

Universidade Federal do Rio de Janeiro
Programa de Pós Graduação em Ecologia

**Efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a capacidade perceptual e
movimentos de marsupiais (Mammalia, Didelphimorphia) em uma
paisagem fragmentada da Mata Atlântica**

Jayne Augusto Prevedello

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro como requisito à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Dr. Marcus Vinícius Vieira

Prof. Adjunto, Departamento de Ecologia / UFRJ

Rio de Janeiro

2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dra. Renata Pardini
Universidade de São Paulo

Prof. Dr. Marcelo Passamani
Universidade Federal de Lavras

PREVEDELLO, JAYME AUGUSTO

Efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a capacidade perceptual e movimentos de marsupiais (Mammalia, Didelphimorphia) em uma paisagem fragmentada da Mata Atlântica.

[Rio de Janeiro], Instituto de Biologia/UFRJ, 2009.

XIII, 150 f.: 29,7cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Programa de Pós-graduação em Ecologia.

Referências Bibliográficas: f. 109-150.

1. Capacidade Perceptual 2. Movimentos 3. Didelfídeos 4. Mata Atlântica 5. Matriz. I Prevedello, Jayme Augusto. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

“Somos prisioneiros da percepção que temos de nosso tamanho e dificilmente reconhecemos quão diferente deve ser o mundo aos olhos de pequenos animais”

Stephen J. Gould (1992)

“Pois agora, lá fora, o mundo todo é uma ilha.

A milhas e milhas de qualquer lugar”

Humberto Gessinger (1987)

Dedico mais uma vez à minha mãe, pelo exemplo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Marcus, por ter-me aberto as portas do LabVert, pela amizade, pela confiança, e pela liberdade de pensar e agir (e também por me aturar nos próximos 4 anos!);

À grande (enorme) família labvertina, por todo o aprendizado, amizade, festas e baboseiras em geral: Aílton Santana (Butt), Ana Claudia Delciellos (Nacrau), André Faria Mendonça (Kid), Antonio Aisengart Menezes (Tunico), Bernardo Papi, Camila Rivas, David de Paula, Diogo Loretto (Diogro), Fabiana Caramaschi (Fabi), Fernanda Pedroza, Frederico Portella (Fred), Gisele Costa, Henrique Rajão, Isabel Bechara (Mabel), Joana Macedo, Jorge Luiz do Nascimento (Julião), Juliana Monteiro (Juju), Luis Renato Bernardo (Jesus), Paulo Almeida (Paulum), Maja Kajin, Marcelle Pacheco, Marcos Figueiredo, Mariana Santos (Mari 1), Mariana Santana (Mari 2), Mariana Ferreira (Mari 3), Matheus Dalloz, Miriam Pinto, Nadjha Rezende (Nadjhão), Natalie Olifiers, Paula Ferreira, Priscilla Cobra, Priscilla Lora, Raquel Lopes, Renato Affonso, Renato Crouzeilles Rocha, Rômulo Belei, Ricardo Finotti Suzy Ribeiro e Vanina Antunes (Janilza);

A todos os amigos (e amigos de amigos) que muito ralaram para fazer as coletas nos “Fragmentos” funcionarem, disponibilizando os pobres fofídeos para os experimentos;

Aos amigos que, mesmo debaixo de chuva ou (muito) sol, ajudaram na “agradável” tarefa de soltar e rastrear os marsupiais: Aline Souza, Ana Delciellos, André Mendonça, Antonio Menezes, Bernardo Papi, Cássio Fonseca, Fernanda Martins, Fernanda Dysarz, Frederico Portella, Henrique Rajão, Isabel Bechara, João Martins, Juliana Monteiro, Marcos Figueiredo, Mariana Santos, Matheus Dalloz, Paula Ferreira,

Priscilla Cobra, Rafael, Raquel Lopes, Renato Affonso, Renato Crouzeilles Rocha e Suzy Ribeiro;

À Ana Claudia e ao Antonio, pela amizade, pela ajuda em várias etapas do trabalho, pela competente organização das (complexas) excursões dos fragmentos, e pelos trabalhos em co-autoria;

Ao Germán Forero-Medina, pela coleta dos dados utilizados no segundo capítulo, pelas várias dicas relacionadas ao trabalho, pela hospedagem nas duas difíceis primeiras semanas no Rio, e por deixar um exemplo pessoal e profissional, que muito me estimulou nesses dois anos de trabalho;

Aos donos das propriedades na Bacia do Rio Macacu, RJ, onde os animais foram capturados e rastreados, em especial os proprietários da Fazenda Consorciadas (Guapimirim, RJ).

Aos Profs Fernando Fernandez (UFRJ) e Helena Bergallo (UERJ), e aos colegas Ana Delciellos, Diogo Loretto, Marcos Figueiredo e Renato Crouzeilles, pelas críticas e sugestões ao trabalho de qualificação para o mestrado (capítulo 1 desta dissertação);

À Aline Souza, Ana Delciellos e Diogo Loretto pela revisão dos capítulos 2 e 3;

A minha família, em especial aos meus pais e irmãos, que apesar da distância sempre estiveram ao meu lado dando incentivo;

À Aline Souza, minha amiga, minha companheira, meu amor, por esses quase dois anos de muita felicidade.

À família Cavalcante de Souza, por me receber de braços abertos e oferecer um lar familiar, quando o meu estava tão distante (incluo aqui o Billy, o cachorro mais inteligente e mala que eu já conheci!);

Aos amigos da Banda Filtragem, lá de Curitiba, companheiros pra vida... (“ei mãe, têm uns amigos tocando comigo”!)...saudades de todos!;

Ao Leandro, Dani, Lucas, Carla e Alexandre, minha família “pseudo-carioca”, pela companhia no Rio Comprido, amizade, festas, filmes, bares, risos, puxões de orelha, elogios e cobranças, que muito me ajudaram a amadurecer;

Aos Profs. Fernando Fernandez (UFRJ) e Jean Paul Metzger (USP), pelas excelentes aulas e palestras e pelo tratamento informal, os quais me servem de exemplo pessoal e profissional;

Aos Profs. Claudio J. B. de Carvalho e Emygdio L. A. Monteiro-Filho (ambos da UFPR), por terem me ajudado nos primeiros passos no mundo da pesquisa;

Ao Prof. Carlos Grelle (Cadú), pelas diversas conversas estimulantes, e ao Prof. Rui Cerqueira, por tornar o LabVert a principal referência em mastozoologia no Brasil;

À Ângela Marcondes e ao Nélio Barros, pela administração do laboratório (e caronas!);

À Marcinha (Márcia C. R. Prado) e à Sueli V. Costa, pelo trabalho competente na secretaria do PPGE e pelo tratamento sempre atencioso;

À todos os professores do PPGE/UFRJ, em especial Fernando Fernandez, Marcus Vieira, Eduardo Arcoverde, Fábio Scarano e Ricardo Iglesias;

Às fontes financiadoras do estudo, por viabilizarem sua realização: CAPES, CNPq, FAPERJ, PDA/MMA, FNMA/MMA, PPGE/UFRJ.

Valeu!

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	xi
LISTA DE FIGURAS	xi
RESUMO	xi
ABSTRACT	xii
INTRODUÇÃO GERAL	1
OBJETIVOS GERAIS	5
CAPÍTULO 1. A heterogeneidade da matriz importa? Uma revisão da evidência ..	7
INTRODUÇÃO	8
OBJETIVOS.....	11
MATERIAL E MÉTODOS	12
RESULTADOS	15
DISCUSSÃO	24
CONCLUSÕES	30
CAPÍTULO 2. Efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a capacidade perceptual e orientação de marsupiais da Mata Atlântica	31
INTRODUÇÃO	32
OBJETIVOS.....	34
MATERIAL E MÉTODOS	35
Área de estudo	35
Espécies estudadas.....	40
Determinação da capacidade perceptual das espécies	42
<i>Captura e triagem dos indivíduos</i>	42
<i>Liberção</i>	43
<i>Rastreamento</i>	46
Análise de dados	46
<i>Capacidade perceptual</i>	46
<i>Fatores determinantes da orientação para o fragmento florestal</i>	47
<i>Orientação pelo vento e pela linha de plantio</i>	49
<i>Orientação para o fragmento de origem e diferenças entre os sexos</i>	49
RESULTADOS	50

Matriz de aipim.....	50
<i>Capacidade perceptual</i>	50
<i>Diferenças de orientação entre os sexos</i>	52
<i>Orientação pela linha de plantio</i>	54
<i>Orientação pelo vento</i>	54
<i>Orientação para o fragmento de origem</i>	57
<i>Fatores determinantes da orientação para o fragmento florestal</i>	58
Matriz de pasto sujo.....	59
<i>Capacidade perceptual</i>	59
<i>Diferenças de orientação entre os sexos</i>	61
<i>Orientação pelo vento</i>	63
<i>Orientação para o fragmento de origem</i>	64
<i>Fatores determinantes da orientação para o fragmento florestal</i>	64
DISCUSSÃO	67
Capacidade perceptual.....	67
Orientação para o fragmento de origem	69
Diferenças entre os sexos	70
Orientação para o fragmento na matriz de aipim	71
Orientação para o fragmento na matriz de pasto sujo	72
Implicações práticas dos resultados obtidos.....	74
CONCLUSÕES	76
CAPÍTULO 3. Efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a tortuosidade dos movimentos de marsupiais da Mata Atlântica.....	77
INTRODUÇÃO	78
OBJETIVOS.....	80
MATERIAL E MÉTODOS	81
Espécies estudadas.....	81
Captura e liberação dos animais	81
Rastreamento dos animais	83
Determinação da tortuosidade dos trajetos individuais	84
Análise de dados.....	85
<i>Normalidade dos dados</i>	85
<i>Diferenças nos movimentos de machos e fêmeas</i>	86
<i>Seleção de modelos</i>	86
<i>Análises posteriores</i>	87

<i>Uso das linhas de plantio na matriz de aipim</i>	88
RESULTADOS	89
Movimentos na matriz de pasto limpo	89
<i>Seleção de modelos</i>	89
<i>Efeitos da orientação dos indivíduos e diferenças entre as espécies</i>	90
<i>Efeitos da altura do pasto</i>	91
Movimentos nos diferentes tipos de matriz	91
<i>Seleção de modelos</i>	91
<i>Efeitos da orientação dos indivíduos e da heterogeneidade da matriz</i>	92
<i>Efeitos do peso dos indivíduos</i>	96
<i>Comparações entre Didelphis aurita e Philander frenatus</i>	96
Uso das linhas de plantio na matriz de aipim	96
DISCUSSÃO	98
Detecção do fragmento florestal e tortuosidade	98
Diferenças de deslocamento entre as espécies na matriz	99
Diferenças nos movimentos de machos e fêmeas na matriz	100
Influência do peso dos indivíduos sobre os movimentos	101
Heterogeneidade da matriz e tortuosidade.....	102
CONCLUSÕES	105
CONSIDERAÇÕES FINAIS	107
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	109

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1.1. Sumário dos estudos avaliando os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade. Onze variáveis foram registradas em cada estudo para caracterizar o delineamento amostral e os principais resultados. Variáveis dependentes: Mo = movimento, Ma = riqueza/abundância na matriz, Mn = riqueza/abundância na mancha. Nível de organização: I = indivíduo, P = população, C = comunidade. Abordagem: E = empírica, S = simulação, com dados empiricamente testados (et) ou não (nt). Efeitos da matriz vs outros preditos: maiores (>), menores (<), similares (=), não se aplica (na). Determinantes da qualidade da matriz: P = permeabilidade ao movimento, A = adequabilidade como habitat secundário, D = fonte de distúrbios, O = outros16

CAPÍTULO 2

Tabela 2.1. Caracterização das áreas de soltura e rastreamento dos marsupiais nos municípios de Guapimirim e Cachoeiras de Macacu, RJ38

Tabela 2.2. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Didelphis aurita* (N = 24) em matriz de aipim. A variável dependente foi a divergência angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. K = número de variáveis independentes mais dois, AICc = critério de informação de Akaike corrigido, $\Delta_i = AICc_i - AICc_{\text{mínimo}}$, w_i = peso de Akaike, R^2 = coeficiente de determinação do modelo.....58

Tabela 2.3. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Philander frenatus* (N = 22) em matriz de aipim. A variável dependente foi a divergência angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 1.2.....59

Tabela 2.4. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Didelphis aurita* (N = 19) em matriz de pasto sujo. A variável dependente foi a distância angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 1.2.....65

Tabela 2.5. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Philander frenatus* (N = 15) em matriz de pasto sujo. A variável dependente foi a distância angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 1.2.....66

CAPÍTULO 3

Tabela 3.1. Seleção de modelos explicativos da tortuosidade dos movimentos de três espécies de marsupiais (*Didelphis aurita* [N = 35], *Philander frenatus* [N = 46] e *Micoureus paraguayanus* [N = 23]) em matriz de pasto limpo. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. K = número de variáveis independentes mais dois, AICc = critério de informação de Akaike corrigido, $\Delta_i = AICc_i - AICc_{\text{mínimo}}$, w_i = peso de Akaike, R^2 = coeficiente de determinação do modelo.....90

Tabela 3.2. Seleção de modelos explicativos da tortuosidade dos movimentos de marsupiais (*Didelphis aurita* [N = 80] e *Philander frenatus* [N = 100]) em diferentes tipos de matriz (pasto limpo, pasto sujo e plantação de aipim). As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 2.1.....92

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.1.** Porcentagem relativa de artigos publicados até o ano de 2007 contendo as palavras “Landscape Ecology” ou avaliando os efeitos da heterogeneidade da matriz, obtidos na base de dados ISI Web of Knowledge. As porcentagens são relativas ao total de artigos em cada assunto10
- Figura 1.2.** Grupos taxonômicos estudados nos artigos que avaliaram os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade. O número de estudos com cada grupo é indicado. Alguns artigos estudaram mais de um grupo taxonômico21
- Figura 1.3.** Níveis de organização e principais conceitos estudados nos artigos que avaliaram os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade. O número de estudos com cada nível e conceito é indicado22

CAPÍTULO 2

- Figura 2.1.** Área de estudo, localizada nos municípios de Guapimirim e Cachoeiras de Macacu, RJ (22°21’-22°39’S, 42°40’-43°01’O). O número 1 indica a localidade de mata contínua e os números 2 a 8 indicam os sete fragmentos florestais onde os marsupiais foram capturados. As letras (A-E) indicam as áreas de matriz onde os marsupiais foram liberados e rastreados. Modificado de Google Earth (2008)36
- Figura 2.2.** Locais de liberação e rastreamento dos marsupiais para os estudos de capacidade perceptual. (a) matriz de pasto limpo; (b) matriz com plantio de aipim (*Manihot esculenta*); (c) matriz de pasto sujo. Nas imagens da direita observa-se ao fundo os fragmentos florestais ou “fragmentos alvo”. Imagens da esquerda: Google Earth (2008)37
- Figura 2.3.** Detalhe da matriz de aipim (*Manihot esculenta*) mostrando (a) os canais entre as linhas de plantio e (b) as fileiras de aipim. Os canais apresentam menor obstrução ao movimento (à altura do solo) em relação às fileiras, e menor visibilidade do ambiente externo (incluindo o fragmento florestal)39
- Figura 2.4.** Espécies de marsupiais selecionadas para o estudo da capacidade perceptual nos diferentes tipos de matriz: (a) *Didelphis aurita* (Foto: Leandro Macedo), (b) *Philander frenatus* (Foto: Marcelle Pacheco)41
- Figura 2.5.** Mecanismo de soltura dos marsupiais, composto por uma estaca de madeira, uma gaiola plástica, roldanas e corda. O mecanismo permite soltar os indivíduos à distância, minimizando assim a influência do pesquisador sobre os movimentos dos animais44
- Figura 2.6.** Orientações angulares dos indivíduos de *Didelphis aurita* liberados em matriz de aipim a 30m, 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. O centro do círculo indica o local de liberação dos indivíduos e as árvores indicam a direção do fragmento florestal. Cada triângulo representa a orientação angular média de um indivíduo. Os vetores indicam a orientação angular média do grupo de indivíduos e são apresentados somente quando houve orientação significativa para o fragmento. O comprimento dos vetores é proporcional ao grau de concentração dos indivíduos51

Figura 2.7. Orientações angulares dos indivíduos de <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de aipim a 30m, 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.....	52
Figura 2.8. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de <i>Didelphis aurita</i> liberados em matriz de aipim. Símbolos iguais aos da Figura 2.6	53
Figura 2.9. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de aipim. Símbolos iguais aos da Figura 2.6	53
Figura 2.10. Orientação dos indivíduos de <i>Didelphis aurita</i> liberados em matriz de aipim com relação à linha de plantio. As setas indicam a direção da linha da plantação de aipim. O gráfico inferior mostra a orientação dos indivíduos soltos nas duas distâncias em que não houve orientação para o fragmento	55
Figura 2.11. Orientação dos indivíduos de <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de aipim com relação à linha de plantio. As setas indicam a direção da linha da plantação de aipim. O gráfico inferior mostra a orientação dos indivíduos soltos nas três distâncias em que não houve orientação para o fragmento	56
Figura 2.12. Orientação dos indivíduos de (a) <i>Didelphis aurita</i> e (b) <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de aipim com relação à direção do vento. As setas indicam a direção prevalente do vento no momento da soltura	57
Figura 2.13. Orientação dos indivíduos de (a) <i>Didelphis aurita</i> e (b) <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de aipim com relação ao fragmento onde foram capturados. As árvores indicam a direção do fragmento de origem dos indivíduos	57
Figura 2.14. Orientações angulares dos indivíduos de <i>Didelphis aurita</i> liberados em matriz de pasto sujo a 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.....	60
Figura 2.15. Orientações angulares dos indivíduos de <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de pasto sujo a 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. Símbolos iguais aos da Figura 1.6.....	61
Figura 2.16. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de <i>Didelphis aurita</i> liberados em matriz de pasto sujo. Símbolos iguais aos da Figura 2.6	62
Figura 2.17. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de pasto sujo. Símbolos iguais aos da Figura 2.6	62
Figura 2.18. Orientação dos indivíduos de <i>Didelphis aurita</i> liberados em matriz de pasto sujo com relação à direção do vento. (a) todos os indivíduos; (b) indivíduos soltos a 100m e 200m. As setas indicam a direção do vento no momento da soltura	63
Figura 2.19. Orientação dos indivíduos de <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de pasto sujo com relação à direção do vento. (a) todos os indivíduos; (b) indivíduos soltos a 100m e 200m. As setas indicam a direção do vento no momento da soltura	63
Figura 2.20. Orientação dos indivíduos de (a) <i>Didelphis aurita</i> e (b) <i>Philander frenatus</i> liberados em matriz de pasto sujo com relação ao fragmento onde foram capturados. As árvores indicam a direção do fragmento de origem dos indivíduos	64

CAPÍTULO 3

Figura 3.1. Cuíca <i>Micoureus paraguayanus</i> . Foto: Renato Affonso	83
---	----

Figura 3.2. Médias e intervalos de confiança (95%) da tortuosidade dos movimentos (índice D-fractal) de indivíduos orientados para o fragmento e não-orientados de três espécies de marsupiais (<i>Didelphis aurita</i> , <i>Philander frenatus</i> e <i>Micoureus paraguayanus</i>), em matriz de pasto limpo. Maiores valores de D-fractal indicam trajetos mais tortuosos.	91
Figura 3.3. Médias e intervalos de confiança (95%) da tortuosidade dos movimentos (índice D-fractal) de indivíduos orientados para o fragmento e não-orientados de <i>Didelphis aurita</i> em matriz de pasto limpo, aipim e pasto sujo. Maiores valores de D-fractal indicam trajetos mais tortuosos	93
Figura 3.4. Médias e intervalos de confiança (95%) da tortuosidade dos movimentos (índice D-fractal) de indivíduos orientados para o fragmento e não-orientados de <i>Philander frenatus</i> em matriz de pasto limpo, aipim e pasto sujo. Maiores valores de D-fractal indicam trajetos mais tortuosos	94
Figura 3.5. Histograma de frequência de tamanhos do passo de indivíduos orientados para o fragmento de <i>Didelphis aurita</i> em pasto limpo, aipim e pasto sujo	95
Figura 3.6. Histograma de frequência de tamanhos do passo de indivíduos orientados para o fragmento de <i>Philander frenatus</i> em pasto limpo, aipim e pasto sujo	95

RESUMO

Em paisagens fragmentadas, o sucesso de dispersão entre manchas de habitat depende da habilidade de deslocamento e da capacidade da espécie perceber as manchas à distância (capacidade perceptual). Estes dois atributos são provavelmente espécie-específicos e dependentes do tipo de matriz que separa as manchas de habitat, mas há pouca informação empírica a este respeito. Neste estudo foram avaliados os efeitos do tipo de matriz sobre a capacidade de percepção de fragmentos florestais e o deslocamento de três espécies de marsupiais neotropicais, *Didelphis aurita*, *Philander frenatus* e *Micoureus paraguayanus* (Didelphimorphia, Didelphidae). Os animais foram capturados em fragmentos de Mata Atlântica do Rio de Janeiro e foram liberados a diferentes distâncias (entre 30 e 200m) de um fragmento florestal, em dois tipos de matriz (pasto sujo e plantação de aipim). Dados coletados em matriz de pasto limpo em um estudo anterior (Forero-Medina 2007) também foram utilizados para comparação. Carretéis de rastreamento foram utilizados para registrar detalhadamente o movimento dos animais. No primeiro capítulo foi feita uma revisão da literatura relacionada aos efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade em paisagens heterogêneas. Concluiu-se que a heterogeneidade da matriz tem efeitos espécie-específicos, afetando a biodiversidade em diferentes paisagens, escalas espaciais, níveis de organização e grupos taxonômicos. Foi encontrada uma relação positiva entre a qualidade da matriz e sua similaridade com a mancha de habitat. No segundo capítulo, foi demonstrado que matrizes com maior obstrução vegetal (pasto sujo e plantação de aipim) reduzem a detecção de fragmentos florestais pelos marsupiais *D. aurita* e *P. frenatus*, em relação à matriz de pasto limpo. Na matriz de aipim, os animais orientaram seus movimentos seguindo as linhas de plantio. A matriz de pasto sujo prejudicou substancialmente a

orientação de *D. aurita*, que parece utilizar o vento para navegação na matriz. No terceiro capítulo, constatou-se que a tortuosidade do movimentos é similar entre as espécies quando os animais estão orientados para os fragmentos florestais. Para animais não orientados, a tortuosidade aumentou de forma geral no sentido *D. aurita* → *P. frenatus* → *M. paraguayanus*, mas na matriz de aipim foi similar entre *D. aurita* e *P. frenatus* devido à orientação dos movimentos pelas linhas de plantio pelas duas espécies. De forma geral, os resultados demonstram que a heterogeneidade da matriz afeta a habilidade de travessia da matriz por marsupiais neotropicais, devendo ser incluída em modelos de conectividade funcional. Uma estratégia de manejo simples e de extrema importância para conectar populações fragmentadas na Mata Atlântica é orientar cultivos em linha no sentido perpendicular à borda dos fragmentos, aumentando assim o fluxo de indivíduos para os remanescentes de habitat.

Palavras-chave: conectividade funcional, dispersão, manejo da matriz, orientação, permeabilidade, tortuosidade dos movimentos.

ABSTRACT

In fragmented landscapes, dispersal success between habitat patches is dependent on movement and perceptual abilities of animals. Such attributes are probably species-specific and dependent on the types of matrix separating habitat patches, but there is little empirical information regarding these influences. This study evaluated the effects of matrix heterogeneity on the perceptual range and movements of three species of neotropical marsupials, *Didelphis aurita*, *Philander frenatus* and *Micoureus paraguayanus* (Didelphimorphia, Didelphidae). Animals were captured in Atlantic Forest fragments in Rio de Janeiro state, Brazil, and released at different distances (between 30 and 200m) from a forest fragment, in two matrix types (tall pasture and manioc plantation). Data collected in low pasture matrix in a previous study (Forero-Medina 2007) were also used for comparison. Spool-and-line devices were used to accurately track animal movements. In the first chapter, it is presented a literature review for papers comparing the effects of two or more matrix types on biodiversity in heterogeneous landscapes. The results showed that matrix heterogeneity had species-specific effects, affecting biodiversity in different landscapes, spatial scales, organizational levels and taxonomic groups. A positive association between matrix quality and matrix-patch similarity was found. In the second chapter, it was demonstrated that matrix types with dense vegetation (tall pasture and manioc plantation) reduce the detection of forest fragments by the marsupials *D. aurita* e *P. frenatus*, relative to low pasture. In the manioc plantation, animals orientated their movements following plantation rows. The tall pasture matrix decreased the orientation of *D. aurita*, which seems to use wind to navigate in the matrix. In the third chapter, it was concluded that movement tortuosity is similar among species for animals orientated to the forest fragments. For non-orientated animals, tortuosity generally increased in the

sequence *D. aurita* → *P. frenatus* → *M. paraguayanus*, but it was similar between *D. aurita* and *P. frenatus* in manioc plantation because movements of the two species were orientated following plantation rows. The overall results demonstrate that matrix heterogeneity affects the ability of neotropical marsupials to move in the matrix, and must be included in functional connectivity models. A simple and important management action for connecting fragmented populations in the Atlantic Forest is to orient row plantations perpendicularly to the edge of fragments, enhancing the flux of individuals to habitat remnants.

Key words: dispersal, functional connectivity, management of the matrix, orientation, permeability, tortuosity of movements.

INTRODUÇÃO GERAL

A fragmentação de habitats é talvez o tópico central da Biologia da Conservação na atualidade, demandando urgentemente informações sobre causas, mecanismos e efeitos (Meffe & Carrol 1994; Wiens 1996; Primack 1998). A fragmentação pode ser definida de forma geral como o processo pelo qual uma área contínua de habitat é reduzida em tamanho, e dividida em dois ou mais fragmentos separados por habitats diferentes do original (Wilcove et al. 1986). O processo de fragmentação tem quatro efeitos sobre o padrão do habitat: 1) redução na quantidade de habitat original; 2) aumento no número de fragmentos de habitat; 3) diminuição no tamanho dos fragmentos; e 4) aumento no isolamento dos fragmentos (Fahrig 2003).

A redução da conectividade entre manchas de habitat caracteriza o efeito mais severo da fragmentação (Hanski & Gilpin 1997). A conectividade pode ser definida como a capacidade da paisagem ou das unidades da paisagem de facilitar os fluxos biológicos (Taylor *et al.* 1993). O isolamento de populações em fragmentos (especialmente naqueles de tamanho reduzido) promove perda de variabilidade genética e aumento da susceptibilidade à eventos estocásticos, aumentando a probabilidade de extinção local (Primack 1998). A estabilidade de metapopulações depende diretamente da conectividade da paisagem, pois esta afeta o potencial de recolonização de manchas de habitat (Hanski & Gilpin 1997). Desta forma, o entendimento dos fatores que regulam a conectividade tem alta relevância para a conservação da biodiversidade, na medida em que forneça diretrizes para o manejo em paisagens fragmentadas.

Vista em termos de estrutura da paisagem, a conectividade depende de três componentes: da percolação ou proximidade entre as manchas de habitat; da densidade de elementos de conexão (corredores e “trampolins ecológicos”) e da permeabilidade da

matriz (áreas no entorno das manchas de habitat) (Metzger 2004). A conectividade pode ser avaliada também em termos funcionais, onde a biologia dos indivíduos/espécies, em associação com a estrutura da paisagem, dita o grau de conexão entre as unidades de habitat (Tischendorf & Fahrig 2000 *apud* Goodwin 2003). Assim, a conectividade pode ser tratada como uma variável independente, com efeitos sobre processos ecológicos, ou como uma variável dependente da interação entre estrutura e comportamento individual (Goodwin 2003).

Ao longo das últimas décadas, muita ênfase foi dada ao papel do isolamento e configuração das manchas sobre a conectividade da paisagem (e.g. McIntyre & Wiens 1999, With et al. 1999), enquanto que a área entre elas (matriz) era considerada uniforme e ecologicamente irrelevante (Rodewald 2003, Manning et al. 2004, Murphy & Lovett Dust 2004, Kupfer et al. 2006). No entanto, um crescente número de estudos vem mostrando que a matriz não é homogênea, e que sua composição é um dos principais determinantes da dispersão dos animais na paisagem (Schooley & Wiens 2004, Mazerolle & Desrochers 2005, Haynes & Cronin 2006). Alguns tipos de matriz podem ser resistentes ao movimento e acarretar em baixa conectividade, enquanto outros podem ser menos resistentes e favorecer maior conectividade (Ricketts 2001, Mazerolle & Desrochers 2005). Assim, a matriz possui permeabilidade seletiva ao movimento, influenciando a conectividade funcional da paisagem.

Um dos principais determinantes da mobilidade de um organismo e da conectividade funcional em paisagens fragmentadas é a capacidade perceptual (*perceptual range*) (Zollner 2000). A capacidade perceptual é definida como a distância máxima na qual um animal pode perceber elementos importantes da paisagem (Zollner & Lima 1999a). A capacidade perceptual influencia a dinâmica espacial de populações fragmentadas, e diferenças de capacidade perceptual entre espécies podem levar a

diferentes sensibilidades ao processo de fragmentação (Zollner 2000). Apesar de sua relevância, existem poucos dados empíricos sobre a capacidade perceptual de vertebrados (Zollner & Lima 1999a). Foram desenvolvidos estudos apenas com uma espécie de tartaruga (Yeomans 1995 *apud* Zollner e Lima 1999a) e algumas espécies de pequenos mamíferos (Gillis & Nams 1998; Andreassen *et al.* 1998; Zollner & Lima 1999a; Zollner & Lima 1999b; Zollner 2000). Em linhas gerais, parece haver correlação positiva entre tamanho corpóreo e capacidade perceptual, relacionada à morfologia do olho e acuidade visual (Mech & Zollner 2002).

A capacidade perceptual não é tão somente espécie-específica, dependendo também da estrutura do habitat local dos indivíduos (Zollner 2000). A heterogeneidade da matriz é provavelmente um determinante fundamental da detecção de habitat em paisagens fragmentadas, pois diferentes tipos de matriz apresentam diferentes condições para a navegação e orientação dos animais (Schooley & Wiens 2003, Haynes & Cronin 2006). Avaliando a capacidade perceptual seria possível estimar a permeabilidade de diferentes tipos de matriz, fornecendo uma métrica funcional de conectividade, a qual poderia subsidiar ações práticas de manejo em paisagens fragmentadas. No entanto, poucos estudos foram especificamente delineados para avaliar o efeito do tipo de matriz sobre a capacidade perceptual (Zollner & Lima 1997; Schooley & Wiens 2003), e nenhum foi realizado nos trópicos, onde a fragmentação é um fenômeno comum que afeta consideravelmente alguns ecossistemas como a Mata Atlântica.

A Mata Atlântica é um dos 34 “hotspots” de biodiversidade reconhecidos mundialmente, e é provavelmente o ecossistema mais devastado e ameaçado do planeta (Myers *et al.* 2000, Mittermeier *et al.* 2004, Galindo-Leal & Câmara 2005). Atualmente, restam menos de 8 % da extensão original da Mata Atlântica brasileira, e nas últimas décadas a perda e fragmentação de habitats levaram à extinção local de diversas

espécies (Pinto & Brito 2005). Mais de 110 espécies da Mata Atlântica estão mundialmente ameaçadas, e destas, 29 são consideradas criticamente em perigo (Galindo-Leal & Câmara 2005). As estratégias de conservação da Mata Atlântica dependem então de informações sobre como a biodiversidade é afetada, e como pode ser mantida nos fragmentos pequenos e alterados que ainda persistem (Pardini et al. 2005).

Alguns estudos mostraram que pequenos mamíferos da Mata Atlântica são capazes de cruzar a matriz se movendo entre fragmentos, conectando assim populações subdivididas (Pires et al. 2002, Passamani 2003, Carlos 2006). A habilidade relativa de diferentes espécies de realizar esses deslocamentos é pouco conhecida. Além disso, não se sabe como o tipo de matriz afeta a capacidade de deslocamento e detecção de manchas de habitat por estes animais. Essas informações são necessárias para modelar a conectividade funcional e guiar ações de manejo em paisagens de Mata Atlântica.

OBJETIVOS GERAIS

O objetivo do estudo foi determinar os efeitos do tipo de matriz sobre a orientação e movimentos de marsupiais neotropicais no entorno de fragmentos da Mata Atlântica. A capacidade perceptual e orientação das espécies *Didelphis aurita* e *Philander frenatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) foram estudadas em dois tipos de matriz (pasto sujo e plantação de aipim), e comparadas com as medidas obtidas em matriz de pasto limpo por Forero-Medina & Vieira (no prelo). Também foram avaliados os movimentos do marsupial *Micoureus paraguayanus* em matriz de pasto limpo, utilizando os dados coletados por Forero-Medina (2007), para avaliar com mais detalhe possíveis diferenças entre as espécies.

O primeiro capítulo apresenta uma revisão dos efeitos da heterogeneidade da matriz sobre processos ecológicos em paisagens heterogêneas. A revisão abrange os estudos que compararam o efeito de dois ou mais tipos de matriz sobre algum processo individual, populacional ou comunitário ao nível da paisagem.

O segundo capítulo avalia o efeito dos três principais tipos de matriz presentes na Bacia do Rio Macacu (RJ) sobre a orientação e capacidade perceptual dos marsupiais *D. aurita* e *P. frenatus*. A influência de variáveis intrínsecas (espécie, tamanho corporal, sexo) e extrínsecas (distância do fragmento alvo, direção do vento, direção da linha de plantio, obstrução da matriz, direção do fragmento de origem) sobre a orientação dos animais é analisado.

O terceiro capítulo avalia o efeito da heterogeneidade da matriz sobre a tortuosidade dos movimentos de *D. aurita*, *P. frenatus* e *M. paraguayanus*. Foram investigados os efeitos de variáveis intrínsecas (espécie, tamanho corporal, sexo) e extrínsecas aos indivíduos (características da matriz) sobre os padrões de deslocamento.

Ao final, são feitas considerações baseadas nos resultados do conjunto da dissertação. São propostas ações de manejo simples visando aumentar a permeabilidade da matriz ao movimento e a conectividade funcional de paisagens na Mata Atlântica, além de diretrizes para novos estudos.

CAPÍTULO 1

A HETEROGENEIDADE DA MATRIZ IMPORTA? UMA REVISÃO DA EVIDÊNCIA

INTRODUÇÃO

Tanto o poder quanto as principais limitações da pesquisa com fragmentação de habitat derivam de suas raízes na Biogeografia de Ilhas e na Teoria de Metapopulações (Ricketts 2001, Vandermeer & Carvajal 2001, Haila 2002). Enquanto as contribuições desses dois arcabouços teóricos são amplamente reconhecidas (e.g. Hanski & Gilpin 1997, Laurance 2008), sua principal limitação comum vem sendo enfatizada apenas recentemente: ambas assumem uma representação binária (“mancha-matriz”) das paisagens, onde a matriz é vista como inóspita, uniforme e ecologicamente irrelevante (McIntyre & Hobbs 1999, Rodewald 2003, Manning et al. 2004, Murphy & Lovett Dust 2004, Kupfer et al. 2006). Essa visão dicotômica guiou a maior parte da pesquisa durante as últimas décadas, resultando em muita ênfase nas manchas de habitat (principalmente em seu tamanho e isolamento) enquanto a heterogeneidade da matriz era ignorada (Ricketts 2001, Kupfer et al. 2006, Laurance 2008). Atualmente, parece senso comum que “a matriz importa” (Ricketts 2001) e influencia tanto processos ecológicos dentro das manchas quanto entre manchas em paisagens heterogêneas (Stouffer & Bierregaard 1995b, Wethered & Lawes 2003, Tworek 2004, Bender & Fahrig 2005, Williams et al. 2006, Haynes et al. 2007a). A matriz pode ser mais corretamente interpretada como um elemento ativo e heterogêneo da paisagem que controla o fluxo biológico entre manchas (Forman 1995).

Diversas evidências indicam que a heterogeneidade da matriz pode afetar processos ecológicos de forma não trivial. Primeiramente, a matriz tem permeabilidade seletiva ao movimento, controlando a dispersão de organismos entre manchas (Gustafson & Gardner 1996, Schooley & Wiens 2004, Haynes & Cronin 2006). A matriz pode ser habitat alternativo ou secundário (frequentemente sub-ótimo) (Perfecto & Vandermeer 2002, Harvey et al. 2006, Umetsu & Pardini 2006) e fonte de perturbações e espécies exóticas (Keyser 2002, Rodewald & Yahner 2001b, Williams et

al. 2006). A qualidade da matriz pode controlar a natureza e a magnitude dos efeitos de borda (e.g. Haynes & Cronin 2006, Hodgson et al. 2007), do tamanho das manchas (e.g. Cook et al. 2002, Brotons et al. 2003, Wethered and Lawes 2003, Haynes et al. 2007b) e do isolamento das manchas (e.g. Aberg et al. 1995, Cook et al. 2002, Bender & Fahrig 2005), e pode regular o uso de corredores e *stepping stones* (Baum et al. 2004). A qualidade da matriz pode ainda alterar limiares de fragmentação, ou a porcentagem de habitat necessário para a persistência de uma população (Fahrig 2001). Finalmente, a tolerância à matriz é um dos principais determinantes da vulnerabilidade à extinção (Laurance 1991, Gascon et al. 1999, Viveiros de Castro & Fernandez 2004). Todas essas evidências sugerem que a visão de fragmentos como “ilhas” é extremamente inadequada ao estudo do funcionamento de paisagens.

A qualidade relativa de diferentes tipos de matriz para uma espécie é função da sua permeabilidade ao movimento e sua adequabilidade como hábitat secundário (Vandermeer & Carvajal 2001, Brotons et al. 2003, Kupfer et al. 2006, Umetsu & Pardini 2006). Medir esses fatores não é tarefa fácil, especialmente para organismos com grande mobilidade e que são generalistas de habitat (Dunning et al. 1992, Forman 1995). Outra dificuldade é que a qualidade da matriz (assim como seus efeitos) pode ser espécie-específica (e.g. Pither & Taylor 1998, Renjifo 2001, Goheen et al. 2003, Harvey et al. 2006). Foi sugerido que a similaridade estrutural da matriz com a mancha de habitat é positivamente correlacionada à qualidade da matriz (e.g. Aberg et al. 1995, Renjifo 2001, Perfecto & Vandermeer 2002, Anderson et al. 2007, Antongiovanni & Metzger 2005), mas essa relação permanece amplamente especulativa para a maioria dos grupos. Entender os fatores que determinam a qualidade da matriz é um passo essencial para entender os efeitos da matriz sobre a biodiversidade e para guiar decisões relativas à seleção e manejo de unidades de conservação.

O reconhecimento dos efeitos da heterogeneidade da matriz sobre o funcionamento de paisagens, e de suas implicações em termos teóricos e práticos, resultou em um aumento intenso no número de estudos nos últimos anos (Figura 1.1). Cerca de 85% dos artigos documentando os efeitos da heterogeneidade da matriz foram publicados após 2001, enquanto apenas 67% dos artigos em ecologia da paisagem em geral foram publicados no mesmo período. Apesar dessa importância reconhecida, houve apenas revisões parciais do assunto, discutindo qualitativamente os efeitos da matriz sobre aves (Rodewald 2003) e plantas (Jules & Shahani 2003, Murphy & Lovett-Doust 2004). Não há um sumário compreensivo e quantitativo de artigos avaliando os resultados da pesquisa sobre a heterogeneidade da matriz, o que é necessário para guiar ações de manejo e a direção de novos estudos.

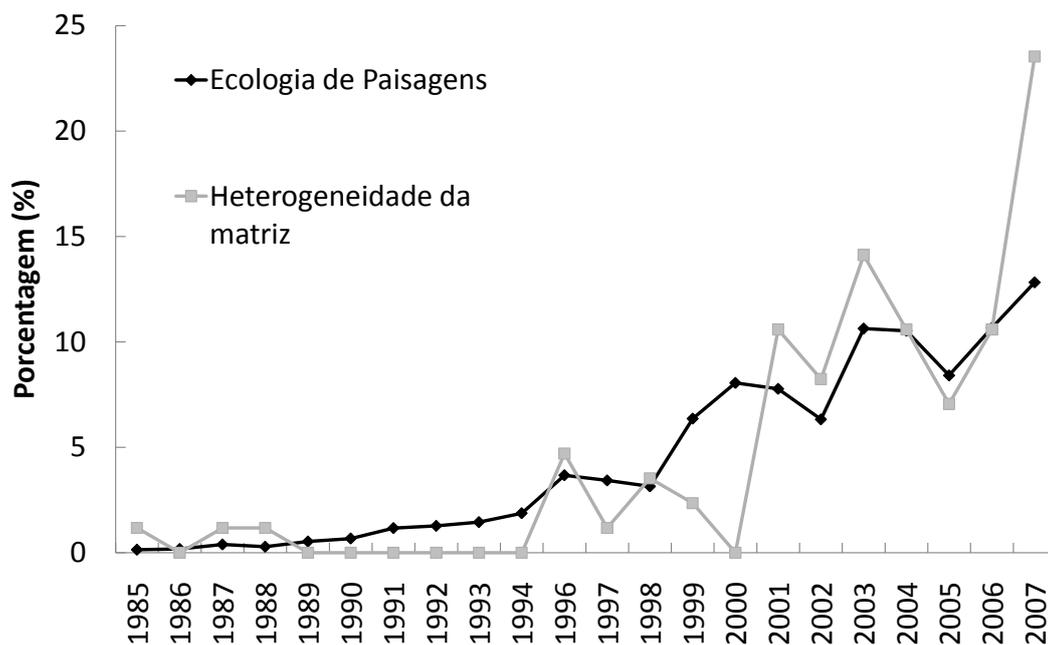


Figura 1.1. Porcentagem relativa de artigos publicados até o ano de 2007 contendo as palavras “Landscape Ecology” ou avaliando os efeitos da heterogeneidade da matriz, obtidos na base de dados ISI Web of Knowledge. As porcentagens são relativas ao total de artigos em cada assunto.

OBJETIVOS

Este capítulo apresenta uma revisão dos artigos que compararam o efeito de diferentes tipos de matriz sobre algum processo ecológico individual, populacional ou comunitário em paisagens. Quatro questões foram avaliadas: (i) a heterogeneidade da matriz tem influência significativa sobre processos ecológicos? (ii) Os efeitos da heterogeneidade da matriz são mais importantes que os efeitos do tamanho e isolamento das manchas? (iii) Os efeitos da heterogeneidade da matriz são espécie-específicos? (iv) O contraste estrutural entre a matriz e a mancha de habitat é um bom preditor da qualidade da matriz?

MATERIAL E MÉTODOS

Foi realizada uma revisão da literatura buscando artigos originais publicados até o ano de 2007. As buscas foram conduzidas na base de dados “ISI Web of Knowledge” (<www.isiwebofknowledge.com>) em julho de 2008, procurando no título, resumo e palavras-chave, usando como termos de busca “matrix” ou “landscape” ou “boundary” ou “edge” e “permeability” ou “resistance” ou “quality” ou “heterogeneity”. Citações adicionais foram obtidas nas referências dos artigos selecionados. A adequabilidade dos artigos foi determinada com base no título, resumo e texto principal (nesta ordem). É possível que alguns artigos não tenham sido encontrados, mas a pesquisa parece representativa do conhecimento existente no assunto.

Foram incluídos nas análises somente artigos avaliando de forma explícita e comparativa os efeitos de dois ou mais tipos de matriz sobre alguma variável ecológica dependente (abundância/riqueza na mancha, abundância/riqueza na matriz ou movimento de indivíduos). Estudos em que não foi possível distinguir as manchas dos tipos de matriz não foram analisados (e.g. Szacki & Liro 1991). Estudos tratando de corredores e “stepping stones”, bem como elementos particulares da matriz (e.g. canais, cercas, estradas) foram incluídos apenas se atingiram os critérios definidos acima. Foram excluídos também artigos correlacionando variáveis dependentes com índices de composição da paisagem (e.g. diversidade ou complexidade; Krauss et al. 2003, Metzger et al. 2000) a menos que preenchessem os critérios definidos. Estudos onde os efeitos da quantidade de habitat e do tipo de matriz não puderam ser separados (e.g. Bayne & Hobson 1997) também foram excluídos.

Para cada artigo, foram avaliados: 1) grupo taxonômico estudado, 2) nível de abordagem (individual, populacional ou comunitário), 3) variável dependente sobre a qual os efeitos da matriz foram avaliados (abundância/riqueza na mancha,

abundância/riqueza na matriz ou movimento de indivíduos), 4) abordagem utilizada (empírica ou simulação) e 5) comparações entre espécies ou grupos de espécies (sim ou não). Nos estudos com simulação foi avaliada também a origem dos valores usados como parâmetros (testados empiricamente ou não).

Foram avaliados também os resultados dos estudos com relação à três variáveis: 1) efeitos gerais da heterogeneidade da matriz (sim ou não), 2) importância relativa desses efeitos comparados aos efeitos do tamanho e isolamento das manchas (similar, maior ou menor) e 3) diferenças de resposta entre espécies ou grupos de espécies à heterogeneidade da matriz (sim ou não). Não foi possível realizar uma meta-análise tradicional (e.g. Hedges & Olkin 1985) devido à heterogeneidade dos delineamentos experimentais, natureza dos dados e testes estatísticos dos estudos. Foram considerados resultados positivos para a primeira variável quando mais da metade dos testes estatísticos envolvendo efeitos de matriz mostraram influências significativas ($p < 0,05$). Para a segunda variável, a classificação se baseou nos melhores modelos em análises de regressão múltipla e seleção de modelos (quando disponíveis) e na discussão fornecida pelos autores do artigo. Para a terceira variável foram considerados os resultados dos testes estatísticos realizados para diferentes espécies ou grupos de espécies. É provável que os resultados para a primeira variável (efeitos da matriz) estejam tendenciados favorecendo resultados significativos, que são mais facilmente publicáveis (Hedges & Olkin 1985). Assim, a discussão neste tópico foi baseada principalmente em estudos que avaliaram comparativamente os efeitos da matriz e do tamanho/isolamento das manchas. Para os estudos que relataram efeitos significativos da matriz foram também avaliados (1) a função desempenhada pela matriz (permeabilidade ao movimento, adequabilidade como habitat secundário ou fonte de distúrbios) e (2) suporte à hipótese da dissimilaridade entre a mancha e a matriz

(Renjifo 2001; sim ou não). Para os estudos que encontraram diferenças entre espécies ou grupos de espécies, foram avaliados também os determinantes da sensibilidade diferencial (habilidade de cruzar a matriz ou habilidade de usar a matriz como habitat secundário). As classificações para as primeiras duas variáveis foram baseadas na discussão dos artigos, e para a terceira foram baseadas na interpretação dos resultados e discussão.

RESULTADOS

Foram encontrados 89 estudos investigando os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade (Tabela 1.1). Os artigos avaliaram uma grande variedade de tipos de manchas, tipos de matriz e escalas espaciais. Estudos com animais ($n = 97$) predominaram em relação a estudos com plantas ($n = 5$; Figura 1.2). Entre os animais, estudos com vertebrados ($n=53$) foram mais comuns que estudos com invertebrados ($n=32$), apesar de os insetos serem o grupo taxonômico mais estudado ($n=31$). Entre os vertebrados, as aves tiveram o maior número de estudos ($n=27$). Alguns artigos avaliaram simultaneamente dois ou mais grupos taxonômicos (ver Tabela 1.1).

A maior parte dos estudos avaliou os efeitos da matriz sobre características individuais ($n = 40$ estudos), incluindo sucesso de dispersão, cruzamento de bordas e comportamento locomotor (Figura 1.3). Os efeitos da matriz sobre populações ($n=21$) incluíram abundância populacional, ocorrência de espécies, dinâmica de metapopulações, persistência de populações, conectividade populacional e estrutura genética. Efeitos da matriz sobre comunidades ($n = 34$) incluíram estrutura da comunidade (riqueza, diversidade e composição), dinâmica da comunidade, visitação de polinizadores, predação de ninhos, dispersão de sementes e parasitoidismo.

As variáveis dependentes mais comuns nos estudos foram a abundância/riqueza na mancha ($n = 51$) e o movimento de indivíduos ($n = 48$), seguido pela abundância/riqueza na matriz ($n = 16$). Estudos empíricos ($n = 78$) foram muito mais comuns que estudos de simulação ($n = 7$), e apenas quatro usaram as duas abordagens. Entre os 11 estudos com simulações, apenas três (27%) usaram dados empiricamente testados para alimentar os modelos.

Tabela 1.1. Sumário dos estudos avaliando os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade. Onze variáveis foram registradas em cada estudo para caracterizar o delineamento amostral e os principais resultados. Variáveis dependentes: Mo = movimento, Ma = riqueza/abundância na matriz, Mn = riqueza/abundância na mancha. Nível de organização: I = indivíduo, P = população, C = comunidade. Abordagem: E = empírica, S = simulação, com dados empiricamente testados (et) ou não (nt). Efeitos da matriz vs outros preditos: maiores (>), menores (<), similares (=), não se aplica (na). Determinantes da qualidade da matriz: P = permeabilidade ao movimento, H = adequabilidade como habitat secundário, D = fonte de distúrbios, O = outros.

Estudo	Grupo taxonômico	Variável dependente	Nível de organização	Abordagem (valores dos parâmetros)	Comparações entre espécies	Diferenças entre espécies?	Efeitos significativos da heterogeneidade da matriz?	Matriz vs. outros preditores	Determinantes da qualidade da matriz	Suporte à hipótese da dissimilaridade	Determinantes de respostas espécie-específicas
Aberg et al. (1995)	aves	Mn	P	E	não		yes	na	P	sim	na
Anderson et al. (2007)	mamíferos	Ma	P	E	não		sim	na	P,H	sim	na
Antongiovanni & Metzger (2005)	aves	Mn, Ma	C	E	sim	sim	sim	=	P,H	sim	uso da matriz e cruzamento da matriz
Bach (1988)	insetos	Mn, Mo	I, P	E	sim	sim	sim	>	P	na	cruzamento da matriz
Baum et al (2004)	insetos	Ma, Mo	I	E	não		sim	na	O	sim	na
Bender & Fahrig (2005)	mamíferos	Mo	I	E,S (nt)	sim	sim	sim	>	na	na	uso da matriz
Berry et al. (2004)	mamíferos	Mn, Mo	P	E	não		sim	na	não sugerido	na	na
Castellon & Sieving (2005)	aves	Mo	I	E	não		sim	na	P	sim	na
Chardon et al. (2003)	insetos	Mn, Ma	P	E,S (nt)	não		sim	>	O	na	na
Collinge & Palmer (2002)	insetos	Mo	I	E	não		sim	na	P	sim	na
Cronin (2003)	insetos	Mn, Ma, Mo	I, P, C	E	não		sim	na	O	sim	na
Cronin (2007)	insetos	Mn, Mo	P	E	não		sim	na	O	sim	na
Davis et al. (2007)	insetos	Mn, Mo	C	E	sim	sim	sim	=	não sugerido	na	uso da matriz e cruzamento da matriz
Denoël & Lehmann (2006)	anfíbios	Mn	P	E	não		sim	<	P,H	na	na
Diekotter et al. (2007)	insetos	Mn, Mo	C	E	sim	sim	sim	>	P	não	cruzamento da matriz

Dunford & Freemark (2004)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	na	P, D	não	cruzamento da matriz
Ferreras (2001)	mamíferos	Mo	I	E	não		sim	<	P	na	na
FitzGibbon et al. (2007)	mamíferos	Mn	P	E	não		sim	>	P	na	na
Goheen et al. (2003)	mamíferos	Mo	I	E	sim	sim	sim	<	P	sim	uso da matriz e cruzamento da matriz
Goodwin & Fahrig (2002)	insetos	Mo	I	E,S (et)	não		não	<	na	na	na
Grundel & Pavlovic (2007)	insetos	Mn, Mo	P	E	não		sim	<	não sugerido	na	na
Guadagnin & Maltchik (2007)	aves	Mn	C	E	não		sim	<	P, H	na	na
Gustafson & Gardner (1996)	na	Mo	I	S (nt)	não		sim	<	na	na	na
Hamer et al. (2006)	aves	Mn	C	E	não		sim	<	não sugerido	na	na
Harvey et al. (2006)	aves, mamíferos e insetos	Ma	C	E	sim	sim	sim	na	P	sim (3 grupos) e não (1 grupo)	uso da matriz
Haynes & Cronin (2003)	insetos	Mn, Ma, Mo	I, P	E	não		sim	=	O	sim	na
Haynes & Cronin (2006)	insetos	Mo	I	E	não		sim	na	O	sim	na
Haynes et al. (2007a)	insetos	Ma, Mo	I	E	não		sim	>	O	sim	na
Haynes et al. (2007b)	insetos	Mn, Ma, Mo	I, P	E	não		sim	<	P	sim	na
Hein et al. (2003)	insetos	Mo	I	E	não		sim	na	P, H	na	na
Hinsley et al. (1995)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	=	P, H	na	uso da matriz
Hodgson et al. (2007)	aves	Mo	I	E	sim	sim	sim	na	P, H	na	uso da matriz
Holmquist (1998)	gastrópodes	Mo	I	E	não		sim	na	P, H	sim	na
Joly et al. (2001)	anfíbios	Mn	P	E	sim	sim	sim	=	P	na	não discutido
Jonsen et al. (2001)	insetos	Mo	I	E	sim	sim	sim	na	P	na	cruzamento da matriz
Jonsen et al. (2007)	insetos	Mo	I	S (et)	não		não	na	na	na	na

Kareiva (1985)	insetos	Mn, Mo	I, P	E	sim	sim	sim	<	P	na	não discutido
Keyser (2002)	aves	Mn	C	E	não		sim	na	D	na	na
Kindvall (1999)	insetos	Mo	I	E,S (et)	não		sim	na	P	na	na
Kuussaari et al. (1996)	insetos	Mo	I	E	não		sim	na	P	na	na
Lomolino & Smith (2003)	mamíferos, répteis e anfíbios	Mn	C	E	sim	sim	sim	>	P, H	na	não discutido
López-Barrera et al. (2007)	plantas e mamíferos	Mn, Ma, Mo	C	E	sim	sim	sim	na	P	sim	não discutido
Lovett-Doust & Kuntz (2001)	plantas, aves, anfíbios, répteis, insetos e mamíferos	Mn	C	E	sim	sim	sim	<	na	na	uso da matriz e cruzamento da matriz
Lovett-Doust et al. (2003)	plantas, aves, anfíbios, répteis e mamíferos	Mn	C	E	sim	sim	sim	<	na	na	não discutido
Mazerolle & Desrochers (2005)	anfíbios	Mo	I	E	sim	não	sim	na	P	na	na
Mesquita et al. (1999)	plantas	Mn	C	E	não		sim	na	na	sim	na
Moilanen & Hanski (1998)	insetos	Mn, Mo	P	E	não		não	<	na	na	na
Nunes & Galetti (2007)	aves	Mn	P	E	não		sim	<	P, H	sim	na
Pardini (2004)	mamíferos	Mn, Ma	C	E	sim	sim	sim	na	P, H	sim	uso da matriz
Perfecto & Veermeer (2002)	insetos	Mn, Ma	C	E	sim	sim	sim	na	H	sim	uso da matriz
Pita et al. (2007)	mamíferos	Mn	P	E	não		sim	>	P	não	na
Pither & Taylor (1998)	insetos	Mo	I	E	sim	sim	sim	na	P	na	uso da matriz
Radford & Bennett (2007)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	<	P, H	na	não discutido
Ray et al. (2002)	anfíbios	Mn	P	S (nt)	sim	sim	sim	na	na	na	na

Renjifo (2001)	aves	Mn, Ma	C	E	sim	sim	sim	na	P, H	sim	uso da matriz
Revilla et al. (2004)	mamíferos	Mo	I	E	não		sim	na	P	sim	na
Richter-Boix et al. (2007)	anfíbios	Mn	C	E	sim	sim	sim	<	P, H	na	uso da matriz e cruzamento da matriz
Ricketts (2001)	insetos	Mo	I	E	sim	sim	sim	na	P		
Ries & Debinski (2001)	insetos	Mo	I	E	sim	sim	sim	na	P	sim	cruzamento da matriz
Rittenhouse & Semlitsch (2006)	anfíbios	Mo	I	E	não		sim	na	P	na	na
Rodewald (2002)	aves	Mn	C	E	não		sim	na	D	sim	na
Rodewald & Yahner (2001a)	aves	Mn	C	E	não		sim	na	D	sim	na
Rodewald & Yahner (2001b)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	na	D	sim	não discutido
Rothermel & Semlitsch (2002)	anfíbios	Mo	I	E	sim	não	sim	na	P	na	na
Russel et al. (2007)	mamíferos	Mo	I	E	não		sim	na	P	sim	na
Schippers et al. (1996)	na	Mo	I	S (nt)	não		sim	na	na	na	na
Schooley & Wiens (2004)	insetos	Mo	I	E	não		sim	na	P	não	na
Schooley & Wiens (2005)	insetos	Mn, Mo	P	E	não		sim	<	P	na	na
Schtickzelle & Baguette (2003)	insetos	Mo	I	E	não		sim	na	P	sim	na
Selonen & Hanski (2004)	mamíferos	Mo	I	E	não		sim	na	P	sim	na
Sieving et al. (1996)	aves	Mo	I	E	sim	sim	sim	na	P	sim	uso da matriz
Sisk et al. (1997)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	na	não sugerido	na	não discutido
Stamps et al. (1987)	na	Mo	I	S (nt)	sim	sim	sim	=	na	na	na
Steffan-Dewenter (2003)	insetos	Mn	C	E	sim	sim	sim	<	H	na	uso da matriz
Stevens et al. (2004)	anfíbios	Mo	I	E	não		sim	na	P, H	na	na
Stevens et al. (2006)	anfíbios	Mo	I	E	não		sim	na	P, H	na	na
Stouffer &	aves	Mn	C	E	sim	sim	não	<	P, H	sim	uso da matriz e

Bierregaard (1995a)												
Stouffer & Bierregaard (1995b)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	>	P, H	sim		cruzamento da matriz uso da matriz e cruzamento da matriz
Stouffer et al. (2006)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	>	P, H	sim		uso da matriz e cruzamento da matriz
Tischendorf et al. (2003)	na	Mo	I	S (nt)	sim	sim	sim	na	na	na		na
Tubelis et al. (2007)	aves	Mn, Ma	C	E	sim	sim	não	<	na			
Tworek (2004)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	>	P, H	na		uso da matriz
Umetsu & Pardini (2006)	mamíferos	Mn, Ma	C	E	sim	sim	sim	na	não sugerido	não		uso da matriz
Verbeylen et al. (2003)	mamíferos	Mn	P	E	não		sim	<	não sugerido	na		na
Vos et al. (2007)	anfíbios	Ma	P	E	não		sim	na	P	na		na
Walters (2007)	anfíbios	Mo	I	S (nt)	sim	sim	sim	=	na	na		na
Wethered & Lawes (2003)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	>	P	sim		não discutido
Wethered & Lawes (2005)	aves	Mn	C	E	sim	sim	sim	na	P	sim		cruzamento da matriz
Williams et al. (2006)	plantas	Mn	C	E	não		sim	>	D	na		na

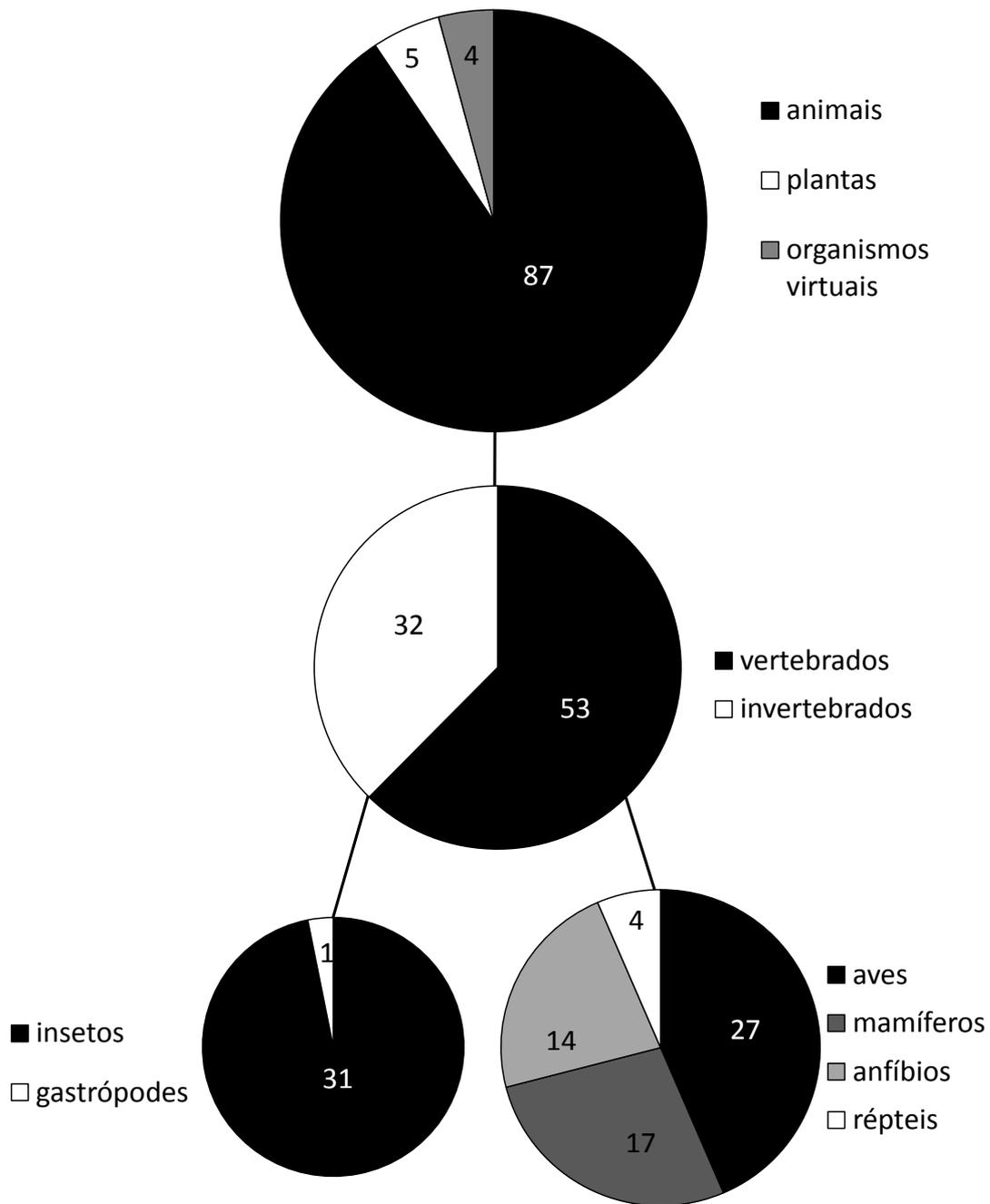


Figura 1.2. Grupos taxonômicos estudados nos artigos que avaliaram os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade. O número de estudos com cada grupo é indicado. Alguns artigos estudaram mais de um grupo taxonômico.

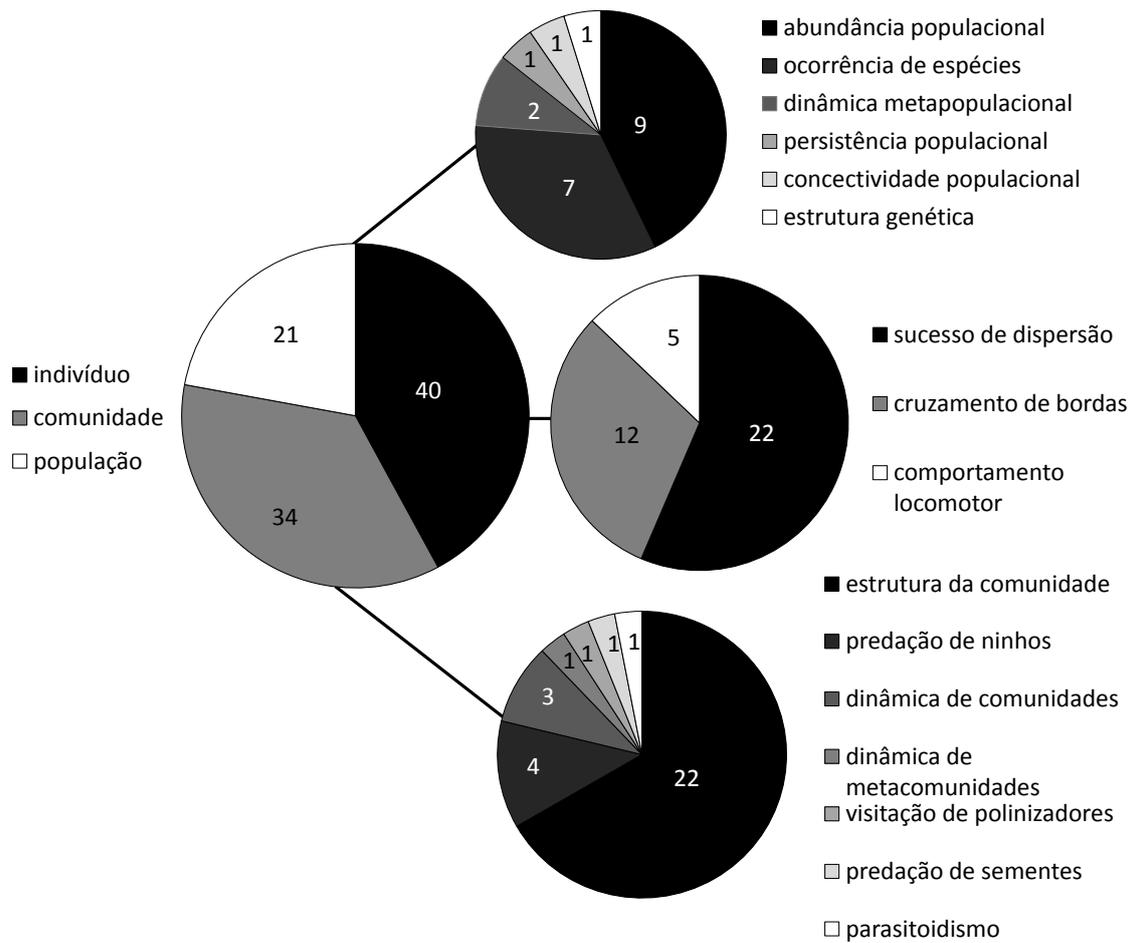


Figura 1.3. Níveis de organização e principais conceitos estudados nos artigos que avaliaram os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade. O número de estudos com cada nível e conceito é indicado.

A grande maioria dos estudos ($n=84$, 94%) reportou efeitos significativos da heterogeneidade da matriz sobre a variável dependente analisada (Tabela 1.1). Dos 39 estudos comparando os efeitos da matriz em relação aos efeitos do tamanho/isolamento de manchas, a matriz teve efeitos inferiores em 21 estudos (54%), maiores em 13 e similares em cinco estudos. Não houve tendências claras em relação ao tipo de manchas ou grupos taxonômicos que não apresentaram efeitos da matriz, ou efeitos menores que os do tamanho/isolamento das manchas. As diferenças na qualidade da matriz foram atribuídas principalmente à sua permeabilidade ao movimento ($n = 54$ estudos), seguido pela sua adequabilidade como habitat secundário ($n = 22$) e seu papel como fonte de distúrbios ($n = 6$). O grau de contraste

estrutural entre a matriz e a mancha foi inversamente relacionado à qualidade da matriz em 35 de 40 estudos (87%).

Quarenta e três (48%) dos 89 artigos compararam a resposta de diferentes espécies ou grupos de espécies à heterogeneidade da matriz. Destes, 41 (95%) encontraram diferenças significativas. Em 26 estudos foi possível determinar o principal fator causando a resposta espécie-específica à matriz, que foi a capacidade de usar a matriz em 12 estudos, capacidade de cruzar a matriz em seis e ambos em oito estudos.

DISCUSSÃO

Entender os efeitos da matriz é fundamental visto que a maioria dos ecossistemas terrestres é dominada pelo homem, estando atualmente na forma de paisagens fragmentadas onde a heterogeneidade da matriz é a regra. O aumento atual no número de estudos relativos à heterogeneidade da matriz reflete a necessidade de entender, prever e lidar com seus efeitos sobre a biodiversidade. Além disso, há grande interesse teórico na Ecologia de Paisagens em modelar e inferir os efeitos dos padrões espaciais – incluindo a heterogeneidade da matriz – sobre processos ecológicos (e.g. Ricketts 2001, Kupfer et al. 2004, Vandermeer & Lin in press).

O conhecimento atual apóia amplamente a noção de que “a matriz importa” (Ricketts 2001). A heterogeneidade da matriz tem efeitos claros sobre a biodiversidade em diferentes paisagens, escalas espaciais, níveis de organização e grupos taxonômicos (ver Tabela 1.1). Em muitos (ainda que não na maioria) dos estudos, a heterogeneidade da matriz teve efeitos similares ou até maiores que atributos das manchas sobre os processos estudados (e.g. Wethered & Lawes 2003, Antongiovanni & Metzger 2005, Bender & Fahrig 2005, Haynes et al. 2007a, Pita et al. 2007). Há evidências de que a heterogeneidade da matriz influencia (i) a reprodução e sobrevivência de indivíduos, (ii) a estrutura e dinâmica (meta)populacional, (iii) a diversidade, composição e dinâmica de comunidades e (iv) interações interespecíficas (ver Tabela 1.1 e Figura 3.1). Assim, não é mais plausível assumir que a matriz é homogênea e inóspita e focar somente em características das manchas, ao se fazer inferências relativas à fenômenos ao nível da paisagem. A matriz – assim como paisagens inteiras – deve ser vistas como um mosaico de unidades com adequabilidade variada aos organismos (Perfecto & Vandermeer 2002, Kupfer et al. 2006, Umetsu & Pardini 2006), e essa visão deve permear novos estudos.

Os efeitos do tamanho e isolamento das manchas permaneceram importantes na maioria dos estudos mesmo quando a heterogeneidade da matriz foi considerada. Esse padrão corrobora os resultados de uma meta-análise recente (Watling & Donnelly 2006), a qual apontou que o tamanho e isolamento das manchas têm efeitos mais importantes que a heterogeneidade da matriz nas respostas dos animais à fragmentação. Da mesma forma, Moilanen & Hanski (1998) argumentaram que a adição da heterogeneidade da matriz não aumenta necessariamente o poder preditivo de modelos metapopulacionais. No entanto, os resultados da presente revisão mostram que há evidência teórica e empírica suficiente suportando a necessidade de incluir a heterogeneidade da matriz nos protocolos de pesquisa em Ecologia de Paisagens. Cerca de 46% dos estudos revisados mostraram efeitos similares ou maiores da matriz em relação ao tamanho e isolamento das manchas, e 91% dos demais artigos reportaram que a incorporação dos efeitos da matriz aumentou de forma significativa o poder de explicação dos modelos (e.g. Gustafson & Gardner 1996, Verbeylen et al. 2003, Denoël & Lehmann 2006, Guadagnin & Maltchik 2007, Grundel & Pavlovic 2007). Simulações recentes mostraram que o tamanho e isolamento das manchas podem ser preditores pobres quando a matriz é heterogênea (Bender & Fahrig 2005, Umetsu et al. 2008). Assim, apesar das dificuldades metodológicas (e.g. Moilanen & Hanski 1998), um entendimento completo das paisagens demanda avaliar tanto variáveis intrínsecas às manchas – incluindo tamanho e isolamento - quanto o contexto da paisagem – incluindo a heterogeneidade da matriz (Cook et al. 2002, Jules & Shahani 2003, Radford & Bennett 2007, Wiens 2006). As teorias de Biogeografia de Ilhas e Metapopulações continuarão sendo ferramentas valiosas para o estudo de processos ecológicos em paisagens fragmentadas, principalmente se a heterogeneidade da matriz for incluída explicitamente nos modelos.

Os efeitos da heterogeneidade da matriz são altamente espécie-específicos para todos os grupos estudados até o momento. Tal especificidade, reconhecida também por exemplo

para a conectividade da paisagem (e.g. Goheen et al. 2003, Taylor et al. 2006), uso de corredores (Beier & Noss 1998) e capacidade perceptual (Zollner 2000), parece ser a regra em fenômenos ao nível da paisagem, pois diferentes organismos percebem a heterogeneidade de uma mesma paisagem de formas diferentes (Gustafson & Gardner 1996, Andrén et al. 1997, Pither & Taylor 1998, Tischendorf et al. 2003). A habilidade de usar a matriz como habitat secundário determinou grande parte das respostas espécie-específicas aos efeitos da heterogeneidade da matriz (ver Tabela 1.2). Isso é especialmente relevante visto que a capacidade de usar a matriz é um dos principais determinantes da vulnerabilidade à extinção em paisagens fragmentadas (Laurance 1991, Gascon et al. 1999, Viveiros de Castro & Fernandez 2004). Uma vez que 52% dos estudos revisados avaliaram respostas de apenas uma espécie, a generalização dos resultados depende de mais estudos com outras espécies em paisagens similares. Novos estudos devem procurar comparar as respostas de diferentes espécies aos mesmos tipos de matriz, para aumentar o poder de inferência e o valor dos resultados para ações de conservação.

O conhecimento atual sobre os efeitos da matriz é claramente viesado em favor dos animais em relação às plantas. Os vertebrados foram estudados mais frequentemente, repetindo uma tendência comum encontrada em outras revisões de temas de Ecologia de Paisagens (e.g. Bender 1998, Goodwin 2003). As aves são o grupo de vertebrados terrestres mais diverso e também o de mais fácil estudo (Beier & Noss 1998, Rodewald 2003). Insetos também foram comumente estudados por serem excelentes modelos para estudos de paisagens, devido à pequena escala espacial necessária ao seu estudo e a facilidade de manipular, replicar e rastrear seus movimentos (ver revisão em Hunter 2002). As plantas são um grupo interessante e desafiador para estudar, porque sua distribuição é frequentemente ligada a gradientes ambientais, o que faz sua resposta mais complexa que a dos animais (Murphy & Lovett-Dust 2004). Apesar das dificuldades metodológicas e conceituais no

estudo do efeito da matriz sobre plantas, seus requerimentos peculiares demandam estudos específicos para guiar ações de conservação (Jules & Shahani 2003, Murphy & Lovett-Doust 2004,; Williams et al. 2006).

Uma grande parte dos estudos (45%) focou nos efeitos da matriz em nível individual, e entre estes a maioria (55%) avaliou o sucesso de dispersão. Apesar das dificuldades em medir a dispersão (Gustafson & Gardner 1996, Tischendorf & Fahrig 2000b), ela é o mecanismo primário determinando processos populacionais e comunitários (Goheen et al. 2003, Revilla et al. 2004, Schooley & Wiens 2005, Cronin 2007) e fornece a medida mais direta de conectividade funcional (Goodwin 2003, Fagan & Calabrese 2006). Essa prevalência de estudos em nível individual explica porque a permeabilidade ao movimento apareceu como a principal determinante da qualidade da matriz na presente revisão. Por outro lado, houve um viés claro para o estudo da riqueza/abundância nas manchas de habitat (57% dos estudos) em detrimento da avaliação da riqueza/abundância na matriz (18% dos estudos). Isso reflete a ênfase tradicional nos atributos da mancha em estudos de paisagem (Ricketts 2001, Kupfer et al. 2006, Laurance 2008), o qual limita o entendimento sobre o uso da matriz (Umetsu & Pardini 2006). A amostragem da matriz é fundamental para parameterizar simulações com dados empíricos sobre a adequabilidade de diferentes tipos de matriz para os organismos (Umetsu et al. 2008). É necessário estudar também como atributos comportamentais como risco de predação e capacidade perceptual são afetados pela qualidade da matriz (Verbeylein 2003). De fato, apenas três estudos de simulação usaram dados empiricamente testados (Kindvall 1999, Goodwin & Fahrig 2002, Jonsen et al. 2007). Essa falta de dados empíricos é a principal razão porque estudos com simulação são tão raros na literatura. Estudos com simulações espacialmente explícitas são uma ferramenta essencial em Ecologia de Paisagens, devido às dificuldades logísticas em testar hipóteses empiricamente em grandes escalas espaço-temporais. Assumir valores com base em informações anedóticas é

perigoso devido a compromissos (*tradeoffs*) potenciais entre tipos de matriz, como por exemplo risco de predação e velocidade de deslocamento ou capacidade perceptual (Zollner & Lima 2005).

Somente quatro dentre os 89 estudos avaliaram variações temporais na matriz (Stouffer & Bierregaard 1995a,b, Stouffer et al. 2006, Tubelis et al. 2007). A maioria dos pesquisadores parece ignorar não apenas que a matriz é heterogênea, mas também que ela é dinâmica (Jules & Shahani 2003, Rodewald 2003, Blaum & Wichmann 2007). Como apontado por Jules & Shahani (2003), a maioria dos habitats convertidos em matriz irão continuar a mudar no tempo, seja por influências naturais ou antrópicas. Blaum & Wichmann (2007) reportaram que a transformação da matriz em habitat devido a alta precipitação em certas épocas do ano aumentou a conectividade e tamanhos populacionais do “gerbil” (*Gerbillurus paeba*). De forma similar, Stouffer & Bierregaard (1995a,b) e Stouffer et al. (2006) constataram que o tipo de vegetação em regeneração no entorno de fragmentos de floresta amazônica foi mais importante que o tamanho dos fragmentos ou a cobertura florestal para explicar a abundância de aves. Os impactos potenciais das mudanças temporais na estrutura da matriz demandam mais pesquisa empírica.

O manejo da matriz para aumentar a permeabilidade e adequabilidade pode ser uma ferramenta valiosa para restaurar a conectividade da paisagem. Corredores ainda são a abordagem preferida para conectar populações (Rosenberg et al. 1997), mas seus méritos são discutíveis (Beier and Noss 1998) e eles podem ser inviáveis em algumas paisagens (Berry et al. 2005). A restauração do habitat ou a implementação de corredores podem não ser necessários em algumas situações (Perfecto & Vandermeer 2002, Berry et al. 2005). Por exemplo, Castellon & Sieving (2006) reportaram que corredores e vegetação arbustiva funcionaram de forma similar para a dispersão de aves (*Scelorchilus rubecula*). Além disso, a funcionalidade dos corredores pode depender da permeabilidade da matriz (Baum et al. 2006).

Em várias regiões é inviável mudar o tamanho ou arranjo das manchas, mas através do manejo adequado da matriz pode ser possível aumentar a quantidade de habitat potencial e reduzir o isolamento funcional das populações (Rodewald 2003, Murphy & Lovett Dust 2004, Kupffer et al. 2006).

Os resultados desta revisão sugerem que uma ação de manejo geral para restaurar a matriz é o aumento da similaridade estrutural da matriz com a mancha ou, em outras palavras, a redução do contraste de borda. Esta deve ser usada como uma guia na ausência de informações mais detalhadas. Apesar de ser baseado no ponto de vista humano, o grau de contraste de borda foi inversamente relacionado à qualidade da matriz para aves (e.g. Aberg et al. 1995, Stouffer & Bierregaard 1995a,b, Sieving et al. 1996, Renjifo 2001, Castellon & Sieving 2005), mamíferos (Goheen et al. 2003, Pardini 2004, Revilla et al. 2004, Selonen & Hanski 2004, Anderson et al. 2007), insetos (Haynes & Cronin 2003, Baum et al. 2004, Schtickzelle & Baguette 2003) e plantas (Mesquita et al. 1999). É importante notar, no entanto, que esses estudos foram realizados principalmente em paisagens florestais com manchas de origem antrópica, onde foi possível classificar precisamente os tipos de matriz de acordo com a sua similaridade com as manchas. Novos estudos devem ser delineados especificamente para testar essa hipótese em diferentes tipos de manchas.

CONCLUSÕES

- O aumento intenso e recente no número de estudos demonstra o interesse prático e teórico em se estudar os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade.
- Já existem fortes evidências de que a heterogeneidade da matriz afeta a biodiversidade em diferentes paisagens, escalas espaciais, níveis de organização e grupos taxonômicos. A heterogeneidade da matriz influencia (i) a reprodução e sobrevivência de indivíduos, (ii) a estrutura e dinâmica (meta)populacional, (iii) a diversidade, composição e dinâmica de comunidades e (iv) interações interespecíficas.
- Os efeitos do tamanho e isolamento das manchas permaneceram importantes mesmo quando a heterogeneidade da matriz foi considerada nos estudos. Isso indica que as teorias de Biogeografia de Ilhas e Metapopulações continuam sendo arcabouços teóricos valiosos em Ecologia de Paisagens.
- Os efeitos da heterogeneidade da matriz são altamente espécie-específicos para todos os grupos estudados até o momento.
- Os animais (principalmente insetos e aves) foram o grupo taxonômico mais estudado em relação aos efeitos da heterogeneidade da matriz.
- A grande maioria dos estudos avaliou a riqueza/abundância na mancha mas não na matriz. Essa tendência resulta em escassez de dados empíricos sobre o uso da matriz, os quais são necessários para alimentar simulações.
- Poucos estudos avaliaram o efeito de mudanças temporais da matriz sobre processos ao nível da paisagem.
- A hipótese de relação positiva entre a qualidade da matriz e sua similaridade com a mancha de habitat foi corroborada para aves, mamíferos, insetos e plantas. Sugere-se como ação de manejo geral o aumento da similaridade estrutural da matriz com a mancha, para aumentar a conectividade funcional da paisagem.

CAPÍTULO 2

EFEITOS DA HETEROGENEIDADE DA MATRIZ SOBRE A CAPACIDADE PERCEPTUAL E ORIENTAÇÃO DE MARSUPIAIS EM UMA PAISAGEM FRAGMENTADA DA MATA ATLÂNTICA

INTRODUÇÃO

A habilidade dos organismos se moverem entre remanescentes de habitat é um dos principais determinantes da dinâmica de populações em paisagens fragmentadas (Zollner & Lima 1999a). O sucesso de dispersão é função da capacidade da espécie em detectar manchas de habitat, a qual determina o tempo gasto na matriz (área no entorno das manchas) e o risco de mortalidade durante a procura (Zollner & Lima 1997; 1999a). Uma medida dessa habilidade é a capacidade perceptual, definida como a máxima distância de percepção de elementos da paisagem por um organismo (Lima & Zollner 1996). A capacidade perceptual já foi estudada em pequenos mamíferos (Gillis & Nams 1998; Schooley & Branch 2005; Zollner 2000; Zollner & Lima 1999b; Forero-Medina & Vieira no prelo), répteis (Caldwell & Nams 2006, Yeomans 1995) e insetos (Schooley & Wiens 2003). Diferenças na capacidade perceptual estiveram correlacionadas à ocorrência das espécies na paisagem (Zollner 2000) e às taxas de movimentos entre fragmentos (Forero-Medina & Vieira no prelo), e podem ser utilizadas para estimar a conectividade funcional da paisagem (Forero-Medina 2007; Pe'er & Kramer-Schadt 2008).

A capacidade perceptual é espécie-específica (Zollner 2000), sendo determinada por características como o tamanho corporal (Mech & Zollner 2002) e o hábito locomotor dos organismos (Forero-Medina & Vieira no prelo). Além disso, a máxima distância de percepção não é fixa para cada espécie, mas sim contexto-dependente (Olden et al. 2004). Fatores ambientais como a luminosidade (Zollner & Lima 1999b), a nebulosidade (Yeomans 1995) e a direção do vento (Schooley & Wiens 2003; Forero-Medina & Vieira no prelo) podem afetar a detecção de habitat pelos organismos. No entanto, o método tradicional para avaliar a capacidade perceptual (e.g. Zollner & Lima 1997; Gillis & Nams 1998; Zollner 2000) assume que a orientação dos organismos é visual, o que dificulta sua aplicação à organismos que não usam a visão como sentido primário (Schooley & Wiens 2003; Forero-Medina & Vieira no prelo).

A heterogeneidade da matriz é provavelmente um determinante fundamental da detecção de habitat em paisagens fragmentadas, mas raramente é considerada. Diferentes tipos de matriz apresentam diferentes condições para a navegação e orientação dos animais (Schooley & Wiens 2003, Haynes & Cronin 2006), potencialmente afetando a capacidade de percepção de elementos da paisagem. Apenas dois estudos foram especificamente delineados para avaliar o efeito do tipo de matriz sobre a capacidade perceptual (Zollner & Lima 1997; Schooley & Wiens 2003). No primeiro estudo, a capacidade do camundongo *Peromyscus leucopus* em detectar manchas de habitat foi maior em solo nu do que em plantações de soja, enquanto que no segundo a detecção de habitat pelo inseto hemíptero *Chelinidea vittiger* foi maior em matriz com capim baixo em relação ao capim alto. Esses estudos sugerem uma relação negativa entre a capacidade de detecção de habitat e a obstrução física da matriz, mas a quantidade escassa de informações ainda não permite previsões confiáveis.

O único estudo que avaliou a capacidade perceptual de marsupiais neotropicais (Forero-Medina & Vieira no prelo) constatou que a altura da vegetação em um pasto utilizado para pecuária é relevante para a detecção de habitat pelos animais. Quanto maior a altura do pasto, menor foi a orientação das cuícas *Philander frenatus* e *Micoureus paraguayanus* para o fragmento, o que sugeriu a visão como um sentido importante na orientação das espécies. Esta relação não foi encontrada para o gambá *Didelphis aurita*, que possui um mecanismo de orientação aparentemente baseado no vento (Forero-Medina & Vieira no prelo). Estudos com estas espécies em outros tipos de matriz podem ajudar a entender os efeitos do uso humano do solo sobre a detecção de habitat por espécies animais, o que é necessário para modelar a conectividade funcional e guiar ações de manejo em paisagens fragmentadas.

OBJETIVOS

O objetivo deste capítulo foi determinar os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a capacidade perceptual e orientação dos marsupiais *Didelphis aurita* (Wied-Neuwied 1826) e *Philander frenatus* (Olfers 1818) em uma paisagem fragmentada da Mata Atlântica. Os objetivos específicos foram:

1. Determinar a capacidade perceptual de *D. aurita* e *P. frenatus* em matriz de aipim e em matriz de pasto sujo, e comparar com os resultados já existentes para a matriz de pasto limpo (Forero-Medina & Vieira no prelo);
2. Avaliar o efeito do sexo, tamanho do corpo e variáveis ambientais (distância do fragmento, direção do vento, obstrução da matriz e direção da plantação) na orientação para o fragmento florestal;
3. Avaliar se os indivíduos se orientam para o fragmento onde foram capturados.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Bacia do Rio Macacu, nos municípios de Guapimirim e Cachoeiras do Macacu (22°21' -22°39' S, 42°40' -43°01' W), região leste do estado do Rio de Janeiro, Brasil (Figura 2.1). A paisagem da Bacia do Rio Macacu é caracterizada por pequenos fragmentos florestais secundários ou perturbados de Mata Atlântica (em geral <150ha), restritos principalmente aos topos de morros acima dos 100m da cota altimétrica (Cabral & Fiszon 2004). Os fragmentos são bem delimitados e separados entre si por áreas abertas, onde predominam pastos para criação pecuária e pequenas plantações agrícolas. Também estão presentes uma estrada primária (RJ122), estradas secundárias, habitações e pequenos rios.

O Laboratório de Vertebrados da Universidade Federal do Rio de Janeiro desenvolve pesquisas com as comunidades de pequenos mamíferos da região desde setembro de 1999 (Olifiers 2002; Vieira et al. 2004; Bernardo 2008). Entre agosto de 2005 e agosto de 2006 foi realizado também um estudo sobre a capacidade perceptual de cinco espécies de marsupiais em matriz de pasto limpo (Forero-Medina 2007; Forero-Medina & Vieira no prelo), cujos resultados foram utilizados para comparação no presente estudo.

No presente estudo, os marsupiais foram capturados em sete fragmentos de mata e uma localidade de floresta contínua (Reserva Ecológica do Guapiaçu – REGUA) na Bacia do Rio Macacu, RJ (Figura 2.1). Os experimentos de soltura e rastreamento dos animais foram realizados em dois tipos de matriz: plantações de aipim (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) e pasto sujo (Figura 2.2). Na matriz de aipim, as liberações ocorreram entre maio de 2007 e maio de 2008, e no pasto sujo ocorreram entre março de 2008 e julho de 2008. Todos os locais de soltura eram contíguos a um fragmento florestal, sendo circundados por matriz e distanciados >1km do fragmento visível mais próximo (Tabela 2.1).

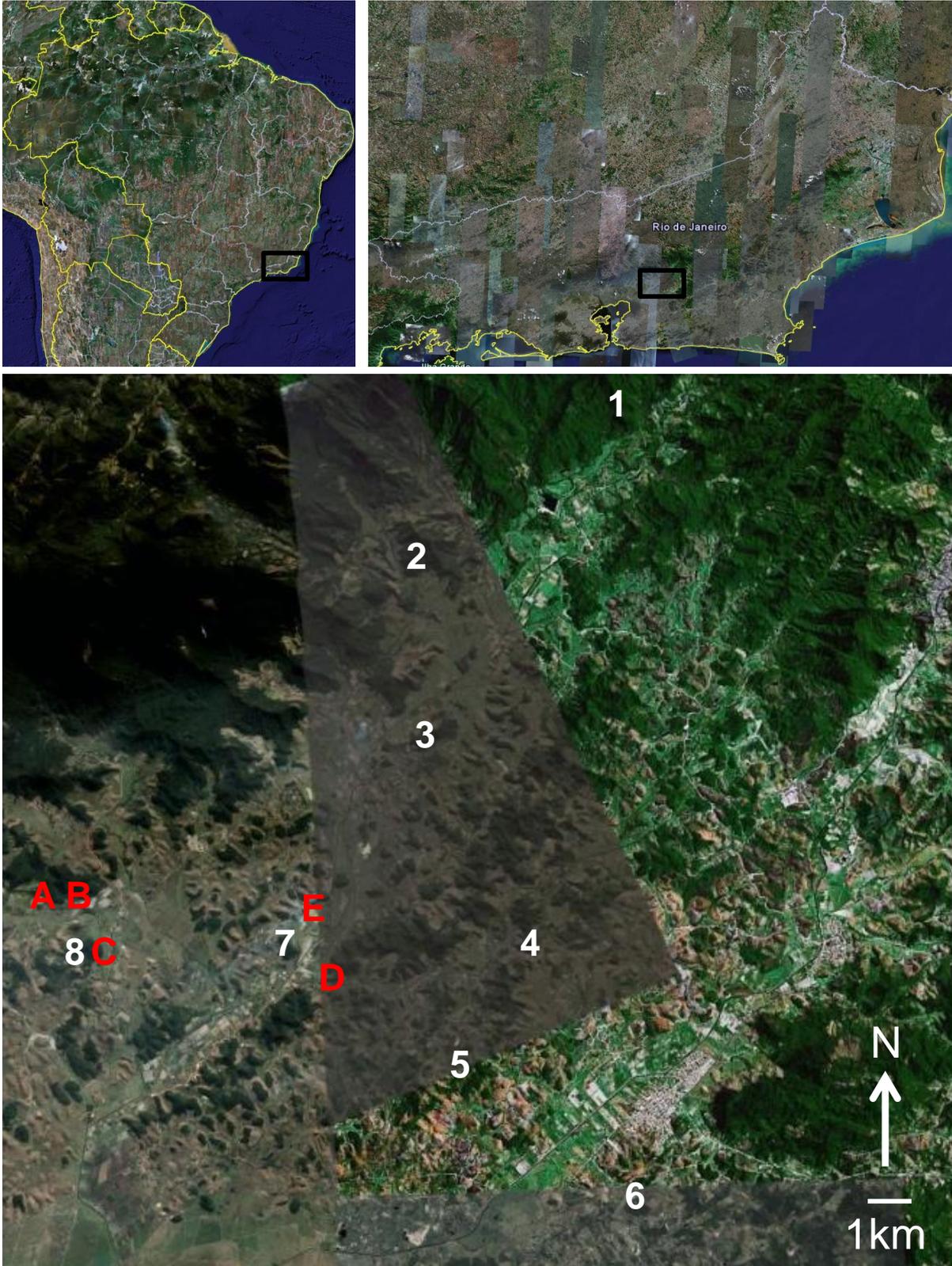


Figura 2.1. Área de estudo, localizada nos municípios de Guapimirim e Cachoeiras de Macacu, RJ ($22^{\circ}21' - 22^{\circ}39' S$, $42^{\circ}40' - 43^{\circ}01' O$). O número 1 indica a localidade de mata contínua e os números 2 a 8 indicam os sete fragmentos florestais onde os marsupiais foram capturados. As letras (A-E) indicam as áreas de matriz onde os marsupiais foram liberados e rastreados. Modificado de Google Earth (2008).

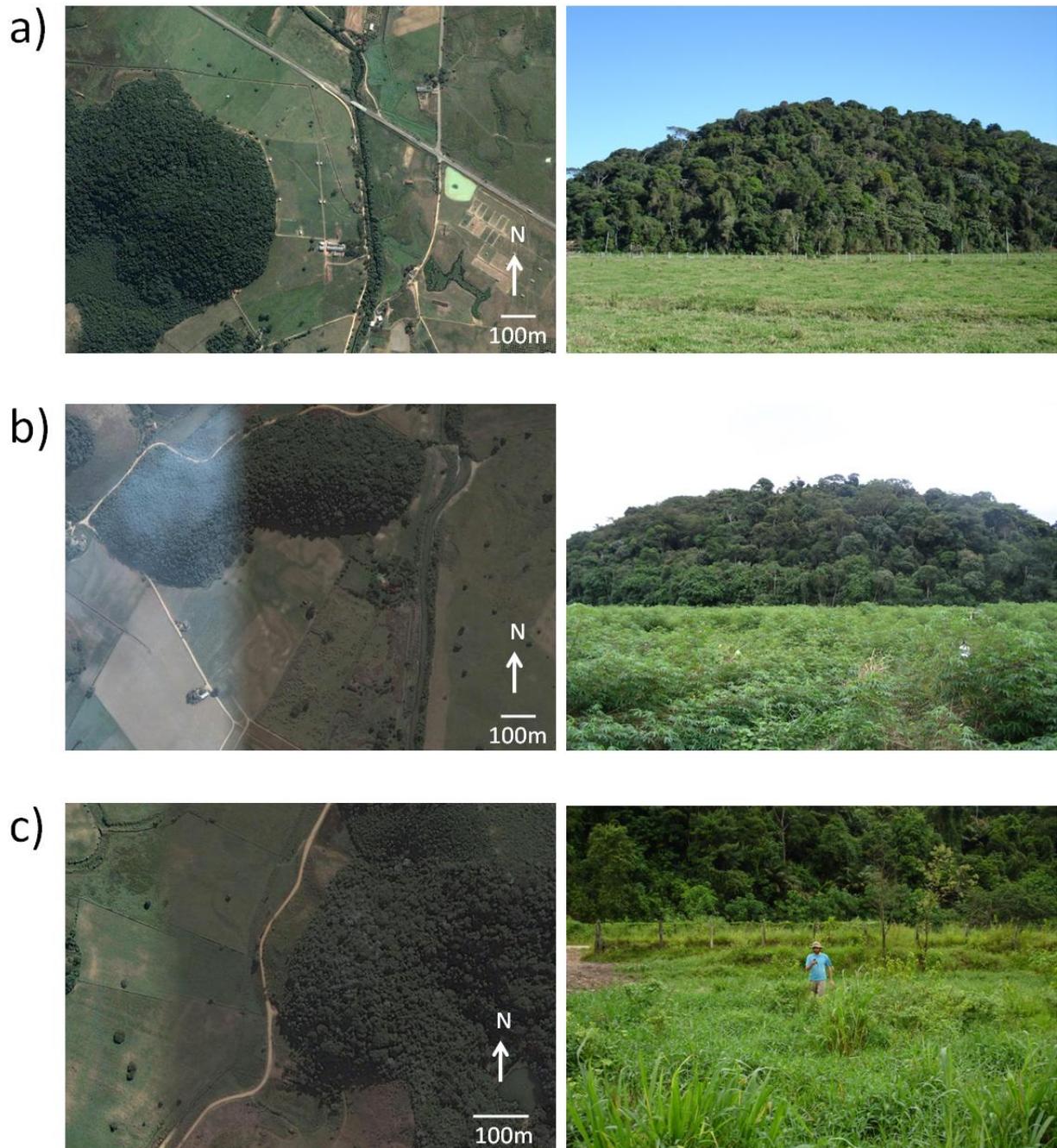


Figura 2.2. Locais de liberação e rastreamento dos marsupiais para os estudos de capacidade perceptual. (a) matriz de pasto limpo; (b) matriz com plantio de aipim (*Manihot esculenta*); (c) matriz de pasto sujo. Nas imagens da direita se observa ao fundo os fragmento florestais ou “fragmentos alvo”. As imagens da esquerda foram obtidas no Google Earth (2008).

Tabela 2.1. Caracterização das áreas de soltura e rastreamento dos marsupiais nos municípios de Guapimirim e Cachoeiras de Macacu, RJ.

Tipo de matriz	Localização	Distância ao fragmento visível mais próximo^a	Amplitude visual do fragmento^b	Área (ha) aproximada do pasto/plantação	Altura (m) da vegetação (desvio padrão)	Porcentagem do fragmento visível^c	Idade do plantio (meses)
Plantação de aipim (A)	22°31'31.3"S 42°54'36.9"W	1050m	95°	7.8ha (130m x 600m)	1,69 (± 0,18)	4,92 (±6,07%)	7 e 9
Plantação de aipim (B)	22°32'30.6"S 42°54'09.5"W	1080m	112°	8,75ha (250m x 350m)	1,75 (± 0,21)	0%	9 e 11
Plantação de aipim (C)	22°32'42.2"S 42°50'17.5"W	1290m	110°	2,52ha (140m x 185m)	1,78 (±0,10)	2,90 (±3,42%)	9 e 11
Pasto sujo	22°33'45.7"S 42°50'11.9"W	1050m	70°	11,25ha (285m x 395m)	0,51 (±0,07)	11,33 (±8,42%)	-
Pasto limpo	22°33'11.0"S 42°54'10.0"W	1200m	95°	10,5ha (250m x 420m)	0,15 (±0,06)	53,20 (± 2,02%)	-

^a Distância linear aproximada.

^b Diferença média entre os azimutes (ângulos obtidos com bússola) extremos do fragmento, medidos a 100m da borda.

^c Obtida com tela de habitat (Freitas et al. 2002) a 100m da borda do fragmento.

Buscou-se minimizar diferenças entre as áreas de soltura em relação à amplitude visível do fragmento “alvo”, altura da mata no remanescente (25-31m), inclinação do terreno e posição em relação a estradas e casas. O pasto sujo consistia em um pasto para pecuária utilizado com pouca frequência, dominado por gramíneas com altura entre 20-90cm, com presença esporádica de pequenos arbustos. As plantações de aipim eram formadas por linhas paralelas de *M. esculenta*, plantadas sob solo nu ocasionalmente ocupado por gramíneas. As linhas de plantio eram espaçadas entre 1,50 - 1,80m por valas com 20-30cm de profundidade (Figura 2.3). Foram escolhidas plantações de aipim próximas ao ponto de colheita (7 a 11 meses), às quais apresentam maior densidade e obstrução vegetal. Foi necessário utilizar três diferentes plantações ao longo do estudo, devido à colheita e limpeza das áreas.

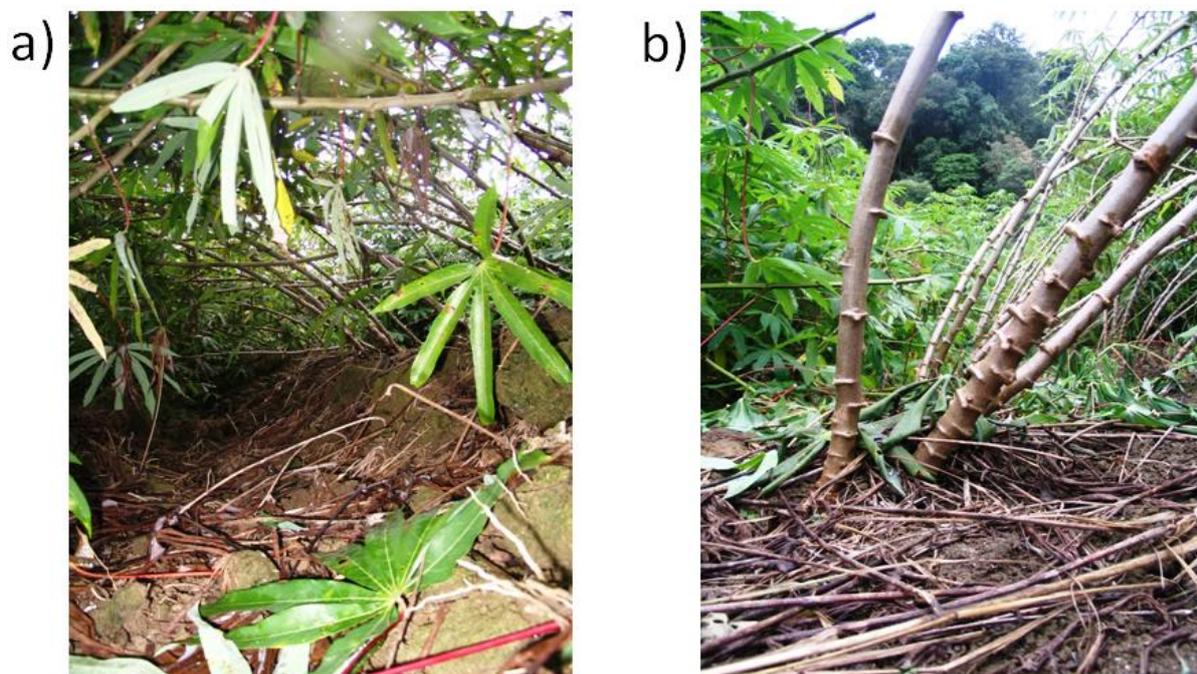


Figura 2.3. Detalhe da matriz de aipim (*Manihot esculenta*) mostrando (a) os canais entre as linhas de plantio e (b) as fileiras de aipim. Os canais apresentam menor obstrução ao movimento (à altura do solo) em relação às fileiras, e menor visibilidade do ambiente externo (incluindo o fragmento florestal).

Espécies estudadas

Neste primeiro capítulo foram selecionadas para estudo as espécies *Didelphis aurita* e *Philander frenatus* (Didelphimorphia, Didelphidae). Estas duas espécies foram escolhidas por serem as mais abundantes dentre os marsupiais nos remanescentes de mata da região (Olifiers 2002; Bernardo 2008). Ambas são primariamente florestais (Emmons 1997; Umetsu & Pardini 2006), ocupando tanto matas primárias quanto alteradas (Fernandez & Pires 2006), e podem utilizar ocasionalmente a matriz (Pires et al. 2002; Passamani 2003; Lira et al. 2007). Bonvicino et al. (2002) classificaram *D. aurita* e *P. frenatus* como espécies de ampla distribuição ocorrendo em áreas conservadas e alteradas. Ambas possuem hábitos noturnos e solitários (Emmons 1997) e são aparentemente tolerantes ao processo de fragmentação, o que pode estar relacionado à sua habilidade de cruzar a matriz e se mover entre fragmentos (Fernandez & Pires 2006). Apesar de tais similaridades, apresentam diferenças no tamanho corporal, dieta e mobilidade, que podem influenciar sua interação com a paisagem.

Didelphis aurita – é conhecido popularmente como “gambá-de-orelha-preta” (Figura 2.4a). Ocorre na porção leste do Brasil, do estado de Alagoas a Santa Catarina, no sudeste do Paraguai e na província de Misiones na Argentina (Cerqueira 1985, Rossi et al. 2006). É a espécie de marsupial de maior porte na região neotropical, com peso médio de 860g na área do presente estudo. Possui hábito semi-terrestre, utilizando predominantemente o solo em seus deslocamentos (Cunha & Vieira 2002; Prevedello et al. 2008). Tem dieta onívora consumindo invertebrados, pequenos vertebrados e frutos (Leite et al. 1996; Carvalho et al. 1999). Os indivíduos do gênero *Didelphis* apresentam alta mobilidade (Gentile & Cerqueira 1995), podendo deslocar-se por grandes distâncias e áreas de até 120ha (Sunquist et al. 1987). Foram reportados movimentos relativamente frequentes de *D. aurita* entre fragmentos de Mata Atlântica, assim como capturas no entorno dos remanescentes (Pires et al. 2002; Passamani 2003). A capacidade perceptual da espécie em matriz de pasto limpo foi estimada

entre 200m e 300m, sendo a maior capacidade entre as cinco espécies de marsupiais estudadas por Forero-Medina & Vieira (no prelo).

Philander frenatus – a “cuíca-de-quatro-olhos-cinza” (Figura 2.4b) ocorre no leste do Brasil, da Bahia até o Rio Grande do Sul, e também na porção sul do Paraguai e regiões adjacentes da Argentina (Rossi et al. 2006). É uma espécie de marsupial neotropical de médio porte, com peso médio de 415g na área do presente estudo. Possui hábito semi-terrestre, utilizando ocasionalmente o sub-bosque (Cunha & Vieira 2002; Prevedello et al. 2008), e dieta carnívora - onívora (Santori et al. 1997; Cáceres 2004). Assim como *D. aurita*, *P. frenatus* possui alta mobilidade (Gentile & Cerqueira 1995), podendo atravessar fragmentos de Mata Atlântica de forma relativamente frequente (Pires et al. 2002). Capturas na matriz e visitas ao entorno para forrageio foram reportados em áreas de Mata Atlântica do Rio de Janeiro, onde os indivíduos ocuparam áreas de vida entre 0,6 e 7,4 ha (Lira et al. 2007). A capacidade perceptual da espécie em matriz de pasto limpo foi estimada entre 100m e 200m (Forero-Medina & Vieira no prelo).



Figura 2.4. Espécies de marsupiais selecionadas para o estudo da capacidade perceptual nos diferentes tipos de matriz: (a) *Didelphis aurita* (Foto: Leandro Macedo), (b) *Philander frenatus* (Foto: Marcelle Pacheco).

Determinação da capacidade perceptual das espécies

A capacidade perceptual de cada espécie foi determinada utilizando o método proposto por Zollner & Lima (1997) e usado com sucesso em outros estudos (Zollner & Lima 1999b, Zollner 2000, Schooley & Wiens 2003, Schooley & Branch 2005, Forero-Medina & Vieira no prelo). Os animais foram capturados em remanescentes florestais, translocados para áreas distantes do ponto de captura e liberados na matriz a diferentes distâncias da borda de um fragmento florestal. A capacidade perceptual foi determinada com base na habilidade dos indivíduos em detectar o fragmento e se deslocar em direção a ele.

O pressuposto central do experimento é que os animais irão se encaminhar diretamente para o fragmento caso o detectem. Em outras palavras, a percepção do fragmento é equivalente à orientação para ele (Zollner & Lima 1997). Para tanto, a área de soltura (no caso, a matriz) deve ser percebida pelo animal como pouco atraente (talvez inadequada) ao uso e sobrevivência. Algumas evidências apontam a validade desse pressuposto para *D. aurita* e *P. frenatus* em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica. Ambas as espécies são florestais ocorrendo apenas esporadicamente na matriz (Pires et al. 2002, Passamani 2003, Carlos 2006, Fernandez & Pires 2006, Umetsu & Pardini 2006, Lira et al. 2007). Os tipos de matriz utilizados no presente estudo oferecem provavelmente maior estresse térmico e suscetibilidade a predação, dada a ausência de refúgios (troncos de árvores, tocas, pedras, galhos etc.). Recursos alimentares são provavelmente escassos ou menos abundantes que nos fragmentos, assim como indivíduos co-específicos. Os resultados dos experimentos também apoiaram a validade do pressuposto, como avaliado na seção “Discussão”.

Captura e triagem dos indivíduos

Os indivíduos foram capturados entre maio de 2007 e setembro de 2008 em oito localidades na Bacia do Rio Macacu (Figura 2.1). Em sete áreas a amostragem ocorreu apenas uma vez, durante cinco noites consecutivas, como parte do projeto de inventário das

comunidades de pequenos mamíferos da região. A oitava área, correspondente ao fragmento florestal onde os experimentos de Forero-Medina & Vieira (no prelo) foram realizados, foi amostrada em quatro ocasiões com duração de 2-5 noites, visando complementar as amostras. Foram utilizadas armadilhas para captura de animais vivos (modelos Sherman – 7,62 cm x 9,53 cm x 30,48 cm – e Tomahawk – 40,64 cm x 12,70 cm x 12,70cm), iscadas com uma mistura de banana, bacon, aveia e creme de amendoim. Maiores detalhes da metodologia de captura são descritos por Olifiers (2002).

Os animais capturados foram medidos, marcados com brincos numerados (National Band and Tag Co., Newport, Kentucky) e colocados em gaiolas individuais. A liberação na matriz ocorreu de três a 72 horas após a captura, mantendo-se os animais alimentados com frutas (laranja e banana) e ração canina. Foram utilizados nos experimentos preferencialmente indivíduos adultos ou sub-adultos (seguindo a classificação de Macedo et al. 2006) e visualmente em boas condições físicas. Um pequeno número de indivíduos jovens foi utilizado devido a limitações no número amostral, os quais foram distribuídos homoganeamente entre os tratamentos. Não foram utilizados indivíduos com ferimentos e fêmeas prenhas, lactantes ou com filhotes.

Liberação

Os indivíduos foram transportados para as áreas de soltura em gaiolas cobertas, evitando contato visual do animal com os arredores. Todos os animais foram liberados a uma distância mínima de 1km do local de captura, para minimizar possíveis experiências prévias com a área de soltura. Todos os indivíduos foram liberados e rastreados uma única vez.

Para a liberação, foi utilizado um mecanismo padrão que permite soltar os animais à distância, evitando influenciar seus movimentos, seguindo Forero-Medina & Vieira (2007). O mecanismo consiste em uma caixa de plástico acoplada a uma corda, suspensa por duas

roldanas em um aparato de madeira (Figura 2.5). A soltura foi feita a uma distância mínima de 20m entre o pesquisador e o animal, puxando a corda e levantando a caixa verticalmente. A suspensão vertical da caixa permite que todas as direções estejam igualmente disponíveis ao indivíduo no momento da liberação. No máximo cinco indivíduos foram soltos no mesmo dia e na mesma área de soltura, distanciados aproximadamente 30m, em linhas perpendiculares ao fragmento. O mesmo ponto de liberação somente era re-utilizado com um dia de intervalo entre solturas. Todos esses procedimentos foram adotados visando minimizar influências olfativas, visuais e acústicas sobre o movimento dos animais.



Figura 2.5. Mecanismo de soltura dos marsupiais, composto por uma estaca de madeira, uma gaiola plástica, roldanas e corda. O mecanismo permite soltar os indivíduos à distância, minimizando a influência do pesquisador sobre os movimentos dos animais.

A distância inicial de soltura em relação à borda do fragmento foi de 100m para *P. frenatus* e 200m *D. aurita*, baseando-se na capacidade perceptual das espécies em matriz de pasto limpo na região (Forero-Medina & Vieira no prelo). A distância de liberação foi então

reduzida até encontrar a máxima distância de orientação dos animais para o fragmento (capacidade perceptual). Na matriz de aipim as liberações ocorreram em quatro distâncias (30m, 50m, 100m e 200m) da borda do fragmento florestal. Na matriz de pasto sujo, as liberações ocorreram em três distâncias (50, 100 e 200m), não ocorrendo liberações a 30m por limitações no número de amostras. Em cada ponto de liberação foram anotados os azimutes (ângulos obtidos com bússola) do centro e dos extremos do fragmento. A obstrução vegetal em direção ao fragmento foi obtida baseando-se no método de Freitas et al. (2002). Uma tela de 50x50cm, dividida em 100 quadrados de 5x5cm, foi colocada perpendicularmente no solo a 1m do mecanismo de soltura em direção ao fragmento. Foram então contabilizados quantos espaços eram preenchidos (> 50%) pela matriz, obtendo-se a porcentagem de fragmento visível aos animais em cada ponto de soltura.

Os indivíduos foram soltos sempre ao final da tarde entre 17h30min e 19h30min. Uma vez que a capacidade perceptual pode aumentar com a luminosidade (Zollner & Lima 1999b), espera-se que esse período permita estimar a máxima capacidade perceptual das espécies, considerando-se seu padrão de atividade normal (noturna). As solturas foram simultâneas (com mais de um pesquisador realizando-as) ou com intervalo máximo de 10min. Na matriz de aipim, os mecanismos foram colocados alternadamente no interior dos canais da plantação e entre eles. A direção prevalente do vento, obtida com uma fita plástica suspensa e bússola, foi anotada imediatamente após cada soltura.

Pouco antes de ser colocado sob o mecanismo, cada indivíduo recebeu um carretel de rastreamento para análise detalhada dos movimentos, seguindo Boonstra & Craine (1986) e Forero-Medina & Vieira (no prelo). Foram utilizados carretéis de fio de nylon nº 5 ou nº 10 (Culver Textiles Corp., New York), com 1,7g (175m de linha) e 4,5 g (480m de linha) respectivamente, tingidos com diferentes cores a fim de facilitar a identificação das linhas em campo. Os carretéis maiores (nº 10) foram utilizados para *D. aurita* e os menores (nº 5) para

P. frenatus, equivalendo no máximo a 1% do peso dos animais. Estudos anteriores demonstraram que o carretel não causa injúrias aos indivíduos (Cunha & Vieira 2002, Moura et al. 2005, Steinwald et al. 2006).

Rastreamento

O trajeto de cada indivíduo foi mapeado no dia seguinte à soltura, utilizando bússola e trena. Foram anotados a distância linear e o azimute (coordenada polar obtida com a bússola) entre dois pontos de mudança de direção (alterações $\geq 10^\circ$). Os trajetos foram mapeados por no máximo 90m devido à grande demanda de tempo para essa atividade, e cada indivíduo foi liberado e rastreado apenas uma vez, não havendo recaptura. Maiores detalhes dos métodos de rastreamento são apresentados no Capítulo 3.

Análise de dados

Capacidade perceptual

Uma vez que os dados de orientação são baseados em coordenadas polares (azimutes), foi utilizada estatística circular para a análise dos dados. A estatística circular lida com dados não-lineares, que são finitos, não possuem um zero verdadeiro, e tornam arbitrária a designação de valores como maiores ou menores. No caso da distribuição de ângulos de orientação, a escala é dividida em 360 intervalos iguais chamados de graus ($^\circ$). O valor 0° é igual ao valor 360° , e não há razão para dizer que 270° é um valor de direção maior que 90° (Zar 1999). No presente capítulo foi utilizada estatística circular para calcular ângulos médios, testar hipóteses sobre a uniformidade ou não da distribuição dos ângulos, comparar a distribuição de ângulos de machos e fêmeas e testar a orientação para determinadas direções pré-estabelecidas.

A capacidade perceptual de cada espécie, em cada tipo de matriz, foi avaliada em duas etapas sucessivas. Inicialmente, foi calculada a orientação média (vetor médio) de cada indivíduo, com base nos 20m iniciais do trajeto. A distância de 20m foi escolhida por resumir a movimentação do animal no início do trajeto, quando é feita a decisão comportamental da direção a ser tomada (Forero-Medina & Vieira no prelo). Para calcular o vetor médio os passos (distâncias entre dois pontos de mudança de direção) do trajeto foram re-discretizados em distâncias de 50 cm, para dar o mesmo peso a cada azimute (Forero-Medina 2007). O ângulo médio do conjunto de azimutes foi então calculado usando o software Oriana 6.0 (RockWare Inc., Golden, USA).

Posteriormente, a orientação do grupo de indivíduos da mesma espécie liberados em uma mesma distância foi testada usando o teste *V* (Zar 1999). Este teste permite comparar a orientação do conjunto de indivíduos com uma orientação pré-definida (Zar 1999). Isto permitiu determinar, para cada distância de soltura, se as orientações dos animais eram não-aleatórias e se estavam agrupadas na direção do fragmento, o que seria esperado se estes fossem capazes de perceber o habitat de floresta.

Fatores determinantes da orientação para o fragmento florestal

Para avaliar o efeito de variáveis intrínsecas e extrínsecas aos indivíduos sobre a orientação dos indivíduos para o fragmento foram utilizados modelos lineares generalizados, calculados no software SAM 3.0 (Rangel et al. 2006). Como variável resposta (dependente) foi utilizada a divergência angular, que é a diferença entre o azimute médio do indivíduo e o azimute do fragmento (Schoolley & Wiens 2003). A divergência angular é uma variável linear e não circular, permitindo o uso de modelos lineares. As variáveis independentes (preditoras) intrínsecas aos indivíduos foram o sexo e o peso, e as variáveis extrínsecas foram a distância ao fragmento, a direção do vento (diferença entre o azimute do vento e do fragmento), a

obstrução vegetal e a direção da linha de plantio (no caso da matriz de aipim). A distância ao fragmento foi tratada como variável contínua para comparação com Forero-Medina & Vieira (no prelo).

Para estabelecer as variáveis determinantes da orientação foi utilizado o Critério de Informação de Akaike (AIC; Anderson et al. 2000). O AIC permite trabalhar com múltiplas hipóteses, ao invés de contrastar uma única hipótese nula contra uma hipótese alternativa. A abordagem consiste na construção de vários modelos biologicamente coerentes e na seleção do melhor modelo, que perca o mínimo de informação com relação à realidade. A seleção é feita usando o critério AIC, cujo objetivo básico é achar um compromisso entre o ajuste do modelo e a complexidade, que é uma função do número de termos no modelo (Mac Nally 2000). O modelo com o menor valor de AIC é considerado o melhor modelo para os dados empíricos em questão (Anderson et al. 2000).

Foi utilizado o critério modificado AICc como recomendado quando K (número de parâmetros do modelo) é grande relativo ao tamanho da amostra (n), no caso $n/K < 40$ (Anderson et al. 2000). Os modelos foram hierarquizados calculando os valores Δ_i para cada um, sendo $\Delta_i = AIC_i - AIC$ mínimo. Desta forma, o modelo com o menor AIC tem um valor $\Delta_i = 0$. Valores de $\Delta_i \leq 2$ podem ser usados como um critério inicial para a seleção dos melhores modelos, mas modelos com $2 \leq \Delta_i \leq 10$ também devem ser considerados ao se fazer inferências (Burham & Anderson 2002). Foi calculado também o peso de Akaike (w_i) para cada modelo, que varia de 0 a 1 e quantifica a evidência de que o modelo i é o melhor dentro do conjunto de modelos testados. A importância de cada variável preditora foi obtida somando os valores de w_i dos modelos em que ela esteve presente (Burham & Anderson 2002).

São reportados os resultados de quatro análises de seleção de modelos, uma para cada espécie em cada tipo de matriz. Foi realizada também uma análise reunindo os indivíduos das

diferentes espécies e matrizes, mas ela não é apresentada porque o modelo resultante teve poder explicativo muito baixo ($R^2=0,08$). Esse resultado decorre da impossibilidade de incluir a direção da plantação (ausente no pasto sujo) e a direção do vento (ausente na plantação) nos modelos.

Orientação pelo vento e pela linha de plantio

Além de serem incluídos na seleção de modelos, os efeitos do vento e da linha de plantio foram avaliados usando estatística circular, baseando-se em Schooley & Branch (2005). A orientação pelo vento e pela linha de plantio poderia ser bimodal, resultando em indivíduos orientados em direções exatamente opostas, o que ocultaria o efeito das duas variáveis na seleção de modelos (Forero-Medina & Vieira no prelo). Para testar a distribuição bimodal dos indivíduos para cada variável, foi utilizado o método de duplicação dos ângulos acoplado a testes V (Fisher 1993, Schooley & Branch 2005).

Orientação para o fragmento de origem e diferenças entre os sexos

Para avaliar a existência de orientação para a área de origem, que seria um indicativo de comportamento de “*homing*” (Zollner & Lima 1997), as orientações dos indivíduos liberados nas distâncias em que não houve orientação para o fragmento “alvo” foram comparadas com a direção do fragmento de captura, utilizando testes V . Para determinar se existiam diferenças na distribuição de ângulos entre machos e fêmeas, foi usado o teste Mardia-Watson-Wheeler, que compara duas distribuições circulares (Fisher 1993). Em razão do baixo número de machos e fêmeas soltos em cada distância, foram combinados os dados de todos os indivíduos em cada tipo de matriz. Também foi avaliada a existência de diferenças nas divergências angulares entre machos e fêmeas, utilizando um teste de Monte Carlo com 1.000 aleatorizações, utilizando a extensão PopTools 3.0 para Excel.

RESULTADOS

Foram capturados, liberados e rastreados com sucesso um total de 114 indivíduos, sendo 60 *Philander frenatus* (36 machos e 24 fêmeas) e 54 *Didelphis aurita* (25 machos, 27 fêmeas e 2 não sexados), entre maio de 2007 e julho de 2008.

Matriz de aipim

Capacidade perceptual

Foram liberados na plantação de aipim 28 indivíduos de *D. aurita* (17 machos e 11 fêmeas) e 38 de *P. frenatus* (23 machos e 15 fêmeas). *Didelphis aurita* se orientou para o fragmento a 30m (N = 3; u = 2,28; p = 0,007) e a 50m (N = 8; u = 2,07; p = 0,02), mas não a 100m (N = 9; u = -0,87; p = 0,80) e a 200m (N = 8; u = 0,70; p = 0,26; Figura 2.6). *Philander frenatus* se orientou significativamente para o fragmento a 30m (N = 5; u = 2,34; p = 0,007), mas não a 50m (N = 8; u = 0,28; p = 0,39) e 200m (N = 10; u = -0,30; p = 0,61). O teste V indicou orientação para o fragmento a 100m (N = 15; u = 1,64; p = 0,05), mas há grande dispersão nas orientações angulares (Figura 2.7). Uma análise posterior demonstrou que os indivíduos estavam na realidade se orientando pela linha da plantação, a qual coincidia neste caso com a direção do fragmento (ver a seguir).

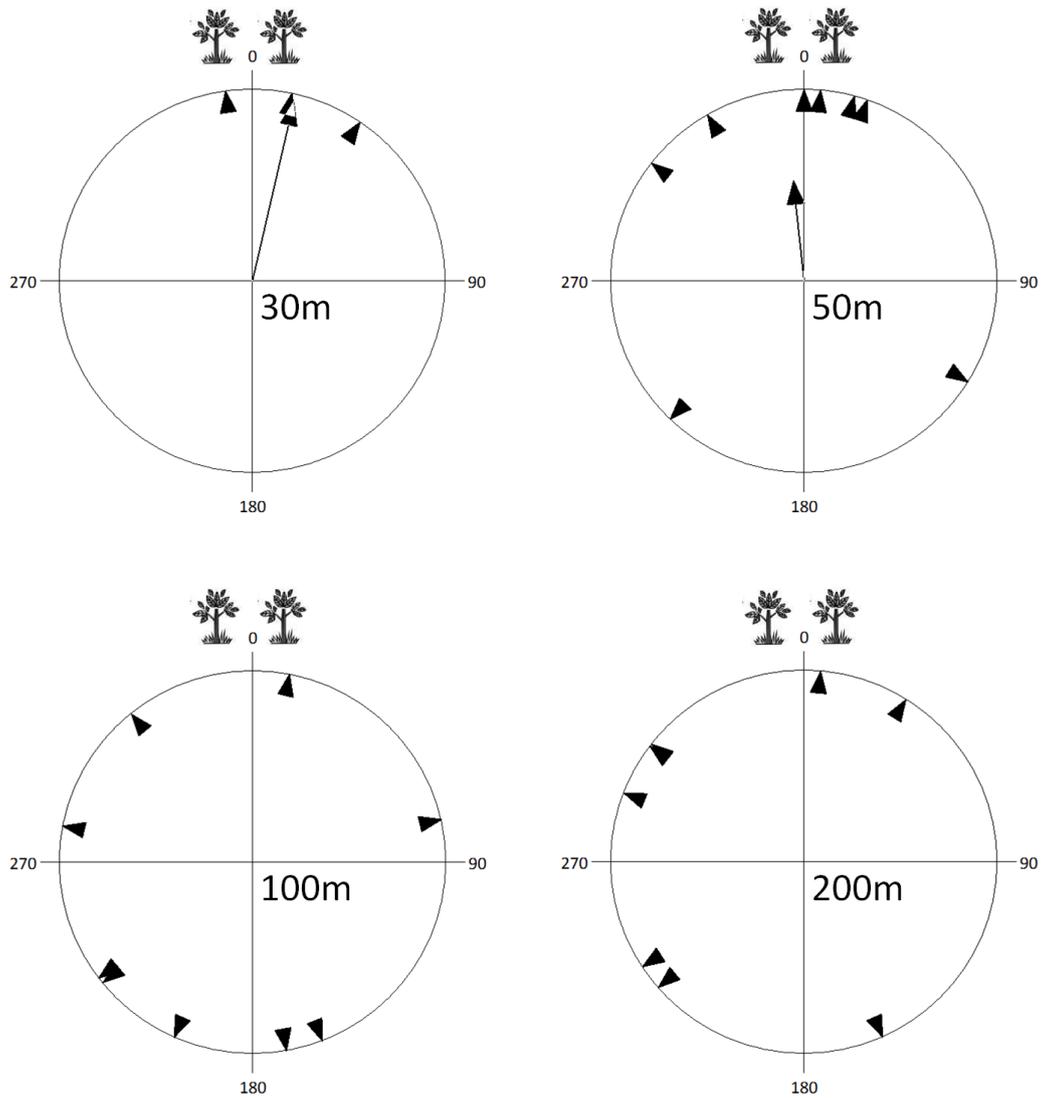


Figura 2.6. Orientações angulares dos indivíduos de *Didelphis aurita* liberados em matriz de aipim a 30m, 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. O centro do círculo indica o local de liberação dos indivíduos e as árvores indicam a direção do fragmento florestal. Cada triângulo representa a orientação angular média de um indivíduo. Os vetores indicam a orientação angular média do grupo de indivíduos e são apresentados somente quando houve orientação significativa para o fragmento. O comprimento dos vetores é proporcional ao grau de concentração dos indivíduos.

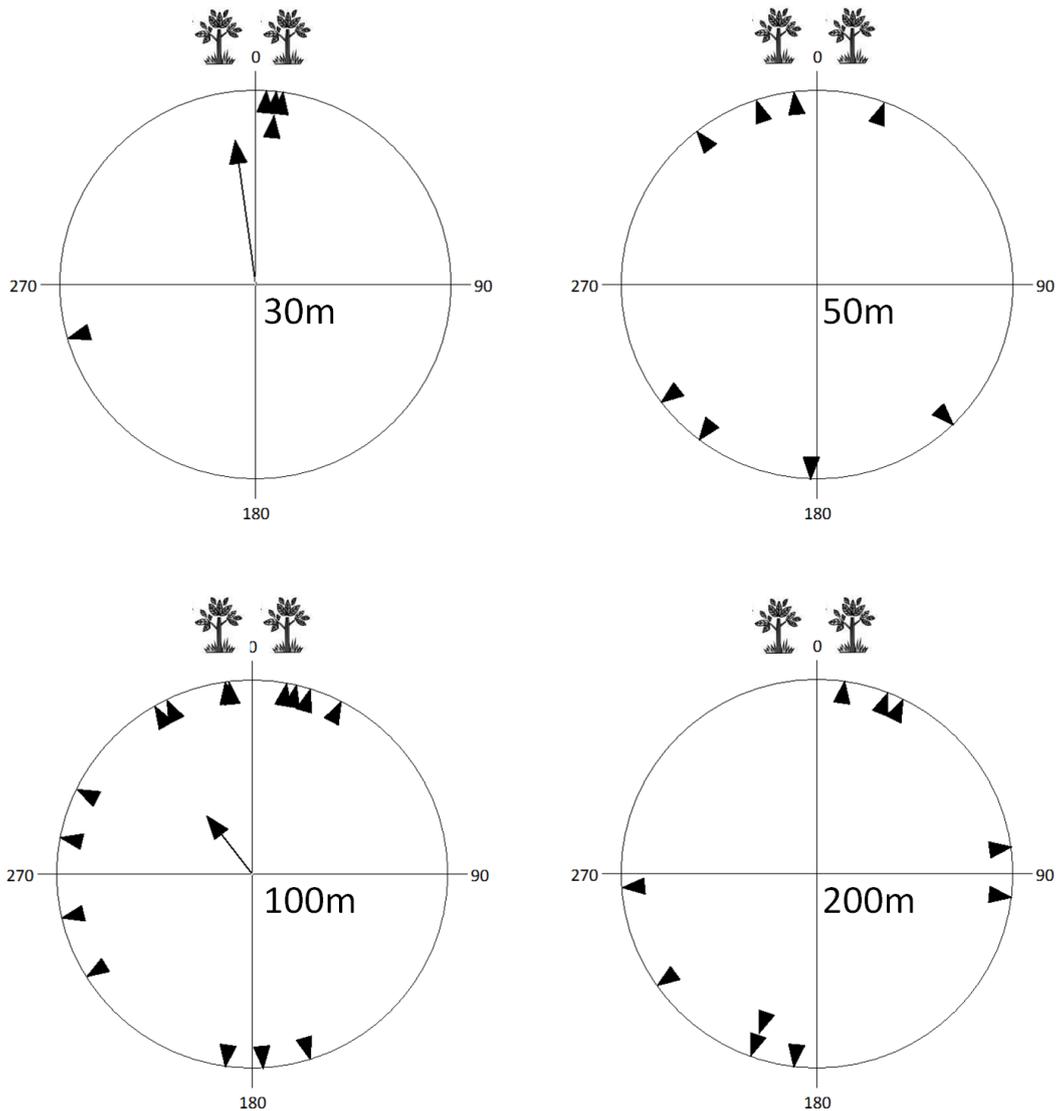


Figura 2.7. Orientações angulares dos indivíduos de *Philander frenatus* liberados em matriz de aipim a 30m, 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.

Diferenças de orientação entre os sexos

Não houve diferenças de orientação entre os sexos das duas espécies na matriz de aipim. As distribuições de ângulos entre machos e fêmeas foram similares para *D. aurita* ($W = 1,10$; $p = 0,57$; machos $N = 17$; fêmeas $N = 11$; Figura 2.8) e *P. frenatus* ($W = 2,36$; $p = 0,30$; machos $N = 23$; fêmeas $N = 15$; Figura 2.9). A divergência angular também foi similar entre sexos para *D. aurita* (machos = $83,34 \pm 54,69$ [média \pm desvio padrão]; fêmeas = $49,70$

$\pm 57, 38$; Monte Carlo $p = 0,15$) e *P. frenatus* (machos = $73,10 \pm 64,21$; fêmeas = $72,13 \pm 64,57$; Monte Carlo $p = 0, 96$).

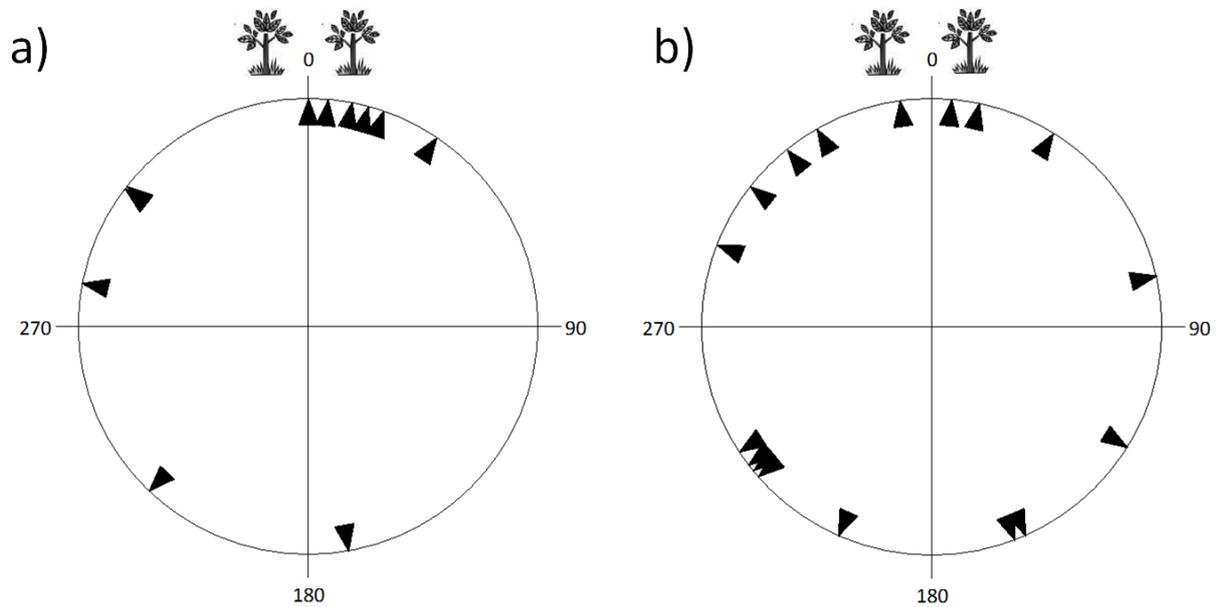


Figura 2.8. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de *Didelphis aurita* liberados em matriz de aipim. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.

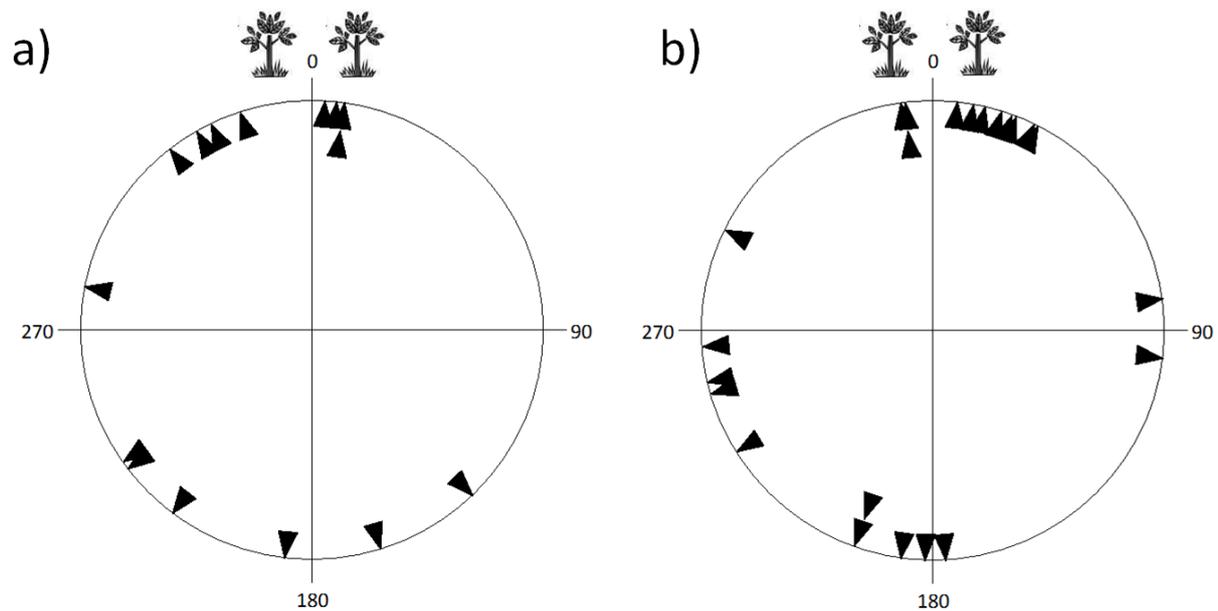


Figura 2.9. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de *Philander frenatus* liberados em matriz de aipim. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.

Orientação pela linha de plantio

Didelphis aurita se orientou significativamente pela linha de plantio a 30m (N = 3; u = 2,30; p = 0,007) e a 200m (N = 8; u = 2,61; p = 0,003) mas não a 50m (N = 8; u = 0,62; p = 0,27) e 100m (N = 9; u = -0,212; p = 0,58; Figura 2.10). Agrupando-se os indivíduos soltos nas distâncias em que não houve orientação para o fragmento (100m e 200m), observa-se orientação significativa pela linha de plantio (N = 17; u = 1,636; p = 0,05; Figura 2.11). *Philander frenatus* se orientou significativamente pela linha de plantio em todas as distâncias (30m: N = 5; u = 1,991; p = 0,02; 50m: N = 8; u = 2,023; p = 0,02; 100m: N = 15; u = 3,84; p < 0,0001; 200m: N = 10; u = 2,26; p = 0,01), resultado que se manteve quando apenas os indivíduos soltos em distâncias ≥ 50 m foram considerados (N = 33; u = 4,83; p < 0,0001; Figura 2.9).

Orientação pelo vento

A incidência de vento no interior da plantação foi em geral muito fraca ou ausente, sendo possível medir sua direção em apenas oito eventos de soltura de indivíduos de *D. aurita* e seis de *P. frenatus*. As duas espécies não se orientaram significativamente pelo vento (*D. aurita*: N = 8; u = -0,20; p = 0,58; *P. frenatus*: N = 6; u = -0,14; p = 0,55; Figura 2.12). Com base nestes resultados essa variável não foi incluída na seleção de modelos para os indivíduos liberados no aipim.

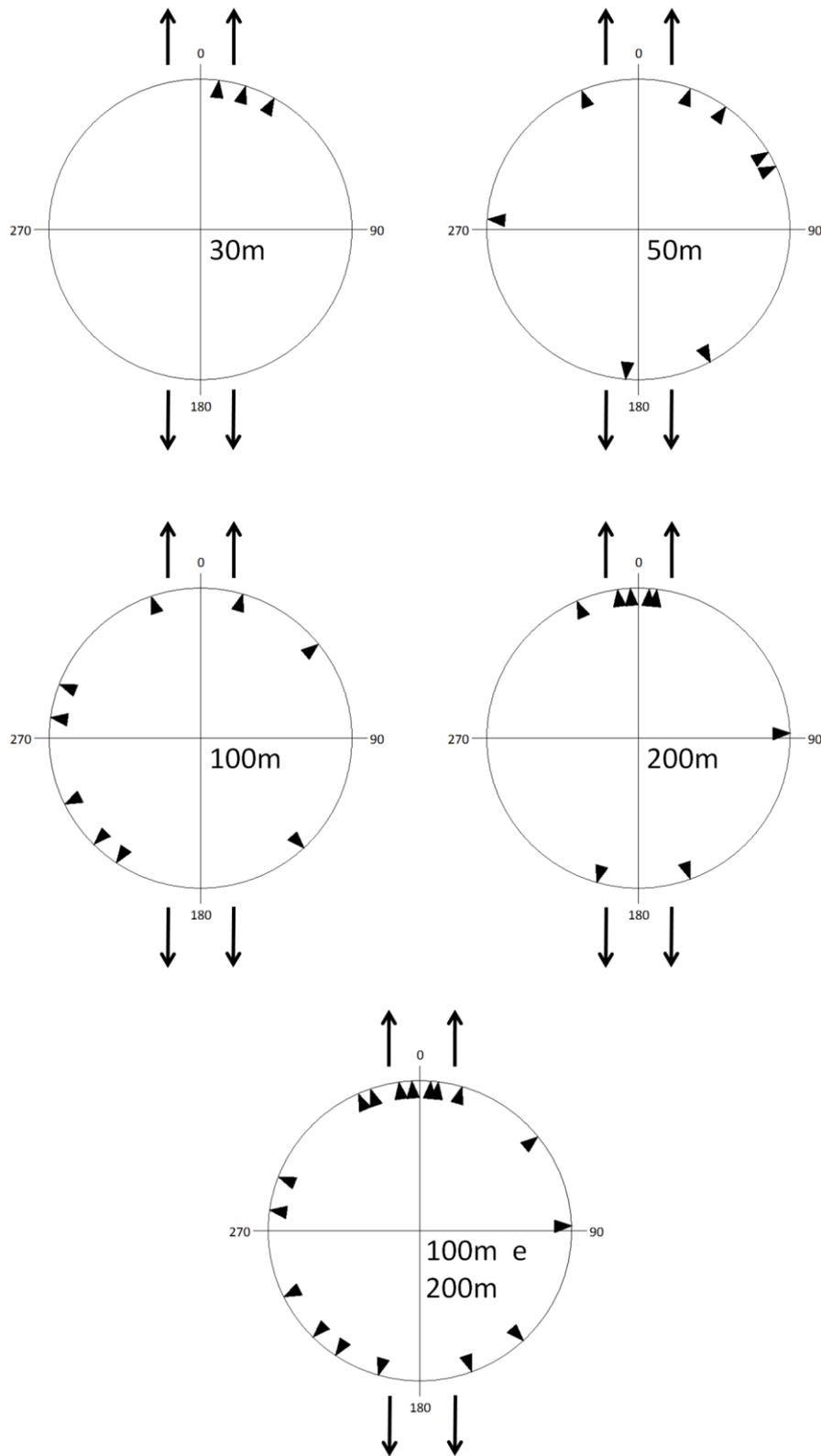


Figura 2.10. Orientação dos indivíduos de *Didelphis aurita* liberados em matriz de aipim com relação à linha de plantio. As setas indicam a direção da linha da plantação de aipim. O gráfico inferior mostra a orientação dos indivíduos soltos nas duas distâncias em que não houve orientação para o fragmento.

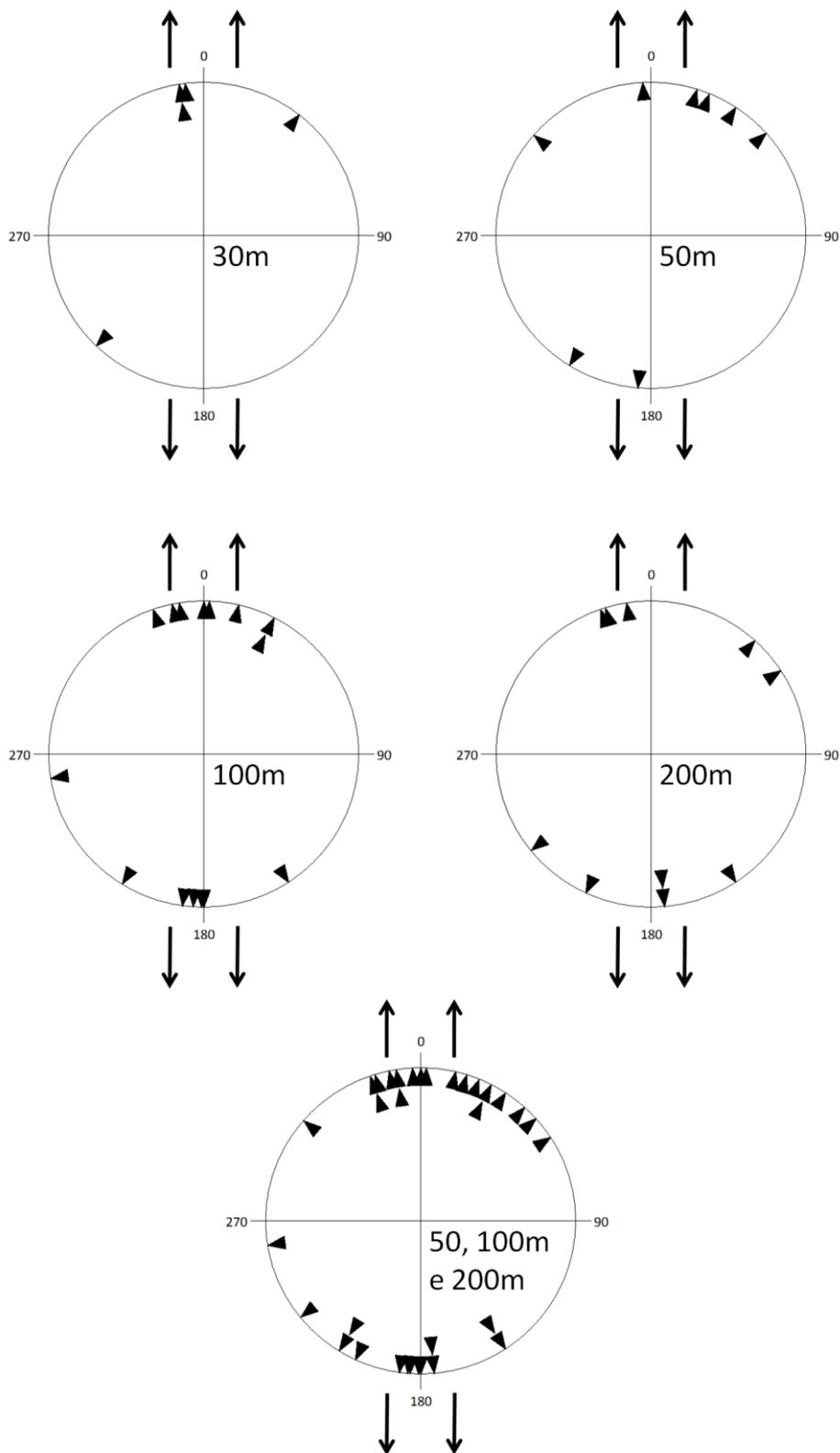


Figura 2.11. Orientação dos indivíduos de *Philander frenatus* liberados em matriz de aipim com relação à linha de plantio. As setas indicam a direção da linha da plantação de aipim. O gráfico inferior mostra a orientação dos indivíduos soltos nas três distâncias em que não houve orientação para o fragmento.

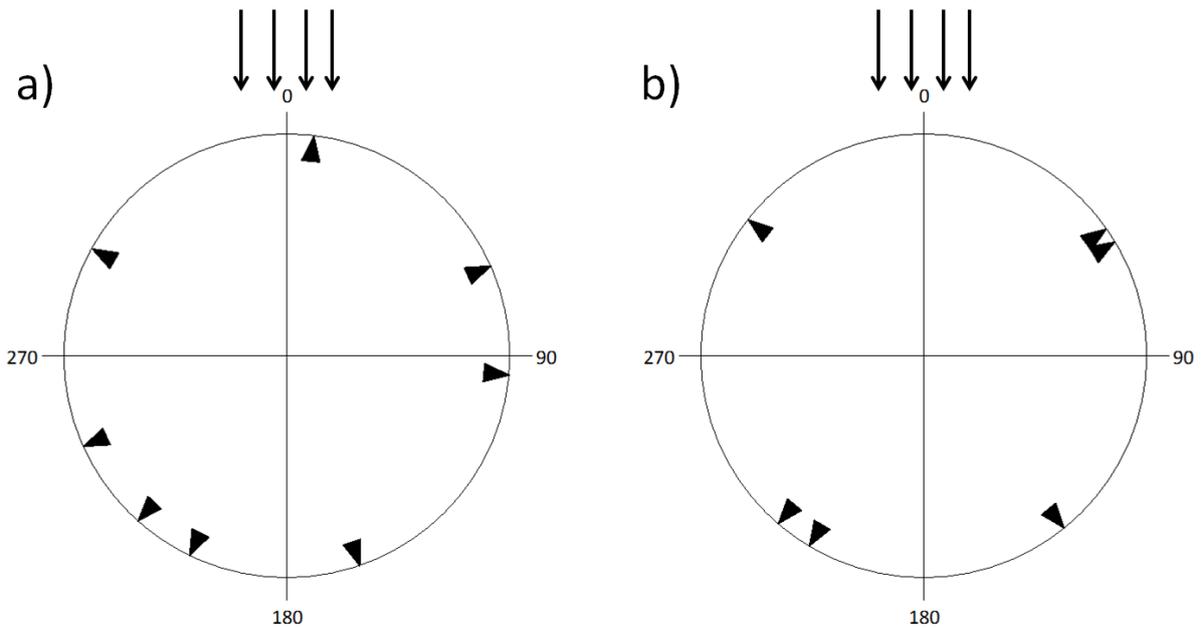


Figura 2.12. Orientação dos indivíduos de (a) *Didelphis aurita* e (b) *Philander frenatus* liberados em matriz de aipim com relação à direção do vento. As setas indicam a direção prevalente do vento no momento da soltura.

Orientação para o fragmento de origem

Não houve evidência de comportamento de *homing* para nenhuma das espécies, pois os indivíduos não se orientaram significativamente para o fragmento onde foram capturados (*D. aurita*: $N = 16$; $u = 1,31$; $p = 0,10$; *P. frenatus*: $N = 33$; $u = 0,34$; $p = 0,36$; Figura 2.13).

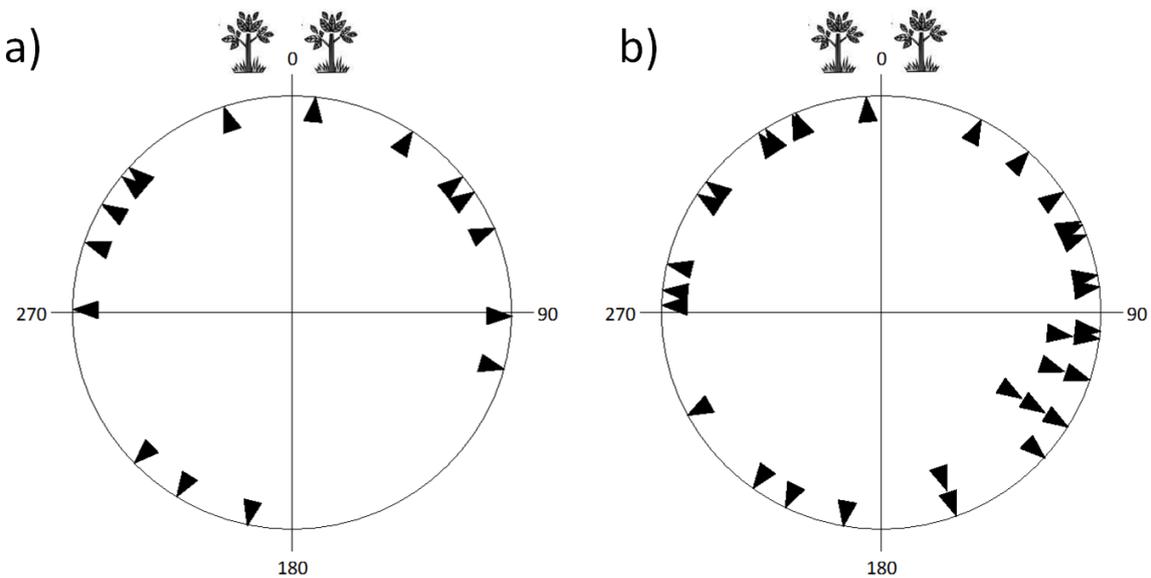


Figura 2.13. Orientação dos indivíduos de (a) *Didelphis aurita* e (b) *Philander frenatus* liberados em matriz de aipim com relação ao fragmento onde foram capturados. As árvores indicam a direção do fragmento de origem dos indivíduos.

Fatores determinantes da orientação para o fragmento florestal

Para *D. aurita*, as principais variáveis determinando o grau de orientação dos indivíduos para o fragmento foram a orientação da linha de plantio, a obstrução e a distância (Tabela 2.2). O primeiro modelo incluiu as três variáveis e foi o único com $\Delta_i < 2$. A direção da linha de plantio foi a variável com maior valor de importância ($\sum w_i = 0,92$), ocorrendo em todos os primeiros 10 modelos. Quanto maior a diferença entre a direção da linha de plantio e do fragmento, maior a divergência angular (coeficiente estimado padronizado [CEP]= 0,54), e portanto pior a orientação dos indivíduos. A obstrução esteve presente no melhor modelo e na maioria dos primeiros modelos, tendo valor de importância de 0,77. De forma contra-intuitiva, quanto maior a obstrução, melhor foi a orientação dos animais (CEP = -0,52). A distância esteve presente no primeiro, quarto e quinto modelos, com valor de importância de 0,63. Quanto maior a distância, pior foi a orientação dos animais (CEP = 0,46). O modelo final (formado pelas médias dos parâmetros entre todos os modelos) explicou 44,5% da variação nos dados.

Tabela 2.2. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Didelphis aurita* (N = 24) em matriz de aipim. A variável dependente foi a divergência angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. K = número de variáveis independentes mais dois, AICc = critério de informação de Akaike corrigido, $\Delta_i = AICc_i - AICc_{\text{mínimo}}$, w_i = peso de Akaike, R^2 = coeficiente de determinação do modelo.

Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	R^2
Linha de plantio, Obstrução, Distância	5	258,682	0	0,409	0,46
Linha de plantio, Obstrução	4	261,564	2,881	0,097	0,30
Linha de plantio	3	261,857	3,174	0,084	0,21
Linha de plantio, Obstrução, Peso, Distância	6	262,062	3,379	0,076	0,47
Linha de plantio, Obstrução, Sexo, Distância	6	262,242	3,560	0,069	0,36
Linha de plantio, Obstrução, Sexo	5	263,293	4,611	0,041	0,35

Para *P. frenatus*, nenhum dos modelos e nenhuma das variáveis explicou substancialmente a orientação dos indivíduos (Tabela 2.3). As cinco variáveis apareceram em pelo menos um dos sete modelos com $\Delta_i < 2$, tendo valores de importância similares e relativamente baixos, variando entre 0,32 e 0,43. O poder de explicação do modelo final foi de apenas 14,5%.

Tabela 2.3. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Philander frenatus* (N = 22) em matriz de aipim. A variável dependente foi a divergência angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 2.2.

Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	R^2
Distância, Obstrução	4	245,257	0	0,113	0,28
Peso	3	245,621	0,364	0,111	0,16
Sexo	3	246,357	1,118	0,076	0,13
Peso, Linha de plantio	4	246,527	1,27	0,071	0,23
Linha de plantio	3	246,611	1,353	0,068	0,12
Peso, Obstrução	4	246,727	1,47	0,064	0,23
Sexo, Linha de plantio	4	247,033	1,776	0,055	0,22
Peso, Distância, Obstrução	5	247,697	2,439	0,039	0,31
Sexo, Distância, Obstrução	5	248,009	2,752	0,034	0,30

Matriz de pasto sujo

Capacidade perceptual

Foram liberados na matriz de pasto sujo 26 indivíduos de *D. aurita* (8 machos, 16 fêmeas e 2 indivíduos não sexados) e 22 de *P. frenatus* (13 machos e 9 fêmeas). *Didelphis aurita* não se orientou para o fragmento em nenhuma das distâncias (50m: N = 9; u = 0,83; p = 0,21; 100m: N = 10; u = 0,52; p = 0,30; 200m: N = 7; u = 1,09; p = 0,14; Figura 2.14). Não foi possível, portanto, determinar a capacidade perceptual da espécie neste tipo de matriz. *Philander frenatus* se orientou significativamente para o fragmento a 50m (N = 7, u = 2,07, p

= 0,02), mas não a 100m (N = 8; u = 1,23; p = 0,11) e a 200m (N = 7; u = 1,22; p = 0,11; Figura 2.15).

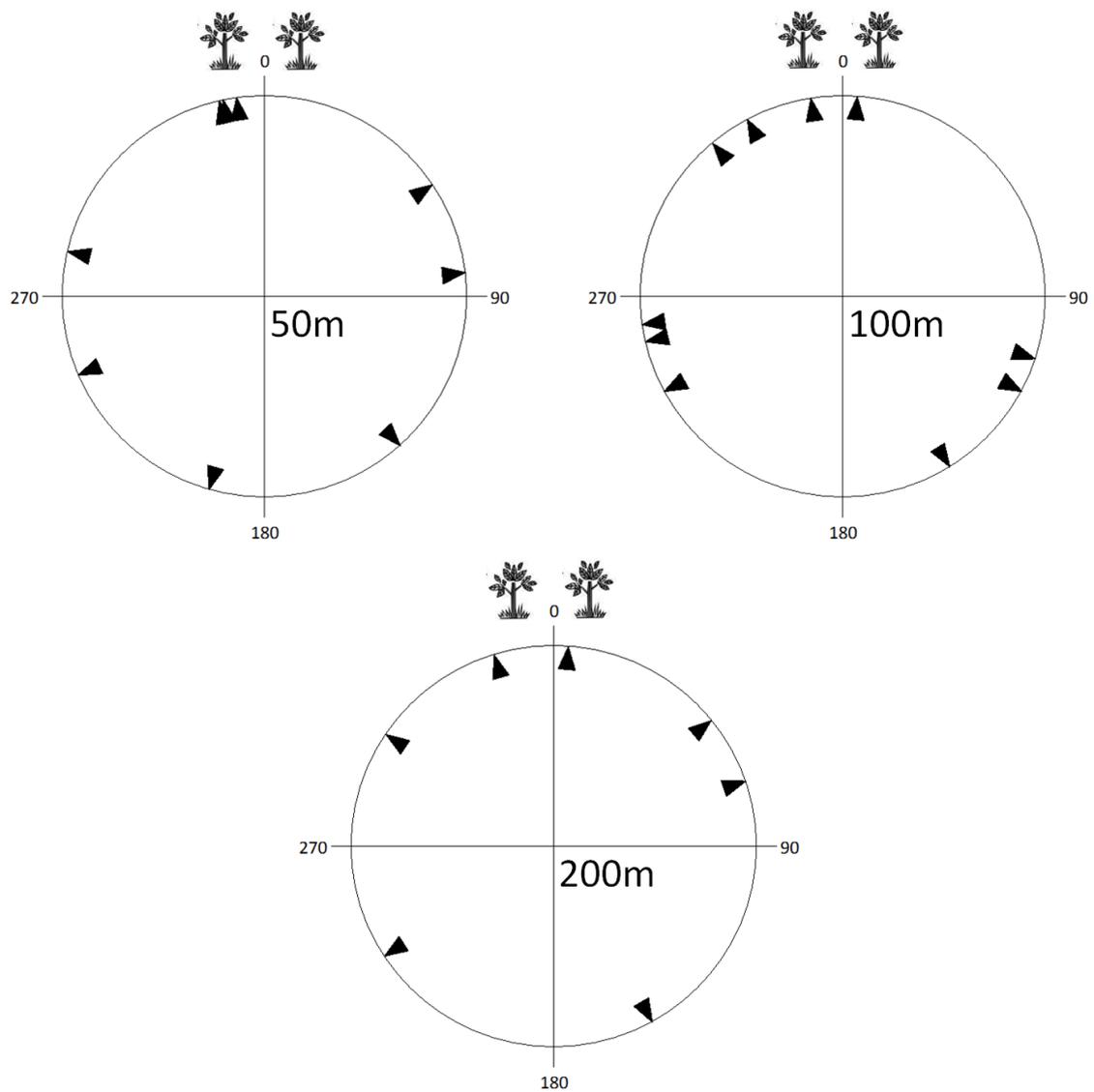


Figura 2.14. Orientações angulares dos indivíduos de *Didelphis aurita* liberados em matriz de pasto sujo a 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.

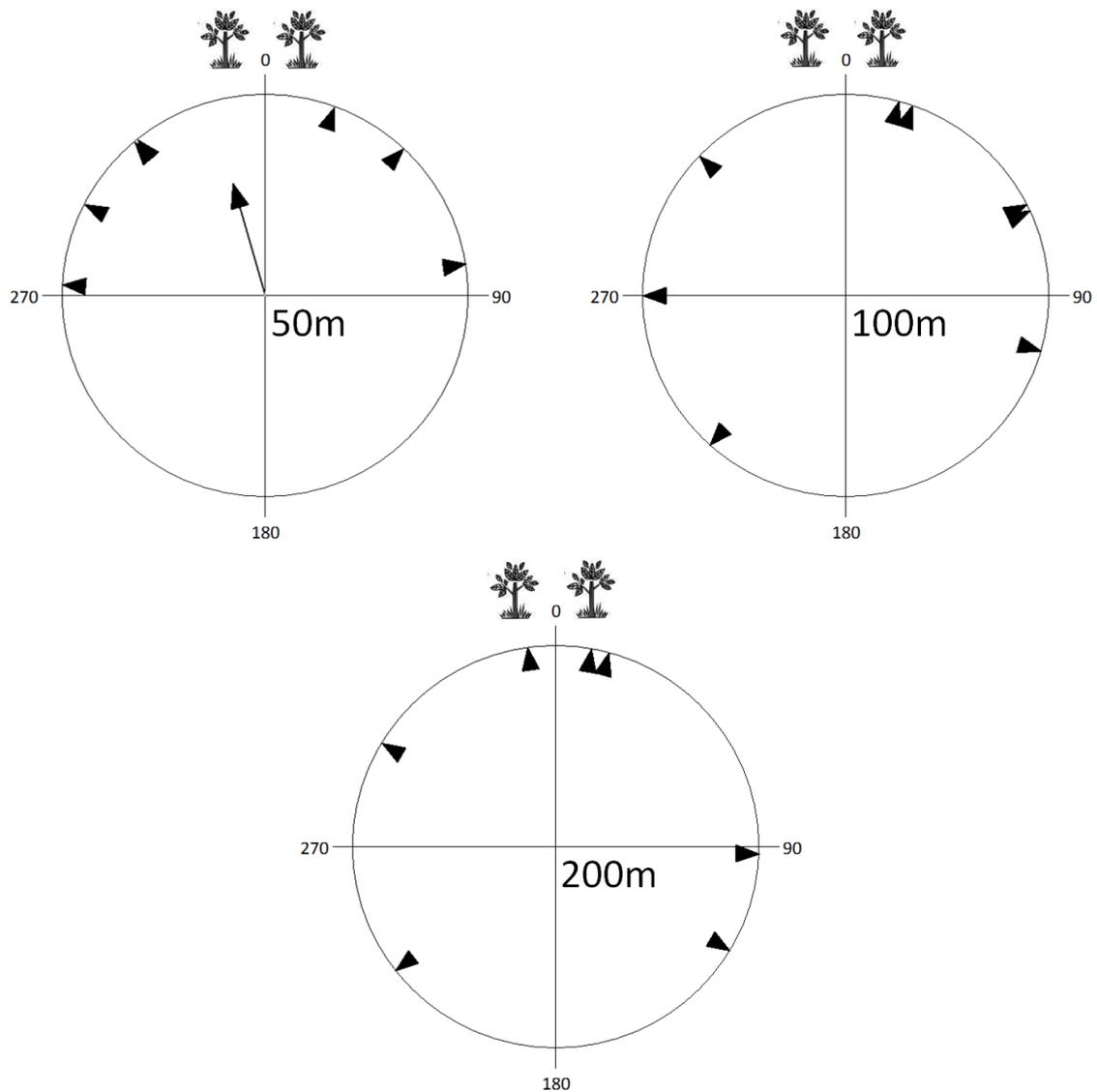


Figura 2.15. Orientações angulares dos indivíduos de *Philander frenatus* liberados em matriz de pasto sujo a 50m, 100m e 200m do fragmento florestal. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.

Diferenças de orientação entre os sexos

Não foi possível determinar diferenças nas distribuições de ângulos entre sexos nas duas espécies com o teste de Mardia-Watson-Wheeler, devido a um $N < 10$ machos de *D. aurita*, assim como de fêmeas de *P. frenatus*. Para *D. aurita*, a análise visual dos ângulos sugere não haver diferenças entre os sexos (Figura 2.16), sendo que a divergência angular foi similar entre os sexos (machos = $81,93 \pm 65,97$ [média \pm desvio padrão]; fêmeas = $85,46 \pm 51,73$; Monte Carlo $p = 0,90$). Para *P. frenatus*, fêmeas aparentemente tiveram melhor orientação que machos (Figura 2.17). Os valores de divergência angular foram menores do

que os dos machos para um valor de alfa de 0.10 (machos = $73,13 \pm 48,91$; fêmeas = $41,78 \pm 50,58$; Monte Carlo $p = 0,09$), como utilizado por Mech & Zollner (2002) para dados de divergência angular. Essa possível diferença entre os sexos não foi gerada por diferenças de peso ou distância de soltura, que foram similares entre machos e fêmeas.

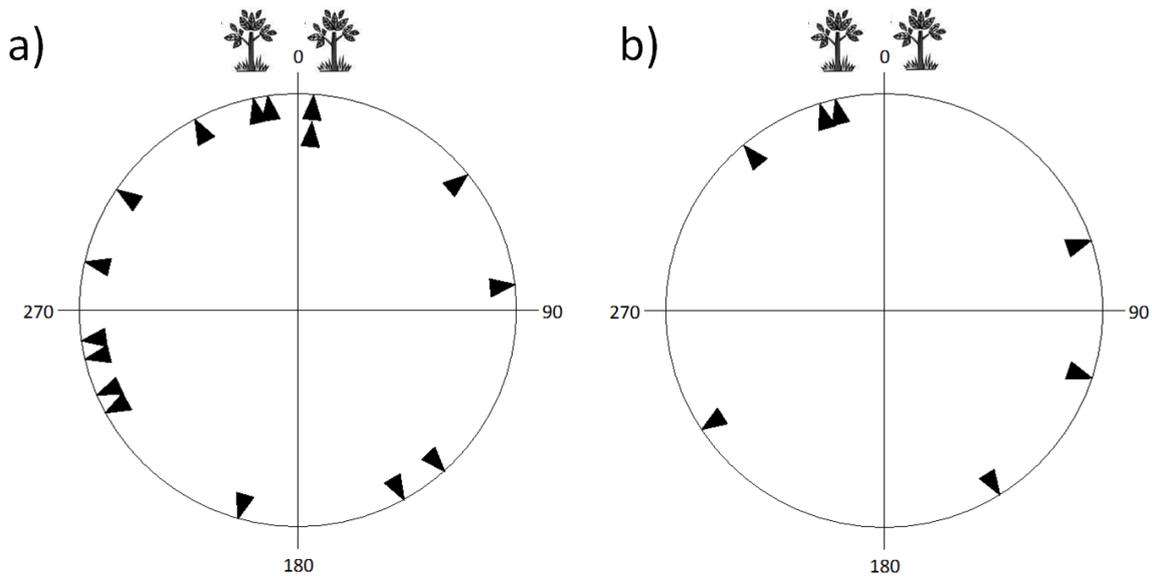


Figura 2.16. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de *Didelphis aurita* liberados em matriz de pasto sujo. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.

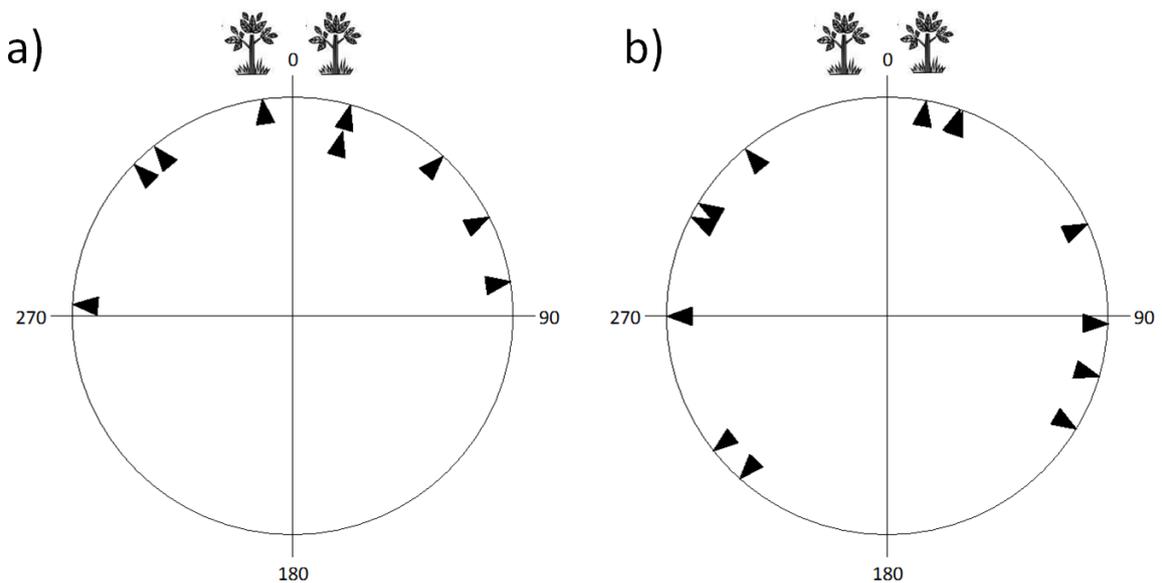


Figura 2.17. Orientações angulares de (a) fêmeas e (b) machos de *Philander frenatus* liberados em matriz de pasto sujo. Símbolos iguais aos da Figura 2.6.

Orientação pelo vento

Didelphis aurita não mostrou orientação significativa pelo vento quando todos os indivíduos foram agrupados na análise ($N = 20$; $u = 1,33$; $p = 0,09$). No entanto, houve orientação significativa quando apenas indivíduos soltos a 100m e 200m foram considerados ($N = 13$; $u = 1,70$; $p = 0,04$; Figura 1.18). *Philander frenatus* não se orientou significativamente pelo vento ($N = 16$; $u = -1,52$; $p = 0,93$) mesmo considerando-se apenas indivíduos soltos a 100m ou 200m ($N = 13$; $u = -1,12$; $p = 0,87$; Figura 2.19).

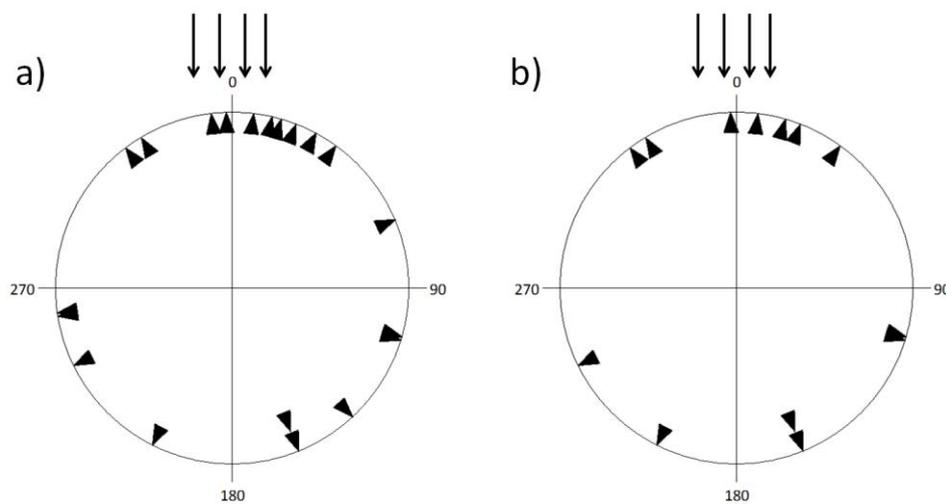


Figura 2.18. Orientação dos indivíduos de *Didelphis aurita* liberados em matriz de pasto sujo com relação à direção do vento. (a) todos os indivíduos; (b) indivíduos soltos a 100m e 200m. As setas indicam a direção prevalente do vento no momento da soltura.

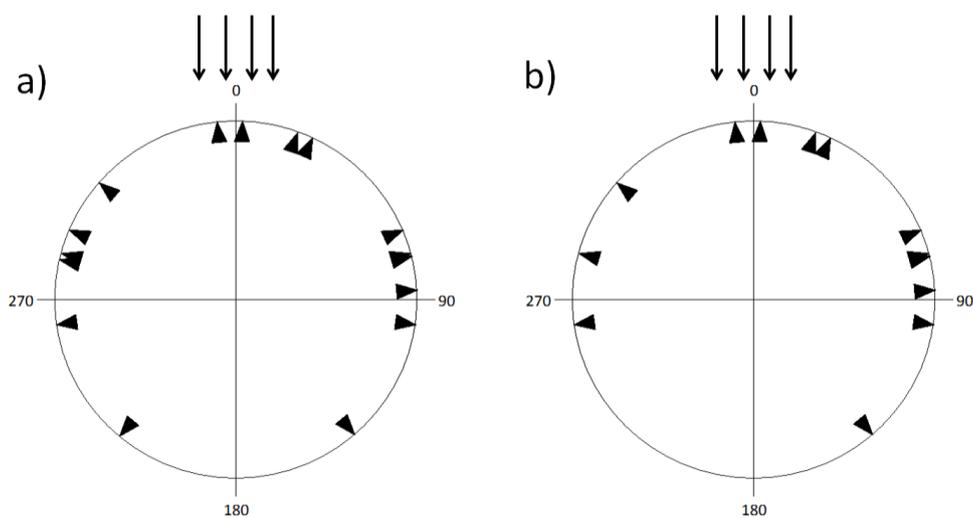


Figura 2.19. Orientação dos indivíduos de *Philander frenatus* liberados em matriz de pasto sujo com relação à direção do vento. (a) todos os indivíduos; (b) indivíduos soltos a 100m e 200m. As setas indicam a direção prevalente do vento no momento da soltura.

Orientação para o fragmento de origem

As duas espécies não se orientaram para o fragmento de origem (*D. aurita*: $N = 26$; $u = -1,31$; $p = 0,90$; *P. frenatus*: $N = 15$; $u = -1,733$; $p = 0,96$; Figura 2.20). No entanto, um indivíduo de *P. frenatus* liberado a 50m do fragmento retornou para o fragmento de captura, distante 1050m do ponto de soltura, sendo recapturado no mesmo ponto da captura inicial (Prevedello et al. submetido).

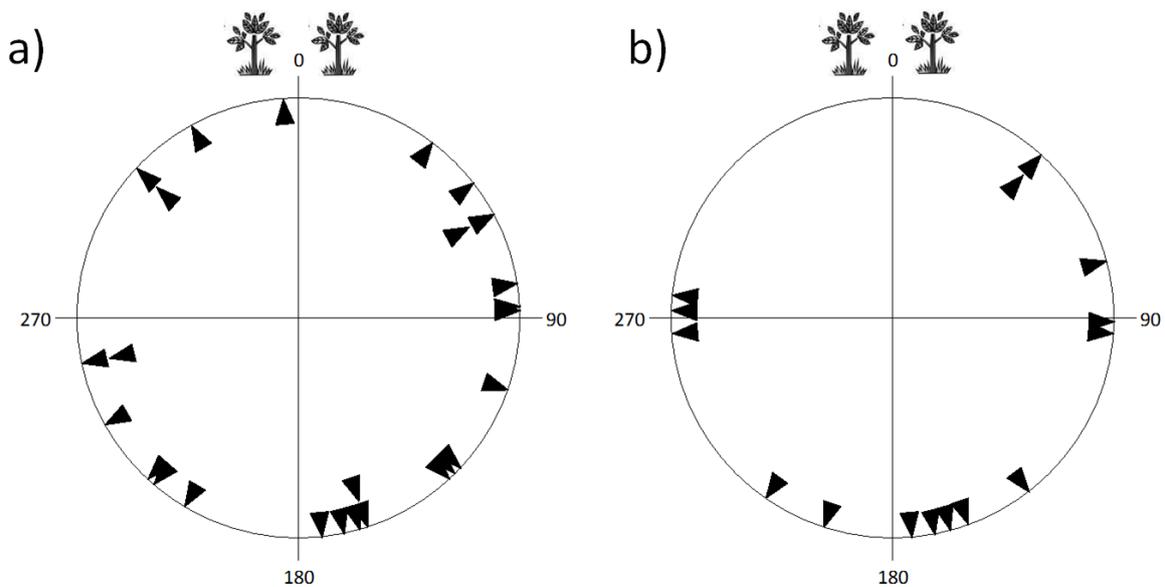


Figura 2.20. Orientação dos indivíduos de (a) *Didelphis aurita* e (b) *Philander frenatus* liberados em matriz de pasto sujo com relação ao fragmento onde foram capturados. As árvores indicam a direção do fragmento de origem dos indivíduos.

Fatores determinantes da orientação para o fragmento florestal

Para *D. aurita*, a obstrução vegetal e a direção do vento foram as principais variáveis determinando o grau de orientação dos indivíduos para o fragmento (Tabela 2.4). As duas variáveis apareceram sozinhas nos dois primeiros modelos, que foram os únicos com $\Delta i < 2$, além de aparecerem em alguns dos demais modelos. A obstrução teve um valor de importância relativamente alto ($\sum w_i = 0,50$), sendo que quanto maior a obstrução pior a orientação dos animais (coeficiente estimado padronizado [CEP] = 0,47). A direção do vento também teve valor de importância relativamente alto (0,45), sendo que quanto mais

proveniente da direção do fragmento, maior a orientação dos animais (CEP = 0,46). O modelo final (formado pelas médias dos parâmetros entre todos os modelos) explicou 23,2% da variação nos dados.

Tabela 2.4. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Didelphis aurita* (N = 19) em matriz de pasto sujo. A variável dependente foi a distância angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 2.2.

Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	R^2
Obstrução	3	209,376	0	0,196	0,21
Vento	3	209,707	0,33	0,166	0,19
Peso	3	211,608	2,232	0,064	0,11
Obstrução, Distância	4	211,904	2,528	0,055	0,24
Obstrução, Vento	4	211,973	2,596	0,053	0,23
Obstrução, Peso	4	212,047	2,671	0,051	0,23
Distância, Vento	4	212,052	2,675	0,051	0,23
Obstrução, Sexo	4	212,325	2,949	0,045	0,22

Para *P. frenatus*, o sexo foi a principal variável determinando a orientação dos indivíduos (Tabela 2.5). Essa variável esteve presente isoladamente no primeiro modelo, que foi o único com $\Delta_i < 2$, e também no segundo. O sexo teve um valor de importância alto (0,63), sendo que as fêmeas se orientaram melhor que os machos (CEP = 0,46). O peso não pode ser descartado como uma variável explicativa, pois esteve presente no segundo e terceiro modelos, mesmo tendo valor de importância baixo (0,28). Quanto maior o peso do indivíduo, maior foi o grau de orientação para o fragmento (CEP = -0,27). O modelo final explicou 30,5% da variação nos dados.

Tabela 2.5. Resultados da seleção de modelos explicativos da orientação de *Philander frenatus* (N =15) em matriz de pasto sujo. A variável dependente foi a distância angular. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 2.2.

Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	R²
Sexo	3	160,322	0	0,312	0,20
Sexo, Peso	4	162,483	2,162	0,106	0,28
Peso	3	163,074	2,752	0,079	0,03
Vento	3	163,293	2,972	0,071	0,02
Obstrução	3	163,431	3,110	0,066	0,01
Distância	3	163,542	3,220	0,062	0,00

DISCUSSÃO

Capacidade perceptual

Os poucos estudos que avaliaram o efeito da matriz sobre a capacidade perceptual relataram uma relação negativa entre a capacidade de detecção de habitat e a obstrução física da matriz (Zollner & Lima 1997; Schooley & Wiens 2003; Forero-Medina & Vieira no prelo). A capacidade do camundongo *Peromyscus leucopus* em detectar manchas de habitat foi maior em solo nu do que em plantações de soja (Zollner & Lima 1997), enquanto que a detecção de habitat pelo inseto hemíptero *Chelinidea vittiger* foi maior em matriz com capim baixo em relação ao capim alto (Schooley & Wiens 2003). Forero-Medina & Vieira (no prelo) constataram que a altura do pasto tem relação negativa com a orientação dos marsupiais *P. frenatus* e *M. paraguayanus*.

Corroborando esses resultados, houve diminuição da capacidade perceptual de *D. aurita* e *P. frenatus* em matrizes mais obstruídas. *Didelphis aurita* possui capacidade perceptual entre 200m e 300m em pasto limpo (Forero-Medina & Vieira no prelo), mas apenas entre 50m e 100m na matriz de aipim e parece não ser capaz de detectar o fragmento mesmo a 50m no pasto sujo. A capacidade perceptual de *P. frenatus* foi maior no pasto limpo (entre 100m e 200m; Forero-Medina & Vieira no prelo) do que no pasto sujo (entre 50m e 100m) e na matriz de aipim (entre 30m e 50m). Duas evidências sugerem que o pressuposto do experimento foi atendido nas diferentes matrizes, ou seja, os animais se orientaram para o fragmento quando o detectaram. Com exceção de *D. aurita* no pasto sujo, indivíduos orientados para o fragmento tiveram movimentos mais lineares que indivíduos não-orientados (Capítulo 3), demonstrando que se encaminham diretamente para o fragmento tão logo o detectam. Além disso, os animais se orientaram para o fragmento nas menores distâncias.

No pasto sujo *D. aurita* não se orientou em nenhuma das distâncias, o que sugere uma capacidade perceptual <50m. Esse resultado foi surpreendente visto que *P. frenatus*, que tem

menor tamanho corporal e capacidade perceptual em pasto limpo (Forero-Medina & Vieira no prelo) se orientou a 50m no pasto sujo. A hipótese mais plausível é que *D. aurita* seja de fato mais prejudicado pelo capim alto do que *P. frenatus* por usar o olfato como mecanismo primário de orientação, como sugerido por Forero-Medina & Vieira (no prelo). Uma alternativa seria que *D. aurita* perceba o pasto sujo como área adequada ao uso e não esteja motivado a se encaminhar para o fragmento. No entanto, se os animais estivessem forrageando na matriz ao invés de procurarem o fragmento, não seria esperado que a obstrução e o vento explicassem a orientação dos indivíduos, como ocorreu (discussão adiante em “Orientação para o fragmento na matriz de pasto sujo”).

Didelphis aurita possui maior capacidade perceptual que *P. frenatus* em matriz de pasto limpo e aipim, mas menor em matriz de pasto sujo. Isso demonstra que para estabelecer relações entre a capacidade perceptual e o tamanho do corpo (como em Mech & Zollner 2002 e Forero-Medina & Vieira no prelo) é necessário levar em conta o mecanismo de orientação de cada espécie e o tipo de matriz. Mech & Zollner (2002) reconhecem que as fórmulas propostas devem ser aplicadas somente à animais com orientação primariamente visual e em condições que maximizem a capacidade perceptual (habitats abertos). Uma sugestão para estudos futuros é a modificação das equações propostas por Mech & Zollner (2002) para prever a capacidade perceptual de espécies visualmente orientadas em diferentes tipos de matriz, incluindo como variável alguma medida de obstrução vegetal. Esta variável é fácil de ser obtida e permitiria modelar o efeito de diversos tipos de matriz sobre a conectividade funcional da paisagem, sem a necessidade de estudos detalhados em cada matriz.

Orientação para o fragmento de origem

O comportamento de retorno à área de vida (*homing behaviour*) foi registrado para várias espécies de mamíferos (e.g. Henshaw and Stephenson 1974; Ostfeld and Manson 1996), dentre os quais duas espécies de roedores neotropicais, *Proechimys roberti* (Alho, 1980) e *Akodon azarae* (Hodara and Busch, 2006). Os mecanismos do processo não são bem conhecidos, sendo possível, de maneira geral, que os animais retornem por movimentos aleatórios, por familiaridade com grandes áreas ou através de verdadeira navegação (Rogers 1988).

Os resultados do presente estudo não mostram evidências de comportamento de *homing* para *D. aurita* e *P. frenatus*. Da mesma forma, Forero-Medina & Vieira (no prelo) não detectaram indícios deste comportamento para as duas espécies além de *M. paraguayanus*, assim como estudos com roedores da América do Norte utilizando o mesmo método de amostragem (Zollner & Lima 1997; Zollner 2000). Esses resultados sugerem que não existe um mecanismo em curto prazo para identificar o lugar de origem, quando o animal se encontra em uma área de matriz distante mais de 1km do fragmento de origem.

No entanto, durante os experimentos foi possível registrar o comportamento de *homing* de um macho adulto (640g) de *P. frenatus* liberado no pasto sujo (Prevedello et al. submetido). O indivíduo foi liberado a 50m da borda do fragmento e voltou para o fragmento de origem distante 1050m em apenas três dias, sendo recapturado no mesmo ponto da captura inicial. Para retornar ao seu fragmento, o animal atravessou matrizes abertas (presumivelmente hostis), com predadores potenciais e obstáculos como o Rio Guapiaçu (com aproximadamente 10m largura). A hipótese mais provável é que o indivíduo já tinha experiência prévia com o local de soltura (Prevedello et al. submetido). Não se deve descartar a hipótese de que outros indivíduos utilizados nos experimentos tenham retornado para a área de origem, mas não tenham sido recapturados devido ao curto intervalo de amostragem de cada fragmento. Cabe ressaltar que o método utilizado no presente estudo é bastante limitado

para detectar comportamento de *homing*, devido a curta escala espaço-temporal de amostragem. O método de rádio-telemetria é o mais adequado para esse tipo de estudo.

Diferenças entre os sexos

Pires et al. (2002) observaram que machos de marsupiais neotropicais se movem mais frequentemente entre fragmentos do que fêmeas, o que poderia resultar de diferenças na capacidade perceptual entre os sexos. No caso de *D. aurita*, machos e fêmeas tiveram capacidades de orientação similares nos dois tipos de matriz estudados. Forero-Medina & Vieira (no prelo) relataram o mesmo resultado para a espécie em matriz de pasto limpo. Machos e fêmeas de alguns roedores americanos também apresentaram capacidades de orientação similares (Zollner & Lima 1997; Zollner 2000). Este resultado concorda com a frequência similar de movimentos entre fragmentos por machos e fêmeas de *D. aurita* reportada por Passamani (2003), que registrou movimentos de um indivíduo de cada sexo. No entanto, em Poço das Antas, RJ, apenas machos (quatro indivíduos) de *D. aurita* se movimentaram entre fragmentos (Pires et al. 2002), e em uma área próxima apenas um macho se moveu entre fragmentos (Carlos 2006). Assim, a capacidade perceptual provavelmente não é um fator determinante das diferenças de frequências de movimentos entre os sexos em *D. aurita*.

Para *P. frenatus* houve uma tendência das fêmeas se orientarem melhor que os machos em matriz de pasto sujo, o que não foi observado na matriz de aipim. No pasto limpo, também não houve diferença na orientação entre os sexos de *P. frenatus* (Forero-Medina & Vieira no prelo), mas é importante notar que os autores compararam apenas indivíduos orientados, ao passo que no presente estudo incluímos todos os indivíduos. Aparentemente, a maior orientação das fêmeas não resultou de questões metodológicas, uma vez que o peso, as distâncias de soltura e os valores de obstrução foram similares entre os sexos para os

indivíduos estudados. Esse padrão é congruente com os resultados de Pires et al. (2002), que relataram *P. frenatus* como a única espécie de marsupial com movimentos de fêmeas (dois indivíduos) entre fragmentos, em matriz similar ao pasto sujo. Isso suportaria a hipótese de que a capacidade de orientação é um determinante importante da frequência de movimentos entre fragmentos para *P.frenatus*. No entanto, Lira et al. (2007) reportaram visita à matriz por apenas uma fêmea entre as quatro estudadas, enquanto todos os quatro machos visitaram a matriz ou se moveram entre fragmentos, e Carlos (2006) reportou apenas um movimento de um macho de *P. frenatus* entre remanescentes. Machos e fêmeas de *P. frenatus* têm áreas de vida (Gentile et al. 1997) e extensão dos movimentos (Gentile & Cerqueira 1995) aparentemente similares. Novos estudos devem investigar com mais detalhe diferenças de orientação entre os sexos, para confirmar a existência desse padrão e (se for o caso) propor um mecanismo causal claro, inexistente até o momento.

Orientação para o fragmento na matriz de aipim

A orientação da linha de plantio é a principal variável determinando a orientação dos movimentos das duas espécies na matriz de aipim. Para *D. aurita*, essa variável foi a principal na seleção de modelos, e os testes *V* confirmaram que indivíduos liberados nas maiores distâncias (100m e 200m) direcionam seus movimentos pela linha de plantio. Para *P. frenatus*, a orientação bimodal pela linha de plantio foi detectada em todas as distâncias de soltura. Os modelos para esta espécie tiveram baixo poder explicativo pela impossibilidade de incluir adequadamente a orientação bimodal como uma variável preditora. A quantificação dos trajetos comprovou que as duas espécies se deslocam preferencialmente no sentido paralelo à plantação (Capítulo 3).

A tendência dos animais seguirem a direção das linhas de plantio foi observada qualitativamente em estudos com o camundongo *P. leucopus* (Zollner & Lima 1997; Rizkalla

& Swihart 2007). Algumas tartarugas exibem comportamento parecido, acompanhando elementos lineares da paisagem como valas, rios e estradas (e.g. Emlen 1969; Lemkau 1970). A navegação utilizando pistas topográficas (*landmarks*) é geralmente utilizada quando há familiaridade com a área (e.g. Downhower & Windsor 1971), mas é possível que em áreas desconhecidas os animais utilizem este tipo de navegação para ajustar a direção a cada passo. Essa estratégia permitiria que os animais mantivessem trajetórias mais lineares e menos redundantes, maximizando as chances de encontrar habitats adequados durante a dispersão (Zollner & Lima 1999a). No entanto, essa hipótese não teve apoio quando a tortuosidade dos movimentos foi analisada, sendo similar entre a matriz de aipim e o pasto limpo para *D. aurita* e *P. frenatus* (Capítulo 3). Assim, a tendência dos animais seguirem paralelamente à direção do plantio está provavelmente relacionada à maior facilidade de deslocamento, pois movimentos perpendiculares demandam subidas e descidas constantes das valas.

A obstrução também apareceu com uma variável importante para *D. aurita*, indicando de forma contra-intuitiva que locais mais obstruídos favorecem a orientação. Essa relação é devida ao fato de que animais soltos dentro dos canais (onde a obstrução é maior) provavelmente se orientaram melhor, em função simplesmente de seguirem a linha da plantação. A mesma relação foi observada para os indivíduos de *P. frenatus*, mas com importância menor nos modelos. A distância teve relação inversa com a orientação de *D. aurita*, sugerindo que apesar da orientação da espécie ser primariamente olfativa (ver abaixo), a visão também é importante.

Orientação para o fragmento na matriz de pasto sujo

A detecção de habitat por *D. aurita* em matriz de pasto sujo foi determinada principalmente pela obstrução da matriz e direção do vento. Quando o vento era proveniente do fragmento e a obstrução pequena, os animais se orientavam melhor para o fragmento.

Além disso, houve uma clara orientação bimodal dos indivíduos pelo vento (anemotaxia), assim como encontrado por Forero-Medina & Vieira (no prelo). Essas relações indicam que o mecanismo principal de orientação da espécie é o olfato, usado para rastrear moléculas odoríferas que podem advir do fragmento florestal, assim como reportado para alguns insetos (e.g. Murlis et al. 1992; Schooley & Wiens 2003) e roedores (Schooley & Branch 2005). Além disso, a anemotaxia pode estar sendo usada por *D. aurita* para manter uma trajetória mais linear (Schooley & Wiens 2003; Forero-Medina & Vieira no prelo), aumentando a eficiência na procura de habitat (Zollner & Lima 1999a). O pasto sujo prejudica substancialmente a orientação da espécie, pois a vegetação alta e densa forma barreiras que provavelmente minimizam o fluxo de odores e espalham o vento em diferentes direções, dificultando a navegação dos animais na matriz.

Desta forma, a capacidade perceptual de *D. aurita* pode ser considerada anisotrópica ou dependente do contexto (Olden et al. 2004), já que a direção prevalente do vento afetou o grau de orientação para o fragmento. A conectividade funcional da paisagem é potencialmente assimétrica para a espécie, podendo haver um fluxo direcional de dispersores entre dois fragmentos com entornos, tamanhos e qualidades similares (Schooley & Wiens 2003). Se a direção do vento muda constantemente em todas as direções, as medidas tradicionais de conectividade funcional são suficientes (e.g. Forero-Medina 2007). Se a direção de fluxo for mais restrita, no entanto, medidas de conectividade direcional devem ser empregadas, o que torna a modelagem mais complexa (Pe'er & Kramer-Schadt 2008).

Para *P. frenatus* no pasto sujo, o peso foi uma variável secundariamente determinante da orientação. Indivíduos maiores tiveram orientação melhor, como esperado para animais com orientação primariamente visual (Mech & Zollner 2002). Em matriz de pasto limpo, a altura do pasto e a distância do fragmento foram variáveis determinantes da orientação de *P. frenatus*, sugerindo um componente visual importante para a espécie (Forero-Medina &

Vieira no prelo). A ausência de orientação pelo vento e a redução da capacidade perceptual da espécie em matrizes mais obstruídas corroboram a hipótese de que a visão é o principal sentido usado por *P. frenatus* na procura de habitat, assim como sugerido para alguns roedores (Zollner & Lima 1997; Andreassen et al. 1998).

Implicações práticas dos resultados obtidos

Os resultados apresentados aqui permitem prever a influência de outros tipos de matriz na capacidade perceptual de marsupiais neotropicais. Outros tipos de plantação em linhas paralelas e com obstrução similar ao aipim (como por exemplo milho, café e cana) devem reduzir a capacidade perceptual de *D. aurita* e *P. frenatus* para <100m e <50m respectivamente. Matrizes com obstrução densa entre 0 e 1m de altura (como capoeiras e pastos abandonados) devem reduzir a capacidade perceptual de *D. aurita* e *P. frenatus* para <50m e <100m. Outras espécies com mecanismos de orientação similares aos de *D. aurita* e *P. frenatus* devem responder da mesma forma.

Em relação à capacidade de detecção de fragmentos florestais, matrizes com plantações e pastos abandonados são menos adequadas à dispersão que matrizes de pasto limpo. Esses resultados vão contra as evidências existentes na literatura de que matrizes mais complexas são mais permeáveis ao movimento (Capítulo 1). No entanto, é importante notar que o sucesso de dispersão não é determinado apenas pela capacidade perceptual, mas por fatores comportamentais e ambientais diversos (e.g. motivação para adentrar a matriz, risco de predação e possibilidades de forrageio; Lima & Dill 1990; Zollner & Lima 1999a; Zollner & Lima 2005), que podem diferir entre as matrizes e fogem ao escopo do presente estudo.

A redução da capacidade perceptual de *D. aurita* e *P. frenatus* nas matrizes de aipim e pasto sujo indica que a conectividade funcional na Bacia do Rio Macacu é ainda menor do que sugerido por Forero-Medina (2007). O autor modelou a conectividade utilizando

distâncias fixas - equivalentes às capacidades perceptuais das espécies em pasto limpo - para conectar fragmentos próximos. Os resultados indicaram uma baixa conectividade funcional para todas as espécies, sendo que apenas para *D. aurita* a paisagem estaria acima de um primeiro limiar de conectividade (180m). Se o tipo de matriz fosse incluído na análise, a conectividade seria ainda menor e todas as espécies estariam abaixo do primeiro limiar, pois as distâncias efetivas de ligação seriam reduzidas em 1/4 e >1/4 em plantações e capoeiras para *D. aurita* e em 1/3 e 1/2 para *P. frenatus*. Além disso, se a conectividade funcional para *D. aurita* for de fato direcional, o fluxo na paisagem pode ser ainda menor. Ainda que as espécies possam se mover por distâncias maiores que sua capacidade perceptual (Pires et al. 2002; Lira et al. 2007), esta é um bom indicativo de conectividade funcional pois o sucesso de dispersão de animais não-orientados é menor (Zollner & Lima 1999a).

Uma estratégia de manejo simples e de extrema importância é orientar cultivos em linha (e.g. aipim, café, milho, inhame, cana) no sentido perpendicular à borda dos fragmentos. Essa medida poderá aumentar a capacidade de detecção dos fragmentos pelos animais, além de conduzir indivíduos desorientados para os fragmentos, reduzindo o tempo de permanência destes na matriz.

CONCLUSÕES

- Houve redução da capacidade perceptual de *D. aurita* e *P. frenatus* em relação à matriz de pasto limpo, indicando que matrizes mais obstruídas reduzem a detecção de fragmentos florestais pelas duas espécies.
- *Didelphis aurita* tem maior capacidade perceptual que *P. frenatus* em matrizes de pasto limpo e aipim, mas menor em matriz de pasto sujo. Isso sugere que para estabelecer relações entre tamanho do corpo e capacidade perceptual é necessário considerar o tipo de matriz e o mecanismo de orientação primário de cada espécie.
- *Didelphis aurita* se orienta primariamente pelo vento (anemotaxia), enquanto *P. frenatus* utiliza principalmente referências visuais para a navegação. A orientação de *D. aurita* é significativamente reduzida no pasto sujo.
- A capacidade perceptual de *D. aurita* pode ser considerada anisotrópica, podendo resultar em conectividade da paisagem assimétrica para esta espécie. Essas características devem ser consideradas em modelagens de conectividade funcional.
- As duas espécies não mostraram tendências de orientação para o fragmento de origem, onde os indivíduos foram capturados.
- Na matriz de aipim, a direção das linhas de plantio é a principal variável determinando a orientação das duas espécies. Os animais direcionam seus movimentos paralelamente às linhas, o que permite manter trajetos menos tortuosos e redundantes.
- Houve tendência das fêmeas de *P. frenatus* se orientarem melhor que os machos no pasto sujo, o que não foi observado nas outras matrizes ou para *D. aurita*. A existência desse padrão e explicações para o mesmo devem ser investigadas em novos estudos.
- Uma estratégia de manejo simples e de extrema importância é orientar cultivos em linha no sentido perpendicular à borda dos fragmentos, aumentando assim o fluxo de indivíduos para os remanescentes de habitat.

CAPÍTULO 3

EFEITOS DA HETEROGENEIDADE DA MATRIZ SOBRE A TORTUOSIDADE DOS MOVIMENTOS DE MARSUPIAIS DA MATA ATLÂNTICA

INTRODUÇÃO

A habilidade de um organismo se mover entre manchas de habitat em paisagens fragmentadas é resultado da interação entre a sua biologia e a estrutura da paisagem (Goodwin & Fahrig 2002, Gardner & Gustafson 2004, Schooley & Wiens 2004). Diferentes espécies percebem e interagem de forma diferente com a heterogeneidade da paisagem, dependendo de características como o tamanho do corpo (With 1994, Mech & Zollner 2002, Bowne & White 2004) e a especificidade de habitat (Stouffer & Bierregaard 1995, Tischendorf et al. 2003). O comportamento de procura, em termos de tortuosidade e velocidade do movimento, também varia entre os organismos (Goheen et al. 2003, Bowne & White 2004, Doerr & Doerr 2004, 2005), determinando o sucesso de encontro das manchas (Zollner & Lima 1999, 2005, Walters 2007).

Por outro lado, a composição e configuração dos elementos da paisagem determinam a conectividade, que se refere à capacidade da paisagem de facilitar os fluxos biológicos (Gustafson & Gardner 1996, Goodwin & Fahrig 2002, Walters 2007). Ao longo das últimas décadas, muita ênfase foi dada ao papel do isolamento e configuração das manchas sobre a conectividade da paisagem (e.g. McIntyre & Wiens 1999, With et al. 1999), enquanto que a área entre elas (matriz) era considerada uniforme e ecologicamente irrelevante (Rodewald 2003, Manning et al. 2004, Murphy & Lovett Dust 2004, Kupfer et al. 2006). No entanto, um crescente número de estudos vem mostrando que a matriz não é homogênea, e que sua composição é um dos principais determinantes da dispersão dos animais na paisagem (Schooleey & Wiens 2004, Mazerolle & Desrochers 2005, Haynes & Cronin 2006, ver também Capítulo 1). Alguns tipos de matriz podem ser resistentes ao movimento e acarretar em baixa conectividade, enquanto outros podem ser menos resistentes e favorecer maior conectividade (Ricketts 2001, Mazerolle & Desrochers 2005).

O tipo de matriz influencia, entre outros, a velocidade do deslocamento, que pode ser avaliada pela forma do trajeto durante a procura de habitat (Bowne & White 2004, Doerr & Doerr 2004, 2005). De forma geral, trajetos mais lineares durante a travessia da matriz possibilitam percorrer em menos tempo certa distância ou área, reduzindo o tempo de permanência fora das manchas de habitat e o risco de mortalidade (Doerr & Doerr 2004, Haynes & Cronin 2006). Zollner & Lima (1999) demonstraram através de simulações que trajetos quase lineares são a estratégia mais eficiente para a dispersão entre manchas, e Nams (2006) sugeriu que trajetos orientados, resultantes da percepção das manchas pelos animais, podem resultar em sucesso ainda maior. Ambos os autores ressaltaram a escassez de dados empíricos sobre a tortuosidade dos movimentos em paisagens reais.

Poucos estudos avaliaram detalhadamente os trajetos dos animais na matriz durante a procura de habitat (Wiens et al. 1997, Bowne & White 2004, Caldwell & Nams 2006) e o efeito da heterogeneidade da matriz sobre o deslocamento (Haynes & Cronin 2003, Schooley & Wiens 2003, 2004, Stevens et al. 2004, Mazerolle & Desrochers 2005.). A maioria destes estudos foi realizada com insetos, que são de fácil manipulação e experimentação (Hunter 2002, ver Capítulo 1). Existem poucas informações sobre o comportamento de procura e o deslocamento de vertebrados na matriz, os quais possuem capacidade cognitiva mais complexa e podem possuir mecanismos de navegação diferentes (Lima & Zollner 1996). Essas informações são fundamentais para entender os efeitos do uso do solo pelo homem sobre a conectividade em paisagens fragmentadas.

OBJETIVOS

O objetivo deste capítulo foi determinar os efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a tortuosidade dos movimentos de três espécies de marsupiais neotropicais, *Didelphis aurita*, *Philander frenatus* e *Micoureus paraguayanus* (Didelphimorphia, Didelphidae). Os objetivos específicos foram:

1. Comparar a tortuosidade dos movimentos de *D. aurita*, *P. frenatus* e *M. paraguayanus* em matriz de pasto limpo;
2. Determinar o efeito de três tipos de matriz (pasto limpo, pasto sujo e plantações de aipim) sobre a tortuosidade dos movimentos de *P. frenatus* e *D. aurita*;
3. Avaliar o efeito da altura da vegetação no pasto limpo sobre a tortuosidade dos movimentos, e analisar se os indivíduos se deslocam seguindo a direção das linhas de plantio na matriz de aipim;
4. Determinar a importância do peso e sexo dos indivíduos e da percepção e distância do fragmento florestal sobre a tortuosidade dos movimentos.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies estudadas

Foram selecionadas para o estudo os marsupiais *Didelphis aurita*, *Philander frenatus* e *Micoureus paraguayanus*. Detalhes da biologia das duas primeiras espécies foram apresentados no Capítulo 2. *Micoureus paraguayanus* (Moojen 1943) é conhecida popularmente como “cuíca” (Figura 3.1) e ocorre no leste do Brasil, da Bahia até o Rio Grande do Sul, e no leste do Paraguai (Rossi et al. 2006). Possui hábito arborícola, utilizando principalmente o dossel das florestas (Vieira & Monteiro-Filho 2003, Prevedello et al. 2008), e dieta insetívora-onívora (Leite et al. 1996, Carvalho et al. 1999). As estimativas da área de vida da espécie variam de 0,8 a 10,9 ha (Pires & Fernandez 1999, Moraes Júnior & Chiarello 2005, Lira et al. 2007). Na região de Poço das Antas, Rio de Janeiro, *M. paraguayanus* apresentou uma frequência intermediária de movimentos entre fragmentos (1,2%) em relação às outras espécies de pequenos mamíferos, realizados exclusivamente por machos, caracterizando uma metapopulação atípica (Pires et al. 2002). O peso médio dos indivíduos na área do presente estudo foi de 112g. A capacidade perceptual da espécie em matriz de pasto limpo foi estimada entre 100m e 200m (Forero-Medina & Vieira no prelo).

Captura e liberação dos animais

Os marsupiais foram capturados em fragmentos florestais na Bacia do Rio Macacu, RJ, transportados para áreas distantes (>1km) do ponto de captura e liberados em áreas da matriz nas proximidades de fragmentos florestais. A soltura ocorreu em três tipos de matriz (pasto limpo, pasto sujo e aipim), a diferentes distâncias do fragmento, com a finalidade de estimar a capacidade perceptual das espécies. Maiores detalhes da área de estudo e métodos de captura e liberação dos marsupiais foram apresentados no Capítulo 2. Para a matriz de

pasto limpo foram utilizados os trajetos mapeados por Forero-Medina (2007), cujo protocolo foi o adotado no presente estudo para estimativa das capacidades perceptuais.



Figura 3.1. Cuíca *Micoureus paraguayanus*. Foto: Renato Affonso.

Os três tipos de matriz estudados oferecem diferentes condições ao deslocamento dos animais. A obstrução vegetacional à altura do solo (e presumivelmente a dificuldade de se deslocar) aumenta no sentido pasto limpo – plantação de aipim - pasto sujo (ver Figura 2.2, Capítulo 2). Além disso, a matriz de aipim apresenta terreno irregular, com valas profundas e lineares, que podem influenciar a direção e extensão dos movimentos dos animais (ver Figura 2.3, Capítulo 2). A altura do pasto limpo variou ao longo dos experimentos, devido ao pastoreio das áreas pelo gado.

O método utilizado neste estudo para estimar a capacidade perceptual (Capítulo 2) traz uma série de vantagens ao estudo dos movimentos dos animais na matriz. As condições do experimento permitiram padronizar entre os indivíduos a motivação dos deslocamentos (procura de abrigo) e conhecer se o movimento era orientado (para o fragmento) ou não (ver

Nams 2006). Cada indivíduo foi amostrado apenas uma vez, evitando tendências relacionadas ao aprendizado, e as solturas foram realizadas em horários similares igualando o risco de predação percebido pelos animais. Além disso, o espaçamento entre os indivíduos liberados no mesmo dia e entre estes e o pesquisador minimizou interferências nos movimentos.

O pressuposto central do estudo é que, nas condições do experimento, o movimento dos animais reflete apenas a procura de habitat (no caso, o fragmento florestal), e não outras atividades como forrageio e interações intraespecíficas. Como discutido no Capítulo 2, esse pressuposto parece válido para as três espécies nos três tipos de matriz estudados, dada a provável escassez de alimento, abrigo e outros marsupiais no entorno dos fragmentos. Assim, é possível assumir que a tortuosidade dos trajetos reflete o comportamento de busca de cada espécie, além do efeito da matriz sobre esse comportamento.

Rastreamento dos animais

O movimento dos animais foi estudado utilizando carretéis de rastreamento (Boonstra & Craine 1986). Este método permite avaliar em detalhes os trajetos individuais, e vem sendo usado em diversos estudos ecológicos com pequenos mamíferos (revisão em Delciellos et al. 2006). Para mapear cada trajeto, foram anotados a distância linear e o azimute de cada passo, definido como cada porção do trajeto compreendido entre dois pontos de mudança de direção (alterações $\geq 10^\circ$). Nas matrizes de aipim e pasto sujo, os trajetos foram mapeados por no máximo 90m, maior distância possível de rastreamento com base no tempo disponível em campo. No pasto limpo o rastreamento foi feito por até 170m. Em todos os casos, o mapeamento foi interrompido quando os animais saíram da plantação (na matriz de aipim) ou chegaram ao fragmento “alvo”. Os trajetos mapeados por Forero-Medina (2007) possuíam maior detalhamento (mudanças de direção $\geq 5^\circ$), o que exigiu a união de trechos do trajeto tornando as mudanças de direção $\geq 10^\circ$ para permitir comparação.

Determinação da tortuosidade dos trajetos individuais

Para analisar o efeito da matriz sobre os movimentos dos animais foi calculada a tortuosidade de cada trajeto, através do índice “dimensão fractal” (D-fractal; Dicke & Burrough 1988). Esse índice foi apontado como o mais adequado para estudos de movimentos em pequena escala de pequenos mamíferos, permitindo comparações intra- e interespecíficas (Doerr & Doerr 2004, Almeida 2007). Diversos estudos aplicaram este índice para analisar padrões de movimentação de mamíferos (e.g. Bascompte & Vilá 1997, Nams & Burgeois 2004, Nams 2005, Caldweel & Nams 2006, Almeida 2007).

O índice D-fractal é derivado da geometria fractal (Mandelbrot 1967). A geometria clássica atribui apenas dimensões inteiras (euclidianas) a figuras geométricas, sendo que o ponto tem dimensão 0, a linha dimensão 1, o plano dimensão 2 e um sólido dimensão 3. A geometria fractal, por outro lado, atribui dimensões não-inteiras (fracionárias) as figuras. Entre uma linha (dimensão 1) e um plano (dimensão 2), por exemplo, podem existir linhas mais ou menos tortuosas com dimensões intermediárias (por exemplo 1,35). No estudo de movimentos de animais usando o índice D-fractal, o que se busca justamente é saber a tortuosidade de um trajeto, que varia de $D = 1$ (trajeto perfeitamente linear) até $D = 2$ (trajeto tão tortuoso a ponto de cobrir um plano).

Uma das formas de calcular o índice D-fractal, que foi adotada neste estudo, é através do método dos divisores (Mandelbrot 1967). O divisor é uma “régua” de tamanho pré-determinado, colocado sucessivamente sobre partes do trajeto para medir seu comprimento. O método dos divisores consiste em medir o tamanho total do trajeto usando “réguas” de tamanhos diferentes. Quanto maior o tamanho da “régua”, menor é o tamanho total estimado do trajeto, pois mais detalhes (pequenas mudanças de direção) serão ignorados. Fazendo-se a regressão entre o logaritmo do tamanho estimado do trajeto sobre o logaritmo do tamanho da

“régua”, é obtido um valor de inclinação, que é subtraído de 1 resultando no valor de D-fractal. A inclinação da regressão varia de 0 (trajeto perfeitamente reto) a -1 (trajeto extremamente tortuoso), correspondendo a valores de D-fractal de 1 e 2.

A dimensão fractal de cada trajeto foi calculada no software Fractal v. 5.10 (disponível em <http://www.nsac.ns.ca/envsci/staff/vnams>), calculando o fractal médio (“*Fractal mean*”, Caldweel & Nams 2006). Foram utilizados nas análises apenas trajetos com no mínimo 30m de extensão. A correlação entre a tortuosidade e o tamanho do trajeto utilizando os dados dos três tipos de matriz não foi significativa em nenhuma das análises realizadas, o que torna os trajetos seguidos no pasto limpo por Forero-Medina (2007) comparáveis aos trajetos nos outros tipos de matriz.

Nas condições do estudo, diferenças na tortuosidade entre as espécies refletem diferenças no encontro de obstáculos – que variam com o tamanho do corpo - ou diferenças nos mecanismos intrínsecos de navegação (e.g. uso do olfato vs uso da visão). Como os animais se encontram em um ambiente hostil (matriz), o esperado é que tentem encontrar o habitat o mais rapidamente possível, dentro das condições impostas pela biologia de cada espécie e pelo tipo de matriz. Sendo assim, a tortuosidade do trajeto fornece uma boa indicação relativa do tempo gasto para percorrer certa distância ou cobrir certa área, durante a procura e chegada ao habitat. Quanto maior a tortuosidade, mais tempo o animal fica na matriz e maior o risco de mortalidade devido a predadores, estresse térmico e inanição (Zollner & Lima 1999).

Análise de dados

Normalidade dos dados

As medidas de tortuosidade seguiram a distribuição normal em 65% das categorias testadas ($P > 0,05$ para os testes de Shapiro-Wilk). Após transformar os dados para $\log(D-1)$,

como sugerido por Caldwell & Nams (2006) para o mesmo tipo de dados, 86% das categorias apresentaram dados com distribuição normal. Os dados originais e transformados apresentaram homogeneidade de variâncias em todos os testes realizados ($p > 0,05$ no teste de Levene). Assim, para todas as análises foram utilizados os dados transformados e testes paramétricos, realizados no software Statistica 7.0 (StatSoft, Inc.).

Diferenças nos movimentos de machos e fêmeas

Não houve diferença na tortuosidade dos movimentos de machos e fêmeas em nenhuma das espécies e tipos de matriz (teste t de Student bicaudal, $t < 1,50$; $p > 0,15$), mesmo controlando o efeito da orientação dos indivíduos para o fragmento ($t < 1,85$; $p > 0,09$). Assim, machos e fêmeas foram agrupados em todas as demais análises.

Seleção de modelos

Para investigar quais variáveis biológicas e ambientais determinam a tortuosidade dos movimentos na matriz, foi utilizada a análise de seleção de modelos através do Critério de Informação de Akaike (AIC; Anderson et al. 2000). Essa abordagem consiste na construção de vários modelos explicativos biologicamente coerentes, visando selecionar o modelo que melhor explique a “realidade”. A seleção é feita usando o critério AIC, cujo objetivo básico é achar um compromisso entre o ajuste do modelo e sua complexidade (Mac Nally 2000). O modelo com o menor valor de AIC é considerado o melhor modelo para os dados empíricos em questão (Anderson et al. 2000). Maiores detalhes do procedimento foram apresentados no Capítulo 2.

Essa abordagem permitiu reunir em uma única análise o tipo de matriz, a espécie, o peso, a distância do fragmento e a orientação dos indivíduos como variáveis explicativas da tortuosidade. Foram realizadas duas análises separadas, para investigar principalmente (i)

diferenças entre as espécies e (ii) diferenças entre os tipos de matriz. Na primeira análise, foi utilizado o conjunto de dados do pasto limpo com as três espécies, enquanto na segunda análise foram usados os dados dos três tipos de matriz, mas sem *M. paraguayanus* (cujos trajetos foram mapeados apenas no pasto limpo). Nos dois casos, foram incluídas como variáveis preditoras a espécie, o peso, a distância do fragmento e a orientação para o fragmento. A altura do pasto limpo, medida com trena no ponto de soltura, também foi incluída na primeira análise. Para cada modelo foram determinados os valores de AICc, Δ_i , w_i , e R^2 (veja Capítulo 2), calculados no software SAM 3.0 (Rangel et. al. 2006).

Análises posteriores

Para as variáveis apontadas como importantes na seleção de modelos, foram realizadas análises posteriores para entender em detalhes seus efeitos sobre a tortuosidade, usando testes estatísticos tradicionais. O teste *t* de Student (Zar 1999) foi utilizado para comparar a tortuosidade entre animais orientados para o fragmento e os não-orientados, de cada espécie em cada tipo de matriz. A classificação de cada indivíduo como orientado ou não-orientado para o fragmento baseou-se na significância do teste *V* (Zar 1999) aplicado aos primeiros 20m do trajeto individual, para determinar se a direção média correspondia à direção do fragmento (ver Capítulo 2 e Nams 2006).

Para testar diferenças na tortuosidade de cada espécie entre as matrizes, e entre as três espécies na matriz de pasto limpo, foram utilizadas análises de variância (ANOVAs) de um fator. Foram realizadas análises separadas para indivíduos orientados e não-orientados para o fragmento. As relações da tortuosidade com a altura do pasto limpo, com o tamanho do passo e com o peso dos indivíduos foram analisadas com correlações de Pearson (Zar 1999).

Uso das linhas de plantio na matriz de aipim

As plantações de aipim apresentam heterogeneidade de relevo e obstrução física, devido ao sistema de plantio em linhas. As valas entre as linhas de plantas fornecem canais desobstruídos ao movimento, que podem influenciar a direção e extensão dos deslocamentos dos animais (ver Figura 2.3, Capítulo 2). Para determinar se as características do terreno influenciam o movimento, cada passo do trajeto foi classificado durante o mapeamento como paralelo ou perpendicular à linha de plantio. No caso dos movimentos paralelos, foi anotado também se cada passo foi realizado dentro do canal ou entre os canais (junto aos pés de aipim). Para comparar o total de movimento paralelo e perpendicular em cada trajeto, assim como o total de movimento dentro da linha e entre linhas, foram utilizados testes *t* pareados (Zar 1999).

RESULTADOS

Foram obtidos no total 203 trajetos, sendo 80 de *D. aurita* (35 no pasto limpo, 24 na plantação de aipim, 21 no pasto sujo), 100 de *P. frenatus* (47 no pasto limpo, 37 na plantação de aipim, 16 no pasto sujo) e 23 de *M. paraguayanus* (todos no pasto limpo).

Movimentos na matriz de pasto limpo

Seleção de modelos

As principais variáveis explicando a tortuosidade dos movimentos no pasto limpo foram a orientação dos indivíduos para o fragmento, a altura do pasto e a espécie (Tabela 3.1). A orientação esteve presente em todos os 16 primeiros modelos, e naqueles em que esteve ausente, o valor de Δ_i foi extremamente alto (> 41). Essa variável teve o maior valor de importância possível ($\sum w_i = 1$), indicando que indivíduos orientados para o fragmento possuem trajetos menos tortuosos (coeficiente estimado padronizado [CEP]= -0,61). A altura do pasto esteve presente nos oito primeiro modelos e teve valor de importância alto (0,96). Quanto maior a altura do pasto, maior foi a tortuosidade dos movimentos (CEP = 0,22). A variável espécie apareceu no segundo modelo e ao todo em cinco dos primeiros nove modelos. O valor de importância ($\sum w_i$) foi de 0,43, sendo que a tortuosidade aumentou no sentido de *D. aurita* para *P. frenatus* para *M. paraguayanus* (CEP = -0,11). O peso esteve presente em três dos primeiros sete modelos, mas com valor de importância pequeno (0,29). O modelo final (formado pelas médias dos parâmetros entre todos os modelos) explicou 46,7% da variação nos dados.

Tabela 3.1. Seleção de modelos explicativos da tortuosidade dos movimentos de três espécies de marsupiais (*Didelphis aurita* [N = 35], *Philander frenatus* [N = 46] e *Micoureus paraguayanus* [N = 23]) em matriz de pasto limpo. As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. K = número de variáveis independentes mais dois, AICc = critério de informação de Akaike corrigido, Δ_i = AICci – AICc mínimo, w_i = peso de Akaike, R^2 = coeficiente de determinação do modelo.

Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	R^2
Orientação, Altura do pasto	4	35,074	0	0,290	0,46
Orientação, Altura do pasto, Espécie	5	35,652	0,579	0,217	0,47
Orientação, Altura do pasto, Peso	5	36,740	1,667	0,126	0,46
Orientação, Altura do pasto, Distância	5	37,276	2,202	0,097	0,46
Orientação, Altura do pasto, Espécie, Peso	6	37,590	2,517	0,082	0,47
Orientação, Altura do pasto, Espécie, Distância	6	37,676	2,602	0,079	0,47
Orientação, Altura do pasto, Distância, Peso	6	38,899	3,825	0,043	0,46

Efeitos da orientação dos indivíduos e diferenças entre as espécies

Para as três espécies, indivíduos orientados para o fragmento tiveram trajetos menos tortuosos que indivíduos não-orientados ($t > 3,65$; $p < 0,001$; Figura 3.2). Não houve diferenças na tortuosidade entre as três espécies considerando-se apenas os indivíduos orientados para o fragmento ($F = 0,12$; $p = 0,88$; Figura 3.2). Considerando-se apenas os não-orientados, houve diferenças entre as espécies ($F = 4,84$; $p = 0,01$). *Didelphis aurita* teve trajetos menos tortuosos que *P. frenatus* (teste de Tukey; $p = 0,05$) e *M. paraguayanus* ($p = 0,02$). Não houve diferenças significativas entre *P. frenatus* e *M. paraguayanus* ($p = 0,51$).

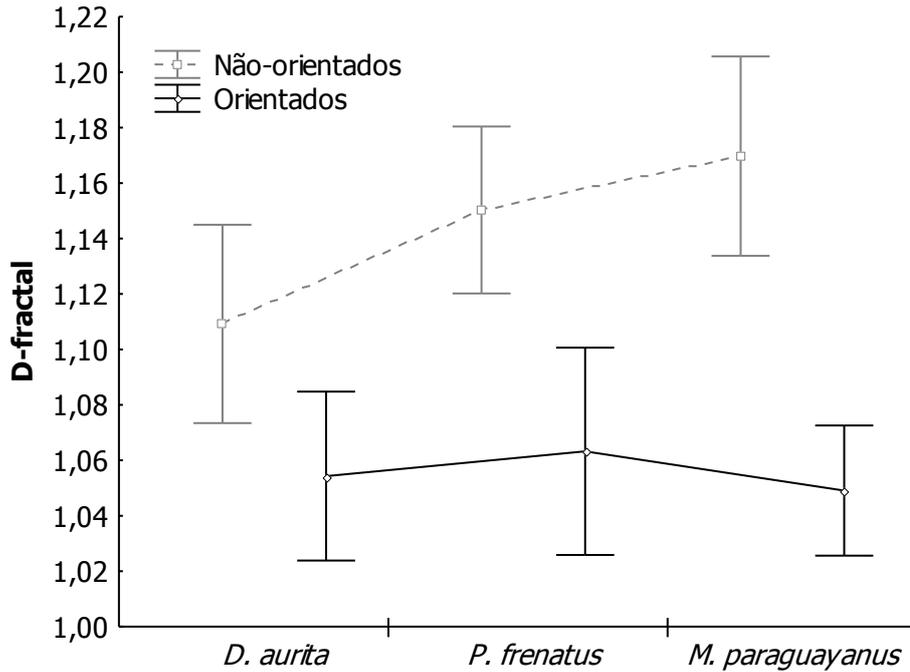


Figura 3.2. Médias e intervalos de confiança (95%) da tortuosidade dos movimentos (índice D-fractal) de indivíduos orientados para o fragmento e não-orientados de três espécies de marsupiais (*Didelphis aurita*, *Philander frenatus* e *Micoureus paraguayanus*), em matriz de pasto limpo. Maiores valores de D-fractal indicam trajetos mais tortuosos.

Efeitos da altura do pasto

A altura do pasto teve relação positiva com a tortuosidade para indivíduos orientados de *M. paraguayanus* ($r = 0,56$; $p = 0,05$) e não-orientados de *D. aurita* ($r = 0,63$; $p = 0,002$). Não houve tal correlação significativa para indivíduos não-orientados de *M. paraguayanus* ($r = 0,57$; $p = 0,08$), orientados de *D. aurita* ($r = -0,30$; $p = 0,28$), e tanto para orientados ($r = 0,25$; $p = 0,31$) quanto para não-orientados de *P. frenatus* ($r = 0,40$; $p = 0,10$).

Movimentos nos diferentes tipos de matriz

Seleção de modelos

Os principais determinantes da tortuosidade de *D. aurita* e *P. frenatus*, considerando os indivíduos liberados nas três matrizes, foram a orientação, o tipo de matriz e o peso dos indivíduos (Tabela 3.2). A orientação e o tipo de matriz tiveram o maior valor de importância

possível ($\sum w_i = 1$), sendo que os modelos que não incluíram uma das duas variáveis tiveram $\Delta_i > 19$. Indivíduos orientados para o fragmento tiveram trajetos menos tortuosos (CEP = -0,44). A tortuosidade aumentou no sentido pasto limpo < matriz de aipim < pasto sujo (CEP = -0,30). O peso apareceu nos quatro primeiros modelos, com valor de importância também alto ($\sum w_i = 0,88$), sendo que indivíduos maiores tiveram menor tortuosidade (CEP = -0,18). O modelo final explicou 31,6% da variação nos dados.

Tabela 3.2. Seleção de modelos explicativos da tortuosidade dos movimentos de marsupiais (*Didelphis aurita* [N = 80] e *Philander frenatus* [N = 100]) em diferentes tipos de matriz (pasto limpo, pasto sujo e plantação de aipim). As variáveis independentes que compõem cada modelo são indicadas na primeira coluna. Símbolos iguais aos da Tabela 3.1.

Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	R^2
Orientação, Matriz, Peso	5	59,568	0	0,442	0,31
Orientação, Matriz, Peso, Distância	6	61,310	1,742	0,185	0,32
Orientação, Matriz, Peso, Espécie	6	61,370	1,802	0,179	0,32
Orientação, Matriz, Peso, Espécie, Distância	7	63,011	3,443	0,079	0,32
Orientação, Matriz, Espécie	5	63,449	3,881	0,063	0,30
Orientação, Matriz, Espécie, Distância	6	65,286	5,718	0,025	0,30

Efeitos da orientação dos indivíduos e da heterogeneidade da matriz

Na matriz de aipim, indivíduos orientados tiveram trajetos menos tortuosos que indivíduos não-orientados, tanto para *P. frenatus* ($t = 2,71$; $p = 0,01$) quanto para *D. aurita* ($t = 2,14$; $p = 0,04$; Figura 3.3 e Figura 3.4). No pasto sujo, indivíduos orientados de *P. frenatus* tiveram trajetos menos tortuosos ($t = 2,13$; $p = 0,05$), mas a tortuosidade foi similar para os indivíduos de *D. aurita* ($t = 0,21$; $p = 0,83$).

Para *D. aurita*, a tortuosidade variou significativamente entre as matrizes apenas para os indivíduos orientados para o fragmento ($F = 6,96$; $p = 0,003$). Para os indivíduos não-orientados não houve diferença significativa ($F = 1,67$; $p = 0,20$; Figura 3.3). No caso dos indivíduos orientados, a tortuosidade foi menor no pasto limpo do que na matriz de aipim

(teste de Tukey; $p = 0,02$) e no pasto sujo ($p = 0,005$), mas não diferiu entre o pasto sujo e a matriz de aipim ($p = 0,69$).

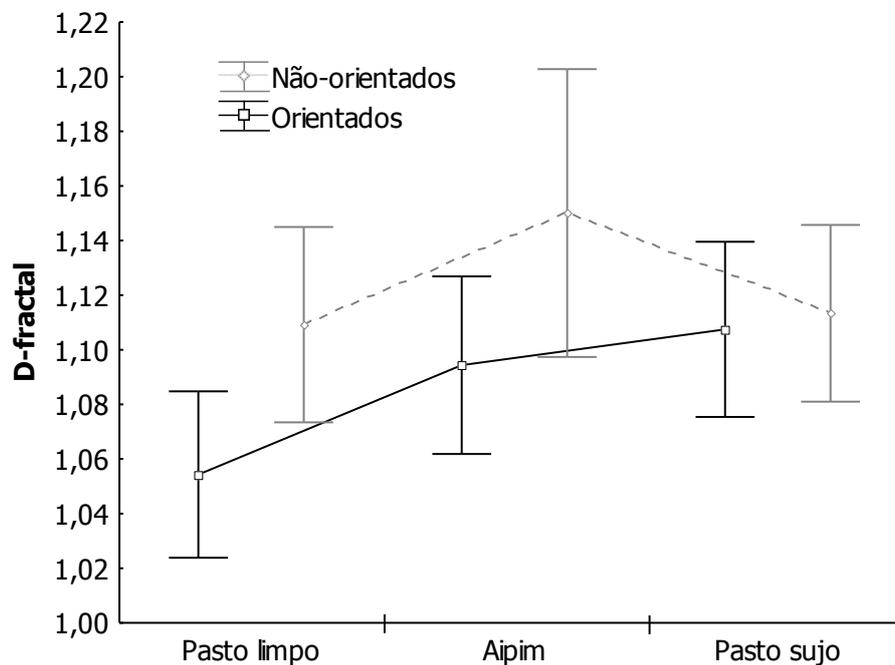


Figura 3.3. Médias e intervalos de confiança (95%) da tortuosidade dos movimentos (índice D-fractal) de indivíduos orientados para o fragmento e não-orientados de *Didelphis aurita* em matriz de pasto limpo, aipim e pasto sujo. Maiores valores de D-fractal indicam trajetos mais tortuosos.

Para *P. frenatus*, a tortuosidade variou entre as matrizes tanto para indivíduos orientados ($F = 5,39$; $p = 0,008$) quanto para não-orientados ($F = 3,52$; $p = 0,04$; Figura 3.4). Para os indivíduos orientados, a tortuosidade foi maior no pasto sujo que no pasto limpo (teste de Tukey; $p = 0,008$), mas não diferiu entre o pasto limpo e a matriz de aipim ($p = 0,13$) e entre a matriz de aipim e o pasto sujo ($p = 0,19$). Para os indivíduos não-orientados, a tortuosidade foi maior no pasto sujo do que no pasto limpo ($p = 0,04$) e no aipim ($p = 0,05$), mas foi similar entre o pasto limpo e aipim ($p = 0,99$).

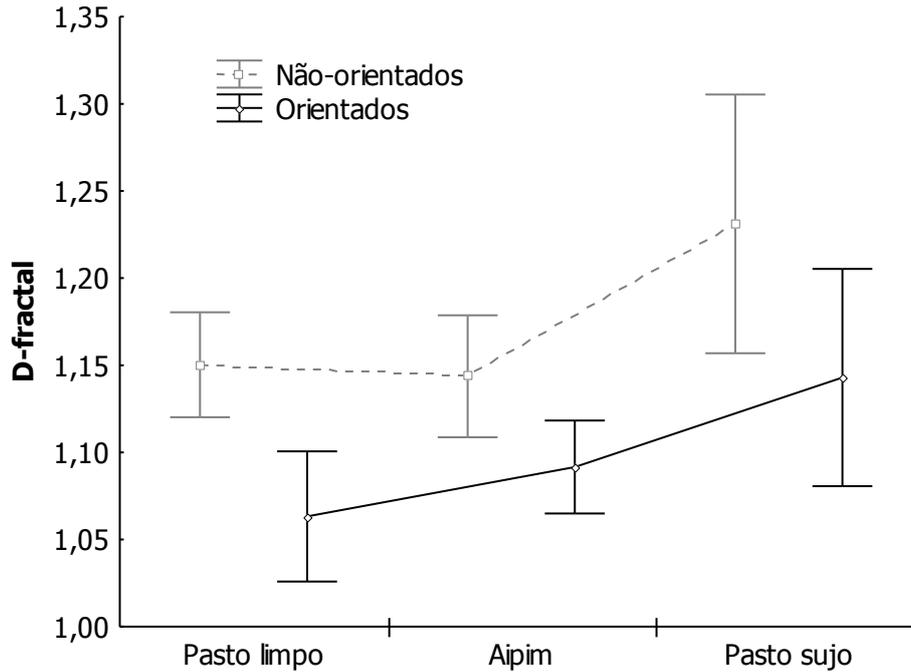


Figura 3.4. Médias e intervalos de confiança (95%) da tortuosidade dos movimentos (índice D-fractal) de indivíduos orientados para o fragmento e não-orientados de *Philander frenatus* em matriz de pasto limpo, aipim e pasto sujo. Maiores valores de D-fractal indicam trajetórias mais tortuosas.

O tipo de matriz influenciou a frequência de tamanhos do passo de *D. aurita* e *P. frenatus* de forma similar (Figura 3.5 e Figura 3.6). Para ambas, a distribuição de tamanho dos passos no pasto limpo foi mais uniforme do que nos outros dois tipos de matriz. Na matriz de aipim predominaram passos <2m, mas passos de até 5m foram observados em menor frequência. No pasto sujo a distribuição foi extremamente concentrada em passos pequenos (< 2m). O tamanho do passo teve correlação negativa com a tortuosidade para *D. aurita* (N = 80; $r = -0,33$; $p = 0,002$) e *P. frenatus* (N = 100; $r = -0,35$; $p < 0,001$).

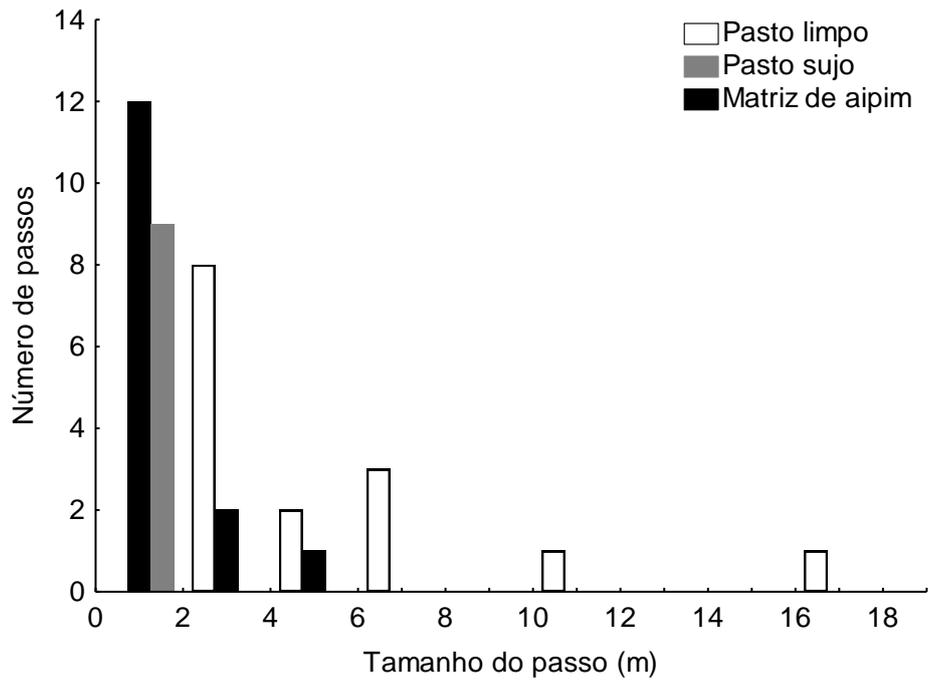


Figura 3.5. Histograma de frequência de tamanhos do passo de indivíduos orientados para o fragmento de *Didelphis aurita* em matriz de pasto limpo, aipim e pasto sujo.

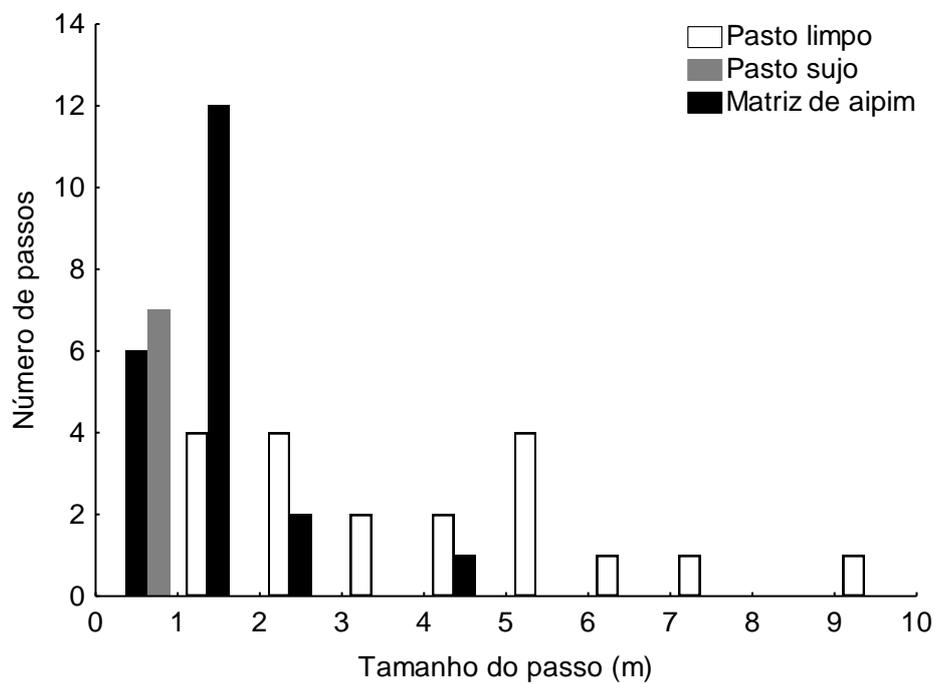


Figura 3.6. Histograma de frequência de tamanhos do passo de indivíduos orientados para o fragmento de *Philander frenatus* em matriz de pasto limpo, aipim e pasto sujo.

Efeitos do peso dos indivíduos

O peso teve correlação significativa com a tortuosidade somente para os indivíduos não-orientados de *D. aurita* na matriz de aipim ($r = -0,82$; $p = 0,006$). Houve uma correlação marginal para os indivíduos orientados de *P. frenatus* ($r = -0,38$; $p = 0,09$) e *D. aurita* ($r = -0,48$; $p = 0,07$) na matriz de aipim, e para indivíduos orientados de *P. frenatus* no pasto limpo ($r = -0,40$; $p = 0,08$). Nas demais análises não houve correlação significativa ($p > 0,12$).

Comparações entre Didelphis aurita e Philander frenatus

Na matriz de aipim, não houve diferença na tortuosidade entre *P. frenatus* e *D. aurita*, para indivíduos orientados ($t = 0,46$; $p = 0,64$) e não-orientados ($t = 0,17$; $p = 0,87$). No pasto sujo, indivíduos orientados das duas espécies também tiveram tortuosidade similar ($t = 1,04$; $p = 0,32$). No entanto, indivíduos não-orientados de *D. aurita* tiveram menor tortuosidade que os de *P. frenatus* ($t = 3,77$; $p = 0,001$).

Uso das linhas de plantio na matriz de aipim

Didelphis aurita e *P. frenatus* se movimentaram predominantemente no sentido paralelo à linha de plantio. Para *D. aurita*, o total de movimento paralelo foi maior tanto para indivíduos orientados para o fragmento ($N = 7$, $t = 10,32$, $p < 0,001$) quanto não-orientados ($N = 13$, $t = 2,946$, $p = 0,01$). Da mesma forma, para *P. frenatus*, o movimento foi predominantemente paralelo para indivíduos orientados ($N = 10$, $t = 3,55$, $p = 0,006$) e não-orientados ($N = 19$, $t = 5,15$, $p < 0,001$).

No caso de *P. frenatus*, o movimento paralelo à linha de plantio foi realizado predominantemente no interior das valas, tanto pelos indivíduos orientados para o fragmento ($N = 10$, $t = 3,00$, $p = 0,01$) quanto pelos não-orientados ($N = 19$, $t = 2,87$, $p = 0,01$). No caso de *D. aurita*, o deslocamento ocorreu em quantidade similar no interior das valas e na linha de

plântio, pelos indivíduos orientados ($N = 7$, $t = 0,88$, $p = 0,41$) e não-orientados ($N = 13$, $t = 0,42$, $p = 0,68$).

DISCUSSÃO

Detecção do fragmento florestal e tortuosidade

O principal determinante da tortuosidade dos movimentos na matriz foi a detecção do habitat (fragmento florestal). Para as três espécies, os indivíduos que perceberam o fragmento se encaminharam diretamente para ele, em trajetos quase lineares, atingindo rapidamente o habitat. Animais não-orientados, ao contrário, tiveram trajetos mais tortuosos por não terem um referencial fixo para corrigir a posição a cada passo. Esse padrão também foi observado para insetos (Conradt et al. 2000, Schultz & Crone 2001) e corrobora a hipótese de que a capacidade perceptual é determinante importante do sucesso de dispersão em paisagens heterogêneas (Lima & Zollner 1996, Zollner & Lima 1999, Pe'er & Kramer-Schadt 2008). O movimento direcionado dos animais reduz o tempo de permanência na matriz e, portanto, o risco de mortalidade durante a dispersão (Larsen & Boutin 1994, Bonnet et al. 1999, Zollner & Lima 1999, Smith & Batzli 2006).

A única exceção a esse padrão foi *D. aurita* no pasto sujo, onde a tortuosidade dos movimentos foi similar para indivíduos orientados e não-orientados. Como visto no Capítulo 2, a maior obstrução vegetal nesta matriz prejudicou substancialmente a orientação dos indivíduos para o fragmento, provavelmente devido à menor difusão de vento. No caso da tortuosidade dos movimentos, mesmo animais orientados parecem ter dificuldade de manter uma trajetória linear, provavelmente porque o capim alto espalha o vento e é uma barreira visual, ao contrário do pasto limpo.

Um resultado importante foi a tortuosidade similar de animais orientados para o fragmento das diferentes espécies, nos três tipos de matriz. Não houve diferenças mesmo entre *D. aurita* e *M. paraguayanus*, que diferem muito no tamanho corporal e hábito locomotor. Isso demonstra que o estímulo para se mover em direção ao fragmento é forte, sendo que os animais procuram manter uma trajetória linear em direção a ele. Por outro lado,

existiram diferenças claras entre os indivíduos não-orientados das três espécies. Estes indivíduos não seguem um estímulo forte como a percepção do fragmento, e por isso provavelmente evitam caminhos mais obstruídos, por exemplo circulando moitas de capim ao invés de atravessá-las. Como a interação com obstáculos depende da biologia (principalmente o tamanho corporal) da espécie, a tortuosidade acaba diferindo entre as espécies. A principal implicação é que as diferentes espécies apresentam a mesma habilidade para colonizar fragmentos próximos (dentro da sua capacidade perceptual), mas diferem na habilidade de cruzar matrizes mais extensas, como é discutido a seguir.

Diferenças de deslocamento entre as espécies na matriz

De forma geral, a tortuosidade dos movimentos dos indivíduos não-orientados aumentou no sentido *D. aurita* < *P. frenatus* < *M. paraguayanus*, o que concorda com a frequência de movimentos entre fragmentos de Mata Atlântica (19,4%, 7,5% e 1,2% respectivamente) reportados por Pires et al. (2002). Da mesma forma, Gentile & Cerqueira (1995) encontraram uma maior mobilidade e frequência de movimentos exploratórios de *D. aurita* em relação a *P. frenatus* (= *P. opossum*). Essa maior vagilidade de *D. aurita* é relacionada direta ou indiretamente ao seu maior tamanho corporal, como relatado em outros estudos (With 1994, Goheen et. al. 2003). No caso dos movimentos na matriz, *D. aurita* encontra menos obstáculos em seu caminho que as espécies menores, o que ocasiona menor número de mudanças de direção e menor tortuosidade dos movimentos.

É provável que a menor tortuosidade dos movimentos de *D. aurita* se deva também ao comportamento de anemotaxia da espécie, que usaria a direção do vento como pista para manter uma trajetória mais linear (Forero-Medina & Vieira no prelo, Capítulo 2). Houve menor tortuosidade de *D. aurita* em relação às outras espécies apenas no pasto limpo e no pasto sujo para os indivíduos não-orientados, que são justamente aqueles que se orientaram

pela direção do vento (Forero-Medina & Vieira no prelo, Capítulo 2). Para os indivíduos orientados a tortuosidade é igual entre as espécies, pois o estímulo é o mesmo (direção do fragmento). Na matriz de aipim *D. aurita* e *P. frenatus* têm tortuosidade similar, pois neste caso o vento não tem efeito na orientação (Capítulo 2), sendo a direção da plantação o principal estímulo determinante da direção e extensão dos movimentos.

A maior habilidade relativa de *D. aurita* na travessia da matriz não ocorreu em todos os tipos de matriz. Em pastos (limpo e sujo), *D. aurita* teve maior linearidade nos movimentos que as outras espécies, mas na matriz de aipim teve tortuosidade similar à de *P. frenatus*. Da mesma forma, *D. aurita* tem maior capacidade perceptual que as outras espécies em matriz de pasto limpo e aipim, mas menor que a de *P. frenatus* no pasto sujo (Forero-Medina & Vieira no prelo, Capítulo 2). Uma maior capacidade perceptual acarreta em movimento orientado em uma maior faixa de distâncias do fragmento, favorecendo a travessia mais rápida da matriz. Assim, modelagens relativas ao sucesso de dispersão de organismos entre fragmentos (e.g. Zollner & Lima 1999) devem incorporar medidas de heterogeneidade matriz para serem mais realistas, o que foi sugerido por vários estudos (e.g. Revilla et al. 2004, Bender & Fahrig 2005, Walters 2007).

Diferenças nos movimentos de machos e fêmeas na matriz

Não há evidências de diferenças na mobilidade de machos e fêmeas das três espécies nos três tipos de matriz, o que indica vagilidade similar na matriz durante a procura de habitat. Portanto, a tortuosidade dos movimentos não explica porque apenas machos de *M. paraguayanus* e *D. aurita* se moveram entre fragmentos em Poço das Antas, RJ (Pires et al. 2002), e porque machos de *P. frenatus* usaram a matriz mais frequentemente que as fêmeas na mesma localidade (Lira et al. 2007). Como também não houve diferenças na orientação de machos e fêmeas de *D. aurita* (Capítulo 2) e de *M. paraguayanus* (Forero-Medina & Vieira

no prelo), o padrão observado por Pires et al. (2002) resulta provavelmente de fatores sociais e comportamentais, como o possível territorialismo e maior filopatria das fêmeas em relação aos machos (Cáceres & Monteiro-Filho 2006, porém ver Fernandez et al. 2006).

Influência do peso dos indivíduos sobre os movimentos

Em termos de diferenças intra-específicas, o peso teve influência significativa na tortuosidade somente para *D. aurita* na matriz de aipim, sendo que quanto maior o peso maior foi a linearidade do trajeto. Isso se deve à maior amplitude de pesos dos indivíduos estudados nessa matriz em relação às outras (aipim = 145 – 1435g; pasto limpo = 365-1635g; pasto sujo = 405 – 1440g). Esse resultado, além das correlações marginalmente significativas para *P. frenatus* nas matrizes de aipim e pasto limpo, mostra que pode haver diferenças na locomoção de indivíduos da mesma espécie quando a variação de tamanhos é grande. O peso também apareceu como variável importante na seleção de modelos, devido às diferenças intra-específicas mencionadas acima e também às diferenças entre *D. aurita* e *P. frenatus*, que diferem muito no peso. No caso dos movimentos na matriz, o efeito do peso não reflete diferentes demandas energéticas (como em Vieira & Cunha 2008), mas sim diferenças na interação com obstáculos. Indivíduos menores enfrentam mais obstáculos em seu caminho, o que acarreta em mais frequentes mudanças de direção e maior tortuosidade dos movimentos.

Assim, é possível que para marsupiais neotropicais o sucesso de dispersão seja maior para indivíduos adultos, como observado em alguns estudos com outros grupos (e.g. Hoekstra & Fagan 1998, Sutherland et al. 2000). Concordando com essa hipótese, Pires et al. (2002) documentaram movimentos de três adultos e somente um jovem de *D. aurita*, e em *M. paraguaynus* somente dois adultos se moveram entre fragmentos. De forma similar, Passamani (2003) reportou movimentos de somente um adulto de *M. paraguaynus* (= *M. travassosi*), além de um adulto e um subadulto de *D.aurita*, enquanto Carlos (2006)

documentou um movimento de um adulto de *P. frenatus*. No entanto, para *P. frenatus* a frequência no estudo de Pires et al. (2002) foi similar (três jovens e dois adultos), indicando que o tamanho dos indivíduos não teve influência. Carlos (2006) também reportou o movimento de um jovem de *D. aurita*. Novos estudos devem atentar para essa questão suprindo a escassez de dados empíricos, a qual não permite que generalizações confiáveis sejam feitas no momento.

Heterogeneidade da matriz e tortuosidade

O tipo de matriz influenciou significativamente a tortuosidade dos movimentos de *D. aurita* e *P. frenatus*. Em geral, a resistência da matriz ao movimento aumentou no sentido pasto limpo → matriz de aipim → pasto sujo, tanto para *D. aurita* quanto para *P. frenatus*. Esse efeito foi mais claramente perceptível para os indivíduos orientados para o fragmento, cujas diferenças de tortuosidade refletem diretamente diferenças na interação com a estrutura da vegetação. No pasto limpo, a vegetação baixa oferece poucos obstáculos ao deslocamento, possibilitando trajetos mais lineares em direção ao fragmento. A maior tortuosidade nas outras matrizes reflete a maior taxa de encontros com obstáculos, como demonstrado pelos menores tamanhos de passo (ver Figuras 3.5 e 3.6). O efeito da heterogeneidade da matriz sobre o movimento animal foi documentado em outros estudos empíricos (Pither & Taylor 1998, Ricketts 2001, Goheen et al. 2003, Haynes & Cronin 2003, Selonen & Hanski 2004, Schooley & Wiens 2004, Stevens et al. 2004, Mazerolle & Desrochers 2005) e de simulação (Gustafson & Gardner 1996, Goodwin & Fahrig 2002, Chardon et al. 2003, Bender & Fahrig 2005, Walters 2007).

A altura da vegetação no pasto limpo influenciou a tortuosidade dos movimentos de *M. paraguayanus* e *D. aurita*, sendo que quanto maior a altura do capim maior foi a tortuosidade dos movimentos. Para *M. paraguayanus*, que tem tamanho corporal pequeno, um

pasto de 0,25cm de altura já parece ser uma barreira significativa ao movimento. Da mesma forma, Forero-Medina & Vieira (no prelo) observaram que a altura do pasto (em matriz de pasto limpo) tem relação negativa com a orientação da espécie para o fragmento. Para *D. aurita*, por outro lado, a altura do pasto limpo aumentou a tortuosidade apenas para os animais não-orientados. Uma vez que estes direcionam seus movimentos principalmente pelo vento (Forero-Medina & Vieira no prelo), é provável que o pasto mais alto minimize e espalhe o fluxo de odores, resultando em trajetos mais tortuosos (Schooley & Wiens 2003). No pasto sujo, a maior obstrução (que tem relação com a altura da vegetação) também prejudicou a orientação da espécie (Capítulo 2). Resultados similares foram obtidos com insetos hemípteros (Schooley & Wiens 2004), que tiveram maior tamanho do passo e deslocamento total em vegetação mais baixa. Para marsupiais neotropicais, portanto, pastos mais baixos podem permitir menor tortuosidade e maior velocidade de deslocamento durante a travessia da matriz.

Na matriz de aipim, os indivíduos de *D. aurita* e *P. frenatus* de fato se deslocam preferencialmente de forma paralela à linha de plantio (média de 68% do trajeto), como sugerido pela orientação dos indivíduos no Capítulo 2. A generalidade desses resultados é assegurada pela coleta dos dados em três plantações diferindo na orientação da linha de plantio relativa à direção do fragmento. Uma consequência importante é que esse padrão de deslocamento elimina diferenças de tortuosidade entre as espécies, detectadas nos outros dois tipos de matriz. Assim, nessa matriz *D. aurita* e *P. frenatus* possuem a mesma habilidade de deslocamento, pois a direção da linha de plantio é o que determina a direção e extensão de seus movimentos. O mesmo tipo de deslocamento seguindo linhas de plantio foi observado qualitativamente para roedores em plantações de soja (Zollner & Lima 1997) e milho (Rizkalla & Swihart 2007), podendo ser um padrão comportamental para pequenos mamíferos na matriz.

A tendência dos animais seguirem paralelamente à direção do plantio está provavelmente relacionada à maior facilidade de deslocamento. O movimento perpendicular diminui a velocidade e provavelmente demanda maior gasto de energia, pois exige constantes subidas e descidas pelas valas. A hipótese alternativa, de que os animais usariam esse comportamento como estratégia para manter uma trajetória mais linear (Emlen 1969, Lemkau 1970) não foi apoiada, pois os trajetos nesta matriz não foram mais lineares do que na matriz de pasto limpo. Isso ocorreu porque a obstrução é maior na matriz de aipim, o que acarreta numa taxa maior de mudanças de direção.

O deslocamento predominantemente paralelo sugere que plantações em linha (e.g. aipim, café, milho) devem ser estabelecidas perpendicularmente à borda de fragmentos florestais. Esta estratégia de manejo simples pode ser de grande importância para direcionar os animais para os fragmentos, aumentando o fluxo entre manchas e a conectividade funcional da paisagem.

CONCLUSÕES

- O principal determinante da tortuosidade dos movimentos na matriz foi a percepção do fragmento florestal. Animais orientados para o fragmento têm trajetos mais lineares e menos redundantes que animais não-orientados, levando menos tempo para percorrer certa distância.
- A única exceção a esse padrão foi *D. aurita* no pasto sujo, cuja vegetação densa acarreta maior tortuosidade mesmo para indivíduos orientados.
- Indivíduos orientados das três espécies têm tortuosidade similar, o que sugere uma habilidade similar para colonizar fragmentos próximos, localizados dentro da sua capacidade perceptual.
- No pasto limpo, a tortuosidade aumentou no sentido *D. aurita* → *P. frenatus* → *M. paraguayanus*, o que concorda com as frequências de movimentos entre fragmentos reportadas na literatura. A menor tortuosidade de *D. aurita* parece relacionada ao maior tamanho corporal e ao comportamento de anemotaxia.
- A habilidade relativa de deslocamento das espécies depende do tipo de matriz. *Didelphis aurita* possui maior vagilidade no pasto limpo e no pasto sujo, mas têm trajetos similares aos de *P. frenatus* na matriz de aipim.
- Não há evidências de diferenças na mobilidade de machos e fêmeas das três espécies nos três tipos de matriz.
- Indivíduos maiores de *D. aurita* tiveram trajetos mais lineares na matriz de aipim, mostrando que pode haver diferenças de mobilidade intra-específicas quando a variação de tamanhos corporal é grande.
- O tipo de matriz influenciou a tortuosidade dos movimentos de *D. aurita* e *P. frenatus*. De forma geral, a resistência ao movimento aumentou no sentido pasto limpo → matriz de aipim → pasto sujo, em concordância com o aumento da obstrução vegetal.

- A altura da vegetação no pasto limpo teve relação inversa com a tortuosidade dos movimentos de *M. paraguayanus* e *D. aurita*, mostrando que o pasto mais alto dificulta o deslocamento dos indivíduos.
- Foi comprovado que na matriz de aipim os animais seguem preferencialmente a direção da linha de plantio. Plantações em linha devem ser estabelecidas perpendicularmente à borda de fragmentos florestais como uma estratégia de manejo, possibilitando maior fluxo entre manchas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo é pioneiro na revisão dos efeitos da heterogeneidade da matriz sobre a biodiversidade, e na avaliação empírica desses efeitos sobre os deslocamentos de mamíferos na Mata Atlântica. Foi demonstrado que o tipo de matriz afeta diversos processos ecológicos em paisagens fragmentadas, incluindo a capacidade perceptual e o deslocamento de marsupiais neotropicais. Os resultados permitem apontar características estruturais da matriz que determinam sua permeabilidade, as quais podem ser manejadas de forma a aumentar a conectividade funcional da paisagem. Permitem também inferir sobre a habilidade relativa de diferentes espécies de marsupiais neotropicais de se mover pela matriz, durante a dispersão entre fragmentos.

De forma geral, a matriz de pasto limpo foi a mais adequada para a detecção dos fragmentos e deslocamento dos marsupiais, seguida pela matriz de aipim e pasto sujo. A menor obstrução vegetal do pasto limpo favorece a orientação e os deslocamentos dos animais, permitindo que estes atinjam rapidamente os fragmentos, reduzindo o tempo de permanência na matriz e o risco de mortalidade. Esse resultado discorda do padrão apontado no Capítulo 1, que sugeriu que matrizes mais complexas possibilitam maior conectividade funcional entre manchas de habitat. É necessário enfatizar que características não avaliadas no presente estudo, como risco de predação e disponibilidade de alimento, também devem diferir entre as matrizes e afetar o sucesso de dispersão. Plantações, por exemplo, podem ter mais recursos e oferecer maior proteção contra predadores, o que poderia motivar uma maior emigração e reduzir o risco de mortalidade. O presente estudo focou no deslocamento dos animais na matriz, que é apenas um dos três processos afetando a dispersão, a qual inclui também a emigração para a matriz e a colonização de novas manchas de habitat. Estudos futuros devem avaliar as taxas de emigração para diferentes tipos de matriz, e a colonização

de novos fragmentos pelos animais, para definir exatamente os tipos de matriz mais adequados à dispersão entre fragmentos na Mata Atlântica.

Didelphis aurita apresentou, de forma geral, maior capacidade perceptual e mobilidade que *Philander frenatus*, o que pode ser atribuído ao maior tamanho corporal e aparentemente também à orientação predominantemente olfativa. No entanto, essa maior habilidade relativa não se manteve para todos os tipos de matriz. Na matriz de aipim, por exemplo, a mobilidade das duas espécies foi similar, enquanto que na matriz de pasto sujo a orientação de *D. aurita* foi pior que a de *P. frenatus*. Isso demonstra que a habilidade relativa de travessia da matriz pelas espécies depende do tipo de matriz, assim como provavelmente o sucesso de dispersão, o que demanda incluir a heterogeneidade da matriz em estudos modelando a conectividade funcional das paisagens.

Os resultados do presente estudo sugerem que uma estratégia de manejo simples e de extrema importância para aumentar a conectividade funcional entre fragmentos de Mata Atlântica é orientar cultivos em linha (e.g. aipim, café, milho, inhame, cana) no sentido perpendicular à borda dos fragmentos. Essa medida irá aumentar a capacidade de detecção dos fragmentos pelos animais, além de conduzir indivíduos desorientados para os fragmentos, reduzindo o tempo de permanência e risco de mortalidade na matriz. Entrevistas com moradores na Bacia do Rio Macacu indicaram que a direção do plantio não é determinada por questões de acessibilidade ou características físicas do terreno, e sim de forma aleatória (no caso de plantações pequenas) ou seguindo o maior eixo do terreno (no caso de plantações grandes). Assim, parece viável conscientizar os produtores para estabelecerem plantios da forma sugerida acima, o que permitirá aumentar a conectividade funcional na paisagem.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aberg J, Jansson G, Swenson JE, Angelstam P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* 103:265-269
- Alho CJR. 1980. Homing ability in the wild rodent *Proechymys roberti* determined by radiotelemetry. *Revista Brasileira de Biologia* 40:91-94.
- Almeida PJAL. 2007. Dimensões fractais nos movimentos do gambá de orelha-preta, *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia-PPGE/UFRJ. Rio de Janeiro, 60pp
- Anderson DR, Burnham KP, Thompson WL. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64:912-923.
- Anderson J, Rowcliffe JM, Cowlishaw G. 2007. Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. *Biological Conservation* 135:212–222
- Andreassen HP, Bjørnbom E, Carlsen RG, Gundersen G, Gundersen H. 1998. Visual cues as determinants of perceptual range in root voles, *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica* 43:371–378.
- Andrén H, Delin A, Seiler, A. 1997. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Oikos* 80:193-196
- Antongiovanni M, Metzger JP. 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122:441–451
- Arnaud J. 2003. Metapopulation genetic structure and migration pathways in the land snail *Helix aspersa*: influence of landscape heterogeneity. *Landscape Ecology* 18:333–346
- Bach CE. 1988. Effects of host plant patch size on herbivore density: underlying mechanisms. *Ecology* 69:1103-1117

- Bascompte J, Vilà C. 1997. Fractals and search paths in mammals. *Landscape Ecology* 12:213-221.
- Baum K, Haynes KJ, Dilleuth FP, Cronin J. 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:2671-2676
- Bayne EM, Hobson KA. 1997. Comparing the effects of landscape fragmentation by forestry and agriculture on predation of artificial nests. *Conservation Biology* 11:1418–1429
- Beier P, Noss RF. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12:1241-1252.
- Bender DJ, Fahrig L. 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86(4):1023-1033
- Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79:517-533
- Bernardo LRR. 2008. A estrutura da comunidade de pequenos mamíferos e o uso humano no entorno de fragmentos de Mata Atlântica. Monografia em Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 48pg.
- Berry O, Tocher MD, Gleeson DM, Sarre SD. 2004. Effect of vegetation matrix on animal dispersal: genetic evidence from a study of endangered skinks. *Conservation Biology* 19:855–864
- Blaum N, Wichmann MC. 2007. Short-term transformation of matrix into hospitable habitat facilitates gene flow and mitigates fragmentation. *Journal of Animal Ecology* 76:1116–1127
- Bonnet X, Naulleau G, Shine R. 1999. The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation* 89:39-50.

- Bonvicino CR, Cerqueira R. 1996. Habitat use by small mammals of upper Araguaya River. *Revista Brasileira de Biologia* 56:761-767.
- Boonstra R, Craine TM. 1986. Natal nest location and small mammal tracking with a spool and line technique. *Canadian Journal of Zoology* 64:1034-1036.
- Bowne DR, White HR. 2004. Searching strategy of the painted turtle *Chrysemys picta* across spatial scales. *Animal Behaviour* 68:1401-1409.
- Brotons L, Herrando S, Martin J. 2004. Bird assemblages in forest fragments within Mediterranean mosaics created by wild fires. *Landscape Ecology* 19:663–675
- Brotons L, Mönkkönen M, Martin JL. 2003. Are fragments islands? Landscape context and density-area relationships in Boreal Forest birds. *American Naturalist* 162:343-357
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edition. Springer-Verlag, New York.
- Cabral DC, Fizon JT. 2004. Padrões socio-espaciais de desflorestamento e suas implicações para a fragmentação florestal: estudo de caso na Bacia do Rio Macacu, RJ. *Scientia Florestalis* 66:13-24.
- Cáceres NC. 2004. Diet of three didelphid marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) in southern Brazil. *Mammalian Biology* 69: 430-433.
- Cáceres NC, Monteiro-Filho ELA. 2006. Uso do espaço por marsupiais: Fatores influentes, comportamento e heterogeneidade espacial. *In: Cáceres, N. C. & Monteiro Filho, L. Os marsupiais do Brasil*. Editora UFMS, Campo Grande, MS, pp. 203-215.
- Caldwell IR, Nams VO. 2006. A compass without a map: tortuosity and orientation of eastern painted turtles (*Chrysemis picta picta*) released in unfamiliar territory. *Canadian Journal of Zoology* 84:1129–1137.

- Carlos HSA. 2006. Uso de corredores florestais e matriz de pasto por pequenos mamíferos em Mata Atlântica do estado do Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Carvalho FMV, Pinheiro PS, Fernandez FAZ, Nessimian JL. 1999. Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências* 1: 91-101.
- Castellon TD, Sieving KE. 2005. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology* 20:135–145
- Cerqueira R. 1985. The distribution of *Didelphis* in South America (Polipromata, Didelphidae). *Journal of Biogeography* 12: 135-145.
- Chardon JP, Adriansen F, Matthysen E. 2003. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.) *Landscape Ecology* 18:561–573
- Collinge SH, Palmer TM. 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands *Landscape Ecology* 17:647–656
- Conradt L, Bodsworth EJ, Roper TJ, Thomas CD. 2000. Non-random dispersal in the butterfly *Maniola jurtina*: implications for metapopulation models. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267, 1505-1570.
- Cook WM, Lane KT, Foster BL, Holt RD. 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5:619–623
- Cronin JT. 2003. Matrix heterogeneity and host-parasitoid interactions in space. *Ecology* 84:1506–1516
- Cronin JT. 2007. From population sources to sieves: the matrix alters host-parasitoid source-sink structure. *Ecology* 88:2966–2976

- Cunha AA, Vieira MV. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Zoology* 258:419-426.
- Cushman SA, McKelvey KS, Hayden J, Schwartz MK. 2006. Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *American Naturalist* 168:486-499
- Davis JD, Debinski DM, Danielson BJ. 2007. Local and landscape effects on the butterfly community in fragmented Midwest USA prairie habitats. *Landscape Ecology* 22:1341–1354
- Debinski, DM. 2006. Forest fragmentation and matrix effects: the matrix *does* matter. *Journal of Biogeography* 33:1971-1972.
- Delciellos AC, Loretto D, Vieira MV. 2006. Novos métodos no estudo da estratificação vertical de marsupiais neotropicais. *Oecologia Brasiliensis* 10: 135-156
- Denoël M, Lehmann A. 2006. Multi-scale effect of landscape processes and habitat quality on newt abundance: implications for conservation. *Biological Conservation* 130:495–504
- Desrochers A, Hanski IK, Selonen V. 2003. Siberian flying squirrel responses to high- and low-contrast forest edges. *Landscape Ecol* 18:543–552
- Dicke M, Burrough P. 1988. Using fractal dimensions for characterizing tortuosity of animal trails. *Physiological Entomology*, 13: 393-398
- Diekötter T, Haynes KJ, Mazeffa D, Crist TO. 2007. Direct and indirect effects of habitat area and matrix composition on species interactions among flower-visiting insects. *Oikos* 116:1588-1598
- Doerr VAJ, Doerr ED. 2004. Fractal analysis can explain individual variation in dispersal search paths. *Ecology* 85:1428–1438
- Doerr ED, Doerr VAJ. 2005. Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behavior. *Oecologia* 142:1-10

- Downhower JF, Windsor D. 1971. Use of landmarks in orientation by bank swallows. *BioScience* 21:570-572.
- Dunford W, Freemark K. 2004. Matrix matters: effects of surrounding land uses on forest birds near Ottawa, Canada. *Landscape Ecology* 20:497–511
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–175
- Emlen ST. 1969. Homing Ability and Orientation in the Painted Turtle *Chrysemys Picta Marginata*. *Behaviour* 33: 58-76.
- Emmons LH. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide, 2nd edition. University of Chicago Press, Chicago.
- Fagan WF, Calabrese JM. 2006. Quantifying connectivity: balancing metric performance with data requirements. In: Crooks KR, Sanjayan M (eds) *Connectivity conservation*, Cambridge University Press, New York, pp 297-317
- Fahrig L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100:65-74
- Fernandez FAZ, Pires A. 2006. Perspectivas para a sobrevivência dos marsupiais brasileiros em fragmentos florestais: o que sabemos e o que ainda precisamos aprender? *In: Cáceres, N. C. & Monteiro-Filho, E. L. A. Os marsupiais do Brasil*. Editora UFMS, Campo Grande, MS, pp. 191-201.
- Fernandez FAS, Pires AS, Carvalho FMV, Pinheiro PS, Leiner NO, Lira PK, Figueiredo MSL, Carlos HSA. 2006. Ecologia do marsupial *Micoureus demerarae* em fragmentos de Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro. In: Freitas, T.R.O., Vieira, E., Pacheco, S., Christoff, A. (Orgs), *Mamíferos do Brasil: Genética, Sistemática, Ecologia e Conservação*. Sociedade Brasileira de Mastozoologia, Porto Alegre, pp. 67-80.
- Ferreras P. 2001. Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx. *Biological Conservation* 100:125-136

- Fisher NI. 1993. Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press, New York.
- FitzGibbon SI, Putland DA, Goldizen AW. 2007. The importance of functional connectivity in the conservation of a ground-dwelling mammal in an urban Australian landscape. *Landscape Ecology* 22:1513–1525
- Fischer J, Fazey I, Briese R, Lindenmayer DB. 2005. Making the matrix matter: challenges in Australian grazing landscapes. *Biodiversity and Conservation* 14:561–578
- Forero-Medina G, Vieira MV. 2007. Método para estimar a capacidade perceptual e mecanismos de orientação em pequenos mamíferos. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia* 49:1-3.
- Forero-Medina G. 2007. Capacidade perceptual de pequenos mamíferos da mata atlântica e implicações para a conectividade funcional de uma paisagem fragmentada. Dissertação de Mestrado, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Forero-Medina G., Vieira MV. no prelo. Perception of a fragmented landscape by Neotropical marsupials: effects of body mass and environmental variables. *Journal of Tropical Ecology*.
- Forman RTT. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, Cambridge
- Freitas SR, Cerqueira R, Vieira MV. 2002. A device and standard variables to describe microhabitat structure of small mammals based on plant cover. *Revista Brasileira de Biologia* 62:795-800.
- Gentile R, Cerqueira R. 1995. Movement patterns of five species of small mammals in a Brazilian restinga. *Journal of Tropical Ecology* 11:671-677.
- Gentile R, D'Andrea PS, Cerqueira R. 1997. Home ranges of *Philander frenata* and *Akodon cursor* in a Brazilian Restinga (Coastal Shrubland). *Mastozoologia Neotropical* 4:105-112.

- Gillis EA, Nams VO. 1998. How red-backed voles find habitat patches. *Canadian Journal of Zoology* 76:791-794.
- Gobell J, Villard M. 2002. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *Oikos* 98:447–458
- Goheen JR, Swihart RK, Gehring TM, Miller MS. 2003. Forces structuring tree squirrel communities in landscapes fragmented by agriculture: species differences in perceptions of forest connectivity and carrying capacity. *Oikos* 102:95–103
- Goodwin BJ, Fahrig L. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* 99:552–570
- Grundel R, Pavlovic NB. 2007. Resource availability, matrix quality, microclimate, and spatial pattern as predictors of patch use by the Karner blue butterfly. *Biological Conservation* 135:135–144
- Guadagnin DL, Maltchik L. 2007. Habitat and landscape factors associated with neotropical waterbird occurrence and richness in wetland fragments. *Biodiversity and Conservation* 16:1231–1244
- Gustafson EJ, Gardner RH. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77:94-107
- Haila Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12:321–333
- Hamer TL, Flather CH, Noon BR. 2006. Factors associated with grassland bird species richness: the relative roles of grassland area, landscape structure, and prey. *Landscape Ecology* 21:569–583
- Hanski I, Gilpin M. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego

- Harvey CA, Medina A, Sánchez DM, Vílchez S, Hernández B, Saenz JC, Maes JM, Casanoves F, Sinclair FL. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16:1986-1999
- Haynes KJ, Cronin JT. 2003. Matrix composition affects the spatial ecology of a prairie planthopper. *Ecology* 84:2856–2866
- Haynes KJ, Cronin JT. 2006. Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscape matrix. *Oikos* 113:43-54
- Haynes KJ, Dilleuth FP, Anderson BJ, Hakes AS, Jackson HB, Jackson SE, Cronin JT. 2007a. Landscape context outweighs local habitat quality in its effects on herbivore dispersal and distribution. *Oecologia* 151:431–441
- Haynes KJ, Diekötter T, Crist TO. 2007b. Resource complementation and the response of an insect herbivore to habitat area and fragmentation. *Oecologia* 153:511–520
- Hein S, Gombert J, Hovestadt T, Poethke H. 2003. Movement patterns of the bush cricket *Platycleis albopunctata* in different types of habitat: matrix is not always matrix. *Ecological Entomology* 28:432–438
- Henshaw R, Stephenson O. 1974. Homing in the gray wolf (*Canus lupus*). *Journal of Mammology* 55:234-237.
- Hinsley SA, Bellamy PE, Newton I, Sparks TH. 1995. Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments. *Journal of Avian Biology* 26: 94-104
- Hodara K, Busch M. 2006. Return to preferred habitats (edges) as a function of distance in *Akodon azarae* (Rodentia, Muridae) in cropfield-edge systems of central Argentina. *Journal of Ethology* 24:141–145.

- Hodgson P, French K, Major RE. 2007. Avian movement across abrupt ecological edges: differential responses to housing density in an urban matrix. *Landscape Urban Planning* 79: 266–272
- Hoekstra HE, Fagan WF 1998. Body size, dispersal ability and compositional disharmony: the carnivore-dominated fauna of the Kuril Islands. *Diversity and Distributions* 4:135-149.
- Holmquist JG. 1998. Permeability of patch boundaries to benthic invertebrates: influences of boundary contrast, light level, and faunal density and mobility. *Oikos* 81:558-566
- Hunter MK. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4:159-166
- Joly P, Miaud C, Lehmann A, Grolet O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15:239-248
- Jonsen ID, Bouchier RS, Roland J. 2001. The influence of matrix habitat on *Aphthona flea* beetle immigration to leafy spurge patches. *Oecologia* 127:287–294
- Jonsen ID, Bouchier RS, Roland J. 2007. Effect of matrix habitat on the spread of flea beetle introductions for biological control of leafy spurge. *Landscape Ecology* 22:883–896
- Kareiva P. 1985. Finding and losing host plants by *Phyllotreta*: patch size and surrounding habitat. *Ecology* 66:1809-1816
- Keyser AJ. 2002. Nest predation in fragmented forests: landscape matrix by distance from edge interactions. *Wilson Bulletin* 114:186–191
- Kindvall O. 1999. Dispersal in a metapopulation of the Bush Cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Animal Ecology* 68:172-185
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T. 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* 30:889-900

- Kuussaari M, Nieminen M, Hanski I. 1996. An experimental study of migration in the Glanville Fritillary Butterfly *Melitaea cinxia*.). Journal of Animal Ecology 65:791-801
- Larsen KW, Boutin S. 1994. Movements, survival, and settlement of Red Squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. Ecology 75:214-223.
- Laurance WF. 2008. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. Biological Conservation 141:1731-1744
- Leite YLR, Costa LP, Stallings JR. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic Forest reserve. Journal of Tropical Ecology 12: 435-440.
- Lemkau, P. J. 1970. Movements of the Box Turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus) in unfamiliar territory. Copeia 197:781-783
- Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology 68:619-640.
- Lima SL, Zollner PA. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. Trends in Ecology and Evolution 11:131-135.
- Lira PK, Fernandez FAS, Carlos HSA, Curzio PL. 2007. Use of a fragmented landscape by three species of opossum in south-eastern Brazil. Journal of Tropical Ecology 23:427-435.
- Lomolino MV, Smith GA. 2003. Prairie dog towns as islands: applications of island biogeography and landscape ecology for conserving nonvolant terrestrial vertebrates. Global Ecology and Biogeography 12:275–286
- Lovett-Doust J, Kuntz K. 2001. Land ownership and other landscape-level effects on biodiversity in southern Ontario's Niagara Escarpment Biosphere Reserve, Canada. Landscape Ecology 16:743–755
- Lovett-Doust J, Biernacki M, Page R, Chan M, Natgunarajah R, Timis G. 2003. Effects of land ownership and landscape-level factors on rare-species richness in natural areas of southern Ontario, Canada. Landscape Ecology 18:621–633

- López-Barrera F, Manson RH, González-Espinosa M, Newton AC. 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology* 22:189–203
- Macedo J, Loretto D, Vieira MV, Cerqueira R. 2006. Classes de desenvolvimento em marsupiais: um método para animais vivos. *Mastozoologia Neotropical* 13:133-136.
- Mac Nally R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation* 9:655-671.
- Mandelbrot B. 1967. How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension. *Science*, 156: 636-638.
- Manning AD, Lindenmayer DB, Nix HA. 2004. Continua and umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104:621-628
- Mazerolle MJ, Desrochers A. 2005. Landscape resistance to frog movements. *Canadian Journal of Zoology* 83:455–464
- McIntyre S, Hobbs RJ. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13:1282-1292
- McIntyre NE, Wiens JA. 1999. How does habitat patch size affect animal movement? An experiment with darkling beetles. *Ecology* 80:2261-2270.
- Mech, S. G. & Zollner, P. A. 2002. Using body size to predict perceptual range. *Oikos* 98:47-52.
- Mesquita RCG, Delamônica P, Laurance WF. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91:129-134

- Moilanen A, Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79:2503-2515
- Moraes Júnior EA, Chiarello AG. 2005a. A radio tracking study of home range and movements of the marsupial *Micoureus demerarae* (Thomas) (Mammalia, Didelphidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 22:85-91.
- Moura MC, Caparelli AC, Freitas SR, Vieira MV. 2005. Scale- dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic Forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21: 337-342.
- Murlis J, Elkinton JS, Card RT. 1992. Odor plumes and how insects use them. *Annual Review of Entomology* 37:505-32.
- Nams VO. 2005. Using animal movement paths to measure response to spatial scale. *Oecologia*, 143: 179-188.
- Nams VO. 2006. Detecting oriented movement of animals. *Animal Behaviour* 72:1197-1203.
- Nams, V.O. And M. Bourgeois. 2004. Using fractal analysis to measure habitat use at different spatial scales: an example with marten. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1738-1747.
- Nunes MFC, Galetti M. 2007. Use of forest fragments by blue-winged macaws (*Primolius maracana*) within a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 16:953–967
- Olden JD, Schooley RL, Monroe JB, Poff NL. 2004. Context-dependent perceptual range and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology* 73:1190–1194.
- Olifiers N. 2002. Efeitos da fragmentação florestal e estrutura do hábitat sobre as comunidades de pequenos mamíferos da Bacia do Rio Macacu, RJ. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte

- Ostfeld RS, Manson RH. 1996. Long-Distance Homing in Meadow Voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* 77:870-873.
- Pardini R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 13:2567–2586
- Passamani M. 2003. O efeito da fragmentação da Mata Atlântica Serrana sobre a comunidade de pequenos mamíferos de Santa Teresa, Espírito Santo. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Pe'er G, Kramer-Schadta S. 2008. Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models. *Ecological Modelling* 213:73–85.
- Perfecto I, Vandermeer J. 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16:174–182
- Pires AS, Fernandez FAS. 1999. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest Fragments in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 15:279-290.
- Pires AS, Lira P, Fernandez FAS, Schittini GM, Oliveira LC. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 108:229-237.
- Pita R, Beja P, Mira A. 2007. Spatial population structure of the Cabrera vole in Mediterranean farmland: the relative role of patch and matrix effects. *Biological Conservation* 134:383–392
- Pither J, Taylor PD. 1998. An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos* 83: 166-174

- Prevedello JA, Ferreira P, Papi BS, Loretto D, Vieira MV. 2008. Uso do espaço vertical por pequenos mamíferos no Parque Nacional Serra dos Órgãos, RJ: um estudo de 10 anos utilizando três métodos de amostragem. *Espaço e Geografia (UnB)*11: 95-119.
- Prevedello JA, Delciellos AC, Vieira MV. Submetido. Homing behavior of *Philander frenatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) across a fragmented landscape in the Atlantic Forest of Brazil. *Mastozoologia Neotropical*.
- Radford JQ, Bennett AF. 2007. The relative importance of landscape properties for woodland birds in agricultural environments. *Journal of Applied Ecology* 44:737–747
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15:321-327.
- Ray N, Lehmann A, Joly P. 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* 11:2143–2165
- Renjifo LM. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean bird species. *Ecological Applications* 11:14-31
- Revilla E, Wiegand T, Palomares F, Ferreras P, Delibes M. 2004. Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. *American Naturalist* 164:130-153
- Richter-Boix A, Llorente GA, Montori A. 2007. Structure and dynamics of an amphibian metacommunity in two regions. *Journal of Animal Ecology* 76:607–618
- Ricketts TH. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158:87-99
- Ries L, Debinski DM. 2001. Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *Journal of Animal Ecology* 70:840–852

- Rittenhouse TAG, Semlitsch RD. 2006. Grasslands as movement barriers for a forest-associated salamander: migration behavior of adult and juvenile salamanders at a distinct habitat edge. *Biological Conservation* 131:14–22
- Rizkalla CE, Swihart RK. 2007. Explaining movement decisions of forest rodents in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 140: 339-348.
- Rodewald AD. 2002. Nest predation in forested regions: landscape and edge effects. *Journal of Wildlife Management* 66:634-640
- Rodewald AD, Yahner RH. 2001a. Avian nesting success in forested landscapes: influence of landscape composition, stand and nest-patch microhabitat, and biotic interactions. *Auk* 118:1018–1028
- Rodewald AD, Yahner RH. 2001b. Influence of landscape composition on avian community structure and associated mechanisms. *Ecology* 82:3493-3504
- Rosenberg DK, Noon BR, Meslow EC. 1997. Biological corridors: form, function, and efficacy. *BioScience* 47:677–687
- Rossi RV, Bianconi GB, Pedro WA. 2006. Ordem Didelphimorphia. *In*: Reis, N. L., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. (eds). *Mamíferos do Brasil*. Editora da Universidade de Londrina, Londrina, pp. 25-64
- Rothermel BB, Semlitsch RD. 2002. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Conservation Biology* 16:1324–1332
- Russel RE, Swihart RK, Craig BA. 2007. The effects of matrix structure on movement decisions of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy* 88:573-579

- Santori RT, Ástua DM, Grelle CEV, Cerqueira R. 1997. Natural diet at a restinga forest and laboratory food preferences of the opossum *Philander frenata* in Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32:12-16.
- Schippers P, Verboom J, Knaapen JP, van Apeldoorn RC. 1996. Dispersal and habitat connectivity in complex heterogeneous landscapes: an analysis with a GIS-based random walk model. *Ecography* 19:97-106
- Schooley RL, Branch LC. 2005. Limited perceptual range and anemotaxis in marsh rice rats *Oryzomys palustris*. *Acta Theriologica* 50:59–66.
- Schooley RL, Wiens JA. 2003. Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos* 102:559-570.
- Schooley RL, Wiens JA. 2004. Movements of cactus bugs: patch transfers, matrix resistance, and edge permeability. *Landscape Ecology* 19:801–810
- Schooley RL, Wiens JA. 2005. Spatial ecology of cactus bugs: area constraints and patch connectivity. *Ecology* 86:1627-1639
- Schtickzelle N, Baguette M. 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 72:533–545
- Schultz CB, Crone EE. 2001. Edge-mediated dispersal behavior in a prairie butterfly. *Ecology* 82, 1879–1892.
- Selonen V, Hanski IK. 2004. Young flying squirrels (*Pteromys volans*) dispersing in fragmented forests. *Behavioral Ecology* 15:564–571
- Sieving KE, Willson M, de Santo TL. 1996. Habitat barriers to movement of understory birds in fragmented south-temperate rainforest. *Auk* 113:944-949
- Sisk TD, Haddad NM, Ehrlich PR. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* 7:1170-1180

- Smith JE, Batzli GO. 2006. Dispersal and mortality of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in fragmented landscapes: a field experiment. *Oikos* 112:209-217
- Stamps JA, Buechner M, Krishnan VV. 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *American Naturalist* 129:533-552
- Steffan-Dewenter I. 2003. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation Biology* 17:1036–1044
- Steinwald MC, Swanson BJ, Waser PM. 2006. Effects of spool-and-line tracking on small desert mammals. *The Southwestern Naturalist* 51:71-78.
- Stevens VM, Leboullengé E, Wesselingh RA, Baguette M. 2006. Quantifying functional connectivity: experimental assessment of boundary permeability for the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Oecologia* 150:161–171
- Stevens VM, Polus E, Wesselingh RA, Schtickzelle N, Baguette M. 2004. Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landscape Ecology* 19:829–842
- Stouffer PC, Bierregaard Jr RA. 1995a. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 9:1085-1094
- Stouffer PC, Bierregaard Jr RA. 1995b. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76:2429-2445
- Stouffer PC, Bierregaard Jr RO, Strong C, Lovejoy TE. 2006. Long-term landscape change and bird abundance in Amazonian rainforest fragments. *Conservation Biology* 20:1212–1223.
- Szacki J, Liro A. 1991. Movement of small mammals in the heterogeneous landscape. *Landscape Ecology* 5:219-224

- Suarez AV, Pfennig KS, Robinson SK. 1997. Nesting success of a disturbance-dependent songbird on different kinds of edges. *Conservation Biology* 11:928-935
- Sunquist ME, Austad SN, Sunquist F. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy* 68:173-176.
- Sutherland GD, Harestad AS, Price K, Lertzman KP. 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology* 4:16. Disponível em <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>, acesso em novembro de 2008.
- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573
- Taylor PD, Fahrig L, With KA. 2006. Landscape connectivity: a return to the basics. In: Crooks KR, Sanjayan M (eds) *Connectivity conservation*, Cambridge University Press, New York, pp 29-43
- Tischendorf L, Fahrig L. 2000a. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* 15:633-641
- Tischendorf L, Fahrig L. 2000b. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.
- Tischendorf L, Bender DJ, Fahrig L. 2003. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology* 18:41-50.
- Tworek S. 2004. Factors affecting temporal dynamics of avian assemblages in a heterogeneous landscape. *Acta Ornithologica* 39:155-163
- Tubelis DP, Lindenmayer DB, Cowling A. 2007. Bird populations in native forest patches in south-eastern Australia: the roles of patch width, matrix type (age) and matrix use. *Landscape Ecology* 22:1045-1058

- Umetsu F, Pardini R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22: 517-530.
- Umetsu F, Metzger, JP, Pardini R. 2008. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31:359-370
- Vandermeer J, Carvajal R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *American Naturalist* 158:211-220
- Vandermeer J, Lin BB. in press. The importance of matrix quality in fragmented landscapes: understanding ecosystem collapse through a combination of deterministic and stochastic forces. *Ecological Complexity*
- Verbeyleen G, Bruyn LD, Adriaensen F, Matthysen E. 2003. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18:791–805
- Vieira EM, Monteiro-Filho ELA. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology* 19:501-507.
- Vieira MV, Cunha AA. 2008. Scaling body mass and use of space in three species of marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecology* 33, 872–879.
- Vieira MV, Faria D, Fernandez F, Ferrari S, Freitas S, Gaspar DA, Moura RT, Olifiers N, Procópio PP, Pardini R, Pires A, Ravetta A, Mello MA, Ruiz C, Setz E. 2003. Mamíferos. In Rambaldi, D. e Oliveira, D. A. S. (Org.) *Fragmentação de ecossistemas: Causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas*. MMA/SBF, Brasília.

- Vos CC, Goedhart PW, Lammertsma DR, Spitzen-Van der Sluijs AM. 2007. Matrix permeability of agricultural landscapes: an analysis of movements of the common frog (*Rana temporaria*). *Herpetological Journal* 17:174-182
- Walters S. 2007. Modeling scale-dependent landscape pattern, dispersal, and connectivity from the perspective of the organism. *Landscape Ecology* 22:867-881
- Wethered R, Lawes MJ. 2003. Matrix effects on bird assemblages in fragmented Afromontane forests in South Africa. *Biological Conservation* 114:327-340
- Wethered R, Lawes MJ. 2005. Nestedness of bird assemblages in fragmented Afromontane forest: the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation* 123:125-137
- Whittington J, St. Clair CC, Mercer G. 2004. Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. *Ecology and Society* 9:4. Disponível em <http://www.ecologyand-society.org/vol9/iss1/art4> (acesso em Julho de 2008)
- Wiens JA. 2006. Introduction: connectivity research-what are the issues? In: Crooks KR, Sanjayan M (eds) *Connectivity conservation*, Cambridge University Press, New York, pp 24-27
- Williams NSG, Morgan JW, McCarthy MA, McDonnell MJ. 2006. Local extinction of grassland plants: the landscape matrix is more important than patch attributes. *Ecology* 97:3000-3006
- With KA. 1994. Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecology* 9:25-36.
- Yeomans RS. 1995. Water-finding in adult turtles: random search or oriented behaviour? *Animal Behaviour* 49:977-987.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4 ed. Prentice-Hall, Inc, New Jersey.

- Zollner PA. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 15:523-533.
- Zollner PA, Lima SL. 1997. Landscape-level perceptual abilities in white-footed mice: perceptual range and the detection of forested habitat. *Oikos* 80:51-60.
- Zollner PA, Lima SL. 1999a. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80:1019-1030.
- Zollner PA, Lima SL. 1999b. Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice. *Animal Behaviour* 58:489-500.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)