZAR, P. 2003. Fruit and seed exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. *Mammalia*, 67(4): 533-540.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, New York, v. 89(8): 2290-2301.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; McPEEK, M. A. & DONOGHUE, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 475-505.
- WILLIAMS, P. H.; GASTON, K. J. 1994. Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness?. *Biological conservation*, v. 67, n. 3: 211-217.
- WILLIG, M. R. & LYONS, S. K. 1998. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos*, 93-98.
- ZOBEL, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 266e269.

CONCLUSÕES GERAIS

As comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica apresentam padrões espaciais de diversidade β e Funcional (FD) bastante heterogêneos, seja quando avaliados juntos ou por *taxa* isolado (Rodentia ou Didelphimorphia), que diferem dos padrões de riqueza já citados na literatura.

Os valores de betadiversidade, são caracterizados apenas pelo processo de *turnover* espacial, havendo indícios para considerar estas comunidades divididas em dois componentes latitudinais, um ao norte e outro ao sul.

A variação observada para o *turnover* é principalmente explicada pelo componente espacial, sendo complementada pelas variáveis ambientais

A Diversidade Funcional das Comunidades de Pequenos mamíferos apresenta padrões distintos para Marsupiais e Roedores.

As comunidades de Marsupiais da Mata Atlântica são estruturadas por um Filtro Ambiental na porção norte da distribuição. E as comunidades de Roedores são caracterizadas pelo processo da Similaridade Limitante.

Foi verificada forte correlação entre FD e riqueza de espécies, sendo necessária a correção para o efeito de riqueza antes de se trabalhar com dados reais de diversidade funcional.

Além disso, a FD é influenciada por fatores climáticos, que determinam sua variação ao longo da variação latitudinal da Mata Atlântica.

A distinção dos resultados observados para Roedores e Marsupiais, indica a necessidade de que sejam analisados separadamente, e não como um grupo natural (o qual “pequenos mamíferos” claramente não é) respeitando suas particularidades ecológicas e filogenéticas.

ANEXO I

TABELA DE CARACTERES FUNCIONAIS

	Massa Corporal	Terrestre	Arbórea	Aquática	Fossorial	Diurno	Noturno	Crepuscular	Carnívoro	Insetívoro	Frugívoro	Herbívoro	Granívoro	Piscívoro
Didelphimorphia														
<i>Caluromys lanatus</i>	350.3	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Caluromys philander</i>	246.47	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Chironectes minimus</i>	974.33	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>Didelphis albiventris</i>	1030.47	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Didelphis aurita</i>	1105.88	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Didelphis marsupialis</i>	1134.75	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Gracilinanus agilis</i>	22.03	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Gracilinanus emiliae</i>	7.59	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	29.3	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	554.77	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Marmosops incanus</i>	59.88	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Marmosa murina</i>	36.28	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Marmosops paulensis</i>	38.89	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	363.77	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Micoureus constantiae</i>	92.69	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>Micoureus paraguayanus</i>	112.43	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Monodelphis dimidiata</i>	44.56	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Monodelphis americana</i>	19.5	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Monodelphis domestica</i>	93.45	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Monodelphis iheringi</i>	112	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Monodelphis scalops</i>	763.19	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Monodelphis sorex</i>	48	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0

<i>Monodelphis rubida</i>	45.5	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Monodelphis theresa</i>	112	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Monodelphis unistriata</i>	55.3	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Monodelphis umbristriata</i>	50	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Philander frenatus</i>	450	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Philander opossum</i>	425.81	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Thylamys velutinus</i>	20.69	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>Thylamys pusillus</i>	28.21	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>Thylamys macrurus</i>	34.43	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
Rodentia														
<i>Abrawayaomys ruschii</i>	62.99	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon azarae</i>	25.27	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon cursor</i>	39.84	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon lindberghi</i>	26.4	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon montensis</i>	36	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon paranaensis</i>	36	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon sanctipaulensis</i>	27.1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon serrensis</i>	28.3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Akodon reigi</i>	36	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Bibimys labiosus</i>	30	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Blarinomys breviceps</i>	36.79	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Bucepattersonius guarani</i>	32	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Bucepattersonius iheringi</i>	43	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Bucepattersonius igniventris</i>	35	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Bucepattersonius soricinus</i>	27.5	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Calomys callidus</i>	27	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Calomys callosus</i>	44.95	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Calomys laucha</i>	14	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0

<i>Bucepattersonius misionensis</i>	34	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Calomys musculus</i>	20.2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Calomys tener</i>	13.8	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Delomys dorsalis</i>	67.5	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Delomys sublineatus</i>	89.99	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Deltamys kemp</i>	26.4	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Holochilus chacarius</i>	204	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Holochilus brasiliensis</i>	155	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Holochilus sciureus</i>	120.42	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Juliomys pictipes</i>	22.9	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lundomys molitor</i>	238.49	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Necomys lasiurus</i>	39.93	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Necomys rattus</i>	248.8	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Necomys squamipes</i>	184.98	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Oecomys cleberi</i>	73.4	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Oecomys concolor</i>	46.33	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Oecomys trinitatis</i>	73.4	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Oligoryzomys chacoensis</i>	23	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Oligoryzomys delticola</i>	29.39	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Oligoryzomys eliurus</i>	34.58	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	21.3	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Oligoryzomys microtis</i>	22.5	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	20.33	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Oligoryzomys stramineus</i>	25	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Oryzomys angouya</i>	120.17	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Oryzomys laticeps</i>	49.11	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Oryzomys marinus</i>	22.8	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Oryzomys nitidus</i>	55.19	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0

<i>Oryzomys russatus</i>	60.5	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Oryzomys subflavus</i>	49.91	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Oryzomys seuanezi</i>	75.73	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Oxymycterus angularis</i>	67.99	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Oxymycterus hispidus</i>	36.75	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Oxymycterus nasutus</i>	67.99	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Oxymycterus rufus</i>	82.01	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Oxymycterus roberti</i>	83.71	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Phaenomys ferrugineus</i>	93.8	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Pseudoryzomys simplex</i>	45.2	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Rhagomys rufescens</i>	21.2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Rhipidomys mastacalis</i>	100	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Scapteromys tumidus</i>	146	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Thaptomys nigrita</i>	19.9	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Callistomys pictus</i>	518.99	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Euryzygomatomys spinosus</i>	187.49	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	599.99	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Makalata didelphoides</i>	398.66	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Phyllomys blainvillii</i>	243.3	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys brasiliensis</i>	312.49	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys dasythrix</i>	260	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys lamarum</i>	215.19	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys lundii</i>	251	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys medius</i>	251	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	224.3	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys pattoni</i>	251	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys mantiqueirensis</i>	251	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllomys unicolor</i>	439	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0

<i>Trinomys albispinus</i>	284.99	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys dimidiatus</i>	167.6	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys eliasi</i>	217.5	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys graciosus</i>	217.5	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys iheringi</i>	220.39	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys mirapitanga</i>	217.5	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys myosuros</i>	284.99	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys moojeni</i>	217.5	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys paratus</i>	217.5	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Chaetomys subspinosus</i>	1299.9	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Trinomys yonenagae</i>	217.5	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Trinomys setosus</i>	284.99	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Sphiggurus insidiosus</i>	998.32	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Sphiggurus spinosus</i>	1200	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Sphiggurus villosus</i>	1200	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Sciurus aestuans</i>	177.34	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0