

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

ESTUDO COMPARATIVO DE COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS EM DUAS  
ÁREAS DE MATA ATLÂNTICA SITUADAS A DIFERENTES ALTITUDES NO SUDESTE  
DO BRASIL.

Emerson Monteiro Vieira

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato(a)  
*Emerson Monteiro Vieira*  
e aprovada pela Comissão Julgadora.  
*05/09/99*

Orientador: Dr. Emygdio L. A. Monteiro-Filho

Pós-Graduação em Ecologia - IB

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade  
Estadual de Campinas como parte dos requisitos para  
a obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia)

Campinas, SP

1999



1912207

|              |                                     |
|--------------|-------------------------------------|
| UNIDADE      | BC                                  |
| N.º CHAMADA: |                                     |
|              |                                     |
| Ex.          |                                     |
|              | 137882                              |
|              | 229/99                              |
| C            | <input type="checkbox"/>            |
| D            | <input checked="" type="checkbox"/> |
| PREÇO        | R\$ 11,00                           |
| DATA         | 11/06/99                            |
| N.º CPD      |                                     |

CM-00124091-7

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Vieira, Emerson Monteiro

V673e Estudo comparativo de comunidades de pequenos mamíferos em  
duas áreas de mata atlântica situadas a diferentes altitudes no sudeste  
do Brasil/Emerson Monteiro Vieira. -- Campinas, SP:[s.n.],1999.  
138f.:ilus.

Orientador: Monteiro Filho, Emygdio Leite de Araujo  
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia.

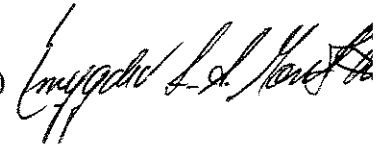
1. Mamíferos. 2. Ecologia. 3. Mata atlântica. I. Monteiro Filho,  
Emygdio Leite de Araujo. II. Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 05 de fevereiro de 1999

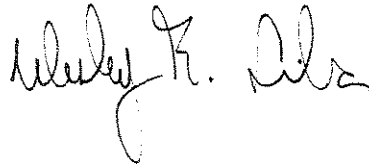
**BANCA EXAMINADORA**

**Titulares:**

Prof. Dr. EMYGDIO LEITE ARAÚJO MONTEIRO FILHO (Orientador)

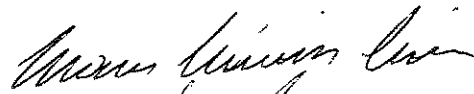


Prof. Dr. WESLEY RODRIGUES SILVA

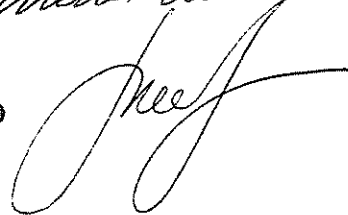


Prof. Dr. AUGUSTO SHYNIA ABE

Prof. Dr. MARCUS VINICIUS VIEIRA



Prof. Dr. JADER SOARES MARINHO-FILHO



**Suplentes:**

Prof. Dr. SÉRGIO FURTADO DOS REIS



Prof. Dr. JOSÉ ROBERTO TRIGO

Dedico este trabalho aos meus pais, Merçon e Aparecida, por  
terem sempre me incentivado a seguir a minha vocação

RFIELD - Jim Davis



## AGRADECIMENTOS

Foram muitas as pessoas que, nestes quase cinco anos de curso, contribuíram de diversas formas para que eu obtivesse este título. A todos esses, citados ou não no texto que segue, meu muito obrigado.

Aos meus pais, irmãs, cunhados e toda a família, pelo eterno incentivo para a conclusão deste trabalho.

Ao meu orientador, Emygdio L. A. Monteiro-Filho, pela consideração, amizade e apoio durante todas as etapas do meu curso e também pela leitura crítica da tese.

À minha querida Lu, por estar sempre ao meu lado.

Aos coordenadores do curso: Fosca, Luiz Duarte e João Vasconcellos Neto, pela boa vontade em resolver os problemas surgidos ao longo dos anos.

A todos os professores do curso, pela amizade e apoio durante todos estes anos e por terem me ensinado muito do que eu sei

Aos meus colegas da UNICAMP, e mais importante do que isso, amigos de todas as horas, obrigado por terem tornado os maus momentos suportáveis e os bons momentos ainda melhores: Zeca, Júlio e Débora, Leandro, Bebel, Inara, Paulo Inácio, Zé Sabino, Janzen, Bacu, Isac, Flavinha “Legal”, Tonico, Márcio Baiano, Bruno, Marcelo, Adalberto, Mayra e Augusto, Adriano, Adrianinha, Pato e Gabriela, Kátia e Ari, Meire e Pedroni, Trigo, Edu, Renato, Pira e Andy, entre outros.

À turma da Saibadela: Patrícia, Marco Aurélio, Mauro, Valeska, José Sabino, Aleixo, Mauro, Maristela, entre outros, que conseguiram transformar um cansativo trabalho de campo na etapa mais divertida e saudosa do curso.

Ao Denis e ao Paulo, pela amizade e ajuda no campo.

A Patrícia Izar e Alexandre Palma, pelas discussões e essencial colaboração nos capítulos 4 e 5 deste estudo, respectivamente.

Aos profs. Drs. Jader Marinho-Filho, Wesley Rodrigues, Marcus Vinícius Vieira, Flávio M. Santos e Augusto S. Abe, pela leitura crítica da tese (ou parte dela) e pelas muitas contribuições para a sua melhoria.

A Adriana, Liana e Eneida, pela revisão do texto (sem nenhuma responsabilidade pelos erros que eu possa ter deixado passar).

Ao prof. W. Benson e ao Alexandre Palma, pelo empréstimo das armadilhas, fundamentais para a execução do projeto.

Aos profs. Rui Cerqueira e Cíbele Bonvicino, pela identificação das espécies.

À Fundação Florestal, pela autorização para trabalhar no Parque Estadual Intervales e pelo apoio para este trabalho.

Aos funcionários do PEI: Vieira, Fátima, Lauro, Dito, José Floido, Toninho, Eliseu e Elias; pela ajuda e companhia no campo.

Ao CNPq pela bolsa concedida e apoio financeiro ao projeto.

“A astronomia já era uma ciência respeitada e rigorosa muito antes que a ecologia o fosse, no entanto Galileu e Copérnico nunca moveram uma estrela...”

Robert W. MacArthur

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                                                             |          |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| Resumo .....                                                                                                                                                                                | Pág. 2   |
| Abstract .....                                                                                                                                                                              | Pág. 4   |
| Prólogo .....                                                                                                                                                                               | Pág. 6   |
| Capítulo 1. Uma técnica para a captura de pequenos mamíferos na copa de florestas. . .                                                                                                      | Pág. 12  |
| Capítulo 2. Pequenos mamíferos na Mata Atlântica: composição das comunidades e abundância<br>relativa das espécies em duas áreas situadas a diferentes altitudes no sudeste do Brasil . . . | Pág. 20  |
| Capítulo 3. Estratificação vertical de pequenos mamíferos na Mata Atlântica do sudeste do Brasil<br>.....                                                                                   | Pág. 47  |
| Capítulo 4. Interações entre mamíferos arborícolas e aráceas na Mata Atlântica do sudeste do<br>Brasil .....                                                                                | Pág. 65  |
| Capítulo 5. Estrutura de comunidades de pequenos mamíferos na Mata Atlântica brasileira:<br>composição de gêneros, diversidade e grupos funcionais .....                                    | Pág. 81  |
| Epílogo .....                                                                                                                                                                               | Pág. 121 |

## RESUMO

O conhecimento atual sobre diferenças na composição de espécies de pequenos mamíferos em diferentes áreas de Mata Atlântica ainda é limitado, assim como quais fatores poderiam estar influenciando nessas eventuais diferenças. Neste estudo analisei comunidades de Mata Atlântica localizadas em duas áreas de uma mesma reserva ecológica, uma delas a 100 m de altitude (Saibadela) e a outra a 900 m (Barra Grande). Comparei parâmetros básicos de cada comunidade (composição de espécies, abundância relativa, biomassa), os quais relacionei com características estruturais do hábitat e também com a oferta de recursos em cada área. Analisei também padrões de estratificação vertical das espécies e também interação de marsupiais e primatas com plantas epífitas da família Araceae. Realizei séries de captura mensais durante set/95 e ago/97 na Saibadela e bimestrais durante ago/96 e jun/97 na Barra Grande. Capturei 11 espécies na Saibadela (quatro marsupiais, seis Muridae e um Echimyidae) e 16 na Barra Grande (quatro, 11 e um, respectivamente). Embora *Oryzomys intermedius* (Rodentia, Muridae) tenha sido a espécie dominante em ambas as áreas, cada uma apresentou comunidades distintas, com diferenças significativas na abundância relativa das espécies mais comuns e nos índices de diversidade. Pode-se concluir, com os resultados apresentados neste estudo, que as áreas estudadas apresentam faunas de pequenos mamíferos abundantes, ricas em espécies e bastante representativas da Mata Atlântica. Detectei mudanças marcantes na composição das comunidade e abundância relativa das espécies nos diferentes estratos verticais. Capturei principal ou exclusivamente na copa as seguintes espécies: *Micoureus demerarae* e *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia, Didelphidae); *Wilfredomys pictipes*, *Oecomys* gr. *concolor* e *Rhipidomys* aff. *macrurus* (Rodentia, Muridae); e *Nelomys nigripinis* (Rodentia, Echimyidae). Quanto a interação de mamíferos arborícolas com aráceas, registrei 17 espécies de Araceae na área de estudo. As sementes das seguintes espécies ocorreram nas amostras fecais de primatas (*Cebus apella* e *Brachyteles arachnoides*) e de marsupiais (*Didelphis aurita*, *M. demerarae*, *G. microtarsus*): *Anthurium harrissi*, *Monstera adansonii*, *Philodendron corcovadense*, *P. appendiculatum*, *P. crassinervium* e *Heteropsis oblongifolia*. Aráceas parecem ser uma fonte alimentar importante para marsupiais e primatas e que esses animais podem representar um papel importante como dispersores de sementes deste grupo. Essa relação parece ser mais forte na Mata Atlântica do que em outras florestas neotropicais. Por último realizei também uma análise geral da variação na composição de comunidades de pequenos mamíferos na Floresta Atlântica

brasileira. Para isso usei Análise de Componentes Principais (PCA) com dados deste estudo e também de literatura. Os maiores contrastes entre comunidades foram encontrados entre estágios iniciais e finais de sucessão secundária após derrubadas de florestas e entre florestas de baixada/submontanas e florestas montanas. Encontrei uma maior riqueza em florestas nos estágios finais de sucessão. Diferentes perturbações ambientais levaram a diferentes modificações na fauna. O domínio da Mata Atlântica é um mosaico de diferentes formações florísticas reduzido a um aglomerado de fragmentos florestais sujeitos a diversos tipos e graus de perturbação. Processos antrópicos agindo em escala ecológico-local (derrubadas, queimadas e fragmentação) e a sucessão secundária subsequente exercem um papel preponderante na diferenciação das comunidades de pequenos mamíferos na Mata Atlântica.

## ABSTRACT

The actual knowledge on community composition of small mammals in different Atlantic forest areas is still incomplete, as well as the factors that could be influencing the eventual differences. In this study, I analyzed small mammal communities of Atlantic Forest areas located in the same ecological reserve (Parque Estadual Intervales – PEI), one of them at 100 m of altitude (Saibadela) and the other one at 900 m (Barra Grande). I compared basic parameters of each community (species composition and relative abundance, biomass) which I related with structural characteristics of the habitat and with the resource availability in each area, too. I also investigated patterns of vertical stratification of the several species and the interaction of marsupials and primates with epiphytic plants of the Araceae family. I conducted monthly trapping series between sep/95 and aug/97 at Saibadela and bi-monthly trapping series from aug/96 to jun/97 at Barra Grande. I captured 11 small mammal species in Saibadela (four marsupials, six Muridae, and one Echimyidae) and 16 species in Barra Grande (four, 11, and one, respectively). Although *Oryzomys intermedius* (Rodentia, Muridae) was the dominant species in both areas, there were significant differences in the relative abundance of the most common species and in the diversity indexes. The studied areas have an abundant small mammal fauna with great species richness and both studied areas are quite representative of the Atlantic Forest biome. I also detected marked changes in community composition and relative abundance of the different species in the different vertical strata. I captured mainly or exclusively in the canopy the following species: *Micoureus demerarae* and *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia, Didelphidae); *Wilfredomys pictipes*, *Oecomys concolor*, and *Rhipidomys* aff. *macrurus* (Rodentia, Muridae); and *Nelomys nigripinis*. About the relationship between arboreal mammals and aroids, I recorded 17 species of Araceae in the study area. The seeds of the following species occurred in the fecal samples of (*Cebus apella* and *Brachyteles arachnoides*) and marsupials (*Didelphis aurita*, *Micoureus demerarae*, *Gracilinanus microtarsus*): *Anthurium harrissi*, *Monstera adansonii*, *Philodendron corcovadense*, *P. appendiculatum*, *P. crassinervium*, and *Heteropsis oblongifolia*. The aroids appear to be an important food source for marsupials and primates and these animals may play an important role as seed dispersers of this group. Aroids and arboreal mammals appear to be more strongly related to each other in Atlantic Forest than in other Neotropical forests. At last, I conducted a general analysis of small mammals communities in the Atlantic Forest as a whole. I performed Principal Component Analysis using

data from this study and also from published papers. The major divergences among communities were found between early and late stages of post-clearing succession and between lowland/submontane forests and montane forests. High genera richness was found in late successional forests. Different environmental disturbances lead to different faunal changes. The Brazilian Atlantic Forest Domain is a mosaic of different floristic formations, now reduced to a plethora of forest fragments subjected to diverse kinds and degrees of disturbances. Anthropogenic processes acting at the local-ecological (clearing, burning and fragmentation) and the subsequent secondary succession play a major role in differentiating small mammal communities in the Atlantic Forest.

## PRÓLOGO

Pequenos mamíferos não-voadores são importantes elementos dos ecossistemas tropicais, sendo componentes básicos de muitas das cadeias alimentares existentes nesses ecossistemas. Muitos répteis, aves e mamíferos maiores se utilizam destes animais como principal fonte protéica (Dietz, 1983; 1984; Sick, 1984; Stoddart, 1979). Pequenos mamíferos também podem influenciar na distribuição e ocorrência de muitas espécies vegetais. Várias plantas têm suas sementes ou plântulas predadas por esses animais. Além disso, eles servem como agentes dispersores de sementes (Magnusson e Sanaiotti, 1987; Price e Jenkins, 1986), podendo também polinizar flores de várias espécies (Goldingay *et al.*, 1991; Lumer e Schoer, 1986; Rourke e Wiens, 1977; Steiner, 1981; Sussman e Raven, 1978; Vieira *et al.*, 1991.)

### *Pequenos mamíferos e Mata Atlântica*

A Mata Atlântica originalmente ocorria desde o Rio Grande do Sul até a Paraíba, ao norte do Brasil (Câmara, 1983). A vegetação deste bioma natural vem sendo, no entanto, destruída rapidamente. Atualmente menos de 5% da sua área original possui algum tipo de cobertura arbórea (Fonseca, 1985) e menos de 1% se encontra em estado natural essencialmente não perturbado (Mittermeier *et al.*, 1982). A destruição acelerada dessa formação vegetal única está ameaçando seriamente muitas espécies vegetais e animais. A fauna da Mata Atlântica, rica em endemismos, é pouco conhecida e está cada vez mais restrita a pequenas manchas isoladas de mata natural (Fonseca e Kierulff, 1989).

Roedores e marsupiais estão presentes em todas as formações vegetais brasileiras. Na região da Mata Atlântica, existem cerca de 129 mamíferos não-voadores, com pelo menos 23 espécies de marsupiais e 57 de roedores (Fonseca e Kierulff, 1989). Comparando com outras formações vegetais, há relativamente poucos estudos sobre pequenos mamíferos na Mata Atlântica (e.g. Bergallo, 1994; Carvalho, 1965; Fonseca e Kierulff, 1989; Fonseca e Robinson, 1990; Olmos, 1991; Olmos *et al.*, 1993; Stallings, 1989). A ecologia e história natural da maioria das espécies ainda são pouco conhecidas. Sabe-se, no entanto, que muitos dos roedores e marsupiais possuem tamanho corporal e consomem itens alimentares bastante semelhantes (Emmons e Feer, 1997; Fonseca e Kierulff, 1989; Nowak e Paradiso, 1983). Para esses grupos, de maneira geral, ainda são incompletas as informações sobre utilização tri-dimensional do habitat, área de vida, variações populacionais a médio e longo prazo e interações com plantas.

Em áreas de Mata Atlântica, como em todas florestas neotropicais, geralmente ocorrem em simpatria várias espécies de roedores e marsupiais (Emmons e Feer, 1997; Fonseca e Kierulff, 1989). Por ser um ambiente bastante heterogêneo, a estratificação vertical das espécies pode ser importante para a comunidade de pequenos mamíferos, como acontece em outras florestas neotropicais (Malcolm, 1991; McClearn *et al.*, 1994). A amostragem de pequenos mamíferos neotropicais tem sido feita geralmente no solo, ou no máximo a 2-3 m de altura. No entanto, estudos recentes têm demonstrado que a composição de espécies varia quando se amostra os estratos superiores da mata (Malcolm, 1991; McClearn *et al.*, 1994; Leite *et al.*, 1994).

Existe uma considerável variação altitudinal (mais de 2.000 m) dentro da região da Floresta Atlântica. A variação da altitude pode influenciar fortemente a distribuição e ocorrência de mamíferos. Em muitas áreas ocorre uma substituição de espécies na medida que aumenta a altitude da região estudada. Áreas mais elevadas apresentam mudanças no clima e também na vegetação que podem influenciar fortemente na composição das comunidades de pequenos mamíferos presentes (Bonvicino *et al.*, 1997; Happold e Happold, 1989). Em áreas de Mata Atlântica, existem espécies que ocorrem somente a determinadas altitudes (Emmons e Feer, 1997), resultando em uma variação da composição específica de comunidades vizinhas. Populações associadas a maiores altitudes podem estar mais isoladas uma das outras e restritas a áreas (e números de indivíduos) menores (Happold e Happold, 1989). Essas características podem resultar em uma maior vulnerabilidade dessas populações. Para que seja possível preservar adequadamente toda a diversidade de espécies de um ecossistema, deve-se também conhecer a variação, associada a diferentes altitudes, na composição de espécies das comunidades componentes deste ecossistema.

#### *Interações entre mamíferos e espécies vegetais*

Muitos fatores interagem para determinar os padrões de distribuição das populações vegetais. A dispersão das sementes é uma etapa fundamental na biologia reprodutiva das plantas. Interações mutualísticas entre plantas produtoras de frutos e animais frugívoros são importantes para a compreensão da dinâmica das florestas neotropicais. Existem estimativas de que, em diferentes florestas neotropicais, entre 40 e 90% das espécies que produzem frutos dependem de aves e mamíferos para sua dispersão (Charles-Dominique *et al.*, 1981; Howe, 1980). Nos neotrópicos em geral, e na Floresta Atlântica em particular, muito pouco ainda se sabe sobre a ecologia das interações entre mamíferos e plantas potencialmente dispersas por estes.

A família das aráceas, que inclui espécies ornamentais como os antúrios, é comum e bastante diversa na América do Sul, estando entre as 12 maiores famílias de plantas presentes em várias florestas neotropicais (Gentry, 1990). Quase metade das espécies deste grupo (cerca de 1.000 de um total de 2.500 espécies) são epífitas. Embora muitas dessas espécies apresentem frutos carnosos provavelmente consumidos por animais, muito pouco se sabe sobre a ecologia das interações entre aráceas e potenciais frugívoros e dispersores de semente. No presente estudo, como sementes de espécies dessa família foram encontradas com frequência nas fezes dos animais capturados, decidi concentrar as análises de uso de frutos e possível dispersão de sementes nas interações entre mamíferos arborícolas e espécies de aráceas.

#### *Fatores que influenciam na estrutura das comunidades*

A estrutura de comunidades de pequenos mamíferos varia entre locais devido a fatores que atuam em diferentes escalas espaciais e temporais. Em escala regional, processos biogeográficos e evolutivos definem o conjunto de espécies. Já em escala local, interações bióticas e tolerâncias das espécies a diferentes fatores ambientais definem a co-ocorrência de espécies (ver Marquet, 1994). Em uma escala ecológica-local, perturbações ambientais e subsequente sucessão levam a mudanças na estrutura física do hábitat e na disponibilidade dos recursos (Malcolm, 1991, 1994; Terborgh e Petren, 1991). Ambos os fatores podem induzir a mudanças na composição de comunidades de pequenos mamíferos (Beck e Vogl, 1972; Fox, 1982; Malcolm, 1991). Em muitas florestas tropicais, fragmentação, queimadas e derrubadas tornaram-se os principais fatores determinantes das comunidades de mamíferos (Granjon *et al.*, 1996; Lynam, 1997; Malcolm, 1997). Esses fatores também tiveram sua influência na Mata Atlântica (Fonseca, 1989; Stallings, 1989; Stallings *et al.*, 1990; Paglia *et al.*, 1995). Atualmente, esse bioma pode ser considerado um aglomerado de fragmentos florestais em diversos estágios sucessionais que ocupam áreas de diferentes tamanhos (variando de poucos hectares até 500.000 ha) e estão sujeitos a variados níveis de perturbação (Dean, 1996).

#### *Estruturação do estudo*

No presente estudo, estou abordando vários aspectos referentes à ecologia de pequenos mamíferos de Floresta Atlântica, especialmente uso tridimensional do espaço, composição das comunidades e interações com espécies vegetais. Procurei dar especial ênfase à comparação entre duas áreas contíguas localizadas em uma mesma reserva ecológica, o Parque Estadual Intervales, no sudeste de São Paulo. Essas áreas situam-se, no entanto, em diferentes altitudes

dentro do parque, uma delas a cerca de 100 m (Base Saibadela) e a outra a cerca de 900 m (Base Barra Grande).

Este estudo foi dividido em 5 capítulos. No primeiro apresento um novo método para capturar animais nas copas das árvores. Nos outros capítulos, enfoco diferentes questões referentes à ecologia de pequenos mamíferos de Floresta Atlântica. No capítulo 2, descrevo e comparo a composição das comunidades de pequenos mamíferos das duas áreas bem como a abundância relativa das diferentes espécies. No capítulo 3, analiso os padrões de estratificação vertical dos componentes dessas comunidades. Já no capítulo 4, analiso a interação entre mamíferos arborícolas (marsupiais e primatas) e plantas epífitas da família Araceae. Embora primatas não sejam geralmente considerados pequenos mamíferos, decidi incluir esse grupo no estudo devido à forte interação desses animais com as plantas estudadas. No quinto e último capítulo procedi à uma análise mais geral de comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica. Utilizando os dados que obtive no campo e também dados de praticamente todos os trabalhos disponíveis na literatura procurei detectar padrões gerais de distribuição de gêneros e composição das comunidades deste importante bioma. Através das informações obtidas nos diferentes trabalhos, busquei também identificar quais os fatores ecológico/ambientais (como regeneração das florestas, fragmentação, queimadas, altitude do local, entre outros) que poderiam ser importantes para determinar a estrutura das diferentes comunidades.

#### LITERATURA CITADA

- Beck, A. M. and R. J. Vogl. 1972. The effects of spring burning on rodent populations in a brush prairie savanna. *Journal of Mammalogy*, 53:336-346.
- Bergallo, H. G. 1994. Ecology of a small mammal community in an atlantic forest area in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 29:197-217.
- Bonvicino, C. R., A. Langguth, S. M. Lindbergh, e A. C. Paula. 1997. An elevational gradient study of small mammals at Caparaó National Park, South eastern Brazil. *Mammalia*, 61:547-560.
- Câmara, I. G. 1983. Tropical moist forest conservation in Brazil. Pp. 413-421. Em: "Tropical rain forest: ecology and management". S. L. Sutton, T. C. Whitmore, e A. C. Chadwick (Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Carvalho, C. T. 1965. Bionomia de pequenos mamíferos da Boraceia. *Revista de Biologia Tropical*, 13:239-257.
- Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles-Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C.M. & Prévost, M.F. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 35:341--436.

- Dean, W. 1996. A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira. Companhia das Letras, São Paulo, Brazil, pp.
- Dietz, J. M. 1983. Notes on the natural history of some small mammals in central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 3:521-523.
- Emmons, L. H. e F. Feer. 1997. Neotropical rainforest mammals. A field guide. 2ª ed. The University of Chicago Press, Chicago. 307 pp.
- Fonseca, G. A. B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 34:17-34.
- Fonseca, G. A. B. e J. G. Robinson. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation*, 53:265-294.
- Fonseca, G. A. B. e M. C. M. Kierulff. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:99-152.
- Gentry, A.H. 1990. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven.
- Goldingay, R. J., S. M. Carthew, e R. J. Whelan. 1991. The importance of non-flying mammals in pollination. *Oikos*, 61:79-87.
- Granjon, L., J. F. Cosson, J. Judas, and S. Ringuet. 1996. Influence of tropical rainforest fragmentation on mammal communities in French Guiana: short-term effects. *Acta Oecologica*, 17:673-684.
- Happold, D. C. D. e M. Happold. 1989. Demography and habitat selection of small mammals on Zomba Plateau, Malawi. *Journal of Zoology*, 219:581-605.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal e waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61:944--959.
- Leite, Y. L. R., J. R. Stallings, e L. P. Costa. 1994. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na reserva biológica de Poço das antas, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, 54:525-536.
- Lumer, C. e R. D. Schoer. 1986. Pollination of *Blakea austin-smithii* and *B. penduliflora* (Melastomataceae) by small rodents in Costa Rica. *Biotropica*, 18:363-364.
- Lynam, A. J. 1997. Rapid decline of small mammal diversity in monsoon evergreen forest fragments in Thailand. Pp. 222-240, in *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, pp.
- Magnusson, W. E. e T. M. Sanaïotti. 1987. Dispersal of *Miconia* seeds by the rat *Bolomys lasiurus*. *Journal of Tropical Ecology*, 3:277-278.
- Malcolm, J. R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy*, 72:188-192.
- . 1994. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. *Ecology*, 75:2438-2445.
- . 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. Pp. 207-221, in *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (W. F. Laurance and R. O. Bierregard Jr., eds.). The University of Chicago Press, Chicago, pp.
- Marquet, P. A. 1994. Diversity of small mammals in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and adjacent Andean area: biogeography and community structure. *Aust. J. Zool.*, 42:527-542.
- McClearn, D., J. Kohler, K. J. McGowan, E. Cedeño, L. G. Carbone, e D. Miller. 1994. Arboreal e terrestrial mammal trapping on Gigante peninsula, Barro Colorado nature monument, Panama. *Biotropica*, 26:208-213.
- Mittermeier, R. A., A. F. Coimbra-Filho, I. D. Constable, A. B. Rylands, e C. Valle. 1982. Conservation of Eastern Brazil. *International Zool. Yearbook* 1982.

- Nowak, R. M. e J. L. Paradiso. 1983. Walker's mammals of the world. 4<sup>a</sup> ed. The John Hopkins University Press, Baltimore. 1362 pp.
- Olmos, F., M. Galetti, M. Paschoal, e S. L. Mendes. 1993. Habits of the southern bamboo rat, *Kannabateomys amblyonyx* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Brazil. *Mammalia*, 57:325-335.
- Price, M. W. e S. H. Jenkins. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. in Seed dispersal (Murray, D. R., ed.). The Academic Press, Sydney, 322 pp.
- Rourke, J. e D. Wiens. 1977. Convergent floral evolution in south African and Australian Proteaceae and its possible bearing on pollination by nonflying mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 64:1-17.
- Sick, H. 1984. Ornitologia brasileira. Volume 1. 3<sup>a</sup> ed. Editora Universidade de Brasília, Brasília. 481 pp.
- Stallings, J. R. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian park. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:153-200.
- Stallings, J. R., L. P. S. Pinto, L. Aguiar, and E. L. Sábato. 1990. A importância de distúrbios intermediários na manutenção da diversidade da fauna em uma floresta tropical. Pp. 43-58, in *Atas do Encontro de Ecologia Evolutiva* (R. P. Martins and F. S. Lopes, eds.). ACIESP, Rio Claro, SP, pp.
- Steiner, K. E. 1981. Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68:505-513.
- Stoddart, D. M. 1979. Ecology of small mammals. 1<sup>a</sup> ed. Chapman and Hall, London. 386 pp.
- Sussman, R. W. e P. H. Raven. 1978. Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science*, 200:731-736.
- Terborgh, J. and K. Petren. 1991. Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. Pp., in *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space* (S. S. Bell, E. D. McCoy, and H. R. Mushinsky, eds.). Chapman & Hall, London, pp.
- Vieira, M. F., R. M. Carvalho-Okano, e M. Sazima. 1991. The common opossum, *Didelphis marsupialis*, as pollinator of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *Ciência e Cultura*, 43:390-393.

## CAPÍTULO 1

### UMA TÉCNICA PARA A CAPTURA DE PEQUENOS MAMÍFEROS NA COPA DE FLORESTAS

## RESUMO

As copas das florestas neotropicais são ambientes ricos em espécies e relativamente pouco estudados. Para pequenos mamíferos, vários autores já frisaram a necessidade de capturas acima de 5 m de altura para se amostrar adequadamente comunidades florestais. No presente estudo eu descrevo uma nova técnica para capturar pequenos mamíferos na copa das árvores e apresento dados preliminares que comprovam a eficiência deste método. Com essa técnica não é necessário subir nas árvores para colocação ou revisão das armadilhas. O método consiste de caixas de madeira que são usadas como plataformas móveis, onde as armadilhas são colocadas e içadas para o alto das árvores. Para poder içar a armadilha eu coloquei pequenos sarrafos de madeira, com polias em suas extremidades, presos em ramos horizontais das árvores. Esses sarrafos eram içados com cordas que eram passadas nas árvores com o auxílio de estilingues e pesos de chumbo. Coloquei 45 dessas plataformas em áreas de Mata Atlântica a uma altura média de 10 m. Capturei no total nove espécies de pequenos mamíferos com essa nova técnica, sendo que três delas não foram capturadas em armadilhas convencionais colocadas no solo ou até 2 m de altura.

## A TECHNIQUE FOR TRAPPING SMALL MAMMALS IN THE FOREST CANOPY<sup>1</sup>

The canopy of tropical forests is a relatively little studied ecosystem that needs to be better understood (Lowman and Moffett 1993). For small mammals, the three-dimensional use of habitat has been reported by several authors (e.g. Fleming 1972 ; Meserve 1977 ; August 1983). In the Neotropics, the importance of arboreal trapping for the study of mammals of forest communities has already been shown (Stallings 1989 ; Malcolm 1991 ; McClearn *et al.*, 1994 ; Passamani 1995). Malcolm (1991) described a method for sampling canopy dwelling small mammals by use of pulley and platform devices placed at different heights on trees. This procedure has been successfully used in several Neotropical forests (e.g. Stallings 1989 ; Malcolm 1991). Nevertheless, the method has some disadvantages. First, it is strenuous and potentially dangerous, as each tree has to be climbed at least once to place the platform. Besides, with the climbing belt ('peconha'), that Malcolm (1991) used, only trees with diameters at breast height of < 40 cm could be climbed, and the access to larger trees was only possible from neighboring trees. Barker and Sutton (1997) discuss advantages and disadvantages of several climbing methods.

During research in the Atlantic rainforest in Southeastern Brazil, I developed a simple and effective alternative method to trap small canopy dwelling mammals, without either tree climbing or causing much disturbance to vegetation. In this note I describe this method and present preliminary data indicating its efficiency.

### *Trap platform design*

The method requires wooden boxes that are used as mobile platforms, which are raised flush to tree branches. Lead fishing weights (about 20-30 g) tied to nylon fishing lines (0.50 mm diameter) were shot over the chosen tree branch with a commercially available slingshot. Then the fishing line end was tied to a good quality polypropylene cord (3-5 mm diameter) and reeled in with a fishing spinning reel. This was done twice, such that two cords were placed on the same branch, spaced about 0.5 m from each other. Each cord was tied to an end of a rectangular wooden board of 60 x 4 x 2 cm. At each end of this board is a pulley through which one end of two other propylene cords is passed. The other ends of both cords were then tied to each side of a wooden box (21 x 21 x 52 cm). The board is raised into position by pulling both cords tied to it.

---

<sup>1</sup> Este capítulo foi redigido de acordo com o formato indicado pela revista *Mammalia*

When the board abutted the branch, I pulled the cords tight and tied them to the base of a neighboring tree, such that the wooden board was kept flush to the branch (Fig.1.1).

Inside the box a 10.4 x 12 x 38 cm Sherman trap is tied, baited with a mixture of peanut butter, banana, commercial cod liver oil, corn flour, and commercial vanilla essence. Then the cords are pulled and the box raised into position, flush to the board and, consequently, also to the branch. These cords were also pulled tight and tied to the base of another tree. I examined traps every morning. Small flags were attached to trap doors to indicate if they were closed (as in Malcolm 1991), but as there were gaps at the bottom of the box, this procedure was not essential. Binoculars can be used to help examine higher traps. As this method enabled easy access to the traps, I replaced the bait each two days. It took about 4 minutes for the entire process of lowering the box, rebaiting, and raising it back to its place. The wooden boxes were made of thin, poor quality boards (thickness of approximately 0.5 cm). This material kept the entire apparatus as light as possible. All the platforms remained functional for >1 year. If boxes rot during long-term studies, they are easily replaced. Although the method was developed for use in the Brazilian Atlantic Forest, it can be adapted to virtually any forested ecosystem of the world.

#### *Results of trapping*

I captured small mammals in two areas, locally known as Saibadela (24°14'04''S, 48°05'11''W) and Barra Grande (24°17'39''S, 48°19'41''W). Both are located in the ecological reserve Parque Estadual Intervales, in São Paulo State, Brazil. This state park has an area of about 490 km<sup>2</sup>, and forms, together with other contiguous protected areas, one of the largest Atlantic Forest areas still well preserved (about 1,200 Km<sup>2</sup>). The study areas had a canopy height of about 20-30 m, with some emergent trees.

The trees for trap placement were chosen subjectively. Their canopy had to be connected to the canopy of neighboring trees. Also, I generally selected places with dense upper stratum vines and branches with aroids and bromeliads. The branches had to be parallel to the ground and generally had a diameter of 10 to 25 cm.

I set 45 arboreal traps monthly or bi-monthly for 6 to 8 consecutive nights, from December 1995 to June 1997 for a total of 2,532 trap-nights. The mean height of the platforms was 10.1 m (range from 6 to 15 m). I also set traps at about 1.7 m height (6,378 trap-nights) and at ground level (11,355 trap-nights). In the canopy traps I captured 3 species of marsupials and

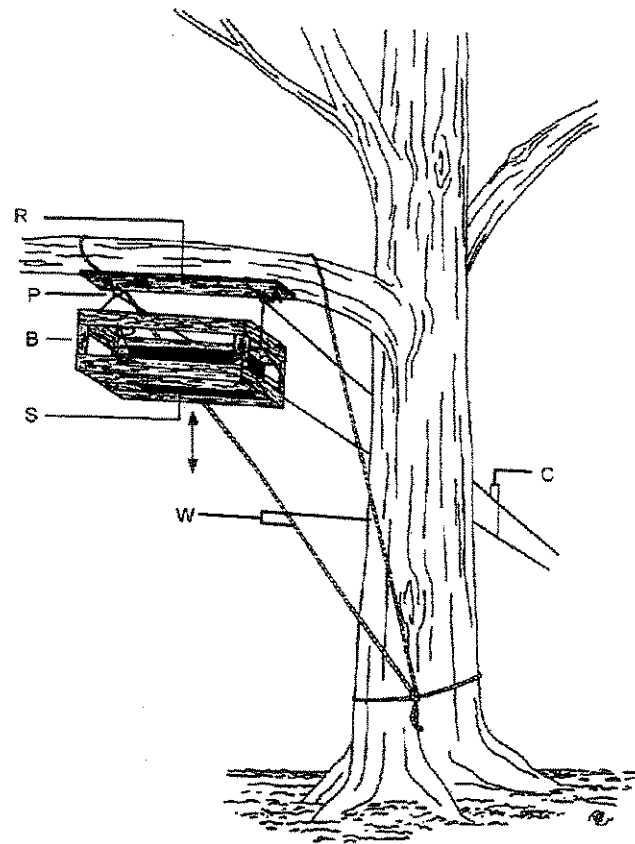


Figure 1.1. Schematic drawing of the method used to capture small mammals in the forest canopy. The wooden box (B) was raised into position by pulling the cords (C). When the box abutted the rectangular wooden board (R), the cords were pulled tight and tied to the base of another tree. Therefore the box is kept flush to the branch (not seen in the figure). P = pulley, S = Sherman trap, W = support cords of the rectangular board.

6 species of rodents. Three of the rodent species were captured exclusively in the canopy traps (Table 1.1). The overall trapping success (total number of captures/total number of trap-nights) was 11.7% at ground level, 1.7% at 1.7 m height, and 2.4% for the canopy (trapping success per capture session ranging from 0 to 16.7%).

It is difficult to compare the efficiency of the technique described in this study to the efficiency of other techniques for arboreal trapping used by Malcolm (1991) in the Amazon forest, McClearn *et al.* (1994) in Panama, and Stallings (1989) and Passamani (1995) in other Atlantic Forest areas because one cannot isolate the effects of trapping techniques and particular characteristics of each studied area. The number of arboreal species captured in the present study (9) was the same reported by Malcolm (1991) and greater than the number of arboreal species captured by McClearn *et al.* (1994) (2 species) Stallings (1989) (3 species) and by Passamani (1995) (4 species), thus suggesting that the technique presented here is efficient. Malcolm (1991) did not report his overall trapping success in the canopy, but those of the three other studies were greater than the 2.4% of the present study (3.7%, 6.3%, and about 4.5%, respectively). I believe that this difference is caused mainly by the apparent absence of *Caluromys* spp. in the Intervales State Park, as didelphid marsupials of this genus were by far the most common arboreal species captured in most studies cited above.

I also believe that trapping successes in the canopy cannot be directly compared with those on the ground, as there are several small mammal species that are exclusively terrestrial. Besides

that, a trap is more easily accessed on the ground than when placed on the canopy, where the animal has to be on the exact branch to be able to reach the platform and enter the trap. Thus the greater trapping success on the ground was expected. The greater overall trapping success in the arboreal platforms than that at about 1.7 height also indicated that the performance of the mobile platforms was satisfactory. The technique described here is a 'low-tech' method (as defined by Barker and Sutton 1997) that proved to be useful in capturing mammals ranging in size from the small *Wilfredomys pictipes* (minimum weight - 15 g) to the large *Didelphis aurita* (maximum weight - > 1 kg).

## BIBLIOGRAPHY

- August, P. V., 1983. - The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.
- Barker, M. G., and S. L. Sutton, 1997. - Low-tech methods for forest canopy access. *Biotropica* 29 : 243-247.
- Fleming, T. H., 1972. - Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama canal zone. *J. Mammal.*, 53 : 619-623.
- Lowman, M. D. and M. Moffett, 1993. - The ecology of tropical rain forest canopies. *TREE*, 8 : 104-107.
- Malcolm, J. R., 1991. - Comparative abundance of neotropical small mammals by trap height. *J. Mammal.*, 72 : 188-192.
- McClearn, D., J. Kohler, K. J. McGowan, E. Cedeño, L. G. Carbone and D. Miller, 1994. - Arboreal and terrestrial mammal trapping on Gigante peninsula, Barro Colorado nature monument, Panama. *Biotropica*, 26 : 208-213.
- Meserve, P. L., 1977. - Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *J. Mammal.*, 58 : 549-558.
- Passamani, M., 1995. - Vertical stratification of small mammals in Atlantic hill forest. *Mammalia*, 59 : 276-279.
- Stallings, J. R., 1989. - Small mammal inventories in an eastern Brazilian park. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.*, 34 : 153-200.

Table 1.1. Small mammal species captured in arboreal traps in an  
Atlantic Forest area of Southeastern Brazil.

| Species                                  | Number of<br>captures |
|------------------------------------------|-----------------------|
| <b>Marsupials</b>                        |                       |
| Didelphidae                              |                       |
| <i>Didelphis aurita</i>                  | 3                     |
| <i>Micoureus demerarae</i>               | 15                    |
| <i>Gracilinanus microtarsus</i>          | 13                    |
| <b>Rodents</b>                           |                       |
| Muridae                                  |                       |
| <i>Oligoryzomys nigripes</i>             | 1                     |
| <i>Oecomys</i> gr. <i>concolor</i> *     | 6                     |
| <i>Oecomys</i> sp                        | 3                     |
| <i>Rhipidomys</i> aff. <i>macrurus</i> * | 2                     |
| <i>Wilfredomys pictipes</i>              | 17                    |
| Echimyidae                               |                       |
| <i>Nelomys nigrispinis</i> *             | 1                     |

\* Species captured only in the arboreal traps and not in simultaneous  
terrestrial trapping.

## CAPÍTULO 2:

PEQUENOS MAMÍFEROS NA MATA ATLÂNTICA: COMPOSIÇÃO DAS  
COMUNIDADES E ABUNDÂNCIA RELATIVA DE ESPÉCIES EM DUAS ÁREAS  
SITUADAS A DIFERENTES ALTITUDES NO SUDESTE DO BRASIL

## RESUMO

Levantamentos feitos nas florestas neotropicais, principalmente na Floresta Amazônica, indicam que existe elevado número de pequenos mamíferos nessas regiões, podendo ocorrer 15 ou mais espécies em uma mesma área. No entanto, existe uma grande variação, tanto na composição das comunidades quanto na abundância relativa das diferentes espécies, entre os diversos tipos de floresta ou mesmo em áreas relativamente próximas. Ainda é bastante limitado o conhecimento atual sobre diferenças na composição de espécies em diferentes áreas de Mata Atlântica, assim como quais fatores poderiam estar influenciando nessas eventuais diferenças. No presente estudo, analisei comunidades de pequenos mamíferos de Mata Atlântica localizadas em duas áreas de uma mesma reserva ecológica (mas distantes cerca de 30 km uma da outra), o Parque Estadual Intervales (PEI), uma das áreas situada a 100 m de altitude (Saibadela) e a outra a 900 m (Barra Grande). Comparei parâmetros básicos de cada comunidade (composição de espécies, abundância relativa, biomassa total), os quais relacionei com características estruturais do hábitat e também com a oferta de recursos em cada área. Realizei séries de captura mensais entre set/95 e ago/97 na Saibadela e bimestrais entre ago/96 e jun/97 na Barra Grande. As características do hábitat medidas variaram bastante entre as duas áreas, havendo maior densidade de árvores na Saibadela, além de maior número de palmeiras (*Euterpe edulis* e *Geonoma* spp), maior densidade da vegetação do sub-bosque e maior número de buracos/abrigos potenciais para os animais. A Barra Grande apresentou maior ocorrência de bambus, mais vegetação herbácea arbustiva e maior número de árvores de grande porte. A produção de frutos e invertebrados não variou significativamente entre as duas áreas. Capturei no total 11 espécies na Saibadela (quatro marsupiais, seis roedores murídeos e um equimiídeo) e 16 na Barra Grande (quatro marsupiais, 11 Muridae e um Echimyidae). Embora *Oryzomys intermedius* (Rodentia, Muridae) tenha sido a espécie dominante em ambas as áreas, cada uma delas apresentou comunidades distintas, com diferenças significativas na abundância relativa das espécies mais comuns e nos índices de diversidade calculados. Em ambas as áreas houve uma biomassa média de roedores significativamente maior do que de marsupiais. Houve na Saibadela uma biomassa total significativamente maior do que na Barra Grande. No geral, as áreas estudadas apresentaram comunidades semelhantes àquelas observadas em outras áreas de Mata Atlântica situadas a altitude semelhante. Pode-se concluir, com os resultados apresentados neste estudo,

que as áreas estudadas apresentam faunas de pequenos mamíferos abundantes, ricas em espécies e bastante representativas da Mata Atlântica.

## ABSTRACT

Small mammal surveys carried out in Neotropical forests, mainly in the Amazon Forest, indicate a great species richness in such areas. Sometimes 15 or more species may occur in the same area. Nevertheless, there is a great variation, in both community composition and relative abundance of the different species, among the several forest types or even between relatively close areas. It is still quite limited the current knowledge on differences in the composition of species among different Atlantic Forest areas, as well as the factors that could be influencing the eventual differences. In the present study I analyzed small mammal communities of two Atlantic Forest areas located in the same ecological reserve (Parque Estadual Intervales – PEI), but distant about 30 km from one another, one of them at 100 m of altitude (Saibadela) and the other one at 900 m (Barra Grande). I compared basic parameters of each community (species composition and relative abundance, total biomass) which I related with structural characteristics of the habitat and also with the resource availability in each area. I conducted monthly capture periods in Saibadela from Sep/95 to Aug/97 and bimonthly from Aug/96 to Jun/97 in Barra Grande. The characteristics of the habitat variables measured varied significantly between both areas. In Saibadela there was high tree density, high density of palm trees (*Euterpe edulis* and *Geonoma* spp), high density of understory vegetation, and a greater number of holes/shelters for the animals. In Barra Grande there was a high bamboo density, a great herbaceous cover, a great number of herbaceous plants, and a great number of big trees. The fruit production and biomass of invertebrates did not vary significantly between both areas. I captured 11 small mammal species in Saibadela (four marsupials, six murid rodents, and one echimyid) and 16 species in Barra Grande (four marsupials, 11 murids, and one echimyid). Although *Oryzomys intermedius* (Rodentia, Muridae) was the dominant species in both areas, there were significant differences in the relative abundance of the most common species and in the diversity indexes. In both areas there was a mean biomass of rodents significantly greater than mean marsupial biomass. In Saibadela there was a total biomass significantly greater than in Barra Grande. In general, the studied areas presented communities similar to those observed in other Atlantic Forest areas with similar altitude. The PEI has an abundant small mammal fauna with great species richness and both studied areas are quite representative of the Atlantic Forest biome.

## INTRODUÇÃO

A alta complexidade e diversidade (*sensu* August, 1983) das florestas tropicais propiciam uma alta diversidade de espécies nessas formações (Eisenberg, 1983). Levantamentos feitos nas florestas neotropicais, principalmente na Floresta Amazônica, indicam que existe uma grande riqueza de espécies de pequenos mamíferos nessas áreas, podendo ocorrer 15 ou mais espécies em uma mesma área (Mares e Ernest, 1995; Woodman *et al.*, 1995; Voss e Emmons, 1996). Essa alta diversidade de espécies, no entanto, não é uniforme. Existe uma grande variação, tanto na composição das comunidades quanto na abundância relativa das diferentes espécies, entre os diversos tipos de floresta ou mesmo em áreas relativamente próximas (Emmons, 1984; Malcolm, 1988; Fonseca e Robinson, 1990; Bonvicino *et al.*, 1997; e ver capítulo 5).

A floresta neotropical mais ameaçada atualmente é a Mata Atlântica brasileira, que tem sido destruída em taxas aceleradas neste século (Mori *et al.*, 1981), estando atualmente restrita a menos de 5% da área de aproximadamente 1.000.000 Km<sup>2</sup> que cobria originalmente (Fonseca, 1985). Essa formação vegetal ainda abriga, no entanto, cerca de 130 espécies de mamíferos não-voadores, sendo que aproximadamente 40% destas são endêmicas (Fonseca e Kierulff, 1989). Apesar disso, até recentemente, havia poucos trabalhos que enfocassem a ecologia ou mesmo a história natural básica desses animais (e.g. Carvalho, 1965; Davis, 1947). Nos últimos anos, no entanto, vários estudos sobre pequenos mamíferos de Mata Atlântica foram publicados (e.g. Bergallo, 1994; Fonseca e Kierulff, 1989; Freitas *et al.*, 1997; Olmos, 1991; Passamani, 1995; Santori *et al.*, 1997), aumentando consideravelmente o conhecimento sobre a ecologia deste grupo. No entanto, ainda é bastante limitado o conhecimento atual sobre diferenças na composição de espécies em diferentes áreas de floresta, assim como quais fatores poderiam estar influenciando nessas eventuais diferenças. Essa ausência de informação é ainda maior para áreas pouco perturbadas. Desta forma, ainda se faz necessário levantamentos adicionais, mais completos, de espécies de pequenos mamíferos, bem como a análise das relações das características dessas comunidades animais com outros fatores, tanto bióticos (e. g. características da vegetação, recursos disponíveis) quanto abióticos (e. g. altitude, precipitação).

No presente estudo eu analisei duas comunidades de pequenos mamíferos de Mata Atlântica. Embora localizadas em uma mesma reserva ecológica, essas comunidades são de áreas situadas a diferentes altitudes (aproximadamente 100 m e 900 m). Visando obter caracterizações que fossem o mais representativas possível dessas comunidades, realizei séries de captura em

todas as épocas do ano e também amostrai, em cada área, os três principais estratos verticais de uma floresta (solo, sub-bosque e copa). Comparei parâmetros básicos de cada comunidade (composição de espécies, abundância relativa, biomassa total), os quais também relacionei com características estruturais do hábitat e também com a oferta de recursos em cada área. As questões formuladas foram: (1) Existem diferenças significativas entre a composição de espécies das comunidades das duas áreas? (2) Qual a importância relativa de cada espécie nas comunidades estudadas? (3) Quais as semelhanças e dissimilaridades nas características estruturais do hábitat, e também na oferta de recursos, de ambas as áreas que poderiam influenciar na composição dessas comunidades?

## METODOLOGIA

### *Área de estudo*

Eu realizei o estudo no Parque Estadual Intervales (PEI). Esse parque está situado ao sul do estado de São Paulo, entre os municípios de Ribeirão Grande, Eldorado, Guapiara, Iporanga e Sete Barras (24° 12' a 24° 25' S; 48° 03' a 48° 30' W), na serra de Paranapiacaba (Fig. 2.1). O PEI possui uma área de aproximadamente 49.000 ha e é contíguo a três outras reservas (Parque Estadual Carlos Botelho, Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira - PETAR e Reserva Ecológica do Xituê), formando uma área florestada de aproximadamente 120.000 ha (Vivo *et al.*, 1992). A vegetação é composta principalmente de florestas com diferentes fisionomias, variando em altitude de 60 a 1.100 m. O clima é quente e úmido, com uma precipitação média variando de 1.600 mm até mais de 4.000 mm por ano, dependendo da área. Sua localização, tamanho, e estado de preservação fazem do Parque Estadual Intervales uma das unidades de conservação mais importantes do bioma da Floresta Atlântica.

Capturei os animais em duas áreas diferentes, conhecidas localmente como base Saibadela (24°14' S, 48°04' W) e base Barra Grande (24°17'S, 48°21'W). A altitude da Saibadela varia de 70 a 350 m. O clima é bastante úmido, com uma temperatura média de 23°C e sem a ocorrência de uma época seca, mas com a maior parte da precipitação anual (em média 4.200 mm/ano) ocorrendo entre novembro e fevereiro. A vegetação da área apresenta mudanças devido à influência do rio Saibadela, com largura variável de 3 a 10 m, que drena a área. Nas áreas baixas próximas às margens as árvores atingem alturas de cerca de 25 m e diâmetros de mais de 1 m. A medida que a influência do rio diminui, as árvores alcançam alturas maiores (até 30-40 m).

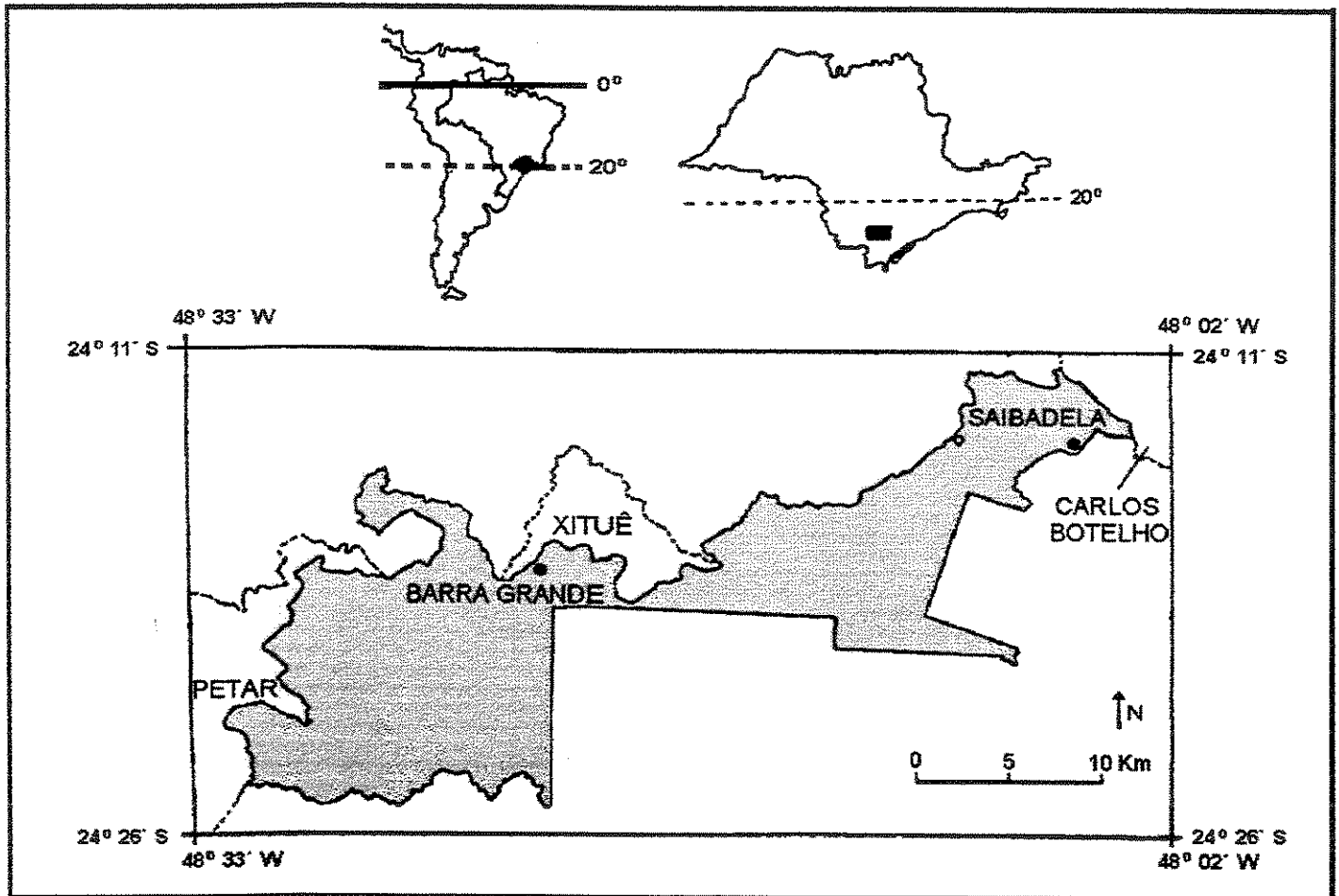


Fig. 2.1. Mapa mostrando as duas áreas estudadas no Parque Estadual Intervales (área cinza). Também estão indicados as outras unidades de conservação vizinhas ao PEI.

Essas espécies mais altas são principalmente dos gêneros *Cedrela*, *Hymenaea*, *Schizolobium*, *Ficus*, *Sloanea*, *Pouteria*, e *Alchornea*. Já o sub-bosque é composto principalmente de espécies como *Euterpe edulis*, *Rheedia gardneriana*, e *Psychotria* spp, além de representantes das famílias Myrtaceae, Rubiaceae, Piperaceae, Cyatheaceae, entre outras. As epífitas, como as aráceas e bromélias, são abundantes (Almeida-Scabbia, 1996). Uma das bordas da grade de capturas (ver seção *Captura dos animais*) estava localizada a cerca de 50 m do rio Saibadela. Essa grade era cortada por um pequeno curso d'água (largura média de cerca de 80 cm).

A área da Barra Grande, localizada a uma maior altitude (cerca de 900 m), também é uma floresta primária. A vegetação apresenta, no entanto, perceptíveis diferenças causadas principalmente pelo aumento de altitude, com espécies de bambus (especialmente *Guadua angustifolia*, *Merostachys* spp., e *Chusquea* spp.) passando a ser abundantes (Olmos, 1996). Nessa área não encontrei nenhum indivíduo do palmitreiro, *Euterpe edulis*. Embora haja relatos de moradores da região sugerindo que isso se deva à ocorrência de invernos excepcionalmente rigorosos no início da década de 80, houve também extração de palmito na região (Vivo *et al.*, 1992). A área de estudo da Barra Grande apresenta uma altura de copa entre 20 e 30 m, com algumas árvores emergentes. Assim como na Saibadela, é comum a ocorrência de epífitas, tais como aráceas, orquídeas e bromélias. O clima também é bastante úmido, com uma temperatura média de 19,1°C sendo que a maior parte da precipitação anual (em média 1.600 mm/ano) ocorre entre novembro e fevereiro. Além disso, as florestas da região estão frequentemente envoltas por uma chuva fina ou por neblina (Olmos, 1996), o que aumenta a umidade disponível para as plantas. Embora o local de capturas não fosse cortado por nenhum curso d'água, a cerca de 10 m de uma das bordas da grade de captura havia uma área de drenagem, por onde vertia água continuamente na época de maior incidência de chuvas.

#### *Caracterização do hábitat e oferta de recursos*

Com o objetivo de caracterizar o hábitat em cada área estudada, tomei medidas de variáveis de microhábitat que poderiam estar relacionadas com a ocorrência dos animais. Em cada área selecionei aleatoriamente entre 24 e 40 estações e coletei dados sobre diversas características de microhábitat. Cada ponto de amostragem foi dividido em quatro quadrantes e para cada quadrante tomei as medidas descritas abaixo.

- 1 - Distância e diâmetro da espécie arbórea mais próxima com diâmetro mínimo (DAP) de 5 cm (caso essa primeira árvore tivesse menos de 10 cm de DAP, eu também media

- a distância e diâmetro da espécie arbórea mais próxima do ponto de amostragem com DAP mínimo de 10 cm).
- 2 - Profundidade de serapilheira a 1 m do ponto de amostragem, medida com o auxílio de um palito de madeira (diâmetro de 0,4 cm) graduado a cada 0,5 cm.
  - 3 - Densidade da vegetação a diferentes alturas (0,5 m, 1 m e 2 m), estimados com o auxílio de dois sarrafos de madeira (comprimento de 1 m) com graduação a cada 1 cm. Esses sarrafos eram colocados formando uma cruz paralela ao solo, nas diferentes alturas, determinando-se a seguir qual a porcentagem dos sarrafos que era tocada pela vegetação.
  - 4 - Número de indivíduos de *Calathea* sp. (Marantaceae) em uma área de 0,25 m<sup>2</sup> determinada por uma moldura quadrada de madeira que era colocada a 1 m do ponto de amostragem, essa espécie foi tomada como um indicador da umidade do ambiente, visto que eu verifiquei que ela estava associada às partes mais alagáveis de ambas as áreas.
  - 5 - Número de caules de bambus na mesma área de 0,25 m<sup>2</sup>.
  - 6 - Número de indivíduos de *Geonoma* spp. (Arecaceae) na mesma área de 0,25 m<sup>2</sup>. Essa pequena palmeira era abundante na área da Saibadela e produzia frutos que eram consumidos por várias espécies de roedores (obs. pess.).
  - 7 - Número de plântulas na mesma área de 0,25 m<sup>2</sup>.
  - 8 - Número de indivíduos que compunham o estrato herbáceo-arbustivo (até 1,5 m de altura).

Para cada ponto de amostragem contei também (em um raio de 5 m do ponto) o número de abrigos potenciais (buracos no solo ou em troncos) e o número de troncos caídos com no mínimo 20 cm de diâmetro. Medi também a porcentagem de cobertura da copa com o auxílio de um densiômetro manual. Para estimar a densidade de espécies arbóreas em ambas as áreas usei o método da distância de um ponto ao organismo, no caso a árvore mais próxima (Krebs, 1989).

Estimei a oferta mensal de recursos através da utilização de coletores de frutos, que foram colocados ao longo de um transecto que cortava a floresta em cada área. A distância entre eles era de 10 m. Esses coletores consistiam de molduras quadradas (0,5 x 0,5 m) com tela fina no fundo e suportes que os mantinham a cerca de 15 cm do solo. Eles eram revisados uma vez por mês, entre janeiro de 1995 e abril de 1997, na Saibadela, e entre agosto de 1996 e junho de 1997,

na Barra Grande. A revisão desses coletores consistia da coleta e pesagem (peso fresco) de todos os frutos. Grande parte da biomassa total amostrada era composta por frutos zoocóricos, além disso, roedores da região se alimentam também de frutos imaturos e até sementes de frutos tipicamente anemocóricos (obs. pessoal). Desta forma, optei por considerar a biomassa total dos coletores como uma estimativa dos recursos potencialmente disponíveis para os pequenos mamíferos.

Foram colocados no total 50 coletores na Saibadela e 40 na Barra Grande. Infelizmente não pude revisar os coletores nos meses de setembro de 1996 e abril de 1997 na Barra Grande. Os valores encontrados nos meses seguintes a esses foram então divididos por dois e apresentados como valores aproximados para o par de meses referente. Apresentei esses valores apenas como uma estimativa, pois não pude avaliar a perda de massa total de frutos nos coletores após o período de dois meses. A massa total mensal de frutos por área foi corrigida pelo número de coletores em cada área. Para comparar a média dos valores mensais das duas áreas eu usei o teste não-paramétrico de Mann-Whitney (Zar, 1996). Para essa análise eu utilizei somente os dados dos meses onde houve coleta nas duas áreas, excluindo também os meses cujos valores representavam o total de dois meses de coleta dividido por dois.

Para uma estimativa da biomassa disponível de invertebrados coloquei armadilhas tipo alçapão ("pitfalls") em ambas as áreas. Essas armadilhas consistiam de copos plásticos comuns (300 ml) que eram enterrados até ficarem com a abertura rente ao solo. No fundo do copo eu colocava formol concentrado (20%) até uma altura de cerca de 2 cm. Em cada área coloquei 40 armadilhas (com 5 m de distância entre elas) ao longo de um transecto próximo à grade de capturas. Eu deixava as armadilhas por 4 dias por mês e depois coletava e triava o material. O material proveniente de qualquer armadilha danificada ou com algum objeto (e.g. folha, graveto) que pudesse permitir uma potencial fuga de invertebrados era descartado. Na triagem os invertebrados eram separados por família, quando possível, ou pelo menos por ordem. Depois de secarem em papel absorvente por 1 h eu pesava a biomassa total. Esse valor era dividido pelo número efetivo de copos daquela série de coleta e então eu obtinha um índice mensal de biomassa de invertebrados. Para comparar a média dos valores mensais no período de agosto de 1996 a junho de 1997, entre as duas áreas, também usei o teste Mann-Whitney (Zar, 1996).

#### *Captura dos animais*

Na base Saibadela realizei séries mensais de captura entre setembro de 1995 e agosto de 1997 (exceto em outubro de 1995, quando não houve capturas). Na base Barra Grande as séries foram bimestrais entre agosto de 1996 e junho de 1997. Cada série de captura durava entre seis e oito noites. Nos meses em que ambas as áreas eram amostradas havia sempre um total de seis noites de captura em cada área.

Em cada área demarquei uma grade de capturas formada por 96 estações de captura dispostas em 12 linhas paralelas, de 140 m de extensão, distantes 10 m uma da outra. Cada linha tinha uma estação a cada 20 m, totalizando oito estações. A área total coberta por cada grade foi de aproximadamente 1,5 ha. Em cada grade, coloquei cerca de 130 armadilhas em três diferentes estratos da vegetação: solo, sub-bosque (altura média de 1,7 m) e copa (altura média de 10 m). As armadilhas do solo eram colocadas até no máximo 1 m da estação de captura, em um total de 66 armadilhas por noite. Como eu não colocava mais de uma armadilha no solo em uma mesma estação, a cada noite cerca de 2/3 das estações da grade de captura eram ocupadas por armadilhas. Antes do início de cada série de capturas eu sorteava as estações que receberiam armadilhas no primeiro dia de capturas. Nos dias subsequentes, após cada captura, eu lavava a armadilha onde o animal havia sido encontrado e a transferia para a estação mais próxima que ainda não havia recebido armadilhas naquele mês. Agindo dessa forma eu evitava que o animal se acostumasse a encontrar as armadilhas sempre no mesmo local.

As armadilhas do sub-bosque eram colocadas entre 1,5 e 2 m de altura (média de 1,7 m), apoiadas em sarrafos de madeiras pregados às árvores ou então diretamente nos galhos. Coloquei no total 41 armadilhas no sub-bosque, no local mais adequado, a no máximo 2 m de alguma estação de captura. Esses locais foram escolhidos de forma a cobrir uniformemente toda a grade. Ao contrário das armadilhas colocadas no solo, aquelas do sub-bosque e da copa não eram transferidas de local após uma captura. Para as capturas na copa utilizei um novo método que consistia basicamente de caixotes de madeira que eram suspensos e usados como plataformas móveis (ver capítulo 1). Eu coloquei 25 dessas plataformas na Saibadela e 20 na Barra Grande, também espalhadas nos lugares mais adequados de maneira a cobrir toda a área das grades. Na Saibadela essas estações foram colocadas entre abril e junho de 1996, sendo que somente a partir de julho de 1996 houve um esforço mensal de captura na copa de 100 armadilhas-noite ou mais. A composição de espécies nos diferentes estratos, em ambas as áreas, é discutida no capítulo 3.

Capturei os animais usando armadilhas do tipo alçapão modelo "sherman" (10,4 x 12 x 38 cm) e também gaiolas de metal (15 x 15 x 30 cm). Não houve diferenças significativas na eficiência de captura entre esses dois tipos de armadilhas. De qualquer forma, em ambas as grades eu coloquei os dois tipos na mesma proporção, no solo e no sub-bosque (duas "shermans" para cada gaiola). As armadilhas da copa eram todas modelo "sherman". Para cada animal capturado eu registrava a espécie, o peso (usando dinamômetros marca Pesola de 100 g, 300 g, 500 g, 1 kg e 3 kg), o sexo e a idade (jovem, sub-adulto ou adulto); liberando-os em seguida no mesmo local onde haviam sido capturados. Além disso, os animais capturados pela primeira vez eram marcados com anilhas de metal numeradas (nº 5, National Band Tag Co.) em ambas as orelhas, ou pelo corte de falanges. Testes *a posteriori* indicaram não haver diferenças entre as taxas de sobrevivência dos animais marcados pelos diferentes métodos (dados não publicados). Os animais arborícolas eram marcados somente com anilhas de metal nas orelhas.

Utilizei como isca uma mistura de fubá, creme de amendoim (Amendocrem®), banana amassada, óleo de fígado de bacalhau (emulsão Scott®), e essência artificial de baunilha. O esforço total de captura (número de armadilhas utilizadas multiplicado pelo número de noites que as armadilhas ficaram armadas) foi de 17.361 armadilhas/noite na Saibadela (9.782 no solo, 5.445 no sub-bosque e 2.134 na copa) e 4.417 armadilhas/noite na Barra Grande (2.359, 1.420 e 638; respectivamente).

### *Comparação das comunidades*

Para cada uma das duas comunidades amostradas estimei a diversidade de espécies por intermédio do índice de Shannon-Wiener (Krebs, 1989):

$$H' = \sum_{i=1}^s (p_i)(\log p_i)$$

onde  $H'$  = índice de diversidade de espécies,  $s$  = número de espécies e  $p_i$  = proporção da  $i$ ésima espécie no total da amostra. Esse índice foi escolhido por possibilitar o uso de teste estatístico para detectar eventuais diferenças significativas entre comunidades (Zar, 1996).

Calculei também o percentual de similaridade entre as duas comunidades. Apesar da sua simplicidade, esse índice é considerado um dos melhores para comparar a similaridade entre comunidades (Krebs, 1989). Comparei também os valores de biomassa entre as duas comunidades. A biomassa mensal era calculada através do somatório dos pesos médios de todos

Tabela 2.1. Características do hábitat das duas áreas estudadas. Os valores apresentados são valores médios dos pontos amostrados, exceto para os valores de densidade das espécies arbóreas.

|                                                                     | SAIBADELA                     |                 | BARRA GRANDE                  |                 |    |
|---------------------------------------------------------------------|-------------------------------|-----------------|-------------------------------|-----------------|----|
|                                                                     | MÉDIA ± DP                    | N               | MÉDIA ± DP                    | N               |    |
| Profundidade de serrapilheira (cm)                                  | 2,58 ± 1,04                   | 30              | 2,38 ± 1,19                   | 33              | NS |
| Núm. de indivíduos de <i>Calathea</i> sp. por 0,25 m <sup>2</sup> . | 2,07 ± 1,60                   | 30              | 1,00 ± 1,24                   | 27              | ** |
| Núm. de plântulas por 0,25 m <sup>2</sup>                           | 10,80 ± 7,28                  | 30              | 7,52 ± 3,83                   | 24              | *  |
| Núm. de plantas herbáceas por m <sup>2</sup>                        | 1,56 ± 1,6                    | 30              | 3,12 ± 2,13                   | 24              | ** |
| Núm. de bambus por 0,25 m <sup>2</sup>                              | 0,03 ± 0,18                   | 30              | 0,35 ± 0,93                   | 26              | *  |
| Núm. de indivíduos de <i>Geonoma</i> spp. por 0,25 m <sup>2</sup>   | 0,67 ± 1,15                   | 30              | 0,09 ± 0,29                   | 23              | *  |
| Índice de densidade vegetal a 0,5 m de altura (%)                   | 4,25 ± 2,20                   | 30              | 3,20 ± 1,80                   | 24              | *  |
| Índice de densidade vegetal a 1,0 m de altura (%)                   | 2,37 ± 2,00                   | 30              | 1,40 ± 0,96                   | 24              | *  |
| Índice de densidade vegetal a 2,0 m de altura (%)                   | 2,23 ± 2,19                   | 30              | 1,12 ± 0,98                   | 24              | *  |
| Número de buracos/abrigos no solo em um raio de 5m                  | 5,10 ± 2,42                   | 30              | 2,67 ± 1,46                   | 24              | ** |
| Número de troncos caídos em um raio de 5m                           | 2,17 ± 1,84                   | 30              | 0,50 ± 0,78                   | 24              | ** |
| % de cobertura de copa                                              | 99,0 ± 1,0                    | 96              | 98,6 ± 2,3                    | 23              | NS |
| Densidade de árvores – DAP > 5 cm (ind/ha)                          | 2046 (1947-2155) <sup>a</sup> | 40 <sup>b</sup> | 1135 (1067-1213) <sup>a</sup> | 32 <sup>b</sup> | +  |
| Densidade de árvores – DAP > 10 cm (ind/ha)                         | 896 (852-943) <sup>a</sup>    | 40 <sup>b</sup> | 690 (649-737) <sup>a</sup>    | 32 <sup>b</sup> | +  |

NS - Diferença não significativa

\* - Diferença significativa entre as duas áreas (teste t, P < 0,5)

<sup>a</sup> - Intervalo de confiança (95%)

<sup>b</sup> - Número de pontos amostrados em cada área

+

os indivíduos capturados no mês. A abundância relativa de cada espécie foi calculada através do número total de indivíduos da espécie dividido pelo número total de indivíduos capturados na área.

## RESULTADOS

### *Características do hábitat*

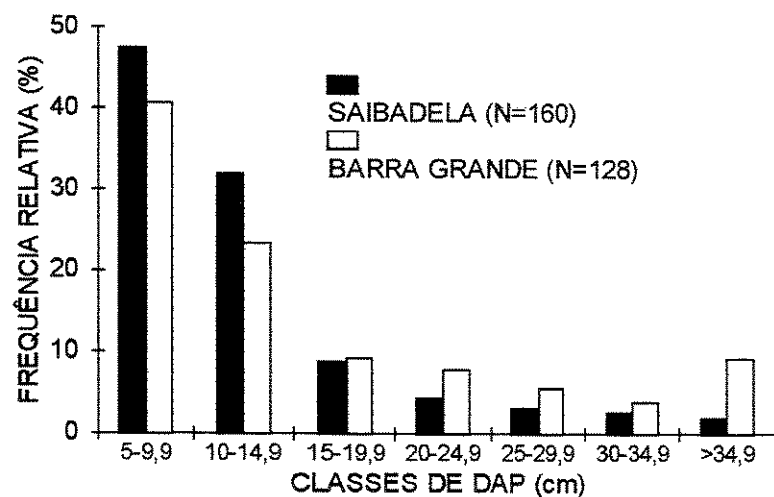
As variáveis de microhábitat medidas nas duas áreas indicaram que cada área apresentava características distintas (Tabela 2.1). A área da Saibadela apresentou uma quantidade significativamente maior de indivíduos de *Calathea* sp., o que indicava um solo mais úmido, além de um maior número de plântulas em geral. Quanto às palmeiras, o palmitero *Euterpe edulis* só ocorre na Saibadela, onde também foi significativamente mais freqüente a ocorrência de *Geonoma* spp. Essa área apresentou também uma densidade vegetal significativamente maior em todas as alturas analisadas (a 0,5 m, 1 m e 2 m), além de um maior número de buracos/abrigos e de troncos caídos. A área da Barra Grande apresentou, por sua vez, uma maior quantidade de bambus e também maior número de indivíduos de porte herbáceo/arbustivo. Não houve diferenças significativas entre as duas áreas quanto à profundidade da serapilheira ou porcentagem de cobertura arbórea. Quanto à densidade de espécies arbóreas, a área da Saibadela foi significativamente mais densa. Essa diferença foi bem mais acentuada, no entanto, quando considerei árvores com DAP mínimo de 5 cm do que com DAP mínimo de 10 cm. Isso indica que a área da Saibadela, quando comparada com a Barra Grande, possui uma maior densidade de árvores de pequeno porte (entre 5 e 10 cm de DAP).

A diferença na densidade de árvores de pequeno porte pôde ser confirmada pelas diferentes distribuições de freqüência de diâmetro das árvores nas duas áreas (Fig. 2. 2). A área da Saibadela apresentou uma maior proporção de árvores de pequeno diâmetro (até 15 cm), enquanto a área da Barra Grande apresentou uma maior proporção de árvores nas classes de diâmetro mais altas (> 20 cm).

### *Oferta de recursos*

A produção mensal de frutos, avaliada através dos coletores, variou bastante em ambas as áreas (Fig. 2.3). A área da Saibadela apresentou uma maior produção média (62,13 Kg/ha, d.p. = 53,28 Kg/ha), com dois picos aparentes durante o ano, um menos acentuado, entre junho e julho, e um outro, mais evidente, entre dezembro e fevereiro, coincidindo com a época em que há maior

A)



B)

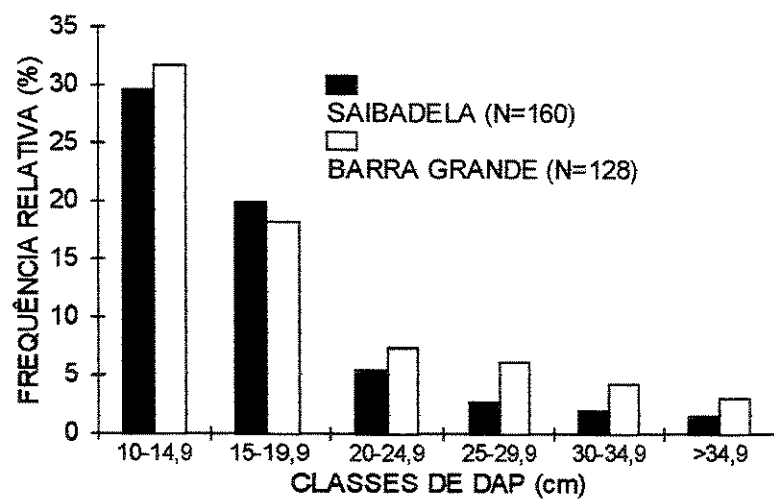


Figura 2.2. Frequência de árvores por classe de diâmetro a altura do peito (DAP) nas duas áreas estudadas. A) DAP mínimo de 5 cm , B) DAP mínimo de 10 cm .

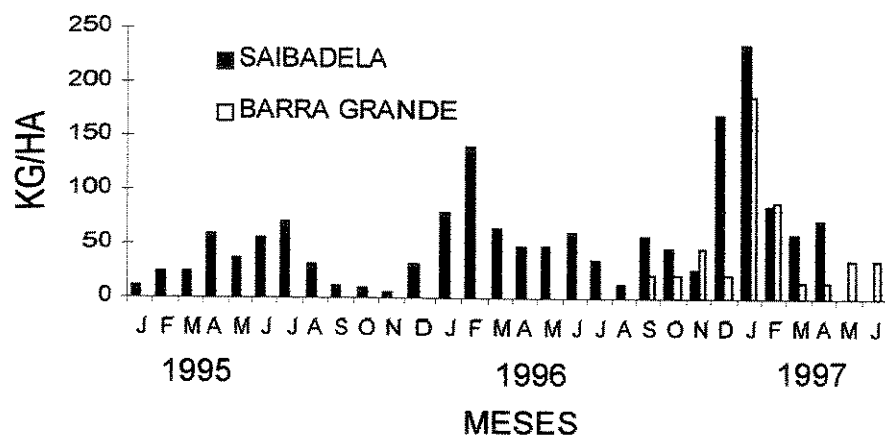


Figura 2.3. Estimativa da produção mensal de frutos durante o período de estudo em ambas as áreas. Os dados foram coletados entre jan/95 e abr/97 na Saibadela e entre set/96 e ju/97 na Barra Grande (ver texto para outros detalhes).

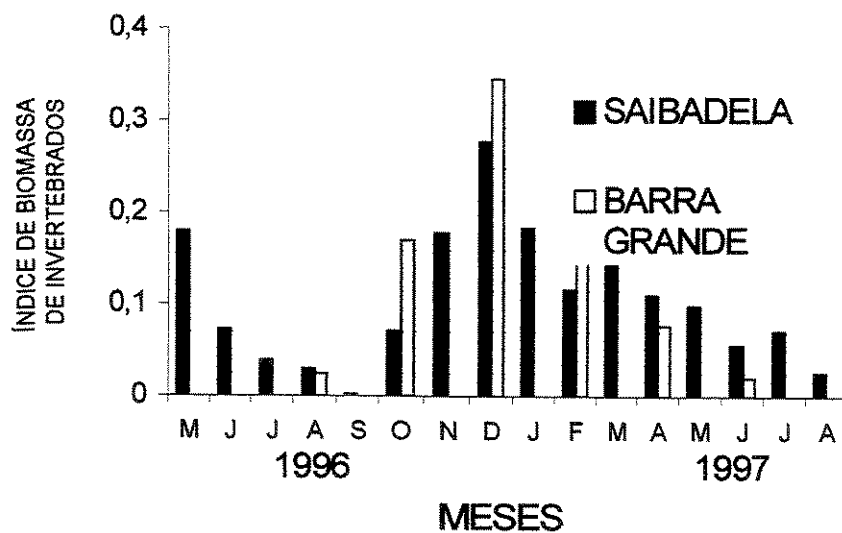


Figura 2.4. Estimativa da biomassa mensal de invertebrados durante o período do estudo nas duas áreas. Coletei os dados bimestralmente entre ago/96 e jun/97 na Barra Grande.

Tabela 2.2. Número de indivíduos e abundância relativa das diferentes espécies de mamíferos capturados ao longo do estudo nas duas áreas amostradas no Parque Estadual Intervales. Valores entre parênteses indicam os pesos médios para cada espécie. Testes de contingência indicaram haver diferenças significativas entre as duas áreas quanto à abundância relativa das espécies dominantes das comunidades, ou seja, as 12 espécies mais comuns ( $\chi^2 = 194$ , g.l. = 11,  $P < 0,0001$ ).

| Ordem<br>Família<br>Espécie (peso em gramas)                 | SAIBADELA            |                         | BARRA GRANDE         |                         |
|--------------------------------------------------------------|----------------------|-------------------------|----------------------|-------------------------|
|                                                              | Número de indivíduos | Abundância relativa (%) | Número de indivíduos | Abundância relativa (%) |
| Didelphimorphia                                              |                      |                         |                      |                         |
| Didelphidae                                                  |                      |                         |                      |                         |
| <i>Didelphis aurita</i> (540)                                | 14                   | 4,8                     | -                    | -                       |
| <i>Philander frenata</i> (282)                               | 2                    | 0,7                     | 5                    | 4,0                     |
| <i>Metachirus nudicaudatus</i> (236)                         | 30                   | 10,2                    | -                    | -                       |
| <i>Micoureus demerarae</i> (113)                             | 9                    | 3,1                     | -                    | -                       |
| <i>Marmosops paulensis</i> (42)                              | -                    | -                       | 9                    | 7,1                     |
| <i>Gracilinanus microtarsus</i> (31)                         | -                    | -                       | 12                   | 9,5                     |
| <i>Monodelphis americana</i> (21)                            | -                    | -                       | 1                    | 0,8                     |
| Rodentia                                                     |                      |                         |                      |                         |
| Muridae                                                      |                      |                         |                      |                         |
| <i>Oryzomys intermedius</i> (74)                             | 127                  | 43,3                    | 34                   | 27,0                    |
| <i>Oligoryzomys nigripes</i> (23)                            | 7                    | 2,4                     | 3                    | 2,4                     |
| <i>Oecomys</i> sp. (70)                                      | 13                   | 4,4                     | -                    | -                       |
| <i>Oecomys</i> gr. <i>concolor</i> (45)                      | -                    | -                       | 6                    | 4,8                     |
| <i>Nectomys squamipes</i> (172)                              | 42                   | 14,3                    | -                    | -                       |
| <i>Rhipidomys</i> aff. <i>macrurus</i> (59)                  | -                    | -                       | 1                    | 0,8                     |
| <i>Wilfredomys pictipes</i> (24)                             | 7                    | 2,4                     | 7                    | 5,6                     |
| <i>Delomys dorsalis</i> (56)                                 | -                    | -                       | 8                    | 6,3                     |
| <i>Akodon montensis</i> (20)                                 | -                    | -                       | 9                    | 7,1                     |
| <i>Akodon serrensis</i> (33)                                 | 22                   | 7,5                     | 8                    | 6,3                     |
| <i>Thaptomys nigrita</i> (26)                                | -                    | -                       | 13                   | 10,3                    |
| <i>Oxymycterus iheringhi</i> (30)                            | -                    | -                       | 7                    | 5,6                     |
| <i>Oxymycterus hispidus</i> (90)                             | -                    | -                       | 2                    | 1,6                     |
| Echimyidae                                                   |                      |                         |                      |                         |
| <i>Trinomys</i> (= <i>Proechimys</i> ) <i>iheringi</i> (212) | 20                   | 6,8                     | -                    | -                       |
| <i>Nelomys nigripinis</i> (273)                              | -                    | -                       | 1                    | 0,8                     |
| Total de Espécies                                            | 11                   | 11                      | 16                   | 16                      |
| Total de indivíduos                                          | 293                  | 100                     | 126                  | 100                     |

incidência de chuvas. O aumento de frutos no meio do ano deveu-se, principalmente, à frutificação de *Euterpe edulis*. A produção de frutos na área da Barra Grande também apresentou um pico na época de maior precipitação pluviométrica, entre janeiro e fevereiro. Nessa área houve uma menor produção mensal média (48,93 Kg/ha, d.p. = 53,10 Kg/ha). No entanto, considerando somente os meses onde houve coleta de frutos nas duas áreas, não houve diferença significativa entre as áreas na produção mensal média de frutos (teste de Mann-Whitney,  $P = 0,2$ ).

Ao analisar-se a biomassa de invertebrados pode-se notar que essa também apresentou uma certa variação sazonal em ambas as áreas (Fig. 2.4). Os dados indicaram que, tanto na Saibadela quanto na Barra Grande, existiu somente um pico aparente, que ocorreu também entre novembro e janeiro. O valor do primeiro mês de coleta de dados, no entanto, em maio de 1996, foi relativamente alto. Esse aumento pode indicar a ocorrência de um pequeno pico na biomassa de invertebrados nesse mês, ou então que em maio já havia um declínio na biomassa de invertebrados depois de um pico na época de chuvas, anterior ao início do período de amostragem, maior do que no mesmo período do ano seguinte. Considerando os meses que houve coleta em ambas as áreas, não detectei diferença significativa entre elas quanto à biomassa mensal de invertebrados (teste de Mann-Whitney,  $P > 0,8$ ).

#### *Composição das comunidades de pequenos mamíferos*

Na Saibadela houve um total de 1.415 capturas de 11 espécies diferentes, resultando em um sucesso total de captura de 8,15%, ou 13,0% considerando somente as capturas no solo. Nessa área o índice de diversidade calculado foi de 0,805. Já na Barra Grande, houve um total de 196 capturas, resultando em sucessos de captura bem mais baixos (4,44% total ou 6,44% para as armadilhas no solo) mas com uma maior riqueza total de espécies (16 espécies) e um índice de diversidade, de 1,043, significativamente maior que o calculado para a Saibadela ( $P < 0,001$ ). O percentual de similaridade relativamente baixo entre as duas áreas (39%) também demonstrou que elas diferem bastante quanto à composição de suas comunidades. Capturei, no total, 11 espécies de pequenos mamíferos na Saibadela, sendo quatro marsupiais, seis roedores murídeos e um roedor equimiídeo (Tabela 2). Houve mais duas espécies de pequenos mamíferos, *Sciurus ingrami* (Rodentia, Sciuridae) e *Monodelphis cf. americana* (Didelphimorphia, Didelphidae), que foram observadas na área, durante o período de estudo, mas não foram capturadas. Já na Barra Grande, entre as 16 espécies capturadas, houve quatro marsupiais, 11 roedores murídeos, e um

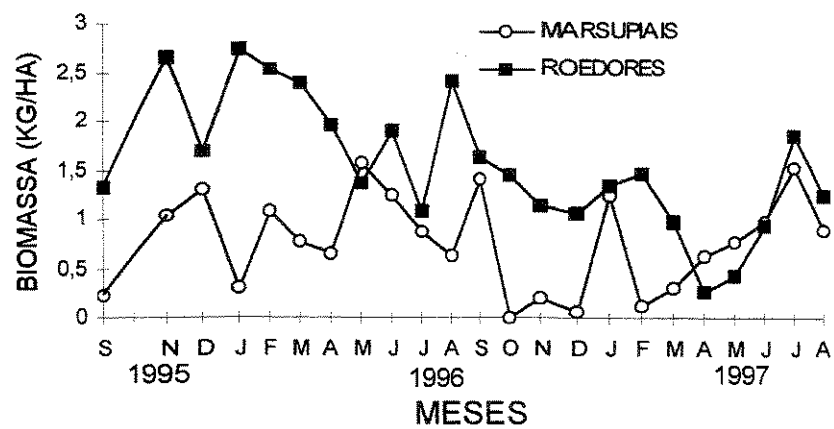
roedor equimiídeo. Embora o roedor *O. intermedius* tenha sido a espécie dominante em ambas as áreas, na Barra Grande houve um maior equilíbrio entre as outras espécies presentes, não havendo a ocorrência de três ou quatro espécies claramente mais abundantes que as outras, como na Saibadela. O esquilo comum, *S. ingrami*, também foi observado na Barra Grande. As duas comunidades apresentaram diferenças significativas quanto à composição e abundância relativa das espécies (Tabela 2.2).

A biomassa total de pequenos mamíferos por mês, calculada para a área da Saibadela, variou consideravelmente (Fig. 2.5), com uma média de 2,34 kg/ha (d.p. = 0,89), 1,56 kg/ha para os roedores e 0,78 kg/ha para os marsupiais. Para os roedores, houve uma tendência a uma maior biomassa durante o primeiro ano de captura, entre novembro de 1995 e setembro de 1996, quando comparada com os meses subsequentes. A biomassa dos marsupiais, por sua vez, manteve-se mais constante durante os dois anos. Já na área da Barra Grande, a média da biomassa mensal foi 0,95 Kg/ha (d.p. = 0,45), significativamente menor do que a biomassa total nos mesmos meses na Saibadela (teste de Mann-Whitney,  $P < 0,04$ ). Os roedores contribuíram com uma biomassa mensal média de 0,73 kg/ha e os marsupiais com 0,22 kg/ha. Tanto na Barra Grande quanto na Saibadela a biomassa de roedores foi significativamente maior do que a biomassa de marsupiais (teste de Mann-Whitney,  $P < 0,02$  para ambas as áreas).

## DISCUSSÃO

Em estudos realizados em áreas de floresta semidecídua de Minas Gerais, Fonseca e Kierulff (1989) e Stallings (1989) obtiveram sucessos de captura de cerca de 2,3%. No presente estudo, os valores que obtive, em ambas as áreas, foram superiores, com o sucesso da Saibadela (8,15%) sendo bem maior do que na Barra Grande (4,44%). Se considerar somente as capturas ocorridas no solo, o sucesso de captura da base Saibadela (13%) foi similar aos 15,1% obtidos por Bergallo (1994) na Estação Ecológica da Juréia, em uma outra área de Mata Atlântica com taxas de precipitações anuais semelhantes à Saibadela, além de estar localizada aproximadamente a uma mesma altitude. Em uma área de floresta secundária situada a 850 m de altitude e próxima à Barra Grande, também dentro do PEI, Olmos (1991) obteve um sucesso total de captura de 17,23%, bastante superior aos 6,44% que obtive no solo da Barra Grande. A composição de espécies da comunidade de roedores que encontrei nessa área, no entanto, foi bastante similar à comunidade descrita por Olmos (1991).

A)



B)

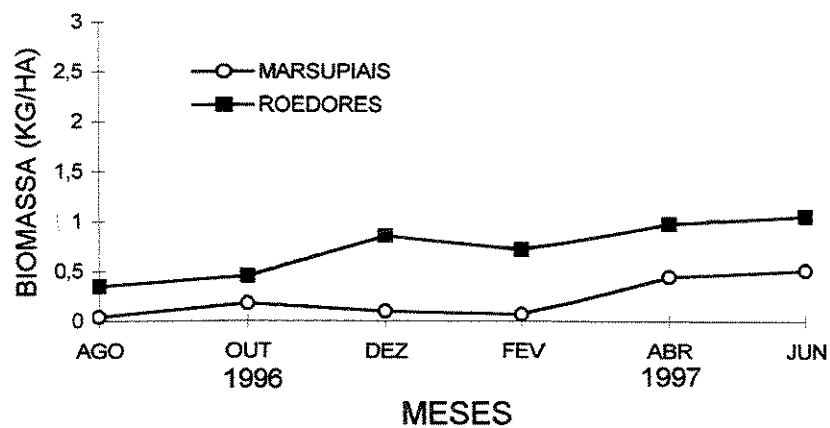


Figura 2.5. Variação na biomassa mensal de roedores e marsupiais na Saibadela (A) e na Barra Grande (B).

Houve uma sensível modificação na composição das espécies entre as duas áreas estudadas, tanto de marsupiais quanto de roedores. Capturei os marsupiais *M. demerarae*, *M. nudicaudatus* e *D. aurita* somente na Saibadela. Além destes, os roedores *Nectomys squamipes*, *T. iheringhi* e *Oecomys* sp. também não foram capturados na área da Barra Grande, localizada a maior altitude. Nessa última eu capturei, também exclusivamente, os marsupiais *G. microtarsus* e *M. paulensis*, além de oito espécies de roedores. Essas diferenças na composição e riqueza de espécies podem ser explicadas, provavelmente, não só pela diferença de altitude entre as áreas, mas também por outras características do hábitat que independam diretamente da altitude. A ausência de *N. squamipes* na Barra Grande, por exemplo, foi decorrência da ausência de um curso d'água na área amostrada. Esse roedor ocorre em áreas localizadas em altitudes maiores do que os 900 m da Barra Grande (Bonvicino *et al.*, 1997). No próprio PEI, capturei essa espécie em um outro local, ao lado de um córrego a cerca de 2 km da grade de capturas, também situado a cerca de 900 m de altitude.

Algumas espécies comuns na área mais baixa, como *M. nudicaudatus* e *T. iheringhi*, que não ocorreram na Barra Grande, parecem realmente estar associadas a áreas com menor altitude (Pessôa e Reis, 1996; Emmons e Feer, 1997). A comunidade de pequenos mamíferos estudada por Bergallo (1994), em uma área de Mata Atlântica localizada a uma altitude similar à da Saibadela, foi semelhante à comunidade da Saibadela. Nessa área os marsupiais *M. nudicaudatus* e *D. aurita*, e os roedores *T. iheringhi* e *Oryzomys nitidus* (em vez de *O. intermedius*) foram as espécies dominantes. O menor número total de espécies capturadas (sete) pode ter sido, ao menos em parte, causado pelo fato de Bergallo (1994) ter capturado animais somente no solo, excluindo um segmento potencialmente importante da comunidade de pequenos mamíferos da área (ver capítulo 3).

Na Barra Grande eu capturei cinco espécies de roedores da tribo Akodontinii, contrastando com uma única espécie na Saibadela. Essa diferença pode estar de fato relacionada com a altitude de cada área, pois roedores dessa tribo tiveram seu centro de origem e diversificação na região dos Andes da América do Sul (Reig 1984). Desta forma as adaptações primárias das espécies deste grupo seriam aquelas necessárias para suportar ambientes mais frios; de florestas situadas a maiores altitudes, como é o caso da Barra Grande. De maneira geral, quando se analisa várias áreas de Mata Atlântica parece haver uma tendência a um aumento no mamíferos que não sejam capturados nas armadilhas utilizadas, como por exemplo a paca, *Agouti*

*paca*, ou o esquilo, *Sciurus ingrami*, o que reduziria a disponibilidade de recursos para os número de espécies correlacionado positivamente com um aumento na altitude do local (ver capítulo 5).

Ao comparar comunidades de pequenos mamíferos neotropicais, Woodman *et al.* (1995) encontraram diferenças significativas entre duas áreas (ambas situadas a cerca de 200 m de altitude) localizadas em uma mesma reserva de Floresta Amazônica no Peru. No entanto, essa diferença foi causada pela abundância diferencial de uma única espécie (*Oryzomys nitidus*), e os autores afirmam que, ao contrário do que detectei no presente estudo, a composição das duas comunidades é semelhante (Woodman *et al.*, 1995).

Áreas de Mata Atlântica abrigam, em geral, entre cinco e oito espécies de marsupiais (e.g. Bergallo, 1994; Fonseca e Kierulff, 1989; Leite *et al.*, 1994; Passamani, 1995). O número de marsupiais capturados neste estudo, portanto, está dentro do esperado. Somente *P. frenata* foi capturado nas duas áreas amostradas, embora *M. aff. americana* também tenha sido observado em ambas as áreas. Entre as espécies capturadas unicamente em uma área, *G. microtarsus* e *M. demerarae* parecem ocupar nichos semelhantes, pois ambas são insetívoro-onívoras (Emmons e Feer, 1997) e parecem usar o espaço tridimensional de maneira semelhante (ver capítulo 3). Estudos realizados em outras áreas de Mata Atlântica indicam que quando um destes gêneros é abundante em uma área, o outro não ocorre ou é bastante raro (Palma, 1996; Fonseca e Kierulff, 1989; Leite *et al.*, 1994; Stallings, 1989).

De uma maneira geral, a biomassa de pequenos mamíferos encontrada nas duas áreas foi similar à biomassa encontrada em outras áreas de Mata Atlântica e menor do que em outras áreas de florestas neotropicais (Tabela 2.3). Por outro lado, ao contrário do que foi observado em outras áreas de floresta no Brasil (Bergallo, 1994; Ernest e Mares, 1995), a biomassa de roedores foi significativamente maior do que a de marsupiais em ambas as áreas.

Embora eu não tenha detectado uma diferença significativa na oferta de recursos (frutos e invertebrados) entre as duas áreas, a área da Saibadela apresentou uma biomassa total de pequenos mamíferos significativamente maior do que a Barra Grande. Esse fato pode ter sido causado por uma eventual limitação dos métodos utilizados para avaliar a oferta de recursos, com a Saibadela realmente possuindo mais recursos disponíveis do que a Barra Grande. Por outro lado, pode ser que essa diferença na biomassa de pequenos mamíferos entre as duas áreas seja causada por outros fatores. Na Barra Grande, pode ocorrer, por exemplo, uma maior utilização relativa dos recursos disponíveis por outros grupos de animais (como pássaros ou mesmo outros

Tabela 2.3. Comparação entre faunas de pequenos mamíferos (marsupiais, roedores murídeos e equimídeos) entre diferentes sítios de florestas neotropicais. Considerei somente animais realmente capturados nas armadilhas.

| Local                                                     | Área amostrada (ha) | Duração (meses) | N de espécies (biomassa média em kg/ha) |                        |                        | Pluviosidade (mm/ano) | Fonte                        |
|-----------------------------------------------------------|---------------------|-----------------|-----------------------------------------|------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------------|
|                                                           |                     |                 | Marsup.                                 | Roed.                  | Total                  |                       |                              |
| Flor. seca de baixada, Panamá                             | 5,1                 | 12              | 5(1,5)                                  | 10(4,0)                | 15(4,5)                | 1.750                 | Fleming (1970,1973)          |
| Flor. úmida de baixada, Panamá                            | 5,1                 | 12              | 4(1,3)                                  | 6(6,3)                 | 10(7,6)                | 3.000                 | Fleming (1970,1973)          |
| Flor. úmida pre-montana, Venezuela                        | 4,0                 | 24              | 5(1,1)                                  | 8(1,7)                 | 13(2,9)                | 1.500                 | O'Connell (1989)             |
| Flor. decídua, Venezuela                                  | 2,25                | 16              | 2(*)                                    | 4(*)                   | 16(*)                  | *                     | August (1984)                |
| Flor. úmida de baixada, Peru                              | 17,0                | 9               | 4(*)                                    | 11-13 <sup>a</sup> (*) | 15-17 <sup>a</sup> (*) | *                     | Woodman <i>et al.</i> (1995) |
| Flor. úmida de baixada, Peru                              | 17,0                | 9               | 4(*)                                    | 11-13 <sup>a</sup> (*) | 15-17 <sup>a</sup> (*) | *                     | Woodman <i>et al.</i> (1995) |
| Flor. de Galeria, Brasil central                          | 4,0                 | 14              | 4(2,6)                                  | 9(1,8)                 | 13(4,4)                | 1.526                 | Ernest e Mares (1995)        |
| Flor. Amazônica, Brasil                                   | <sup>b</sup>        | 6               | 4,1 <sup>c</sup> (*)                    | 3,2 <sup>c</sup> (*)   | 7,3 <sup>d</sup> (*)   | 2.105                 | Malcolm (1988)               |
| Flor. Atlântica (seca, semidecídua), Linhares, ES,        | 2,0                 | 11              | 5(*)                                    | 2(*)                   | 7(*)                   | 873                   | Palma (1996)                 |
| Brasil                                                    |                     |                 |                                         |                        |                        |                       |                              |
| Flor. Atlântica úmida de baixada, sudeste do Brasil       | 5,0                 | 14              | 3(1,1)                                  | 4(1,1)                 | 7(2,2)                 | ca. 3.500             | Bergallo (1994)              |
| Flor. Atlântica úmida de baixada, sudeste do Brasil       | 1,5                 | 24              | 4(0,78)                                 | 7(1,56)                | 11(2,3)                | 4.200                 | Este estudo                  |
| Flor. Atlântica sub-montana, sudeste do Brasil            | 1,5                 | 10              | 4(0,2)                                  | 11(0,7)                | 16(0,9)                | 1.600                 | Este estudo                  |
| Flor. Atlântica sub-montana secundária, sudeste do Brasil | 0,5                 | 13              | -                                       | 11(*)                  | 11(*)                  | 1.600                 | Olmos (1991)                 |

\* dados não fornecidos; <sup>a</sup> os autores agruparam três espécies de *Proechimys* nas análises; <sup>b</sup> foram amostrados (através de linhas de captura) 10 fragmentos com área total de 10 ou 100 ha; <sup>c</sup> valor médio para os 10 fragmentos (variação de 3 a 5); <sup>d</sup> valor médio para os 10 fragmentos (variação de 6 a 10)

pequenos mamíferos estudados. A própria diferença de composição de espécies entre as duas comunidades poderia explicar essa diferença nos valores totais de biomassa. Consumidores primários são, em geral, mais abundantes do que predadores de animais (Eisenberg 1981). Desta forma, a maior dominância de espécies predominantemente frugívoras ou onívoro-frugívoras na Saibadela (e.g. *O. intermedius*, *T. iheringhi*, *D. aurita*, *M. nudicaudatus*), poderia levar a uma maior biomassa nessa área.

Os dois locais amostrados estão localizados em uma mesma reserva e unidos por um trecho de floresta contínua. Essas duas áreas, apresentaram, no entanto, marcantes diferenças nas características de hábitat medidas (Tabela 2.1). As significativas diferenças entre as duas comunidades de pequenos mamíferos amostradas (evidenciadas pelos testes estatísticos e também pelo relativamente baixo percentual de similaridade entre ambas) estão associadas, provavelmente, a essas diferenças no hábitat. No presente estudo contatei uma maior densidade vegetal nos estratos inferiores da floresta (a 0,5 m, 1 m e 2 m) na área da Saibadela do que na Barra Grande (Tabela 2.1). Além disso, existe um maior número de árvores de pequeno porte na Saibadela (Fig. 2.2). Essas características provavelmente favorecem uma maior utilização do sub-bosque da floresta pelas espécies trepadoras. De fato, embora a Saibadela seja ocupada por um menor número total de espécies, nessa área eu registrei nove espécies utilizando os estratos arbóreos inferiores da floresta, contra apenas três na Barra Grande (ver capítulo 3).

Eu não detectei diferenças significativas na profundidade média de serapilheira medida nas duas áreas. Uma maior profundidade de serapilheira poderia acarretar maior complexidade do hábitat e manter maior diversidade de artrópodes. Essa maior diversidade poderia, por sua vez, explicar a ocorrência de mais espécies insetívoras, especialmente da tribo Akodontinii (ver Emmons e Feer, 1997; Fonseca and Kierulff, 1989; para informações sobre dieta deste grupo), na Barra Grande. Além disso, também não houve diferenças significativas entre a biomassa de invertebrados nas duas áreas. Em relação às outras variáveis de hábitat medidas, houve uma quantidade significativamente maior de vegetação herbácea-arbustiva na Barra Grande. Isso poderia proporcionar uma maior proteção dos roedores terrestres contra predadores. Além disso, essa maior heterogeneidade ambiental próxima ao solo também poderia levar a uma maior diversidade de presas.

O roedor *O. intermedius* foi a espécie dominante em ambas as áreas, sendo mais freqüente, no entanto, na área da Saibadela. Os resultados da análise das características do

hábitat e oferta de recursos sugerem que essa área é mais adequada a essa espécie. *Oryzomys intermedius* alimenta-se dos frutos de *E. edulis* e *Geonoma* spp, freqüentes somente na Saibadela. Além disso, dados obtidos com a ajuda de carreteis de linha indicaram que essa espécie freqüentemente usa troncos caídos (dados não publicados), mais comuns na Saibadela, e raízes suspensas de *E. edulis* como abrigos para seus ninhos. Em áreas de floresta montana no sudeste do Brasil, Bonvicino *et al.* (1997) detectaram uma separação altitudinal entre *Delomys collinus* e duas espécies de *Oryzomys* (*O. ratticeps* e *O. intermedius*). No presente estudo, uma eventual competição com *D. dorsalis* (que só ocorreu na Barra Grande), que possui tamanho e dieta similares (Vivo *et al.* 1992), poderia levar a uma menor abundância de *O. intermedius* em áreas localizadas em altitudes mais altas.

Durante o presente estudo houve o registro de seis espécies de pequenos mamíferos que ainda não haviam sido capturadas na região (*Gracilinanus microtarsus*, *Monodelphis americana*, *R. aff. macrurus*, *W. pictipes*, *Oe. gr. concolor* e *Oecomys* sp2.). Com isso, o número total de espécies de pequenos mamíferos (roedores murídeos e equimiídeos, além de marsupiais) com presença confirmada no Parque Estadual Intervales aumentou de 21 (Vivo *et al.*, 1992; Musttrangi e Patton, 1997) para 27. A comparação entre estudos realizados em diferentes áreas de florestas neotropicais é dificultada pelas diferenças em metodologia. A utilização de diferentes tipos e tamanhos de armadilhas, as diferentes iscas e os diferentes estratos da floresta que são amostrados levam à captura diferenciada das espécies componentes das comunidades. Quando comparados com estudos realizados em outras áreas de florestas neotropicais (Tabela 2.3), as áreas de Mata Atlântica amostradas no presente estudo apresentam riqueza de espécies igual ou superior à maioria delas. Isso ocorreu especialmente na Barra Grande, onde, em uma área de apenas 1,5 ha, capturei um total de 16 espécies de mamíferos. Em ambas as áreas, se considerarmos todas as espécies de pequenos mamíferos (< 2 kg), o número total de espécies é ainda maior. Na Saibadela, além das espécies capturadas, foram observadas ainda as espécies *Sciurus ingrami* (Rodentia, Sciuromorpha) e *Monodelphis cf. americana*. Na Barra Grande observei, além de *S. ingrami*, um roedor caviídeo (provavelmente *Cavia aperea*). Nessa área, ocorrem também *Kannabateomys amblyonyx* (Vivo *et al.*, 1992), que não é normalmente capturado em armadilhas convencionais, além de *N. squamipes*. Pode-se concluir, com os resultados apresentados neste estudo, que o PEI apresenta uma fauna de pequenos mamíferos abundante, rica em espécies e bastante representativa da Mata Atlântica.

## LITERATURA CITADA

- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64:1495-1507.
- August, P. V. 1984. Population ecology of small mammals in the llanos of Venezuela. Pp. 71-104. Em: "Contributions in mammalogy in honor of Robert L. Packard". R. E. Martin e B. R. Chapman (Eds.). Texas Tech University.
- Bergallo, H. G. 1994. Ecology of a small mammal community in an atlantic forest area in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 29:197-217.
- Bonvicino, C. R., A. Langguth, S. M. Lindbergh, e A. C. Paula. 1997. An elevational gradient study of small mammals at Caparaó National Park, South eastern Brazil. *Mammalia*, 61:547-560.
- Carvalho, C. T. 1965. Bionomia de pequenos mamíferos da Boraceia. *Revista de Biologia Tropical*, 13:239-257.
- Davis, D. E. 1947. Notes on the life histories of some Brazilian mammals. *Boletim do Museu Nacional*, 76:1-8.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations. An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago. 610 pp.
- Eisenberg, J. F. 1983. Behavioral adaptations of higher vertebrates to tropical forests. Pp. 267-278. Em: "Tropical rain forest ecosystems. Structure and function". F. B. Galley (Ed.).
- Emmons, L. H. e F. Feer. 1997. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. 2ª ed. The University of Chicago Press, Chicago. 307 pp.
- Fleming, T. H. 1970. Comparative biology of two temperate-tropical rodent counterparts. *The American Midland Naturalist*, 83:462-471.
- Fleming, T. H. 1973. Numbers of mammal species in North and Central American forest communities. *Ecology*, 54:555-563.
- Fleming, T. H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. Pp. 269-298. Em: "Small mammals: their productivity and population dynamics". F. B. Golley, K. Petrusewicz, e L. Ryszkowski (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Fonseca, G. A. B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 34:17-34.
- Fonseca, G. A. B. e M. C. M. Kierulff. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:99-152.
- Fonseca, G. A. B. e J. G. Robinson. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation*, 53:265-294.
- Freitas, S. R., D. Astúa de Moraes, R. T. Santori, e R. Cerqueira. 1997. Habitat preference and food use by *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a restinga forest at Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, 57:93-98.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, New York. 654 pp.
- Leite, Y. L. R., J. R. Stallings, e L. P. Costa. 1994. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na reserva biológica de Poço das antas, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, 54:525-536.
- Leite, Y. L. R., L. P. Costa, e J. R. Stallings. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic Forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*, 12:435-440.

- Mares, M. A. e K. A. Ernest. 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 76:750-768.
- Mustang, M. A. e J. L. Patton. 1997. Phylogeography and systematics of the slender mouse opossum *Marmosops* (Marsupialia, Didelphidae). *University of California Publications in Zoology*, 130:1-86.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *Journal of Mammalogy*, 70:532-548.
- Olmos, F. 1991. Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Forest rodents. *Mammalia*, 55:555-565.
- Olmos, F. 1996. Satiation or deception? Mast-seeding *Chusquea* bamboos, birds and rats in the Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Biologia*, 56:391-401.
- Palma, A. R. T. 1996. Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica. Dissertação de Master. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil. p.
- Passamani, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic hill forest. *Mammalia*, 59:276-279.
- Pessôa, L.M. e S. F. Reis. 1996. *Proechimys iheringhi*. *Mammalian species*, 536:1-4.
- Reig, O. A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética*, 7:333-365.
- Santori, R. T., D. Astúa de Moraes, C. E. V. Grelle, e R. Cerqueira. 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.
- Stallings, J. R. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian park. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:153-200.
- Vivo, M. de, D. G. Manço, E. M. Sampaio, E. P. Andriani, F. C. Trematore, R. Gregorin, e S. B. P. Silva. 1992. Levantamento das espécies de mamíferos da Fazenda Intervalles, Serra de Paranapiacaba, São Paulo. Relatório não publicado. 101 pp.
- Woodman, N., N. A. Slade, e R. M. Timm. 1995. Mammalian community structure in lowland, tropical Peru, as determined by removal trapping. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113:1-20.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3ª ed. Prentice Hall, New Jersey.

### CAPÍTULO 3

## ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL DE PEQUENOS MAMÍFEROS NA MATA ATLÂNTICA DO SUDESTE DO BRASIL

## RESUMO

A alta complexidade vertical das florestas neotropicais contribui para aumentar sua diversidade total, pois os estratos superiores das florestas são ocupados por vários organismos que não ocorrem no solo. Para pequenos mamíferos, o uso tridimensional do hábitat é muito freqüente e provavelmente ajuda na partição dos recursos por diferentes espécies. No presente estudo, analisei padrões de estratificação vertical e utilização da copa por roedores e marsupiais em duas áreas contíguas de Mata Atlântica situadas a diferentes altitudes (100 m e 900 m). Coloquei armadilhas ao nível de solo, no sub-bosque (altura média de 1,7 m) e na copa (altura média de 10 m) mensal ou bimestralmente durante dois anos. Capturei um total de 22 espécies, 32% das quais usaram principal ou exclusivamente os estratos arbóreos. Detectei mudanças marcantes na composição das comunidades e abundância relativa das espécies nos diferentes estratos verticais. Houve uma redução geral no número total de espécies capturadas nas camadas superiores. Capturei principal ou exclusivamente na copa as seguintes espécies: *Micoureus demerarae* e *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia, Didelphidae); *Wilfredomys pictipes*, *Oecomys* gr. *concolor* e *Rhipidomys* aff. *macrurus* (Rodentia, Muridae); e *Nelomys nigrispinis* (Rodentia, Echimyidae). Os resultados mostraram que espécies de tamanho semelhante (principalmente marsupiais) tendem a diferir em seus padrões de uso vertical de hábitat. Espécies da tribo Akodontinii (*Akodon* spp., *Thaptomys nigrata* e *Oxymycterus* spp.), porém, não mostraram tal segregação, pois todas são terrestres. Em ambos os locais, havia um domínio de roedores a nível do solo (principalmente *Oryzomys intermedius*), mas a área de maior altitude apresentou um número mais alto de espécies (cinco) da tribo Akodontinii. Os marsupiais foram comuns no sub-bosque de ambos os locais. Na copa, porém, esse grupo não foi dominante, diferindo de outras áreas de florestas neotropicais.

## VERTICAL STRATIFICATION OF SMALL MAMMALS IN THE ATLANTIC RAINFOREST FROM SOUTHEASTERN BRAZIL<sup>2</sup>

### ABSTRACT

The high vertical complexity of Neotropical forests helps increasing the overall diversity, as upper strata of such forests are occupied by several organisms that do not occur on the ground. For small mammals, the three-dimensional use of habitat is very frequent and possibly allows resource partitioning of the different species. In the present study, I analyzed patterns of vertical stratification and canopy utilization by rodents and marsupials in two contiguous areas of Atlantic Forest ('*Mata Atlântica*') located at different altitudes (100 m and 900 m). I placed live traps at ground level, in the understory (mean height of 1.7 m), and in the canopy (mean height of 10 m) monthly or bi-monthly during two years. I captured a total of 22 species; 32% used mainly or exclusively the arboreal strata. I detected marked changes in community composition and relative abundance of the different species in the different vertical strata, with a general reduction in the total number of species captured in the upper layers. I captured mainly or exclusively in the canopy the following species: *Micoureus demerarae* and *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia, Didelphidae); *Wilfredomys pictipes*, *Oecomys concolor*, and *Rhipidomys* aff. *macrurus* (Rodentia, Muridae); and *Nelomys nigrispinis* (Rodentia, Echimyidae). Similar sized species (mainly marsupials) tended to differ in their patterns of vertical utilization of habitat. Species of the Akodontinii tribe (*Akodon* spp., *Thaptomys nigrita*, and *Oxymycterus* spp.), however, did not show such segregation, as they were all terrestrial. In both sites there was a dominance of rodents at ground level (mainly *Oryzomys intermedius*), but only the area of higher altitude showed a high number of species (five) of the Akodontinii tribe. The marsupials were common in the understory of both sites. In the canopy, however, this group was not dominant, differing from other areas of Neotropical forests.

---

<sup>2</sup> Este capítulo foi redigido de acordo com o formato indicado pela revista *Journal of Mammalogy*

Neotropical forests are heterogeneous and very complex habitats, where trees can range in height from 25 to 40 m (Kricher, 1997). This high vertical complexity (*sensu* August, 1983) helps increasing the overall diversity, as the upper strata of such forests are occupied by several organisms that do not occur on the ground (Lowman and Wittman, 1996). In spite of that, forest canopies have been poorly studied, as only recently biologists have become more aware of the importance of reaching the upper forest layers (Lowman and Moffett, 1993).

For small mammals, the three-dimensional use of habitat has been reported by several authors (e.g. August, 1983; August and Fleming, 1984; McClearn et al., 1994; Meserve, 1977; Stallings, 1989). Specifically in the Neotropical forests, there are many coexisting species with similar body size and morphological characteristics (Emmons, 1997). For those species resource partitioning could be promoted, in some cases, by segregation along vertical strata. Nevertheless, as for other groups of organisms (Lowman and Wittman, 1996), the analysis of patterns of vertical stratification and canopy utilization by small mammals has been restrained by difficulties to access the top layers of the forests. This ground-based perception may lead to false generalizations and also to incorrect estimates of mammal richness and abundance of several species. For example, after capturing small mammals on the ground and also in the canopy of the Amazon forest, Malcolm (1991) showed that the abundance of the woolly opossum *Caluromys philander* (Didelphimorphia, Didelphidae) is much higher than that indicated by previous estimates based only on ground and understory trapping.

The Brazilian Atlantic rain forest ('Mata Atlântica') is a lowland wet tropical forest with closed canopy and trees reaching up to 30-40 m. Although restricted to about 5% of its original area (Fonseca, 1985), this forest still harbors a rich mammalian fauna, with at least 129 non volant mammal species (Fonseca and Kierulff, 1989). In the present study, I analyzed the vertical stratification of small mammals in an Atlantic Forest area in Southeastern Brazil. I addressed the following questions: (1) Do different species use the ground, the understory, and the canopy of the forest in a similar way? (2) What is the species composition and relative abundance of the small mammal community in different vertical strata of the forest? (3) Is there any difference in vertical habitat utilization by small mammal communities from two contiguous areas situated at different altitudes?

## STUDY AREA AND METHODS

I conducted the study in two locations in the same ecological reserve, the State park Parque Estadual Intervales (PEI), southeastern Brazil (24°12' to 24°25' S; 48°03' to 48°30' W), on the Serra de Paranapiacaba massif of southern São Paulo state, and part of the Atlantic Forest domain. The PEI is composed mainly by a still well preserved forest area, with a total of approximately 490 km<sup>2</sup>. This reserve has an altitudinal range from 70 to 1,100 m., and forms, together with three other parks, a continuous protected area of more than 1,200 km<sup>2</sup>.

I carried out the field work between September 1995 and August 1997 in two different locations, Saibadela (24°14' S, 48°04' W) and Barra Grande (24°17'S, 48°21'W). The Saibadela is an area of primary forest and has an altitudinal range from 70 to 350 m. The climate is very wet with a mean temperature of 23°C and no marked dry period, but with most of the annual rainfall (mean of 4,200 mm/year) occurring between November and February. The vegetation presents changes due to the influence of a small river ('Rio Saibadela') that drains the area. At the flat lands near the river edges the trees reach heights of 25 m and diameters of more than 1 m. As the river influence decreases, the trees reach highest heights (up to 30 - 40 m), mainly individuals of the genera *Cedrela*, *Hymenaea*, *Schyzolobium*, *Ficus*, *Sloanea*, *Pouteria*, and *Alchornea*. The understory is composed of species as *Euterpe edulis*, *Rheedia gardneriana*, and *Psychotria* spp, as well as species of Myrtaceae, Rubiaceae, Piperaceae and Cyatheaceae, among others. Epiphytes such as aroids, orchids and bromeliads are very frequent (Almeida-Scabbia, 1996).

The highland site (altitude of about 900 m), Barra Grande, is also a primary forest, but the vegetation presents perceptible differences due mainly to the increasing in altitude, with bamboos (mainly *Guadua angustifolia*, *Merostachys* spp. and *Chusquea* spp.) being abundant (Olmos 1996). The study area has a canopy height of about 20-30 m, with some emergent trees. As in the Saibadela site, aroids, orchids, and bromeliads are common.

### *Trapping procedures*

I established two trappings grids, one in Saibadela (at 100 m a.s.l.) and the other in the Barra Grande site (900 m a.s.l.). In each grid I established 12 traplines 10 m apart. Each trapline had 8 trap stations spaced 20 m apart, totaling 96 trap stations covering an area of approximately 1.5 ha. I captured the animals using Sherman traps (10.4 x 12 x 38 cm) and wire mesh cage traps (15 x 15 x 30 cm). Previous analysis indicated that there was no significant differences in trapping success between trap types (E. M. Vieira, unp. data).

In every trapping session I randomly selected 66 trap stations to place the traps on the ground. I also placed traps in the understory (mean height of 1.7 m), and in the canopy (mean height of 10 m, ranging from 6 to 15 m). I set both trap types in the same proportion on the ground and at 1.7 m height. Whenever necessary, I placed rectangular wooden boards on the trees to support the understory traps. I set the traps in the canopy by placing them inside wooden boxes, which were used as mobile platforms, being raised and placed flush to tree branches. This method is described in detail by Vieira (in press). I used only Sherman traps in the canopy stations.

The understory and canopy stations were distributed in order to cover the entire grid area. I generally selected places connected to neighboring trees, and also with dense upper stratum vines, and branches with aroids and bromeliads. For the canopy stations, the branches had to be parallel to the ground and generally had a diameter of 10 to 25 cm. Each grid had 41 understory stations and 25 canopy stations were placed at the Saibadela site and 20 at the Barra Grande site.

To avoid subsequent recaptures in the same trap station on the ground I moved the traps to a neighboring trap station after each capture. I did not move the traps from arboreal stations after each capture, but subsequent captures in the same trap station were not considered. I set the traps from 6 to 8 consecutive nights. Trapping series were conducted monthly from September 1995 to August 1997 (except on October 1995) at Saibadela site (total trapping effort of 9,782 trap nights on the ground, 5,445 trap nights in the understory, and 2,134 trap nights in the canopy), and bi-monthly from August 1996 to June 1997 at Barra Grande site (2,359 trap nights on the ground, 1,188 in the understory, and 638 in the canopy). In the Saibadela site the canopy traps were placed between April and May 1996 and only after June 1996 there was a minimum monthly trapping effort at canopy level of 100 trap nights.

The bait used was a mixture of peanut butter, corn meal, smashed banana, commercial cod liver oil, and vanilla essence. As the method used for canopy trapping enabled easy access to the traps, I rebaited all traps every two days. I noted species, location, sex, and weight (100, 1,000 or 3,000 g Pesola spring balance) of every captured animal. The newly captured animals were lightly anaesthetized with ether and marked by toe-clipping or with numbered tags. After data collection, I released the animals at the point of capture.

### *Data analysis*

To answer Question 1 - the relative utilization of each stratum by different species – I compared the observed number of captures of each species to the expected number of captures for each stratum (ground, understory, and canopy). This expected number of captures was based on the total trapping effort for each stratum. The null hypothesis was that the animals were evenly distributed in vertical space and would be captured in proportion to the number of traps per layer. When the number of captures was low I performed Fisher exact tests to compare captures at ground level to those above ground. I decided to perform statistical tests only when total number of captures was greater than ten.

To answer question 2, on the species composition and relative abundance of the community, I analyzed the number of individuals and total biomass (number of individuals multiplied by mean biomass) of each species captured in each of the three strata. I estimated the mean biomass for each species by averaging the weight of all individuals captured during the study. I compared the results of the Saibadela and Barra Grande sites and discussed their differences and similarities (question 3).

## RESULTS

In the Saibadela site there were 1,269 captures at ground level (trapping success of 13.0%), 112 captures in the understory (2.1%) and 34 captures in the canopy (1.6%). I captured four marsupial species in the Saibadela site (Fig. 3.1). *Micoureus demerarae* and *Didelphis aurita* occurred in the three strata. The former species, however, used significantly more the canopy whereas *D. aurita* appeared to used similarly the ground and the arboreal strata. The other two species captured were the terrestrial *Metachirus nudicaudatus* and the scansorial *Philander frenata*.

In Saibadela I captured seven species of rodents. Two of these species, *Wilfredomys pictipes* and *Oecomys* sp., occurred mainly in the arboreal stratum. Although I captured *W. pictipes* in the three strata, this species concentrated its activity mainly in the canopy (Fig. 3.1). The other arboreal species, *O. sp.*, also was captured in all strata, but occurred significantly more in the understory (Fig. 3.1). I also captured the rodent *Oligoryzomys nigripes* in the three strata, but this species was more common at ground level. The other four rodent species were mainly or exclusively terrestrial. I captured *Nectomys squamipes* and *Oryzomys intermedius* in the

understory, but at least for *O. intermedius*, these captures were very rare and did not indicate a regular utilization of the arboreal strata (Fig. 3.1).

In the Barra Grande site, there were 152 captures at ground level (trapping success of 6.4%), 14 captures in the understory (1.2%), and 30 captures in the canopy (4.7%). I also captured four marsupials at this site (Fig. 3.2A). *Philander frenata* and *Monodelphis americana* were captured at ground level, only. The other two species, *Marmosops paulensis* and *Gracilinanus microtarsus* were captured only at Barra Grande. They occurred both on the ground and in arboreal traps, but only the later was captured in the canopy.

In the Barra Grande site, I captured four rodent species exclusively in the canopy, the murids *W. pictipes*, *Oecomys concolor*, and *Rhipidomys* aff. *macrurus*, and the echimyid *Nelomys nigrispinis*. The other eight rodent species captured were murids essentially terrestrial (Fig. 3.2B). Only *Akodon serrensis* had one capture above ground, but it occurred in a trap placed on a trunk that could be easily accessed from the ground by a fallen log.

I captured in Saibadela and Barra Grande a total of 22 small mammal species. Both sites showed marked differences in species composition, relative abundance, and relative biomass in the three vertical strata that I considered (Table 3.1). In Saibadela, the ground level was dominated by rodents of the Oryzomini tribe (according to Reig, 1984), mainly *O. intermedius* and *N. squamipes*, and didelphid marsupials, mainly *M. nudicaudatus*. These two groups accounted respectively for about 65.5% (46% of biomass) and 18% (40% of biomass) of the total number of individuals. Echimyids were represented by a single species, *Trinomys iheringhi*, with a relatively small percentage of the total number of individuals (7.6%), but a higher percentage of the total biomass (12.0%). On the other hand, considering both parameters, the Akodontinii were poorly represented by an unique species, *Akodon serrensis*.

In the understory, there was a higher relative dominance of marsupials, considering number of individuals (36%) as well as biomass (66%). This pattern was caused by an increase in the relative importance of two species, *D. aurita* and *M. demerarae*. The other important components of this stratum were the Oryzomine rodents *Oecomys* sp. and *N. squamipes*. The total number of species captured in the Saibadela site (nine) was smaller than the eleven species captured on the ground (Table 3.1).

The trend of increasing the relative abundance of marsupials was more accentuated in the canopy, where *D. aurita* and *M. demerarae* accounted for 50% of the individuals and about 86%

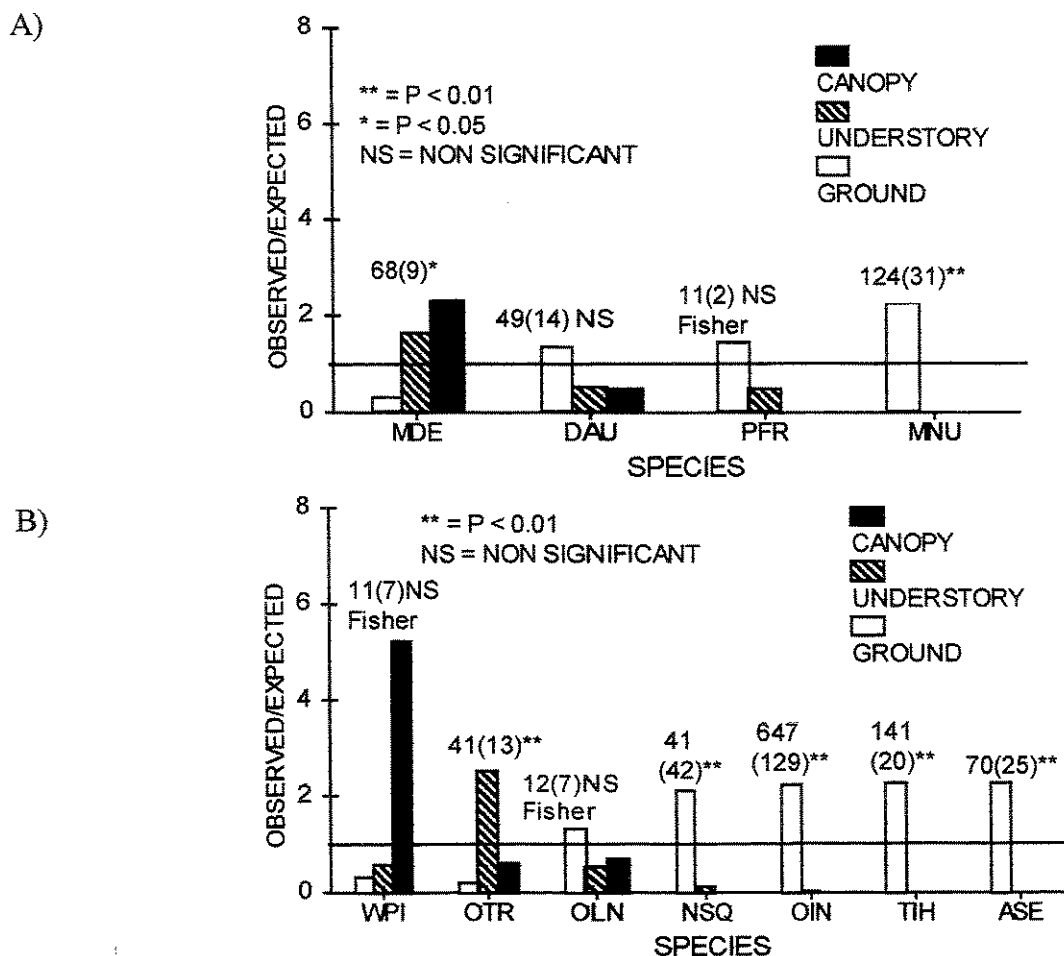
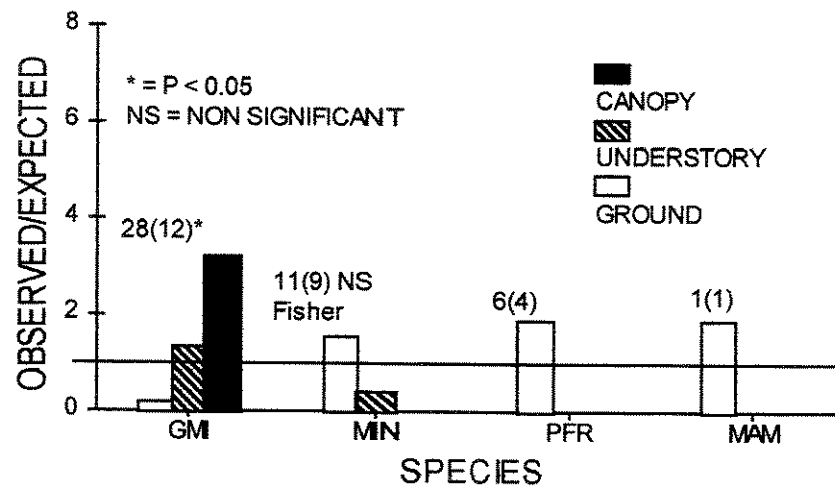


Figure 3.1. Patterns of utilization of three vertical strata (ground level, understory, and canopy) by marsupials (A) and rodents (B) in an Atlantic Forest area in Southeastern Brazil (Saibadela site). Y-axis indicates the observed number of captures at the stratum divided by the expected number of captures for such stratum. Thus values greater or smaller than one indicates that the species was captured, respectively, more or less frequently than would be expected considering the trapping effort at a given stratum. Numbers above bars indicate the total number of captures (number of individuals between parenthesis) on which the analysis were based. Statistical tests performed were chi-square tests or, whenever indicated, Fisher exact tests. See text for further explanations on statistical analysis. Species were ordered according to their utilization of arboreal strata and their codes are as follows: MDE = *Micoureus demerarae*, DAU = *Didelphis aurita*, PFR = *Philander frenata*, MNU = *Metachirus nudicaudatus*, WPI = *Wilfredomys pictipes*, OTR = *Oecomys* sp., OLN = *Oligoryzomys nigripes*, NSQ = *Nectomys squamipes*, OIN = *Oryzomys intermedius*, ASE = *Akodon serrensis*, TIH = *Trinomys iheringhi*.

A)



B)

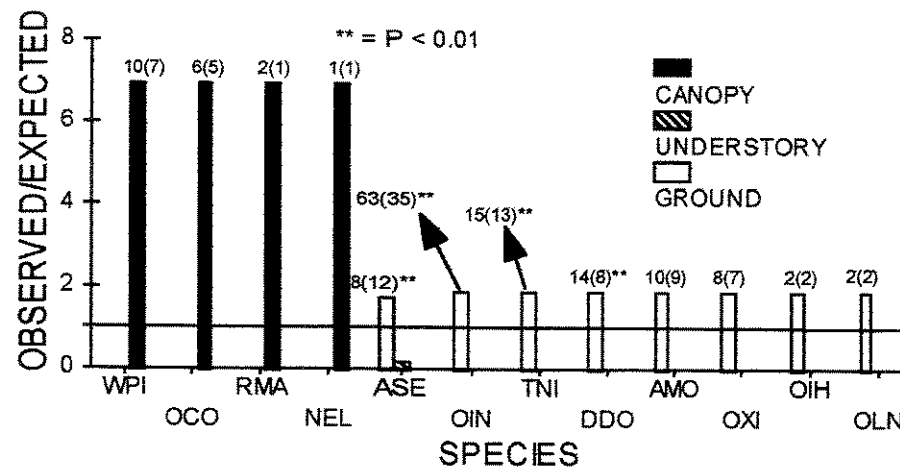


Figure 3.2. Patterns of utilization of three vertical strata (ground level, understory, and canopy) by marsupials (A) and rodents (B) in an Atlantic Forest area in Southeastern Brazil (Barra Grande site). Y-axis, numbers above bars, statistical tests, and species codes as in Fig. 3.1. Species codes not given in Fig. 3.1 are as follows: GMI = *Gracilinanus microtarsus*, MIN = *Marmosops paulensis*, MAM = *Monodelphis americana*, OCO = *Oecomys concolor*, RMA = *Rhipidomys* aff. *macrurus*, NEL = *Nelomys nigrispinis*, DDO = *Delomys dorsalis*, AMO = *Akodon montensis*, TNI = *Thaptomys nigrita*, OXY = *Oxymycterus hispidus*, OIH = *Oxymycterus iheringhi*.

of the biomass. In this stratum the total number of species was reduced to five, with *Oecomys* sp. and *W. pictipes* being the most important rodents (Table 3.1).

I captured 12 small mammal species on the ground in the Barra Grande site (Table 3.1). *O. intermedius* also was the most common rodent species, but the relative abundance of *Oryzomys* was smaller, accounting for about 52% of individuals and 42% of biomass. The second most important species of this group was *Delomys dorsalis*. This stratum showed a smaller total percentage of marsupials (about 17% of the individuals and 31% of the biomass). On the ground, there were several differences in species composition and relative abundance in Barra Grande when compared with Saibadela. First, there was an increase in importance of the Akodontine rodents, since this group was represented by five ground species (*Akodon montensis*, *A. serrensis*, *Oxymycterus iheringhi*, *O. hispidus*, and *Thaptomys nigrita*). These species accounted for 40% of the individuals and 21% of the biomass. Second, *T. iheringhi* was absent and *D. dorsalis* was common in Barra Grande. Besides that, in this site I captured three species (*Monodelphis americana*, *Marmosops paulensis*, and *Gracilinanus microtarsus*) that were not captured in Saibadela (Table 3.1).

I captured only three species in the understory of the Barra Grande site. This stratum also was highly dominated by two marsupial species, *G. microtarsus* and *M. paulensis*, which accounted for 90% of individuals and biomass (Table 3.1). For the canopy, however, marsupials were not as frequent as in the Saibadela. *G. microtarsus* was the only species captured, with about 27% of individuals and 19% of biomass. This stratum was dominated by *Oryzomys* rodents (mainly *W. pictipes* and *O. concolor*), with about 68% of individuals and 55% of biomass. I also captured in the canopy the echimyid rodent *Nelomys nigrispinis*, totaling five species in this stratum.

## DISCUSSION

Malcolm (1995) reports that only a few published studies in Neotropical forests used traps at heights greater than 5 m. In the Atlantic Forest domain I was able to find three published studies using canopy trapping. Stallings (1989) placed traps in the canopy of semideciduous forests from the western slopes of the Atlantic Forest region. Passamani (1995) performed a preliminary investigation on the vertical stratification of small mammals in a submontane secondary forest in southeastern Brazil. Finally, Leite et al. (1996) analyzed the vertical space

Table 3.1. Percentage of small mammal species that occurred at ground, understory, and canopy in two forest areas of the Intervalles State Park, Southeastern Brazil. IND = percentage of total number of individuals, BIO = percentage of total biomass.

| SPECIES                                   | SAIBADELA |      |         |      |        |      | BARRA GRANDE |      |         |      |        |      |
|-------------------------------------------|-----------|------|---------|------|--------|------|--------------|------|---------|------|--------|------|
|                                           | GROUND    |      | UNDEST. |      | CANOPY |      | GROUND       |      | UNDEST. |      | CANOPY |      |
|                                           | IND       | BIO  | IND     | BIO  | IND    | BIO  | IND          | BIO  | IND     | BIO  | IND    | BIO  |
| <b>Marsupials</b>                         |           |      |         |      |        |      |              |      |         |      |        |      |
| <i>Didelphis aurita</i>                   | 4,0       | 15,9 | 13,6    | 43,5 | 11,1   | 44,9 | -            | -    | -       | -    | -      | -    |
| <i>Philander frenata</i>                  | 0,7       | 1,5  | 4,5     | 7,6  | -      | -    | 5,1          | 22,3 | -       | -    | -      | -    |
| <i>Metachirus nudicaudatus</i>            | 11,6      | 20,3 | -       | -    | -      | -    | -            | -    | -       | -    | -      | -    |
| <i>Micoureus demerarae</i>                | 1,8       | 1,9  | 18,2    | 15,1 | 38,9   | 40,9 | -            | -    | -       | -    | -      | -    |
| <i>Marmosops paulensis</i>                | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 7,1          | 5,5  | 22,2    | 27,6 | -      | -    |
| <i>Gracilinanus microtarsus</i>           | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 4,1          | 2,4  | 66,7    | 62,5 | 27,3   | 18,8 |
| <i>Monodelphis americana</i> <sup>a</sup> | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 1,0          | 0,4  | -       | -    | -      | -    |
| <b>Rodents</b>                            |           |      |         |      |        |      |              |      |         |      |        |      |
| <i>Sciurus ingrami</i> <sup>b</sup>       | -         | -    | -       | -    | -      | -    | -            | -    | -       | -    | -      | -    |
| <i>Oryzomys intermedius</i>               | 47,1      | 25,6 | 13,6    | 5,9  | -      | -    | 32,7         | 38,8 | -       | -    | -      | -    |
| <i>Oligoryzomys nigripes</i>              | 1,8       | 0,3  | 4,5     | 0,6  | 5,6    | 0,9  | 2,0          | 0,9  | -       | -    | -      | -    |
| <i>Oecomys gr. concolor</i>               | -         | -    | -       | -    | -      | -    | -            | -    | -       | -    | 27,3   | 27,1 |
| <i>Oecomys</i> sp.                        | 1,4       | 0,8  | 25,0    | 10,4 | 16,7   | 8,7  | -            | -    | -       | -    | -      | -    |
| <i>Nectomys squamipes</i>                 | 15,2      | 19,4 | 15,9    | 16,2 | -      | -    | -            | -    | -       | -    | -      | -    |
| <i>Rhipidomys aff. macrurus</i>           | -         | -    | -       | -    | -      | -    | -            | -    | -       | -    | 9,1    | 11,8 |
| <i>Wilfredomys pictipes</i>               | 0,7       | 0,1  | 2,3     | 0,3  | 27,8   | 4,5  | -            | -    | -       | -    | 31,8   | 15,2 |
| <i>Delomys dorsalis</i>                   | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 8,2          | 8,3  | -       | -    | -      | -    |
| <i>Akodon montensis</i>                   | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 9,2          | 3,3  | -       | -    | -      | -    |
| <i>Akodon serrensis</i>                   | 8,0       | 2,2  | 2,3     | 0,5  | -      | -    | 8,2          | 4,5  | 11,1    | 9,9  | -      | -    |
| <i>Thaptomys nigrita</i>                  | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 13,3         | 6,3  | -       | -    | -      | -    |
| <i>Oxymycterus hispidus</i>               | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 7,1          | 4,0  | -       | -    | -      | -    |
| <i>Oxymycterus iheringhi</i>              | -         | -    | -       | -    | -      | -    | 2,0          | 3,4  | -       | -    | -      | -    |
| <i>Trinomys iheringhi</i>                 | 7,6       | 12,0 | -       | -    | -      | -    | -            | -    | -       | -    | -      | -    |
| <i>Nelomys nigripinis</i>                 | -         | -    | -       | -    | -      | -    | -            | -    | -       | -    | 4,5    | 27,2 |

<sup>a</sup> Species seen on the ground of the Saibadela site during the study but not captured

<sup>b</sup> Species seen in the understory and in the canopy of both sites during the study but not captured

use of three marsupials in a fragment of the Brazilian Atlantic rain forest. The present study was the first one to analyze patterns of vertical stratification of small mammal communities in a lowland primary forest from a continuous area of the Brazilian Atlantic rain forest. Several authors have already pointed out the importance of arboreal captures to evaluate the species composition of small mammal communities (e.g. Malcolm, 1995; McClearn et al., 1994; Stallings, 1989). In tropical forests from Africa, Adam (1977) captured two rodent species (18% of the total) only in arboreal traps. In the Amazon forest, Malcolm (1991) captured eight small mammal species (53% of the total) more frequently in the canopy than on the ground and four of these species were captured exclusively in arboreal traps. On the other side, Mclearn et al. (1994) in Panama, and Stallings (1989) and Passamani (1995) in the Atlantic Forest, did not capture any small mammal species exclusively in the canopy. In the present study, I captured four species (25% of the total) in the Barra Grande site exclusively in the upper stratum. Besides that, considering both sites, I caught seven species mainly or exclusively in above ground traps. This number represents about 32% of the total number of small mammal species captured during the study.

As in other tropical forests where arboreal trapping was carried out (Adam, 1977; Malcolm, 1991; McClearn et al. 1994; Woodman, 1995), species composition and relative importance of different taxa changed markedly among different vertical strata. Rodents were dominant at ground level, with the relative importance of Akodontine rodents being much higher in Barra Grande site. The understory was used by eight species in Saibadela site and only three in Barra Grande. This difference may have been caused, at least in part, by the differential trapping effort carried out in both areas. The low number of trap nights at the Barra Grande site probably reduced the chance of capturing species that did not frequently use the understory or were uncommon in that area (e.g. *Oryzomys intermedius* and *Philander frenata*). In the low-level arboreal traps of the Saibadela site, rodents were still represented by a higher number of individuals. The Barra Grande understory, however, was dominated by two marsupials.

Didelphid marsupials generally are the most common group trapped in the higher strata of Neotropical forests. This group is dominant in forest areas from Panama (McClearn et al., 1994), Amazon basin (Malcolm, 1991), and in other Atlantic Forest areas (Leite et al., 1996; Passamani, 1995; Stallings, 1989). Ours results showed that only the Saibadela site followed partially this general pattern, with *Micoureus demerarae* and *Didelphis aurita* comprising 50% of

the total number of individuals and more than 85% of total biomass in the canopy. In the Barra Grande site, located at a higher altitude, I captured only one marsupial (*Gracilinanus microtarsus*) in the canopy, with the rodents *Oecomys concolor* and *Wilfredomys pictipes* being the dominant species. This lack of dominance of didelphid marsupials in the canopy is probably related to the absence of *Caluromys philander* in the study area, although this species occurs even in other Atlantic Forest areas from São Paulo state (Emmons, 1997; and E. M. Vieira, pers. obs.). Species of this genus are highly dominant in the canopy of most forests studied in the Neotropics (Leite et al., 1996; Malcolm, 1991; McClearn et al., 1994).

Resource partitioning and habitat segregation among similar species are effective in maintaining the diversity of many communities (Schoener, 1974). Differences in vertical habitat utilization have been pointed out as one of the mechanisms that could reduce interspecific competition thus allowing coexistence of a greater number of species (Meserve, 1977; Miles et al., 1981). In the present study, the results indicated that, for most cases, there was a differential vertical utilization of the habitat for pairs of potentially competing species of similar size. For marsupials, there was an evident segregation in vertical habitat utilization for such pairs. In the Saibadela site, *P. frenata* showed more arboreal activity than *M. nudicaudatus*, and *M. demerarae* was more arboreal than both. Using spool-and-line tracking devices in the Amazon forest Miles et al. (1981) also found evidence of vertical segregation in habitat utilization of *M. nudicaudatus* and *Philander opossum*. These authors suggest that, for species that are not food specialists, spatial segregation is the primary factor eliminating competition for resources in stratified habitats (Miles et al., 1981). Nevertheless, Santori et al. (1996, 1997) and Freitas et al. (1997) showed that medium sized didelphids also diverge in the utilization of feeding resources.

In the Barra Grande site, *G. microtarsus* and *M. paulensis* are very similar in size and also used the vertical strata in different ways. Although both species used the arboreal strata, *G. microtarsus* occurred mainly in the canopy and in the understory whereas *M. paulensis* was more frequent on the ground, and never was captured in the canopy. Passamani (1995), Leite et al. (1996), and Palma (1996) also detected differences in vertical habitat utilization between pairs of similar sized marsupials in other Atlantic Forest areas.

For rodents, in Saibadela site, the Oryzomini *O. intermedius* and *Oecomys* sp. have similar adult weights (about 70-75 g [E. M. Vieira, unp. data]). These rodents showed marked differences in their vertical habitat utilization, with *O. sp.* being mainly arboreal against and

almost strictly terrestrial behavior of *O. intermedius*. For another pair, *W. pictipes* and *Oligoryzomys nigripes* (adult weight of about 15-25 g [E. M. Vieira, unp. data]), I also detected differences in their vertical habitat utilization in both areas, with the former being mainly arboreal and the latter mainly terrestrial. Another pair of similar sized rodents (weight of about 180-220 g [E. M. Vieira, unp. data]) was *T. iheringhi* and *N. squamipes*. Both species were basically terrestrial, with *N. squamipes* eventually using the understory. In this case, however, vertical stratification is probably not important in allowing resource partitioning between both species. Only *N. squamipes* has semiaquatic habits, with adaptations for swimming and almost always being found near water (Ernest and Mares, 1986).

Another pair of rodents of similar size is *D. dorsalis* and *O. intermedius*. Both of them were captured in Barra Grande site only in terrestrial traps. Nevertheless, data obtained with the aid of spool-and-line devices indicated that these species use the habitat in different ways (E. M. Vieira unp. data). *D. dorsalis* is somewhat semifossorial, frequently using tunnels under the leaf litter, whereas *O. intermedius* always travels above ground. Thus it seems that there is a sort of segregation in the vertical habitat utilization between these species.

The differential vertical utilization of habitat for similar sized species did not hold, however, for the Akodontini in the Barra Grande site. Four of the five species captured weight between 20 and 50 g and they all were terrestrial. Their diet also appear to be similar, as they all feed, more or less strictly, on insects and another invertebrates (Emmons and Feer, 1997; Fonseca and Kierulff, 1989). Among these species, at least *Akodon* spp. and *T. nigrita* also use tunnels under the leaf litter (E. M. Vieira, unp. data). The resource partitioning among the species of this group, as well as mechanisms that would allow their coexistence, still need to be better understood.

For most species of small mammals that I studied, there is not much information on utilization of the arboreal strata. Nitikman and Mares (1987) and Emmons (1997) state that *Gracilinanus* spp use mainly the upper strata of the forest. *Trinomys* spp. and *M. americana* are basically terrestrial species that are rarely captured above the ground (Davis 1947, Stallings 1989). In the area that I studied *T. iheringhi* was strictly terrestrial. For *M. americana*, however, my data was insufficient to be conclusive about this matter. Although species of the genus *Oryzomys* as well as *N. squamipes* have been captured up to 3 m height (Everard and Tikasingh, 1973; Woodman et al., 1995; Stallings, 1989). In my study area, for *O. intermedius*

and *N. squamipes*, additional data obtained with the aid of spool-and-line devices indicated that the former species did not use the understory, whereas *N. squamipes* frequently climbed thin trees. I believe that *O. intermedius* rarely uses the understory. Arboreal captures of this and other close related species (e.g. *Oryzomys* gr. *capito*) might be favored by 'bridges' connecting the trap to the ground (e. g. fallen logs), as stated by Woodman et al. (1995), or else by the attractiveness of the bait (see Manville et al. 1992).

In relation to their vertical activity, the forest small mammals that I studied might be classified in four groups. First, the strictly terrestrial species, which includes the marsupials *M. nudicaudatus* and *M. americana* and the rodents *O. intermedius*, *T. nigrita*, *Oxymycterus* spp, *Akodon* spp., and *T. iheringhi*. Second, the species that are scansorial but use only the ground and the lower strata of the forest, including the marsupials *P. frenata* and *M. paulensis*, and the rodent *N. squamipes*. Third, the scansorial species that use the ground, the understory and the canopy as well, including the marsupial *D. aurita* and the rodents *Sciurus ingrami* and *O. nigripes*. Finally, the group formed by scansorial species that were rarely captured on the ground, being basically arboreal. This group includes the marsupials *M. demerarae* and *G. microtarsus* and the rodents *W. pictipes*, *Rhipidomys* aff. *macrurus*, *Oecomys* sp., *O. concolor*, and *Nelomys nigripinis*.

In conclusion, the Atlantic Forest area of the PEI has at least 23 small mammal species that occupy the different layers of the forest in different ways. The canopy trapping revealed patterns of relative abundance and species composition that otherwise would remain undetermined. I detected marked changes in community composition and relative abundance of the different species in the different vertical strata, with a general reduction in the total number of species captured in the upper layers. I sampled two contiguous areas that were located at different altitudes. In both of them there was a dominance of rodents at ground level, but only the area with a higher altitude (900 m) showed a high number of species of the Akodontinii tribe. The marsupials were common in the understory of both sites. In the canopy, however, this group was more frequent at the low-altitude area (100 m), but did not occur more frequently than rodents in any of the sites.

#### LITERATURE CITED

- Adam, F. 1977. Données préliminaires sur l'habitat et la stratification des rongeurs en forêt de Basse Côte-d'Ivoire. *Mammalia*, 41:283-290.

- Almeida-Scabbia, R. de. 1996. Fitossociologia de um trecho de floresta Atlântica na região sudeste do Brasil. Master thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brazil, 134 pp.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64:1495-1507.
- August, P. V. and T. H. Fleming. 1984. Competition in neotropical small mammals. *Acta Zoologica Fennica* 172: 33-36.
- Emmons, L. H. e F. Feer. 1997. Neotropical rainforest mammals. A field guide. 2<sup>a</sup> ed. The University of Chicago Press, Chicago. 307 pp.
- Ernest, K. A. and M. A. Mares. 1986. Ecology of *Nectomys squamipes*, the neotropical water rat, in central Brazil: home range, habitat selection, reproduction and behaviour. *Journal of Zoology*, 210:599-612.
- Fleming, T. H. 1972. Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama canal zone. *Journal of Mammalogy*, 53:619-623.
- Fonseca, G. A. B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 34:17-34.
- Fonseca, G. A. B. and M. C. M. Kierulff. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:99-152.
- Freitas, S. R., D. Astúa de Moraes, R. T. Santori, and R. Cerqueira. 1997. Habitat preference and food use by *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a restinga forest at Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, 57:93-98.
- Kricher, J. 1997. A Neotropical companion. 2nd ed. Princeton University Press, Princeton, 451 pp.
- Leite, Y. L. R., L. P. Costa, and J. R. Stallings. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic Forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*, 12:435-440.
- Leite, Y. L. R., J. R. Stallings, and L. P. Costa. 1994. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na reserva biológica de Poço das antas, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, 54:525-536.
- Lowman, M. D. and M. Moffett. 1993. The ecology of tropical rain forest canopies. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:104-107.
- Lowman, M. D. and P. K. Wittman. 1996. Forest canopies: methods, hypothesis, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:55-81.
- Malcolm, J. R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy*, 72:188-192.
- . 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. Pp. 179-197, in *Forest canopies* (M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, eds.). Academic Press, London, pp.
- Manville, C. J., S. A. Barnum, and J. R. Tester. 1992. Influence of bait on arboreal behavior of *Peromyscus Leucopus*. *Journal of Mammalogy*, 73:335-336.
- McClearn, D., J. Kohler, K. J. McGowan, E. Cedeño, L. G. Carbone, and D. Miller. 1994. Arboreal and terrestrial mammal trapping on Gigante peninsula, Barro Colorado nature monument, Panama. *Biotropica*, 26:208-213.
- Meserve, P. L. 1977. Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *Journal of Mammalogy*, 58:549-558.

- Miles, M. A., A. A. Souza, and M. M. Póvoa. 1981. Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with an improved spool-and-line device. *Journal of Zoology*, :.
- Olmos, F. 1991. Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Forest rodents. *Mammalia*, 55:555-565.
- . 1996. Satiation or deception? Mast-seeding *Chusquea* bamboos, birds and rats in the Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Biologia*, 56:391-401.
- Palma, A. R. T. 1996. Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica. Master thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil,, 104 pp.
- Passamani, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic hill forest. *Mammalia*, 59:276-279.
- Santori, R.T., D. Astúa de Moraes, and R. Cerqueira. 1996. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphidae) in Southeastern Brazil. *Mammalia* 60:307--311.
- Santori, R. T., D. Astúa de Moraes, C. E. V. Grelle, and R. Cerqueira. 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.
- Reig, O. A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética*, 7:333-365.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-39.
- Stallings, J. R. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian park. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:153-200.
- Vieira, E. M. 1998. A technique for trapping small mammals in the forest canopy. *Mammalia*. in press
- Woodman, N., N. A. Slade, and R. M. Timm. 1995. Mammalian community structure in lowland, tropical Peru, as determined by removal trapping. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113:1-20.

## CAPÍTULO 4

### INTERAÇÕES ENTRE MAMÍFEROS ARBORÍCOLAS E ARÁCEAS EM ÁREAS DE MATA ATLÂNTICA DO BRASIL



## RESUMO

A floresta tropical Atlântica brasileira abriga pelo menos 129 espécies de mamíferos não-voadores. Nessa região existe também uma flora de epífitas diversa e numerosa, com várias espécies de Araceae. No entanto, o conhecimento da ecologia deste grupo, incluindo sua interação com animais, é escasso. O objetivo deste estudo foi investigar as interações entre aráceas epifíticas e mamíferos arborícolas na Floresta Atlântica. Realizei o trabalho de campo no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil, entre novembro de 1995 e junho de 1997. Analisei amostras fecais de primatas (*Cebus apella* e *Brachyteles arachnoides*), coletadas durante observações no campo, e de marsupiais (*Didelphis aurita*, *Micoureus demerarae*, *Gracilinanus microtarsus*), coletadas de animais capturados mensal ou bi-mestralmente em armadilhas. Registrei 17 espécies de Araceae na área de estudo. As sementes das seguintes espécies ocorreram nas amostras fecais: *Anthurium harrissi*, *Monstera adansonii*, *Philodendron corcovadense*, *P. appendiculatum*, *P. crassinervium* e *Heteropsis oblongifolia*. . As aráceas estavam presentes nas amostras fecais dos primatas durante a maior parte do ano, com uma porcentagem mensal média de ocorrência de cerca de 56,2%. Para marsupiais, aráceas também foram uma importante fonte alimentar, pois entre novembro e junho a porcentagem mensal média de ocorrência em amostras fecais foi de aproximadamente 26,5%. Os dados obtidos sugerem que aráceas são uma fonte alimentar importante para mamíferos arborícolas e semi-arborícolas, e que esses animais podem representar um papel importante como dispersores de sementes deste grupo. Aráceas e mamíferos parecem estar mais fortemente relacionados entre si na Mata Atlântica do que em outras florestas neotropicais.

## INTERACTIONS BETWEEN AROIDS AND ARBOREAL MAMMALS IN THE BRAZILIAN ATLANTIC RAINFOREST<sup>3</sup>

### ABSTRACT

The Brazilian Atlantic rainforest harbors at least 129 non-volant mammal species. There is also a diverse and numerous epiphytic flora associated to this Neotropical rainforest, with several Araceae species. Nevertheless, the knowledge on the ecology of this group, including its interaction with animals, is scant. The aim of this study was to investigate the interactions between epiphytic aroids and arboreal mammals in the Atlantic Forest. I carried out the field work in the Intervales State Park, southeastern Brazil, a still well preserved forest area of approximately 490 km<sup>2</sup>. I conducted the study between November 1995 and June 1997. I analyzed fecal samples from primates (*Cebus apella* and *Brachyteles arachnoides*), collected during observations in the field, and marsupials (*Didelphis aurita*, *Micoureus demerarae*, *Gracilinanus microtarsus*), collected from animals captured monthly or bi-monthly in live-traps. I recorded 17 Araceae species in the study area. The seeds of the following species occurred in the fecal samples: *Anthurium harrissi*, *Monstera adansonii*, *Philodendron corcovadense*, *P. appendiculatum*, *P. crassinervium*, and *Heteropsis oblongifolia*. The aroids were present in fecal samples of the primates during most of the year, with a mean monthly percentage of occurrence of about 56,2%. For marsupials, aroids also were and that these animals may play an important role as seed dispersers of this group. Aroids and arboreal mammals appear to be more strongly related to each other in Atlantic Forest than in other Neotropical forests.

---

<sup>3</sup> Este capítulo foi redigido de acordo com o formato indicado pela revista *Plant Ecology*

The Araceae is a common and very diverse plant family in the Neotropics, being one of the dozen largest families in several Neotropical forests (Gentry 1990). Almost half of their components are epiphytic ones, as epiphytism (here used in a broad sense to include hemiepiphytes) is reported to exist for approximately 1,100 of 2,500 species (Gentry & Dodson 1987). Many of these epiphytic aroids bear fleshy infructescences, indicating that they are consumed by animals. Gentry & Dodson (1987) points out the potential role of birds and bats in the dispersal of aroids. Nevertheless, the importance of this plant family to birds and mammals has rarely been considered, as the knowledge on the ecology of interactions between epiphytic aroids and potential frugivores and seed dispersers is scant. For mammals, the current knowledge is restricted basically to the citation of one or a few Araceae species in general food item tables (e.g. Charles-Dominique *et al.* 1981, Atramentowicz 1988, Gorchov *et al.* 1995, Santori *et al.* 1996). As mammals are important frugivores in Neotropical forests, with several species feeding mainly on fruits (Robinson & Redford 1986) and potentially acting as seed dispersal agents (e. g. Howe 1980, Charles-Dominique *et al.* 1981, Medellín 1994, Julliot 1997), the little data on the interactions between aroids and mammals is surprising.

The Brazilian Atlantic rainforest is a highly threatened ecosystem, restricted to about 5% of its original area (Fonseca 1985). Nevertheless, this Neotropical forest still harbors a great mammalian richness, with at least 129 non volant mammal species (Fonseca & Kierulff 1989). The lowland wet tropical forests generally are extremely rich in terms of epiphyte diversity, being dominated by hemiepiphytes, aroids, bromeliads, and woody shrubs (Nadkarni & Matelson 1989). The Atlantic rainforest is not an exception to this general pattern, harboring a diverse and numerous epiphytic flora, with several Araceae species (Joly *et al.* 1990). In this paper, I investigated the interactions between epiphytic aroids and arboreal mammals, specifically primates and marsupials, in an Atlantic Forest area from southeastern Brazil. I addressed mainly the following questions: 1. What is the species composition and relative abundance of the epiphytic Araceae community? 2. Which species of Araceae are consumed and potentially dispersed by arboreal mammals? 3. What is the importance of aroid fruits in the diet of such mammals?

## STUDY AREA AND METHODS

I conducted the study in two locations in the same ecological reserve, the Parque Estadual Intervales (PEI), southeastern Brazil (24° 12' to 24° 25' S; 48° 03' to 48° 30' W), on the Serra de Paranapiacaba massif of southern São Paulo state, and part of the Atlantic Forest domain. The PEI is composed mainly by a still well preserved forest area, with a total of approximately 490 km<sup>2</sup>. This reserve has an altitudinal range from 70 to 1,100 m., and forms, together with three other parks, a continuous protected area of more than 1,200 km<sup>2</sup>.

I carried out the field work between November 1995 and June 1997 in two different locations, the Saibadela site (24°14'S, 48°04'W) and the Barra Grande site (24°17'S, 48°21'W). The Saibadela site has an altitudinal range from 70 to 350 m. The climate is very wet with a mean temperature of 23°C and no marked dry period, but with most of the annual rainfall (mean of 4,200 mm/year) occurring between November and February. The vegetation presents changes due to the influence of Saibadela river that drains the area. At the flat lands near the river edges the trees reach heights of 25 m and diameters of more than 1 m. As the river influence decreases, the trees reach highest heights (up to 30--40 m), mainly individuals of the genera *Cedrela*, *Hymenaea*, *Schizolobium*, *Ficus*, *Sloanea*, *Pouteria*, and *Alchornea*. The understory comprises species as *Euterpe edulis*, *Rheedia gardneriana*, and *Psychotria* spp, as well as species of Myrtaceae, Rubiaceae, Piperaceae, and Cyatheaceae, among others. epiphytes such as aroids, orchids and bromeliads are very frequent (Almeida-Scabbia 1996).

The highland site (altitude of about 900 m), Barra Grande, is also a primary forest, but the vegetation presents perceptible differences due mainly to the increasing in altitude, with bamboos (mainly *Guadua angustifolia*, *Merostachys* spp. , and *Chusquea* spp.) being abundant (Olmos 1996). The study area has a canopy height of about 20--30 m, with some emergent trees. As in the Saibadela site, aroids, orchids, and bromeliads are common.

### *Survey of aroids*

I conducted a survey of Araceae species by collecting every fertile specimen that I found in the Saibadela site. I characterized the species according to type of epiphytism, and location on the tree (as described in Kelly 1985, ter Steege & Cornelissen 1989). Whenever necessary, trees were climbed to allow complete visualization of individual aroids. Voucher specimens were

deposited in the Herbarium Rioclarense (HRCB) and in the herbarium of the Universidade de São Paulo, São Paulo state, Brazil. Identifications were confirmed by C. M. Sakuragui and M. Nadruz.

Following a method modified from Dislich (1996) I recorded the number of individuals of each morphospecies of aroids in 192 trees used by Almeida-Scabbia (1996) in a phytosociological study in the Saibadela site. Some aroid species were not distinguishable in the field, so I grouped them as morphospecies. As I knew the density of tree species ( $DHB > 5 \text{ cm}$ ) in the study area I estimated the density of each morphospecies by multiplying the mean number of individuals per tree by the density of trees in the area (1545,13 trees/ha) (Almeida-Scabbia 1996). I estimated fruiting periods based on opportunistic observations, on the collected material, and also on the occurrence of seeds in fecal samples.

#### *Sampling of mammal feces*

I captured marsupials using Sherman traps (10.4 x 12 x 38 cm) and wire mesh cage traps (15 x 15 x 30 cm) placed in two trapping grids of about 1.5 ha each. In order to capture strictly arboreal species, I also placed traps in the understory (mean height of 1.7 m) and in the canopy (ranging from 6 to 15 m height). I set traps in the canopy by placing them inside wooden boxes, which were used as mobile platforms, being raised and placed flush to tree branches. There was a total of 130 traps in each grid. One of the grids was located at Saibadela site and the other one at the Barra Grande site. I set the traps from 6 to 8 consecutive nights. Trapping series were conducted monthly from November 1995 to June 1997 at Saibadela site (total of 15,261 trap-nights), and bi-monthly from August 1996 to June 1997 at Barra Grande site (total of 4,417 trap-nights). I considered a fecal sample the feces found inside the trap after releasing the animal.

Primates were studied only at Saibadela site. I collected feces from brown capuchin monkeys, *Cebus apella* (Linnaeus), and from woolly spider monkeys, *Brachyteles arachnoides* (É. Geoffroy). I collected feces of *Cebus* every time a group of 13 to 17 individuals visited a bait station specially made for field research. For *Brachyteles* I collected feces on every encounter with a group. This was relatively easy because defecation is a typical reaction of *Brachyteles* in stressful situations (Galetti 1996a). For primate species I considered a fecal sample the total amount of feces found after each visit or encounter. I evaluated the consumption of aroid fruits by the mammal species studied analyzing the percentage of fecal samples containing aroid seeds.

I tested the viability of the seeds removed from the feces by allowing them to germinate in wet cotton.

## RESULTS

I found 17 species of epiphytic aroids distributed among five genera. Ten of these species were primary or secondary hemiepiphytes and seven were epiphytes. Even considering that eight species were grouped as three morphospecies, the densities were generally high, with 5 species and 3 morphospecies presenting values between 128 and 740 ind/ha (Table 4.1). The community showed a fruiting peak between November and May (Figure 4.1).

I captured the following marsupial species at Saibadela site: *Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 48 captures; *Metachirus nudicaudatus* (Desmarest), 121 captures; *Micoureus demerarae* (Thomas), 62 captures; and *Philander frenata* (Olfers), 11 captures. At Barra Grande site I also captured 4 marsupial species: *P. frenata*, 6 captures; *Marmosops paulensis* (Lund), 10 captures; *Gracilinanus microtarsus* (Wagner), 28 captures; and *Monodelphis americana*, 1 capture. I found aroid seeds in the feces of only three of these species: *D. aurita*, *M. demerarae*, and *G. microtarsus*. These were also the only opossum species that I captured at ground level, in the understory, and in arboreal traps, indicating that these animals were using all strata of the forest.

I found seeds of eight species of aroids in the faecal samples. *Cebus apella* consumed the eight species, *B. arachnoides* six species, *M. demerarae* five species, *D. aurita* four species, and *G. microtarsus* one species (Figure 4.2). For marsupials, I performed viability tests for seeds of *P. corcovadense* (N = 40), *P. appendiculatum* (N = 100), and *A. harrisii* (N = 60); with germination success ranging from 80 to 100%. For primates, seeds of *P. corcovadense* (N = 144), *P. appendiculatum* (N = 119), and *A. harrisii* (N = 47) showed high germination success (range: 60 to 100 %), with *M. adansonii* (N = 38) and *H. oblongifolia* (N = 18) showing lower values (18% and 44%, respectively).

Aroid fruits were an important food resource for primates throughout the year (Figure 4.3), except in July and August, when I didn't find any mature fruit of aroids (Figure 4.1). The peak of consumption occurred from November to April, when the percentage of fecal samples

Table 4.1. Species composition of the Araceae community of the Intervales State Park, southeastern Brazil. The main characteristics of each species are also indicated (following Kelly 1985, ter Steege & Cornelissen 1989). A= arborescent hemiepiphyte, C= climber without clinging roots, E = compact epiphyte, R= root climbing form, 1 = lower trunk, 2= upper trunk, 3 = lower canopy, 4 = upper canopy. Similar species that were not distinguishable in the field were grouped as morphospecies. Morphospecies *Anthurium* gr. *harrisii* comprised the species *Anthurium crassipes* Engler, *Anthurium gaudichaudianum*, *Anthurium harrisii* var *beyrichianum* (Kunth) Engler, and *Anthurium longifolium*. Morphospecies *Anthurium* gr. *pentaphyllum* comprised *Anthurium pentaphyllum* (Aublet) G.Don and *Anthurium variabile* Kunth. Morphospecies *Philodendron* gr. *obliquifolium* comprised the species *Philodendron obliquifolium* Engler and *Philodendron propinquum* Schott.

| SPECIES                                      | Life form | Tree Zone | Density<br>(Ind/ha) |
|----------------------------------------------|-----------|-----------|---------------------|
| <i>Anthurium</i> gr. <i>harrisii</i>         | E         | 1,2       | 651.85              |
| <i>Anthurium</i> gr. <i>pentaphyllum</i>     | C         | 1         | 370.19              |
| <i>Anthurium scandens</i> (Aublet) Engler    | E?        | 3         | 40.24               |
| <i>Heteropsis oblongifolia</i> Engler        | A,R       | 4         | 16.09               |
| <i>Monstera adansonii</i> Schott             | C         | 2         | 257.52              |
| <i>Philodendron appendiculatum</i> nova      | R         | 2,3       | 547.23              |
| <i>Philodendron corcovadense</i> Kunth       | R         | 3         | 128.76              |
| <i>Philodendron crassinervium</i> Lindl.     | C         | 3         | 643.80              |
| <i>Philodendron exymium</i> Schott           | C         | 2,3       | 241.43              |
| <i>Philodendron martianum</i>                | E         | 3         | 136.81              |
| <i>Philodendron</i> gr. <i>Obliquifolium</i> | C         | 1,2       | 740.37              |
| <i>Syngonium podophyllum</i> Schott          | C         | 2         | 24.02               |

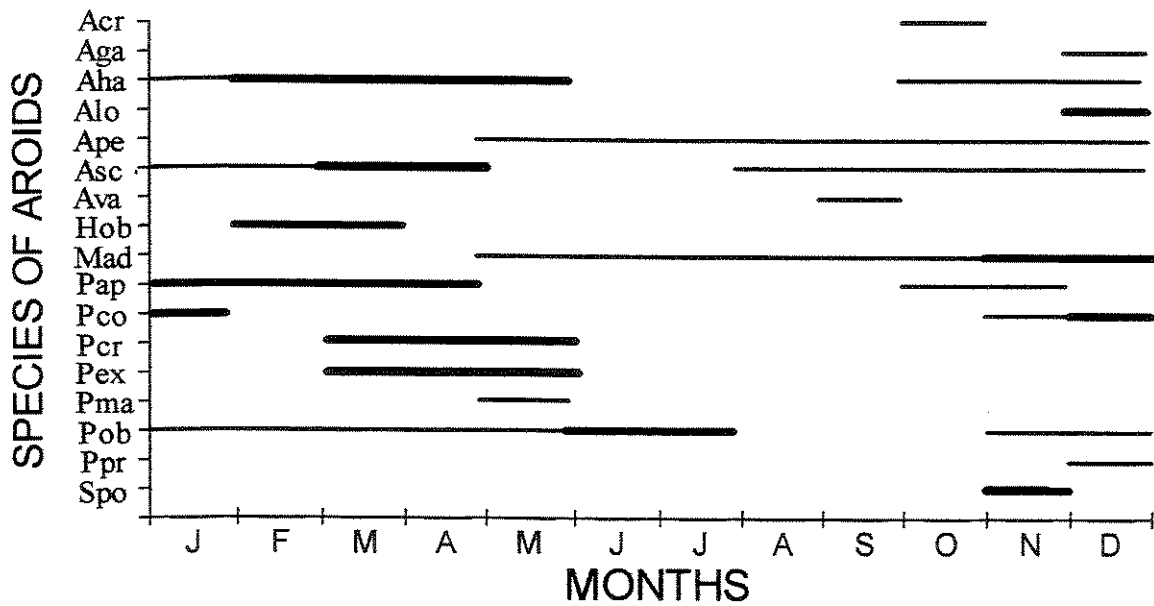


Figure 4.1. Fruiting patterns of the epiphytic aroid species in the Saibadela area, Intervales State Park. Thin lines indicate immature fruits and thick lines mature fruits. Acr = *Anthurium crassipes*; Aga = *A. gaudichaudianum*; Aha = *A. harrisii*; Alo = *A. longifolium*; Ape = *A. pentaphyllum*; Asc = *A. scandens*; Ava = *A. variable*; Hob = *Heteropsis oblongifolia*; Mad = *Monstera adansonii*; Pap = *Philodendron appendiculatum*; Pco = *P. corcovandense*; Pcr = *P. crassinervium*; Pex = *P. exymium*; Pma = *P. martianum*; Pob = *P. obliquifolium*; Ppr = *P. propinquum*; Spo = *Syngonium podophyllum*.

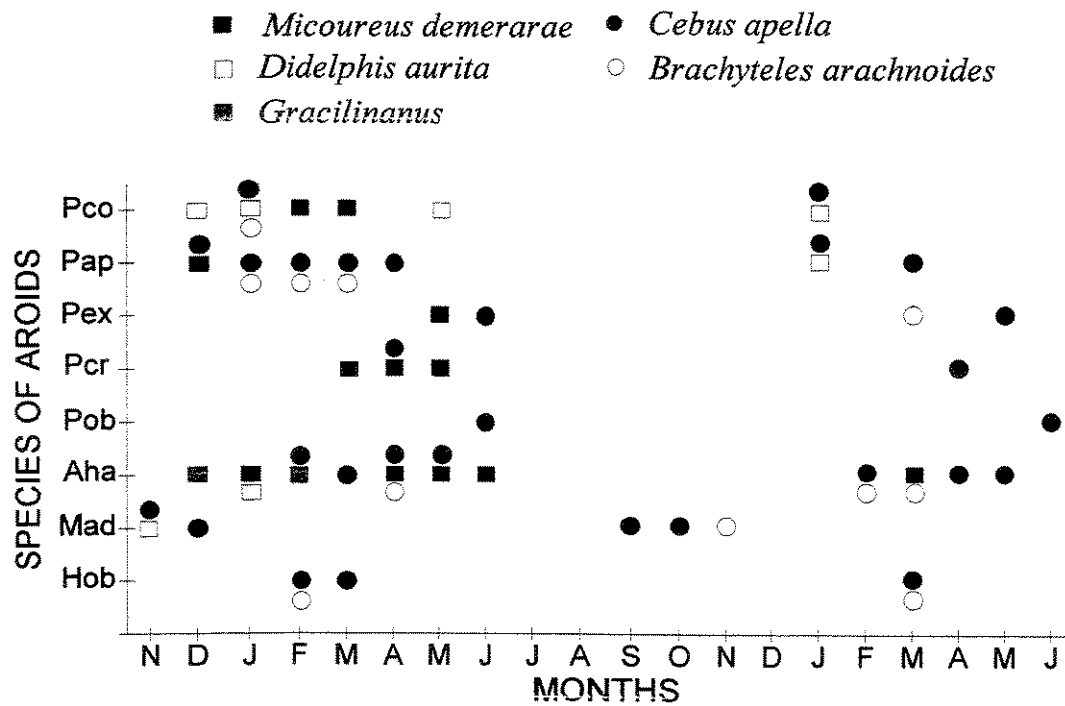


Figure 4.2. Monthly consumption patterns of aroid species by arboreal mammals in the study areas from November 1995 to June 1997. Names of plant species were abbreviated as in Figure 4.1.

with aroid seeds ranged from 60% to 100%. A similar pattern of aroid consumption was detected for the marsupials, but with lower general frequencies of occurrence and the higher values occurring between December and May (Figure 4.3).

There was a few aroid species bearing ripe fruits each month (Figure 4.1). The peak in the consumption of aroids by mammals occurred from December to May. This pattern was caused mainly by fruiting peaks of a few species, heavily consumed by the animals. Thus indicating that these aroid species (*P. corcovadense*, *P. appendiculatum*, *P. crassinervium*, and *A. harrisii*; Figure 4.2), were the most important for the arboreal mammals that I studied.

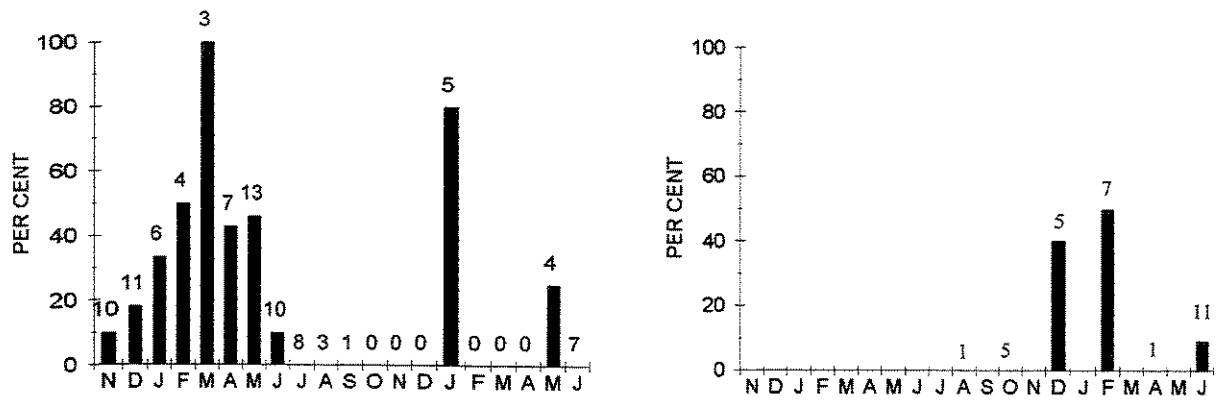
## DISCUSSION

### *Aroids as resource for mammals*

My results showed that the density of the Araceae family was more than ten times higher than that of the most abundant tree family in the Saibadela area, Myrtaceae, whose density is ca. of 309 ind/ha (Almeida-Scabbia 1996). This probably was one of the reasons for the high frequencies of occurrence of aroid seeds in the mammal feces. In the study area, Araceae was by far the most common plant family occurring in fecal samples of marsupials (E. M. Vieira, pers. obs.). As aroids occur in high densities, they are easily found by the animals. Thus causing their use as a recurrent resource, contrasting to the consumption pattern of species with more patchy distribution. In fact, when analyzing selection on tree fruit traits by *C. apella* in Amazonian forest, Janson *et al.* (1986) found that relative consumption (proportion of a plant species / total fruit crop consumed) is higher in common plant species (high population density) with even distribution (low variance / mean ratio density). The importance of aroids for the mammal community studied is more evident when considering that the total fruit offer of Myrtaceae and other dicot families was probably much higher than the total fruit offer of Araceae.

Nadkarni & Matelson (1989) suggested two mechanisms by which epiphytes might be useful to birds: (1) epiphytes would produce “auxiliary” resources to those produced by host trees, and (2) epiphytic resources might function as supplements during times with scarce fruit production by trees and understory plants. For mammals, in the present study, I did not find

(A)



(B)

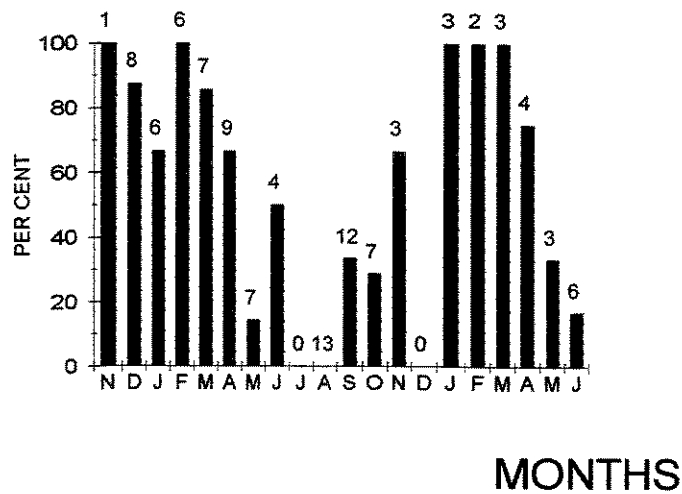


Figure 4.3. (A) Monthly frequency of occurrence of aroid seeds in the fecal samples of marsupials in the Saibadela site (left) and Barra Grande site (right) from November 1995 to June 1997. The animal species studied were *D. aurita* and *M. demerarae* (Saibadela), and *G. microtarsus* (Barra Grande). (B) Monthly frequency of occurrence of aroid seeds in the fecal samples of primates (*C. apella* and *B. arachnoides*) in the Saibadela site from November 1995 to June 1997. Values above bars indicate number of fecal samples.

evidence to support this second alternative. Although Galetti (1996b) detected an increase in fruit availability between July and October in a two-year study at the Saibadela site, this pattern was caused mainly by an extremely high fruit production of the palm tree *Euterpe edulis*, whose fruits are not consumed by the arboreal mammals studied. The analysis of the total fruit production (excluding *Euterpe* fruits) from Jan/95 to Abr/97 in the Saibadela area, as accessed by fruit traps, showed a higher fruit availability between November and March (Izar & Vieira, unp. data). This period was exactly the same period of higher consumption of aroids by mammals. This pattern appears to fit better to the first mechanism suggested by Nadkarni & Matelson (1989). The monthly variation in the percentage of consumption has to be considered with care due to the general small sample sizes.

#### *Arboreal mammals and seed dispersal of aroids*

Kelly (1985) found a higher proportion of animal dispersed epiphytes in the intermediate strata of a Jamaican rain forest, contrasting to wind-dispersed species in the upper strata. This zonation is related to limited wind and light in the intermediate strata. My study agrees with these results, as 75% of the species consumed by mammals were primary or secondary hemiepiphytes, occurring on the upper trunk and lower canopy.

It has been suggested (Kelly 1985) that birds and bats are important dispersal agents for succulent diaspores of epiphytic species. The potential role of birds in epiphytes dispersal was also emphasized by Gentry & Dodson (1987). Nevertheless Nadkarni & Matelson (1989) revised the available information on consumption of epiphytes by Neotropical birds and reported that only 10 of 193 species were observed consuming aroids, mainly seeds and fruit. My data indicated that arboreal mammals may have been underestimated as seed dispersers at least for aroids. I showed that these animals are frequent consumers of fruits of Araceae and defecate viable seeds. Besides that, with the probable exception of *B. arachnoides* (but see Dib *et al.* 1997), the studied animals frequently descend to ground (pers. obs. and Freese & Oppenheimer 1981 for *Cebus*). This behavior probably favors the deposition of the seeds in adequate sites. Most aroid species eaten by the studied mammals generally germinates in shade and frequently establish near the base of the tree trunk (root-climbing forms) or in the lower strata of the trees (compact epiphytes) (Kelly 1985 and pers. obs). Thus the primates and marsupials that I studied may be considered as legitimate, and potentially efficient seed dispersers (as defined in Fleming

& Sosa 1994) of several aroid species. In Suriname, van Roosmalen & Klein (1988) ) also reported seed dispersion of four species of Araceae by the black spider monkey *Ateles paniscus*.

#### *Arboreal mammals and aroids in Atlantic Forest*

Fruits are important resources for both primate and marsupials in forests from both central and south America (Terborgh 1983, Atramentowicz 1988, Charles-Dominique *et al.* 1981, van Roosmalen & Klein 1988, Medellín 1994, Peres 1994). Nevertheless Araceae species generally has not been considered an important item in the diet of such mammals. My results indicated that aroids are an important food source for arboreal mammals in the Atlantic Forest, with frequencies of occurrence in fecal samples ranging from 15% to 100% during most of the year. In an area of restinga forest, a patchwork of shrubs and low trees from southeastern Brazil whose flora is considered as a subset of the Atlantic Forest (Cerqueira *et al.* 1990), Santori *et al.* (1996) found an unique aroid species (*A. harrissi*) occurring in the feces of *D. aurita*, but also with a high frequency of occurrence (23%). These frequent consumption of aroids by mammals in Atlantic Forest is probably related to the relatively high number of Araceae species in such forest. Nevertheless, aroids also are common in other Neotropical forests, as La Selva (Costa Rica), Barro Colorado (Panama), and Cocha Cashu (Peru) (Gentry 1990), but apparently without being as important for marsupials as those of Atlantic Forest areas are.

In Barro Colorado and Cocha Cashu, aroids are a minor food resource for primates (Terborgh 1983, Janson *et al.* 1986, Neville *et al.* 1988). Although Terborgh (1983) has reported five aroid species eaten by primates in Cocha Cashu, this same author emphasizes that this family is not frequently used by primates. In a revision of the genus *Ateles*, van Roosmalen & Klein (1988) reported that Araceae is not among the five most important plant families nor any aroid species is one of the five most important species in *A. paniscus* diet. On the other hand, this plant family was the second most important source of edible leaves to this primate species. Aroid leaves, petioles and roots are also eaten by *Alouatta palliata* in BCI (*Phylodendron radiatum*, Neville *et al.* 1988). In the Brazilian Atlantic Forest, *Brachyteles arachnoides* was observed feeding on two *Phylodendron* species in another reserve contiguous to Intervalles State Park (Carvalho Júnior 1996), and also feeding on an unknown aroid species in Fazenda Montes Claros, Minas Gerais state (Strier 1991).

The present study showed that aroids are an important food source for primates and marsupials in the Atlantic Forest and these animals are potential dispersers of their seeds. This relationship appears to be stronger in this region than in other Neotropical forests. Nevertheless, for primates, it is difficult to compare my results with studies from other areas, as diet of these animals generally is investigated by direct observation (the importance of each food item estimated by the amount of time spent while feeding on that item) and not by examining feces, as I did.

## LITERATURE CITED

- Almeida-Scabba, R. 1996. Fitossociologia de um trecho de floresta Atlântica na região sudeste do Brasil. Master thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brazil.
- Atramentowicz, M. 1988. La frugivorie opportuniste de trois marsupiaux didelphidés de Guyane. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 43:47--57.
- Carvalho Júnior, O. 1988. Dieta, padrões de atividades e de agrupamento do mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides*) no Parque Estadual Carlos Botelho - SP. Master thesis, Universidade Federal do Pará, Belém, Brazil.
- Cerqueira, R., Fernandez, F.A.S. & Quintela, M.F.S. 1990. Mamíferos da restinga de barra de Maricá, Rio de Janeiro. *Papéis Avulsos Zool.* 37:141--157.
- Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles-Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C.M. & Prévost, M.F. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 35:341--436.
- Dib, L.R.T., Oliva, A.L. & Strier, K.B. 1997. Terrestrial travel in muriquis (*Brachyteles arachnoides*) across a forest clearing at the Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais, Brazil. *Neot. Primates* 5:8--9.
- Dislich, R. 1996. Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da reserva da cidade universitária "Armando de Salles Oliveira", São Paulo, SP. Master thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Fleming, T. H., and V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mammal.* 75:845--851.
- Fonseca, G.A.B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biol. Cons.* 34:17--34.
- Fonseca, G.A.B. & Kierulff, M.C.M. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.* 34:99--152.
- Freese, C & Oppenheimer, J.R. . 1981. The Capuchin Monkeys, Genus *Cebus*. Pp. 331-390. In: Coimbra-Filho & Mittermeier, R.A. (eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Galetti, M. 1996a. Comportamentos antipredatórios de quatro espécies de primatas no sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Biol.* 56:203--209.

- . 1996b. Fruits and frugivory in a Brazilian Atlantic Forest. Ph.D. thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Gentry, A.H. 1990. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven.
- Gentry, A.H. & Dodson, C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74:205--233.
- Gorchov, D.L., Cornejo, F., Ascorra, C.F. & Jaramillo, M. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74:235--250.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61:944--959.
- Janson, C.H., Stiles, E.W. & White, D.W. 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach. pp. 83-92. In: Estrada, A. & Fleming, T.H. (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Joly, C.A., Leitão-Filho, H.F. & Silva, S.M. 1990. The Floristic Heritage. pp. 97--108. In: Câmara, I.G. (ed.), *Atlantic Rain Forest*. Ed. Index and Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, Brazil.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *J. Ecol.* 85:431--440.
- Kelly, D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *J. Biogeogr.* 12:223--241.
- Medellín, R.A. 1994. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossums in the selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 26:400--407.
- Nadkarni, N.M. & Matelson, T.J. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *Condor* 91:891--907.
- Neville, M.K., Glander, K.E., Braza, F. & Rylands, A.B. 1988. The howling monkeys, genus *Allouata*. pp. 349--453. In: Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A. & Fonseca, G.A.B. (eds), *Ecology and behavior of neotropical primates*. Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, DC.
- Olmos, F. 1996. Satiation or deception? Mast-seeding *Chusquea* bamboos, birds and rats in the Atlantic Forest. *Rev. Bras. Biol.* 56:391--401.
- Peres, C.A. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26:98--112.
- Robinson, J.G. & Redford, K.H. 1986. Body size, diet, and populations density of neotropical forest mammals. *Amer. Nat.* 128:665--680.
- Santorí, R.T., Astúa de Moraes, D. & Cerqueira, R. 1996. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphidae) in Southeastern Brazil. *Mammalia* 60:307--311.
- Strier, K.B. 1991. Diet in one group of wooly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Am. J. Primat.* 23: 13-126.
- Terborgh, J. 1983. Five new world primates: a study in comparative ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- ter Steege, H. & Cornelissen, J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21:331--339.
- van Roosmalen, M.G.M. & Klein, L.L. 1988. The spider monkeys, genus *Ateles*. pp. 455-575. In: Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A. & Fonseca, G.A.B. (eds), *Ecology and behavior of neotropical primates*. Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, DC.

## CAPÍTULO 5

### ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS NA MATA ATLÂNTICA BRASILEIRA: COMPOSIÇÃO DE GÊNEROS, DIVERSIDADE E GRUPOS FUNCIONAIS

## RESUMO

Perturbações ambientais e a sucessão secundária que ocorre subsequente levam a mudanças na disponibilidade de recursos e também na estrutura do habitat. Esses dois fatores podem induzir mudanças na composição de comunidades de pequenos mamíferos. O presente estudo fornece uma visão geral descritiva da variação na composição de comunidades de pequenos mamíferos na Floresta Atlântica brasileira. Eu enfoquei principalmente três questões. 1) Como varia a estrutura (composição e diversidade) das comunidades entre diferentes habitats locais (incluindo estágios sucessionais) e entre formações florísticas regionais? 2) Diferentes perturbações ou modificações no habitat levam a diferentes mudanças nas comunidades? 3) Como estão distribuídos, entre os diferentes tipos de habitat e das formações florísticas regionais, diferentes grupos funcionais (taxa superiores, modo de locomoção e guilda alimentar) de pequenos mamíferos? Como base de dados eu usei trabalhos sobre comunidades de pequenos mamíferos no domínio da Mata Atlântica (incluindo também formações abertas e habitats perturbados). Considerei os gêneros como unidade taxonômica nas análises, para as quais transformei os dados originais em abundância relativa de cada gênero. Usei PCA centrado em espécies para analisar a informação em dois conjuntos de dados. Um deles incluindo todos os sítios estudados (40 sítios, *análise global*) e outro usando somente sítios localizados em florestas médias não montanas (24 sítios, *análise restrita*). Os biplots do PCA revelaram três tipos de comunidades: 1) Florestas de baixadas/florestas submontanas em estágios sucessionais tardios (dominadas por marsupiais); 2) Florestas montanas e sítios em estágio inicial de sucessão (dominados por sigmodontíneos, principalmente *Akodon* e *Oligoryzomys*); e 3) Florestas brejosas (dominadas por *Nectomys*). Os maiores contrastes entre comunidades foram encontrados entre estágios iniciais e finais de sucessão secundária após derrubadas de florestas e entre florestas de baixada/submontanas e florestas montanas. Encontrei uma maior riqueza em florestas nos estágios finais de sucessão e em alguns sítios de habitats periféricos (um campo de altitude e um sítio em um “wet meadow”). Baixa diversidade foi geralmente associada a estágios iniciais de sucessão. Diferentes perturbações ambientais levaram a diferentes modificações na fauna. Essas mudanças foram devido à substituição de grupos funcionais, e não devido simplesmente à substituição de gêneros ecologicamente similares. Sucessão secundária pós-derrubadas foi caracterizada por uma substituição de Sigmodontinae por Didelphidae, queimadas levaram a uma

dominância de taxa insetívoro-onívoros e fragmentação levou a um aumento na dominância de taxa frugívoro-granívoros. O domínio da Mata Atlântica é um mosaico de diferentes formações florísticas agora reduzido a um aglomerado de fragmentos florestais sujeitos a diversos tipos e graus de perturbação. Essas florestas ainda abrigam uma fauna de pequenos mamíferos diversa. Processos antrópicos agindo em escala ecológica-local (derrubadas, queimadas e fragmentação) e a sucessão secundária subsequente exercem um papel preponderante na diferenciação das comunidades de pequenos mamíferos na Mata Atlântica.

# COMMUNITY STRUCTURE OF SMALL MAMMALS AT THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST: GENERA COMPOSITION, DIVERSITY, AND FUNCTIONAL GROUPS<sup>4</sup>

## ABSTRACT

Environmental disturbances and subsequent secondary succession lead to changes in resource availability and in the physical habitat structure. Both factors are likely to induce changes in small mammal community composition. This study provide a descriptive overall view on the variation in the composition of small mammal communities at the Brazilian Atlantic Forest and access three questions. 1) How do structure (composition and diversity) of communities vary among local habitats (including successional stages) and among regional floristic formations? 2) Do different disturbances or changes in habitat lead to different changes in communities? 3) How are functional groups (i.e. higher taxa, locomotion mode, and feeding guild) of small mammals distributed among different local habitat types and regional floristic formations? As data-base for this study, I used published and unpublished studies on small mammal communities in the Brazilian Atlantic Forest Domain (including also open formations and disturbed habitats). I considered genera as organisational taxonomic units and their relative abundances at sites. I run a species-centered Principal Components Analysis to summarise information in two set of sites: one including all sites in the Atlantic Forest Domain (*overall analysis* on 40 sites) and another using only sites located in non-montane mesic forests (*restricted analysis* on 24 sites). The PCA bipots showed three major community types: 1) late successional lowland/submontane forests (dominated by a diverse set of marsupials); 2) early successional sites and montane forests (dominated by Sigmodontinae, mainly *Akodon* and *Oligoryzomys*) and 3) swanpy forests (dominated by *Nectomys*). The major divergences among communities are found between early and late stages of post-clearing succession and between lowland/submontane forests and montane forests. High genera richness was found in late successional forests and in few sites in peripheral habitats (a wet meadow and a montane old field). Low diversity genera richness was found in early successional sites. Different environmental disturbances lead to different faunal changes. These changes were due to the replacement of functional groups rather than simply due to replacement of ecologically similar genera: 1) post-clearing secondary

---

<sup>4</sup> Este capítulo foi redigido de acordo com o formato indicado pela revista *Biol. Journal of the Linnean Society*

succession is characterised by replacement of Sigmodontinae by Didelphidae; 2) burning lead to increasing dominance of insectivore-omnivore taxa and 3) fragmentation lead to increasing dominance of frugivore-granivore taxa. The Brazilian Atlantic Forest Domain is a mosaic of different floristic formations, now reduced to a plethora of forest fragments subjected to diverse kinds and degrees of disturbances. These forests still harbour a very diverse small mammal fauna. Anthropogenic processes acting at the local-ecological (clearing, burning and fragmentation) and the subsequent secondary succession play a major in differentiating small mammal communities in the Atlantic Forest.

## INTRODUCTION

Tropical forests experiment a high environmental predictability and high plant diversity (Gentry 1988). These forests are complex habitats with up to five vegetation strata (Richards 1983). They are also heterogeneous in architecture and resource availability due to forest dynamics and ecological succession (Torquebiau 1986, Oldeman 1989, Terborgh and Petren 1991). All these characteristics are suggested to enable the development of a wide array of adaptations and favour coexistence of animal species (Dueser & Brown 1980, August 1983, Kricher 1997).

The tropical Atlantic Forest, also known as *Mata Atlântica*, originally covered ca. of 1,270,000 km<sup>2</sup> of the eastern Brazil (Rylands *et al.* 1996), extending from 6° S to 30° S (IBGE 1993). Most of this original cover were submontane forests (*sensu* Oliveira-Filho and Ratter 1995). At the biogeographical-evolutionary scale, the Brazilian Atlantic Forest (BAF) is a composite of vegetation formations of different origins and floristic compositions (Joly *et al.* 1990). This forest is supposed to have suffered considerable changes during the late Tertiary and Quaternary climatic oscillations, including a more restricted and fragmented distribution during drier and colder periods (Prance 1982, Joly *et al.* 1990, Rylands *et al.* 1996). Such contraction events likely have enhanced speciation among mammals (Rylands *et al.* 1996). Besides that, the present isolation of this region from the Amazon and the Andes by drier inland habitats (Caatinga, Cerrado, Chaco) might contribute to the maintenance of a distinct fauna (Rylands *et al.* 1996, Patton *et al.* 1997, Vivo 1997). In fact, the Atlantic Forest is inhabited by a diversified small mammal fauna with several endemic species (Patton *et al.* 1997, Emmons and Feer 1997).

Among the small mammals, the groups that are usually trapped in the BAF are marsupials (Didelphidae - 21 species), caviomorph rodents (Echimyidae - 17 species), and miomorph rodents (Muridae - 44 species) (Fonseca *et al.* 1996). These groups had very different evolutionary histories in South America, being classified by Webb and Marshall (1982) in different faunal strata. Didelphids are known in South America since late Cretaceous, echimyids are derived from rodents known since the Oligocene, native murids (Sigmodontinae) are immigrants that probably arrived at Late Pliocene, and the genera *Mus* and *Rattus* (Murinae) were recently introduced by European colonisers.

Community structure of small mammals differ among places due to factors acting in different time and space scales. At the regional scale, biogeographical and evolutionary

processes define the species pool. At the local scale, biotic interactions and species tolerances to environmental factors define co-occurrence of species (see Marquet 1994). Such differences among small mammal communities have been studied in details in several habitats, such as deserts (Kelt *et al.* 1996, Morton *et al.* 1994), temperate forests (Kirkland 1990, Schropfer 1990), Neotropical savannahs (Marinho-Filho *et al.* 1994), and also along altitudinal (Kelt 1996, Patterson *et al.* 1989), and latitudinal gradients (Marquet 1994). As far as I know, however, similar studies are still lacking for tropical forests.

At the local-ecological scale, environmental disturbances and subsequent succession lead to changes in the physical habitat structure and in resource availability (Malcolm 1991 1994, Terborgh and Petren 1991). Both factors are likely to induce changes in small mammal community composition (Beck and Vogl 1972, Fox 1982, Malcolm 1991). This is reflected on different composition of small mammal communities among habitats in tropical forests (Fonseca 1989, Stallings 1989, Malcolm 1991, Pereira 1991, Paglia *et al.* 1995, Palma 1996). In many tropical forests, fragmentation, burning and clearing became major factors in shaping mammal communities (Granjon *et al.* 1996, Lynam 1997, Malcolm 1997). Such factors also influence the BAF (Fonseca 1989, Stallings 1989, Stallings *et al.* 1990, Paglia *et al.* 1995), whose area has been suffering severe reduction in this century due to human activities (Fonseca 1985, Mori *et al.* 1981).<sup>1</sup> At present this forest may be considered an agglomerate of forest fragments in different successional stages that occupy areas of different sizes (ranging from few to 500.000 ha) and are exposed to different degrees of disturbance (Dean, 1996).

In the present study I performed comparative analysis among small mammal communities from different sites of the Brazilian Atlantic Forest. I focused specifically on three points: 1) How do community structure (composition, diversity, and relative abundances) vary among local habitats (including successional stages) and among regional floristic formations? 2) Do different disturbances or changes in habitat lead to different changes in communities? 3) How are functional groups (i.e. higher taxa, locomotion mode, and feeding guild) of small mammals distributed among different local habitat types and regional floristic formations?

## METHODS

### *Data-base origin*

The data-base for this study was built from published studies and some unpublished data on small mammal communities in the Brazilian Atlantic Forest domain (including also open formations and disturbed habitats). I considered only groups usually captured (didelphids, echimyids, and murids), excluding other small mammals that are rarely trapped (Caviidae, Sciuridae and Lagomorpha). I included only censuses with at least 10 trapped individuals and a minimum trap-effort of 500 trap-nights, which was the minimum recommended by Jones *et al.* (1996) for a inventory of a habitat. This data-base consisted of 40 sites sampled over 13 different areas (Fig. 5.1, Appendixes 1 and 2).

Sites were classified by the local habitat type (Appendix 2). I considered as distinct habitats the different stages of secondary succession in mesic forests (Appendix 3) and also other vegetation types with very distinctive edaphic and physiognomic characteristics (wet meadow, swampy forest, sandy soil shrubland, sandy soil forest). I classified sites in successional stages based on the information provided by the source studies (age since last disturbance and height of vegetation). To be classified in a given seral stage, a site should have vegetation either older or higher than the minimum value shown in Budowski's table (Budowski 1965).<sup>1</sup> When such information was lacking, I used the original denominations given in the source papers. As there is not an agreement in the classification of successional stages of tropical forests (see Clark 1996) I decided to be conservative and used only four general classes of successional stages (old field or pioneer formation, early secondary forest, late secondary forest, and climax forest) adopted by Budowski (1965).

I classified the areas according to the regional floristic formations based on a classification system of the Brazilian Institute of Geography and Statistics (IBGE) for Brazilian vegetation (Veloso *et al.* 1991, IBGE 1993) modified by Oliveira-Filho and Ratter (1995). This is a classification system of vegetation highly dependent on both physiognomy and environmental conditions (Appendix 3).

I used genera as organisational taxonomic units. In doing this, I partially avoid problems with doubts about species delimitation and distributions that pervade the current knowledge on South American small mammals (see Kasahara & Yonenaga-Yassuda 1984, Vivo 1996, Patton *et al.* 1997). Since I analysed species with a wide array of locomotory and dietary adaptations

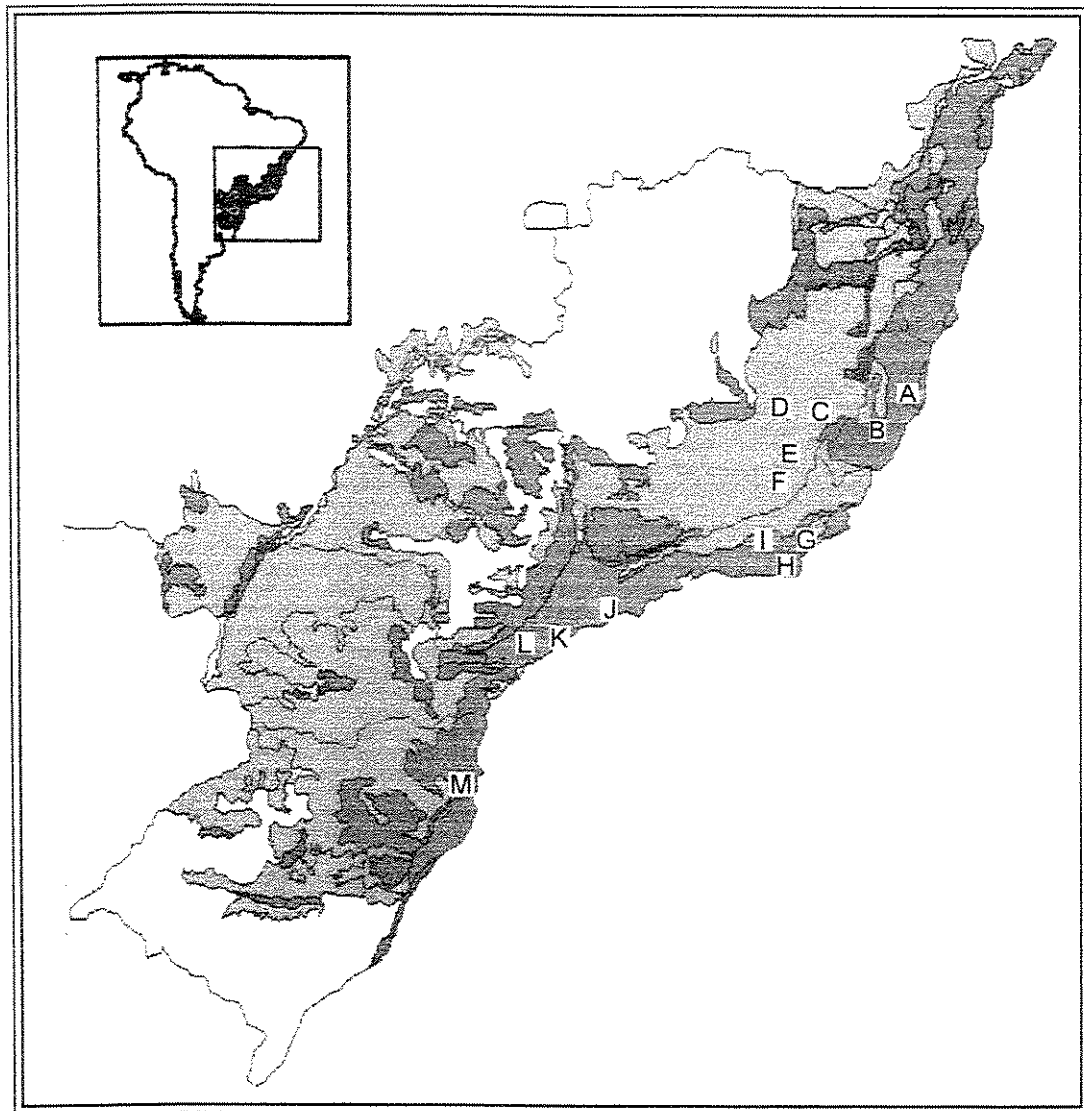


Figure 5.1. Location of the study areas (indicated by letters) of the source papers that I used in my analyses. Shaded area indicates the Atlantic Forest domain. Descriptions of the study areas are given in Appendix 1.

(Appendix 4), I assumed that species within a genus have similar ecological requirements and represent variations of the same functional type. This approach is the same followed by Kaufman (1995) who suggested that patterns of distribution for macrotaxa reflect the constraints of ecological type on geographical distributions and thereby, on diversity. This author referred to such functional types as bauplans. The assignment of species to genera followed Wilson and Reeder (1993) and differed from some of species names found in the source studies of my data base.

The source studies differed in the way they showed data on community composition. Some authors presented data as number of individuals, number of captures or else average densities. I used preferentially data on number of individuals captured, since this kind of data has a greater degree of independence than the others and this was the most common way to present the results (Appendix 1). I used number of captures and average density as approximations of genera abundance only if there was no way to get information about the number of individuals captured for a given site. I transformed the raw data in relative abundance of each genus in the small mammal community (number of individuals of a given genus divided by the total number of individuals in the community). When the source data used were proportions (e.g. relative abundances) or percentages (e.g. percentage of similarity), I transformed the values to their arcsine (Zar 1996) before performing any correlation analysis.

#### *Biogeographical factors*

Differences in community structure among sites may arise due to either local responses of species to different habitats and floristic formations, or differences in genera geographic distributions, which determine different genera pools available to colonise each area. To evaluate the importance of biogeographical factors in explaining differences among communities, I performed a *biogeographical analysis*. For this analysis I used a Correspondence Analysis to search for discontinuities among the pools of genera at different areas. I used my database, and published studies on distribution of Brazilian mammals (Moojen, 1952, Streilein 1982, Silva 1984, Nowak and Paradiso 1991, Emmons and Feer 1997), to elaborate a presence/absence matrix of genera at the different areas (Appendix 7), which was used as data for the Correspondence Analysis. I also used this biogeographical matrix to compare the number of genera at each site with the potential site richness, i. e. the number of genera whose range encompasses the sites in question (as in Kelt *et al.* 1996, for Chilean species). Besides analysing

genera richness, I compared the total number of species reported in the source studies for each site. I used species as taxonomic unit in this case to allow comparisons with studies carried out in other biomes. As I was not comparing species composition among sites, the unclear taxonomic relationships among animals captured at different sites were not critical. I also analysed patterns of local abundance and geographic distribution by correlating the local relative abundance of each genus against the number of sites where this genus occurred.

#### *Composition and diversity patterns*

I used the relative abundance data at each site to run Principal Components Analysis (PCA) centered by species (Ter Braak 1983, 1988), in order to visualise the patterns of variation of small mammal community structure (composition and diversity) and to relate these patterns with information on local habitats and regional floristic formations. I performed two species-centered PCA: an *overall analysis* using all 40 sites of my data-base and a *restricted analysis* using only non-montane mesic forest sites (including old fields in formerly forested areas,  $n = 24$  sites). With this *restricted analysis* I intended to detect community structure patterns from the more “typical” Atlantic Forest, including formations and habitats that originally covered most of the Brazilian Atlantic Forest domain.

The species-centered PCA on relative abundance data provides a graphical representation of the alpha and beta-diversity of a set of communities. In this variant of PCA, the distance of a site from the true origin of uncentered PCA is inversely correlated to the alpha-diversity of that site, whereas distance between sites is correlated to beta-diversity (Ter Braak 1983). In order to check for the adequacy of this graphical representation of diversity in both, *overall* and *restricted analysis*, I correlated distances on PCA biplots against diversity indexes calculated from the raw data. I correlated site-true origin distances against the Simpson index, which is an alpha-diversity index relatively more sensitive to changes in abundant species (Krebs 1989). I used the Mantel test (Monte Carlo procedure) to compare the distances between pairs of sites against percentage of dissimilarity, which is a beta-diversity index relatively little affected by sample size and by species diversity (Krebs 1989). I chose to use this test because it takes the spatial autocorrelation of the data into account (Fortin and Gurevitch 1993).

I inspected the PCA biplots to delimit the part of the multidimensional space occupied by each habitat or floristic formation, to determine the species set characteristic of each habitat or

floristic formation, and to detect trends in composition and diversity patterns of small mammal communities among different habitats and floristic formations.

#### *Environmental disturbances and faunal changes*

In the PCA biplots, I linked sites representing different seral stages of a secondary succession (after Davis 1946, Fonseca 1989, Pereira 1991, Paglia *et al.* 1995) or similar sites subjected to different degrees of disturbance, like fragmentation (after Fonseca 1989) and burning (after Fonseca 1989, Stallings 1989). In doing this I intended to depict overall trends of community changes after being subject to disturbance events.

#### *Functional groups*

I grouped the small mammal genera in three different ways: according to their taxonomic affinities (at family level for marsupials and at subfamily level for rodents), locomotion mode, and feeding guild (Appendix 4). By analysing the contribution of each of these 'functional' groups in the different communities I intended to analyse if the differences of community structure among sites were due to different guild representation or simply due to replacement of ecologically similar genera. In order to do this, I used functional groups as 'passive species' in both PCA analysis (see Ter Braak 1988). I analysed the graphical results to check for functional groups replacement among sites. The eigenvectors of functional groups (pooled abundance of genera) equals the sum of the eigenvectors of the genera included in the functional group. As the eigenvectors of grouped genera may differ in magnitude and signal, their sum (the total eigenvector of the functional group) can be either greater than any of the eigenvectors of the grouped genera, or smaller than some of such eigenvectors. A functional group eigenvector greater than any eigenvector of the grouped genera arises when the eigenvectors of the genera that form the functional group tend to have the same signal. Therefore all genera tend to be represented on the same side along one of the axis of the graphic representation. This pattern suggests that differences among communities were mainly due to functional groups replacement. A functional group eigenvector smaller than at least one of the eigenvectors that form the functional group arises when such eigenvectors of the grouped genera tend to have different signals. Thus these genera tend to be spread out along one of the axis of the graphic. This pattern suggests that differences among communities were mainly due to the replacement of similar genera (same functional group).

## RESULTS

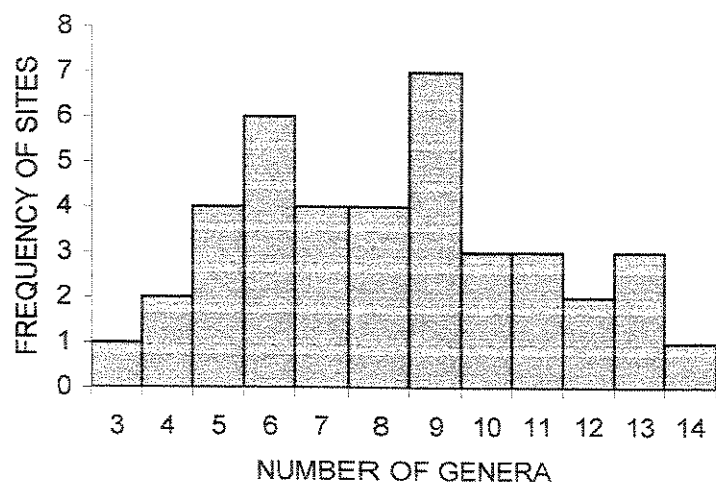
### *Local abundance and regional distribution*

I found no relationship between genera richness and trap-effort ( $r = 0.122$ ;  $P > 0.2$ ;  $N = 38$ ), suggesting that a minimal effort of 500 trap-nights provided a reasonably good picture of the community composition at BAF sites. The *biogeographical analysis* showed 8 pools of genera distributed among the 13 areas sampled. In most cases, the difference between pools of genera was due to the loss or inclusion of 1 to 3 genera, either rare ones, or genera typical from open formations. The only major biogeographical discontinuity found was between southern São Paulo state (area L) and Santa Catarina state (area M), as the genera *Metachirus*, *Marmosops*, *Proechimys*, *Bolomys* and *Rhipidomys* were not recorded for the later State (under the parallel 25). The first axis of the *biogeographical analysis* described a North-South gradient and the second axis described an East-West (coast-interior) gradient.

The modal number of species and genera in the sites of the Brazilian Atlantic Forest were 11 (range from 3 to 14) and 9 (range from 3 to 17), respectively (Fig. 5.2). Besides having a variable number of genera the sites also showed a variable proportion of the total number of available genera, with a high coefficient of variation (34%) among these proportions. There was a significant but weak relationship between faunal dissimilarities (percentage dissimilarity) and geographical distances among sites ( $r = 0.4$ ;  $p < 0.001$ ;  $n = 318$ ).

The mean relative abundance and the frequency of occurrence of small mammal genera in Atlantic Forest sites were significantly correlated ( $r = 0.699$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 28$ ). The genera were arranged in a continuum from some widespread and abundant genera (e. g. *Akodon*, *Marmosops* and *Didelphis*) to many rare genera captured only in few sites (e. g. *Abrawayomys*, *Philander*, *Wilfredomys*, *Monodelphis* and *Euryzygomatomys*). The genus *Delomys*, however, acted as an outlier (Fig. 5.3A). This genus showed a high abundance and a restricted distribution, being trapped only in late successional montane rainforests. I repeated the analysis using only 'typical' Atlantic Forest sites (i. e. late successional mesic forest sites in lowland or submontane areas) and I found similar patterns (Fig. 5.3B). The correlation between mean relative abundance and frequency of occurrence of genera also was significant ( $r = 0.760$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 20$ ). The set of widespread and abundant species was, however, dominated by marsupials, with oryzomine rodents playing a minor role (Fig. 5.3B). The echimyid genus *Proechimys* was an outlier in these forests, showing a high mean abundance and a more restricted distribution (Fig. 5.3B). When the

A)



B)

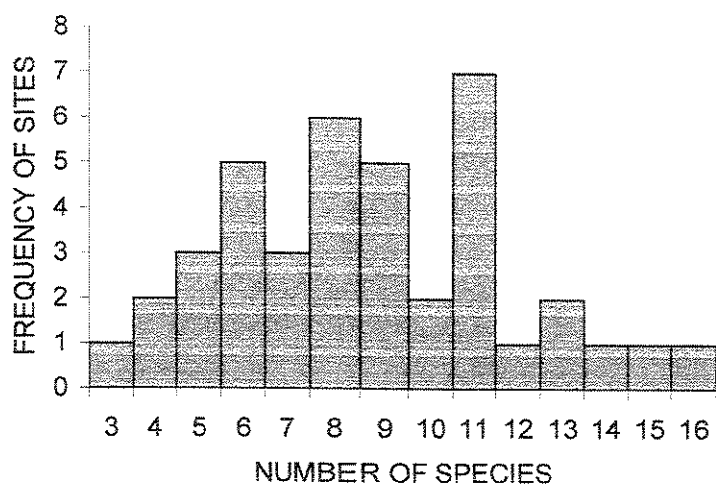


Figure 5.2. Number of sites as a function of the number of species (A) and number of genera (B) per site in the Brazilian Atlantic Forest.

remaining sites were analysed, i. e. early successional, montane, and non-mesic forest sites (Fig. 5.3C), I also found a significant correlation between mean relative abundance and frequency of occurrence of genera ( $r = 0.606$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 27$ ). Nevertheless the genera were arranged in a different configuration, showing a greater scatter ( $r^2 = 0.367$ ) than in “typical” Atlantic Forest sites ( $r^2 = 0.580$ ). The most representative genera in these ‘peripheral’ areas of the Atlantic Forest were the murids *Akodon*, *Oligoryzomys* and *Nectomys*. Some genera were abundant in few sites (e. g. *Delomys*, *Oecomys* and *Marmosops*), others were widespread and less abundant (*Oryzomys*, *Didelphis* and *Philander*), but most were rare and restricted in distribution (Fig. 5.3C). The frequency histograms of number of sites occupied by the different genera were apparently unimodal (Fig. 5.4A). When considering only the sites representing the ‘typical’ Atlantic Forest (Fig. 5.4B) there was a flat pattern caused by the exclusion of several rare genera that occurred only at a few sites (see lower left of Fig. 5.3C).

#### *Diversity patterns*

The sites closest to the true-origin of PCA biplot (communities with high alpha-diversity) were montane climax rainforests, Mussununga forests, and mainly lowland / submontane late successional forests (Fig. 5.5). On the other extreme, the sites farthest from the true-origin (communities dominated by one or few species) were early successional stages and sites with hydric conditions: swampy forests, a wet meadow and an old field with *Typha* (G5 - Figure 5.5). In the *restricted analysis*, the sites closest to the true-origin were late secondary mesic forests in large reserves (Fig. 5.6). The sites farthest from the true-origin were old fields and forests subjected to strong disturbances, like clearing for *Eucaliptus* spp. plantation, severely burned forests, and 80-ha forest fragments (Fig. 5.6).

When considering only sites in late successional stages (late secondary and climax forests) there was an increase in mean number of genera from lowland to montane forests (Fig. 5.7A). The alpha-diversity at these sites, however, did not show any apparent trend. Similarly, an increase in general richness was detected towards late successional stages in areas located at lowland and submontane areas (Fig. 5.7B). For such areas, there was a low value of Simpson index in open areas (old fields), but without any marked difference among forested habitats.

#### *Environmental disturbances and faunal changes*

The site-true-origin distance in the biplot of *overall analysis* (Figure 5.5), was inversely correlated with the alpha-diversity (Simpson index) at the sites ( $r = -0.680$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 40$ ),

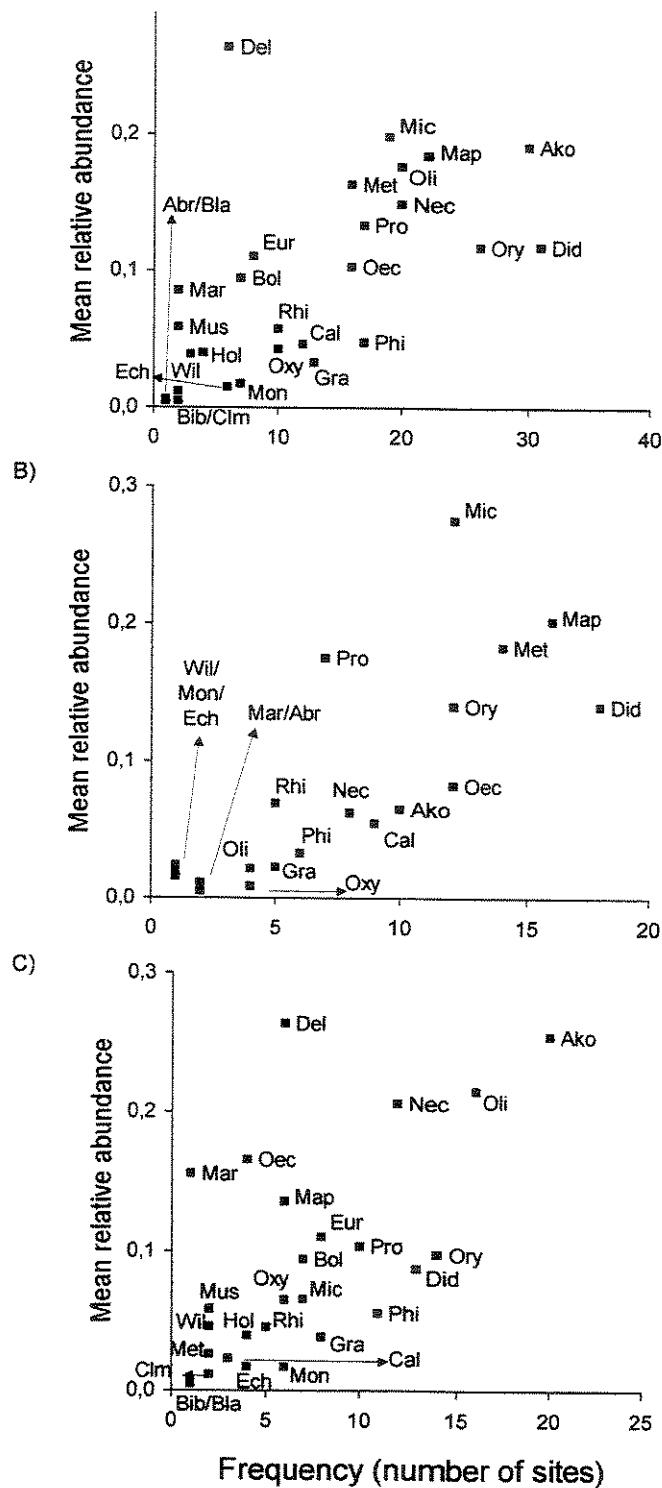
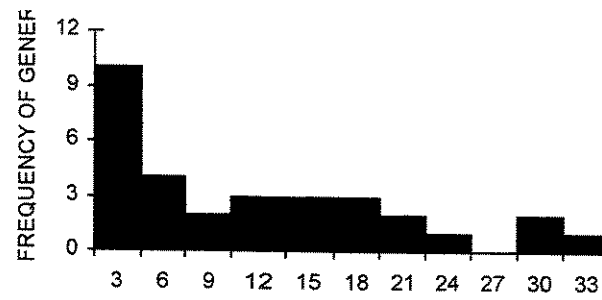
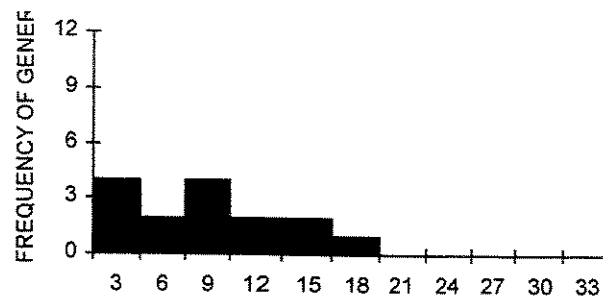


Figure 5.3. Relationship between frequency of occurrence of small mammal genera and mean relative abundance in the sites where they occur. A) All sampled sites in the Atlantic Forest domain. B) Lowland and submontane late successional (climax and late secondary) mesic forests. C) Remaining sites: montane forests, early successional stages, non-mesic forests.

A)



B)



NUMBER OF SITES

Figure 5.4. Number of genera as a function of the total number of sites at which genera occurred considering all sites (A) and considering only the sites located at lowland and submontane late successional mesic forests (B).

and the distances between site-pairs were correlated with the beta-diversity (percentage dissimilarity) ( $r = 0.648$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 777$ ). These relationships indicated that the biplot of *overall analysis* (Figure 5.6) was a fairly good graphical representation of the diversity patterns of this set of small mammal communities. Similar results were found for the biplot of the *restricted analysis* (Fig. 5.6), with significant correlation between site-true-origin distance and alpha-diversity ( $r = -0.705$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 24$ ), and between site-pairs distances and beta-diversity ( $r = 0.711$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 276$ ).

The Principal Components of both analysis, besides representing changes in relative abundance of taxa among sites, presented sites ordered by level of disturbance (burning and fragmentation) or by degree of recovering from disturbing events (post-clearing succession). Such characteristics suggested that trends of faunal changes and environmental changes along a Principal Component could be correlated. Both analysis showed that the most marked differences in the composition of small mammal communities occurred among sites (in the same area) with different degrees of recovering from clearcut (Figures 6 and 7). Different environmental alterations (post-clearing secondary succession, burning and fragmentation) lead to faunal changes following in quite different ways (Fig. 5.6).

#### *Composition patterns*

The first Principal Component (26,2 % of total variance) of the *overall analysis* reflected mainly faunal differences among successional stages of mesic forests (Figure 5.6), ranging from old fields (on the right) to climax forests (on the left). The second Principal Component (16,4% of total variance) showed the faunal segregation of swampy forests from other habitats (Figure 5.6). Small mammal communities could be separated in three clusters (Figure 5.6). First, swampy forests and an old field site transitional to a *Typha* meadow (dominated by *Nectomys*); second, a cluster consisting mainly of late successional lowland/submontane forests (dominated by a diverse marsupial fauna); and finally, another cluster including montane forests, old fields, early secondary forests and restinga forest (dominated by *Akodon* and *Oligoryzomys*). Montane forest sites harboured communities similar to those of early successional sites at lower altitudes (Figure 5.6).

In the *restricted analysis* (on non-montane mesic forests), the first Principal Component (28.6 % of total variance) also reflected segregation among successional stages (Fig. 5.6), being very similar to that one of the *overall analysis* ( $r = 0,990$ ;  $n = 24$ ). The second Principal

Figure 5.5. Species centered PCA biplot (*overall analysis*). The biplot was divided in two figures for clarity. Top: small mammal communities (sites) surveyed and trends of faunal changes. Local habitat codes are indicated by symbols and regional floristic formations by different filling styles. Codes for local habitats are as follows: climax forests (pentagons), late secondary forests (squares), early secondary forests (triangles), old fields (circles), sandy soil forests (diamonds), swampy forests (x) and wet meadow (asterisk). Codes for regional floristic formations are as follows: lowland rain/semideciduous forests (open), submontane rain/semideciduous forests (hatched), montane rain-/semideciduous forests (closed), and pioneer formation with marine influence or Restinga (cross filled). Rainforests and semideciduous forests were combined because they fall close together in the multivariate space. Broken lines link grouped symbols to their labels. Lines with arrows link successional stages in a given area and represent trends in faunal changes along secondary succession. Bottom: genera (x) and functional groups (as 'passive species'). Codes for functional groups are as follows: higher taxa (squares), locomotion mode (triangles), and feeding guilds (circles). Abbreviations are as follows: DID = Didelphidae, SIG = Sigmodontinae. Marsupial genera: Did = *Didelphis*, Mic = *Micoureus*, Map = *Marmosops*, Met = *Metachirus*; Echimyidae genera: Pro = *Proechimys*, Eur = *Euryzomatomys*; Muridae genera: Oec = *Oecomys*, Oli = *Oligoryzomys*, Ory = *Oryzomys*, Nec = *Nectomys*, Ako = *Akodon*. Feeding guilds: FO = frugivore-omnivore, IO = insectivore-omnivore, FG = frugivore-omnivore, HG = herbivore-grazer. Locomotion mode: AR = arboreal, SC = scansorial, TE = terrestrial, SA = semi-aquatic, SF = semi-fossorial. As genera close to the true origin (+) have little weight to distinguish among communities (complete list of codes in Appendix 4), they were omitted for clarity.

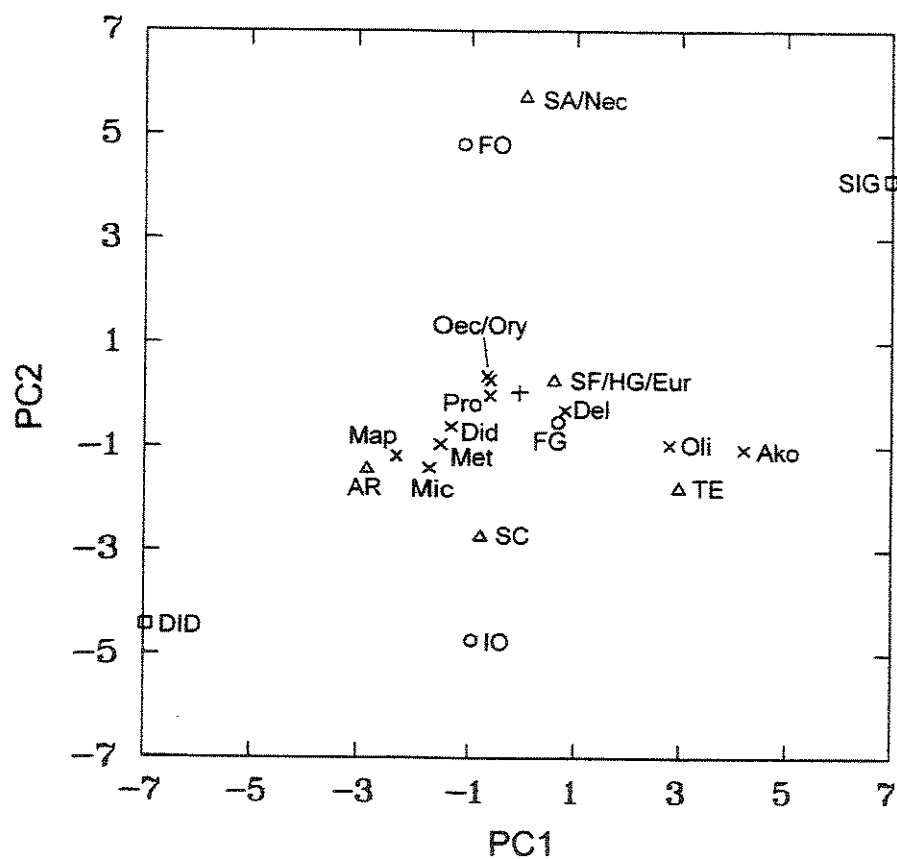
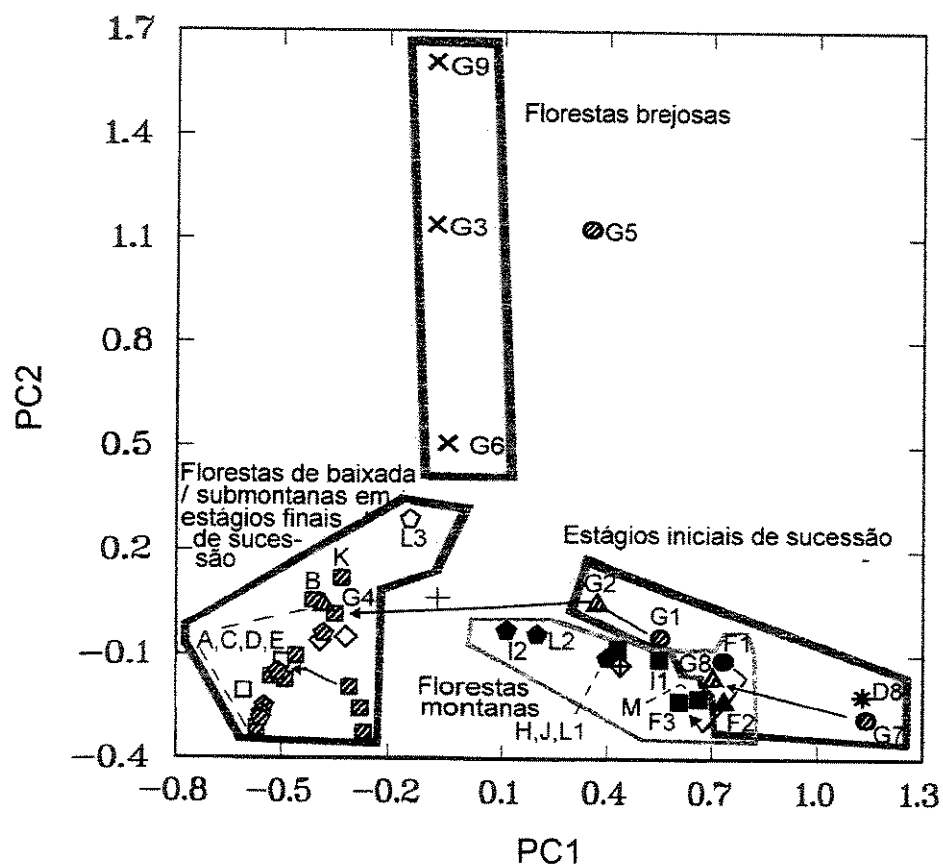
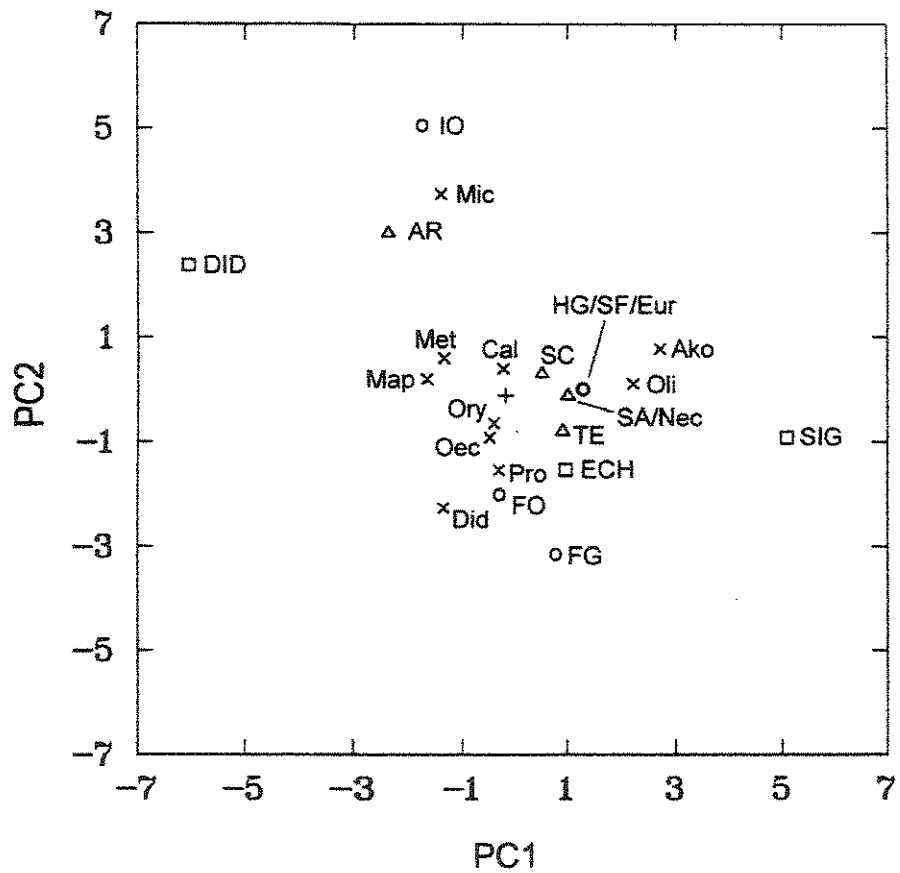
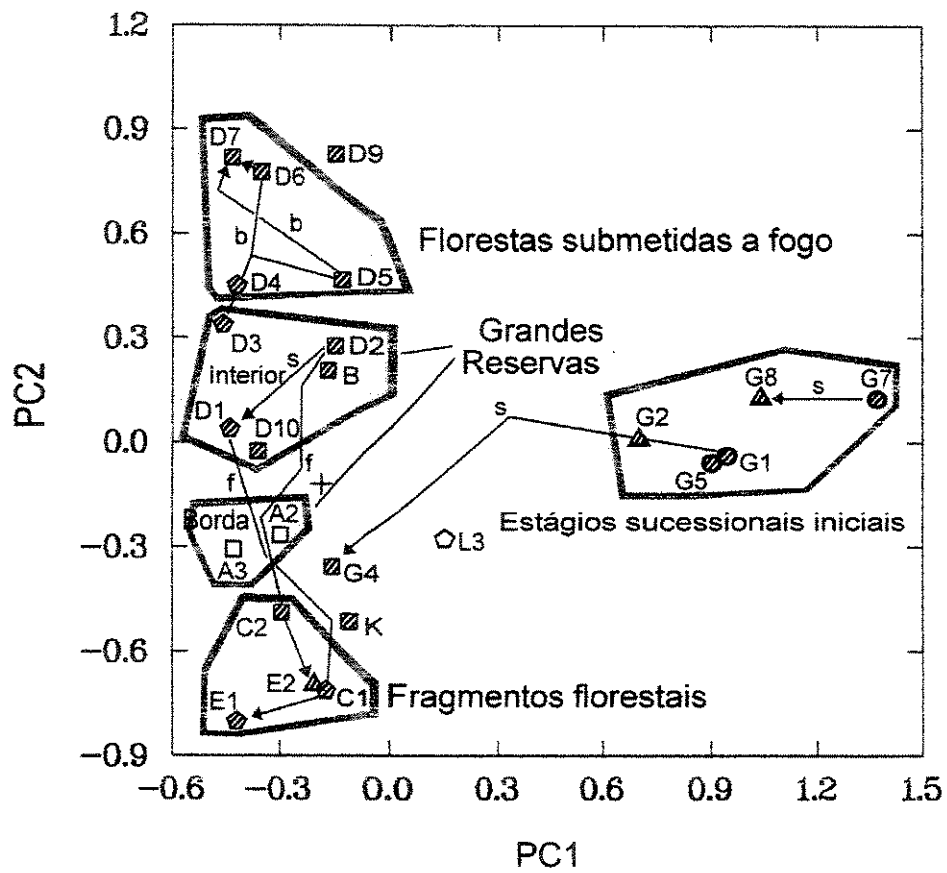


Figure 5.6. Species centered PCA biplot (*restricted analysis* on non-montane mesic forests). As in Fig. 5.5 the biplot was divided in two figures for clarity. Top: Small mammal communities (sites) surveyed and trends of faunal changes. Lines with arrows represent different stages of secondary succession (s), or else were subjected to increasing levels of fragmentation (f) or burning (b). Symbols as in Figure 5.5. Bottom: genera and functional groups important for explaining differences among communities. Symbols as in Fig. 5.5. Abbreviations not shown in Fig. 5.5 are as follows: ECH = Echimyidae. Marsupial genera: Cal = *Caluromys*.



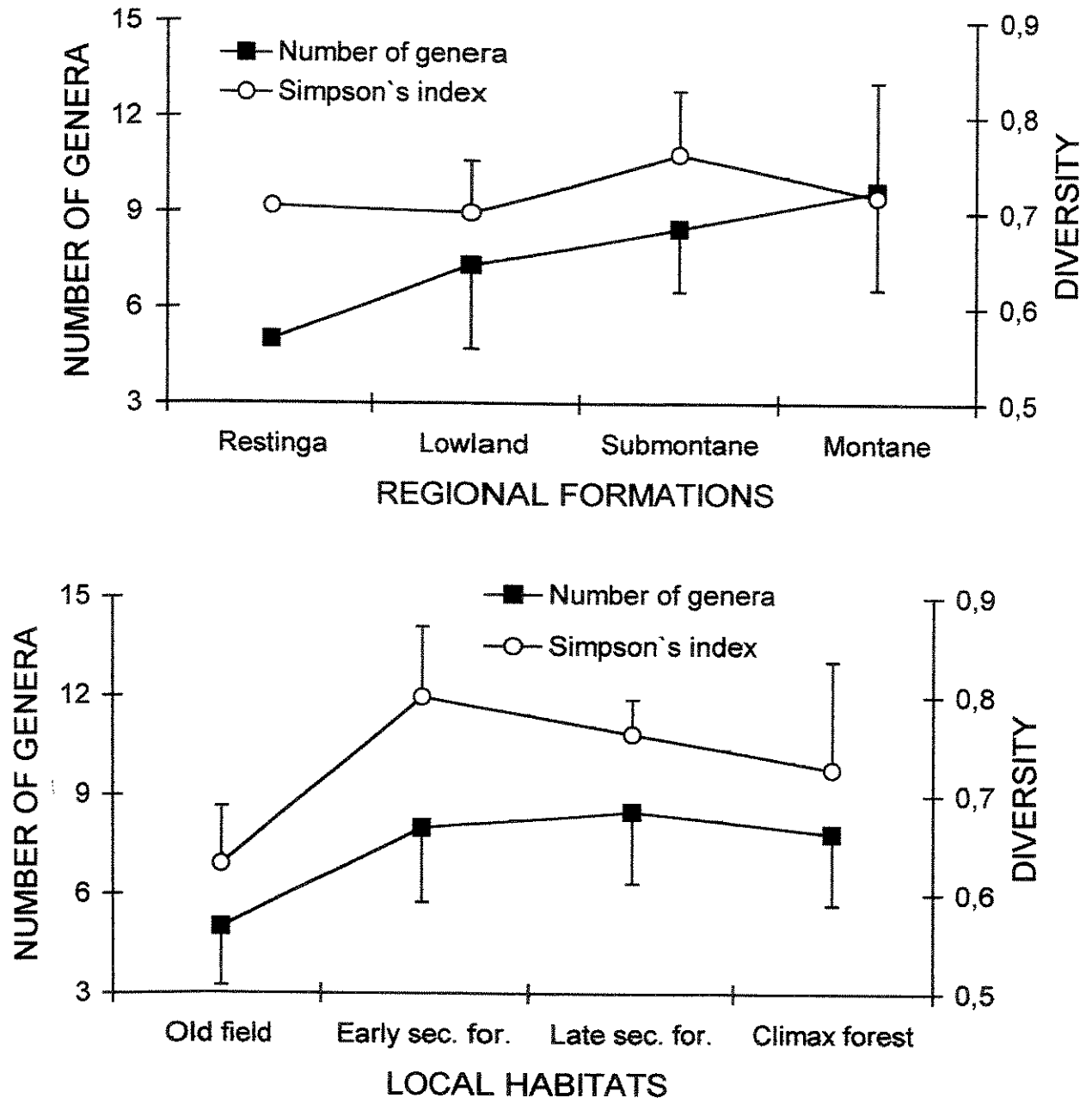


Figure 5.7. Mean genera richness and mean alpha-diversity (Simpson index): A) as a function of regional floristic formations considering only late successional (climax and late secondary) mesic forests, and B) as a function of successional stages considering only lowland/submontane sites. Error bars indicate plus one (Simpson's index) or minus one (genera richness) standard deviation.

Component (21.5 % of total variance) was related to the effects of fragmentation and burning on forests (Fig. 5.6). This axis ranged from small forest fragments through medium-sized forest fragments, edges of large reserves, interior of large reserves, and weakly burned forests to severely burned forests and plantations of the exotic *Eucaliptus* spp. Two clusters of small mammal communities were evident (Fig. 5.6). One of them in early successional stages (dominated by *Akodon*, *Oligoryzomys* and other rodents), and the other in late successional forests (with a diverse marsupial fauna). For both analysis, the subsequent axis of the PCA explained lower percentages of the total variance and did not show any detectable trend.

#### *Functional groups*

Trends of faunal changes following secondary succession ran parallel to the first Principal Component for both analysis. These changes were mainly represented by the replacement of sigmodontine murids, as dominant genera in old fields and early secondary forests, by marsupials that dominated late secondary and climax forests (Figures 5 and 6). The PCA biplots suggested that there was also a slight increase of arboreal and insectivore-omnivore taxa along secondary succession (Figures 5 and 6).

Trends of faunal changes related to forest fragmentation and burning ran parallel to the second Principal Component of the *restricted analysis*, but in opposite directions (Fig. 5.6). Frugivore-granivore genera showed increased relative abundance in smaller forest fragments (Fig. 5.6), while increasing burning intensity was related with increasing importance of insectivore-omnivore taxa, mainly *Micoureus* (Fig. 5.6).

In summary, faunal turnover accompanying post-clearing secondary succession involved stronger changes in the relative importance of taxonomic categories rather than in dietary and locomotory categories (Figures 5.6 and 5.7). Faunal changes following fragmentation and burning were more strongly related to the replacement of dietary categories, with replacement of taxonomic and locomotory categories occurring at a lesser extent (Fig. 5.6C).

## DISCUSSION

#### *Methodological limitations*

Due to the severe area reduction during the last centuries (Fonseca 1985), the Brazilian Atlantic Forest has become an endangered and highly priority ecosystem for conservation effort (Patton *et al.* 1997). Studies seeking for overall patterns of variation of community composition

and diversity are a strong need for this region (Patton *et al.* 1997), but in the present days, a descriptive approach (like this study) is the only available option for small mammal communities. The present study has some intrinsic limitations, caused mainly by methodological differences (type of bait, number and arrangement of traps, vegetation strata sampled) and by type of data presented (captures, individuals, density). These differences precluded direct comparisons among most sites and rigorous use of statistical tests. On the other side, most of the limitations cited above are unavoidable in studies comparing data obtained from different sources. I strongly believe that any 'noise' caused by such biases would act diffusely and would not induce to any of the overall patterns that I am discussing. My results provided a perspective that could not be obtained from individual analysis of any source study or else by experimental studies of specific local communities.

Although in both PCA that I performed there was about 40 to 50% of the total variation that was not represented by the first two axis (therefore not being discussed in the present study), I believe that I succeed in detecting general patterns of community structure of small mammals in the BAF. Species-centered PCA on relative abundance data seeks for the main patterns of variation in community composition (Digby and Kempton 1987). This analysis highlights variations due to the most abundant genera. Less clear patterns, rare species replacement, and noise due to methodological grounds tend to be hidden in Principal Components that explain a lower amount of data variance.

#### *Community structure*

Brown and Kurzius (1987) analysed desert rodent faunas and showed that most species are rare, occurring in less than 40% of the sites sampled. In the Atlantic Forest My results showed that most of small mammal genera were relatively rare, occurring in less than twelve sites (30% of the total of sites sampled). It has to be considered, however, that although several of these rare genera probably are truly rare entities (e. g. *Abrawayomys*), there are also genera that could be potentially underestimated. This underestimation could be due to the occurrence of trap-shy genera (e. g. *Monodelphis*), or else sporadic invaders from open areas (e. g. *Mus* and *Calomys*).

Neotropical rainforests generally are occupied by a relatively high number of small mammal species (Gentry, 1990). At the Atlantic Forest I detected a high richness both at species level (modal number per site = 11) and genera level (modal number per site = 9). As expected, this richness is much higher than the modal number of 2 species per site found in desert areas from

North America (Brown and Kurzius 1987) and South America (Marquet 1994).) Malcolm (1988) analysed small mammal communities at several Amazonian reserves and found a modal number of 8 species per site (maximum of 10 species). I did not find other published studies that analysed several sites at a given Neotropical forest for comparisons. The total numbers of small mammal species captured at other Neotropical forests sites, such as gallery forests in central Brazil (14), Panamanian lowland dry and moist forests (16 and 13, respectively), Venezuelan deciduous forest (6), and French Guianan secondary forest (11) (Mares and Ernest 1995 and references therein), were not higher than the maximum number of species captured in a unique site (16) of the BAF. These numbers suggest that the BAF remaining areas still harbour a high diversity of small mammals even when compared to other Neotropical forests.

A positive correlation between local abundance and spatial distribution has been documented for several different organisms (see Hanski. 1982, Gaston and Lawton, 1990; and references therein). My analyses are in agreement with such general pattern (Figure 5.3). This relationship was stronger in the *restricted analysis* (Figure 5.3B). The exclusion of habitats that were not 'typical' of the Atlantic Forest also excluded several mammal species that would occur only marginally at forest habitats or else would be abundant only in a few sites with special environmental conditions. Brown (1997) states that species that have requirements for narrow, but highly productive, environmental conditions might be locally abundant but not widespread. I believe that this is the case of *Delomys*, which my results showed that is abundant but restrict to few sites. Species of this murid genus are diet generalists that occur mainly at submontane and montane forests (Vivo *et al.* 1992, E. M. Vieira, pers. obs.)

#### *Biogeographical factors*

I showed that the correlation between beta-diversity (change in genera composition from site to site) and geographic distance between sites was very weak. This fact and the fact that several genera did not occur at all sites within their geographic ranges, suggest that each genus had specific requirements and that local-ecological factors were more important than biogeographical-evolutionary factors in determining the composition of the Atlantic Forest communities.

Most of the original cover of the BAF was located either on coastal plains (like lowland sites) or in the uplands of interior (like most submontane sites). These forests tended to harbour higher alpha-diversity (this study). In late successional forests of lowland/submontane areas, the

dominant genera (marsupials) are descendants of faunal stratum 1 (Webb and Marshall 1982). This pattern suggests a long history and persistency of these areas, as faunal stratum 1 (marsupials, ungulates, and edentates) was the first to establish in South America, probably in the Cretaceous, about 60-70 millions of years ago (Webb and Marshall 1982). On the other hand, I showed that swampy forests, montane forests, and open habitats that cover small areas ) tended to present low alpha-diversity. These areas are subjected to more extreme environmental conditions (flooding, cooler climate, and insolation, respectively. I also showed that these areas are dominated by Sigmodontinae genera, which are part of the faunal stratum 3, which arrived in South America about 20-25 m.y.a. (Webb and Marshall 1982). This dominance suggests a more recent origin for these communities. This evolutionary scenario might indicate that non-montane mesic forests are core areas in the BAF (*sensu* Terborgh 1973), whereas swampy forests, montane forests, and open habitats would be peripheral areas in this biome.

Marquet (1994) detected a positive correlation between species richness and altitude in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and the adjacent Andean area. He states that this correlation would be due to the location of the primary centre of diversification for sigmodontine rodents at Andean regions (Reig 1984). Therefore the earliest adaptations for species of this group was to cope with colder environments located at higher altitudes. My study is in agreement with this pattern. I detected higher species richness in areas located at higher altitudes at BAF and this pattern was caused mainly due to the occurrence of a great number of sigmodontine genera at such areas (montane and sub-montane forests).

The occurrence of old-world Murinae (*Mus* and *Rattus*) at low abundance and only in a few sites indicated that these genera were not successful in invading the native communities. *Mus musculus* was trapped only in peripheral habitats at the Atlantic Forest. Similarly it was found only in sporadic captures in the early stages of post-fire succession in Cerrado (A.R.T. Palma, unpubl. data) and in Australian heath (Fox 1982). Failure in invading Atlantic Forest native communities may be due to niche pre-occupancy by native species with similar sizes, e. g. *Oligoryzomys* spp. (see Appendix 4).

In my analysis I detected a predominance of recent invaders in peripheral habitats and predominance of older taxa in core habitats. I believe that biogeographical/evolutionary factors might also be relevant in explaining composition differences among small mammal communities of the Atlantic forest.

*Differences among habitats: floristic formations, environmental disturbances, and successional stages*

The *overall analysis* suggested that differences among habitats and secondary succession stages (mainly due to forest clearing) were important sources of variation in community composition of small mammals in the Brazilian Atlantic Forest. Faunal changes due to fragmentation and burning also were detected, but became evident only in the second principal component of *restricted analysis*. This information suggests that local ecological processes are important in regulating the small mammal communities at the Brazilian Atlantic Forest. The importance of such processes in the small mammal composition of the different sites was reinforced by the proportional representation of pool species that are present at each site. The high variation of these proportions as well as the weak relationship between beta-diversity and geographic distance between sites suggested that the genera present at a site were not merely a proportional subset of the pool available to colonise that site (as in Kelt *et al.* 1996). It is likely that the local genera richness and composition are highly influenced by local availability of resources.

Differences among small mammal communities in different floristic formations were more evident between montane forests and lowland/submontane forests. Montane forest sites harboured faunas similar to those of old fields and early secondary forests at lower altitudes. One possible process accounting for this pattern would be the forest dynamics, which is more intense in slope forests than in flatland forests. This results in faster canopy turnover and greater areas of immature eco-units in slope forests (Torquebiau 1986).

The coastal plain forests (lowland sites) show closer floristic affinities with inland forests (submontane sites) (Joly *et al.* 1990), a similar pattern was found among small mammals communities (Figure 5.6). The highest plant diversity along an altitudinal gradient in tropical forest occurs at 300 m high (Lieberman *et al.* 1996), close to the lower limit of submontane forests. Similarly Joly *et al.* (1990) suggest that ecotones between coastal plain and slope forests (like site L3) have a quite high biodiversity. My database included two foothill sites (K and L3), which harboured small mammal communities somewhat intermediate between coastal / inland (lowland / submontane) forests and montane forests. These communities showed an intermediate number of genera (7 and 11 genera respectively).

Forests associated to sandy soil (Restinga and Mussununga) showed great scatter in *overall analysis*. The precise affinities between Restinga and Mussununga are unclear. Restinga originally formed extensive formations along the coast and is composed of shrubs and low trees (up to 4 m) (Cerqueira *et al.* 1990). Its small mammal community was similar to the communities of early stages of secondary succession (Fig. 5.5) and represents a subset of the surrounding mesic forest communities (Cerqueira *et al.* 1993). The Mussununga sites surveyed were small enclaves (200 ha) in a mesic forest matrix on coastal plains. Their small mammal communities were similar to those of late secondary mesic lowland forests. This pattern is probably a consequence of a greater influence of the surrounding mesic forests due to the small size of the Mussununga areas.

My results showed that different environmental changes, like post-clearing secondary succession, fragmentation and burning, lead to different changes in small mammal community composition. These changes, caused by any of the disturbance factors cited above, appeared to result in loss of diversity.

#### *Functional groups*

In the present study I showed that marsupials are dominant at the BAF. Fonseca (1989) states that this dominance of marsupials in small mammal communities of BAF areas is probably a consequence of intense habitat fragmentation in this region. Charles-Dominique (1983) report that marsupials are typically more abundant in secondary than in primary Neotropical forests from French Guyana. In contrast to that, in my analysis I observed faunal changes accompanying secondary succession involving the replacement, as the most important group, of terrestrial murids by arboreal marsupials. Ecological succession implies in increasing complexity of the habitat (Terborgh and Petren 1991) and, consequently, in increasing opportunities for arboreal species (August 1983).

In my *restricted analysis*, fragmentation appeared to be accompanied by an increase of abundance of frugivore-granivore and frugivore-omnivore species. This pattern could be caused (or at least favoured) by an increase in the relative abundance of plant species that produce suitable fruits and grains in fragmented areas. Species that tend to survive in small patches of habitat appear to have generalised habitat and diet requirements (Pahl *et al.* 1988). Besides that, the absence of medium and large size predators (mainly felids) in small-sized areas would favor the occurrence of relative large marsupials (mainly *Didelphis*) (Fonseca and Robinson 1990). I

suggest that both factors would help in causing the dominance of marsupials in Atlantic Forest fragments. Fragments also are subjected to more intense edge effects than continuous forests (Malcolm, 1994) and forest edges have denser understory in comparison to forest interior (Williams-Linera 1990, Malcolm, 1994), what could favour scansorial species.

I showed that when grouping the genera in higher taxa (i.e. families) there were more clear relationships with habitats and floristic formations than when grouping genera according to their dietary and locomotory categories. Pooling data in higher taxa insert less 'noise' in the analysis, and the final pattern tends to be clearer. Differences in field methodology among studies are likely to insert more 'noise' in relative abundance of dietary and in locomotory categories (affected by bait and strata sampled, respectively).

### *Conclusions*

I had some difficulties to analyse the overall community patterns that I discussed in this study because most of the source studies lacked either detailed information on study areas, or else on community composition. I propose that studies on small mammals should always include the following information: number of captured individuals per species, geographic coordinates, elevation, and general description of vegetation (supposed seral stage, height of the forest, kind of disturbance that shaped it, probable age since last disturbance, location in relation to forest border, rivers, streams and lakes).

I showed in the present study that the BAF domain is composed of different habitat types and that these sub-units of habitat harbour different small mammals communities. Some general patterns could be detected, such as high genera richness and dominance of marsupials in late successional lowland/submontane forests and also the importance of local-ecological processes (mainly post-clearing secondary succession and fragmentation) in shaping the communities. At present the remaining BAF is composed mainly of montane or sub-montane forests (Dean, 1996). The forest areas located on coastal plains, which originally comprised an important part of the BAF original cover, now are scarce. These areas generally are located on regions of high economic value and are constantly endangered due to the intense agronomic and timber exploitation pressure. In the present study I showed that these lowland areas harbour small mammal communities quite different of the communities from forests located on sub-montane and montane areas. The special characteristics of lowland forests reinforce the idea that such forests must be considered high-priority spots under a conservationist view.

## LITERATURE CITED

- August PV. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507.
- Beck AM, Vogl RJ. 1972. The effects of spring burning on rodent populations in a brush prairie savanna. *Journal of Mammalogy* 53: 336-346.
- Bourgeron PS. 1983a. Spatial aspects of vegetation structure. In Golley FB, ed. *Tropical Rain Forest ecosystems. Structure and function*. Amsterdam: Elsevier, 29-47.
- Bourgeron PS. 1983b. Spatial aspects of vegetation structure. In Golley FB, ed. *Tropical Rain Forest ecosystems. Structure and function*. Amsterdam: Elsevier, 29-47.
- Brown JH. 1995. *Macroecology*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Brown JH, Kurzius MA. 1987. Composition of desert rodent faunas: combinations of coexisting species. *Annales Zoologicae Fennici* 24: 227-237.
- Budowski G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15: 40-42.
- Carvalho CT. 1965. Bionomia de pequenos mamíferos da Boraceia. *Revista de Biologia Tropical* 13: 239-257.
- Cerqueira R, Fernandez FAS, Quintela MFS. 1990. Mamíferos da restinga de barra de Maricá, Rio de Janeiro. *Papéis Avulsos de Zoologia* 37: 141-157.
- Cerqueira R, Gentile R, Fernandez FAS, D'Andrea PS. 1993. A five-year population study of an assemblage of small mammals in southeastern Brazil. *Mammalia* 57: 507-517.
- Charles-Dominique P, Atramentowicz M, Charles-Dominique M, Gérard H, Hladik A, Hladik CM, Prévost MF. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 35: 341-436.
- Clark DB. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* 12: 735-739.
- Davis DE. 1945. The home range of some Brazilian mammals. *Journal of Mammalogy* 26: 119-127.
- Davis DE. 1946. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds and mammals in two Brazilian forests. *Ecological Monograph* 16: 245-295.
- Dean W. 1996. *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira*. São Paulo, Brazil: Companhia das Letras.
- Digby PGN, Kempton RA. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. London: Chapman and Hall.
- Dueser RD, Brown WC. 1980. Ecological correlates of insular rodent diversity. *Ecology* 61: 50-56.
- Emmons LH, Feer F. 1997. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Fonseca GAB. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 34: 17-34.
- Fonseca GAB. 1989. Small mammal species diversity in Brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. *Revista Brasileira de Zoologia* 6: 381-422.
- Fonseca GAB, Kierulff MCM. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic forest small mammals. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences* 34: 99-152.
- Fonseca GAB, Herrmann G, Leite YLR, Mittermeier RA, Rylands AB, Patton JL. 1996. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. *Occasional Papers in Conservation Biology* 4: 1-38.
- Fortin M-J, Gurevitch J. 1993. Mantel tests: spatial structure in field experiments. In Scheiner SM, Gurevitch J, eds. *Design and analysis of ecological experiments*. New York: Chapman & Hall, 342-359.

- Fox BJ. 1982. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath. *Ecology* 63: 1332-1341.
- Gaston KJ, Lawton JH. 1989. Insect herbivores on bracken do not support the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist* 134: 761-777.
- Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- Gentry AH. 1990. *Four Neotropical Rainforests*. New Haven: Yale University Press.
- Granjon L, Cosson JF, Judas J, Ringuet S. 1996. Influence of tropical rainforest fragmentation on mammal communities in French Guiana: short-term effects. *Acta OEcologica* 17: 673-684.
- Grelle CEV. 1996. An lise tridimensional de uma comunidade de pequenos mamíferos. Unpublished Master thesis, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- IBGE. 1993. *Mapa da vegetação do Brasil*. Fundação do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Jacobs M. 1988. Primary and secondary forest. In Jacobs M, ed. *The tropical rain forest: A first encounter*. Berlin: Springer-Verlag, 89-99.
- Joly CA, Leitão-Filho HF, Silva SM. 1990. The Floristic Heritage. In Câmara IG, ed. *Atlantic Rain Forest*. : Ed. Index and Fundação SOS Mata Atlântica, 97-108.
- Jones C, McShea WJ, Conroy MJ, Kunz TH. 1996. Capturing mammals. In Cole FR, Nichols JD, Rudran R, Foster MS, eds. *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals*. Washington: Smithsonian Institution Press, 115-155.
- Kaufman DM. 1995. Diversity of the new world mammals: universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *Journal of Mammalogy* 76: 322-334.
- Kelt DA. 1996. Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in Southern South America. *Journal of Mammalogy* 77: 205-219.
- Kelt DA, Brown JH, Heske PA, Marquet PA, Morton SR, Reid JRW, Rogovin KA, Shenbrot G. 1996. Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology* 77: 746-761.
- Kirkland J GL. 1990. Patterns of initial small mammal community change after clearcutting of temperate North American forests. *Oikos* 59: 313-320.
- Krebs CJ. 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row.
- Kricher J. 1997. *A Neotropical companion*. Princeton: Princeton University Press.
- Leitão-Filho HF. 1994. Diversity of arboreal species in Atlantic Rain Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66: 91-94.
- Lieberman, D, Lieberman M, Peralta R, Hartshorn GS. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152.
- Lynam AJ. 1997. Rapid decline of small mammal diversity in monsoon evergreen forest fragments in Thailand. In Laurance WF, Bierregaard RO, eds. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 222-240.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University, Princeton.

- Malcolm JR. 1988. Small mammal abundance in isolated and non-isolated primary reserves near Manaus, Brazil. *Acta Amazonica* 18: 67-83.
- Malcolm JR. 1991. The small mammals of Amazonian forest fragments: pattern and process. Unpublished Ph.D. thesis, University of Florida.
- Malcolm JR. 1994. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. *Ecology* 75: 2438-2445.
- Malcolm JR. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In Laurance WF, Bierregaard RO, eds. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 207-221.
- Mares MA, Ernest KA. 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Journal of Mammalogy* 76: 750-768.
- Marinho-Filho J, Reis ML, Oliveira PS, Vieira EM, Paes MN. 1994. Diversity standards and small mammal numbers: conservation of the cerrado biodiversity. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66 (Supl. 1): 149-156.
- Marquet PA. 1994. Diversity of small mammals in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and adjacent Andean area: biogeography and community structure. *Aust. J. Zool.* 42: 527-542.
- Moojen J. 1952. *Os roedores do Brasil*. Rio de Janeiro: Instituto Nacional do Livro.
- Mori SA, Boom BM, Prance GT. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia* 33: 233-245.
- Morton SR, Brown JH, Kelt DA, Reid JRW. 1994. Comparisons of community structure among small mammals of North American and Australian deserts. *Australian Journal of Zoology* 42: 501-525.
- Nowak RM, Paradiso JL. 1983. *Walker's mammals of the world*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Oldeman RAA. 198. Dynamics in tropical rain forests. In . *Tropical forests: botanical diversity, speciation and diversity*. London: Academic Press, .
- Oliveira-Filho AT, Ratter J. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52: 141-194.
- Paglia AP, De Marco J P, Costa FM, Pereira RF, Lessa G. 1995. Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12: 67-79.
- Pahl LI, Winter JW, Heinsohn G. 1988. Variation in responses of arboreal marsupials to fragmentation of tropical rainforest in North Eastern Australia. *Biological Conservation* 46: 71-72.
- Palma ART. 1996. Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica. Unpublished Master thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil.
- Patterson BD, Meserve PL, Lang BK. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy* 70: 67-78.
- Patton JL, Silva MNF, Lara MC, Mustrangí M. 1997. Diversity, differentiation, and the historical biogeography on nonvolant small mammals of the Neotropical forests. In Laurance WF, Bierregaard RO, eds. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 455-465.
- Pereira LA. 1991. Ecologia de pequenos mamíferos da Mata Atlântica: seleção de habitats na reserva biológica de Poço das Antas (RJ). Unpublished Master thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Pielou EC. 1984. The interpretation of ecological data. New York: Wiley.
- Reig OA. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética* 7: 333-365.
- Richards PW. 1983. The three-dimensional structure of tropical rain forest. In Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC, eds. *Tropical rain forest: ecology and management*. Oxford: Blackwell, 3-10.
- Rylands A, Fonseca GAB, Leite YLR, Mittermeier RA. 1996. Primates of the Atlantic forest: origin, distributions, endemism, and communities. In Norconk et al., eds. *Adaptive radiations of Neotropical primates*. New York: Plenum Press, .
- Schröpfer R. 1990. The structure of european small mammal communities. *Zool. Jb. Syst.* 117: 355-367.
- Silva F. 1984. Mamíferos silvestres - Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil: Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul.
- Smith MF, Patton JL. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 149-177.
- Stallings JR. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian park. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences* 34: 153-200.
- Stallings JR, Pinto LPS, Aguiar L, S bato EL. 1990. A importância de distúrbios intermediários na manutenção da diversidade da fauna em uma floresta tropical. In Martins RP, Lopes FS, eds. *Atas do Encontro de Ecologia Evolutiva*. Rio Claro, SP: ACIESP, 43-58.
- Streilein KE. 1982. Behavior, ecology, and distribution of the South American marsupials. In Mares MA, Genoways HH, eds. *Mammalian Biology in South America. Special Publication Series (Pymatuning Laboratory of Ecology):*, 231-250.
- Terborgh J. 1973. On notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist* 107: 481-501.
- Terborgh J, Petren K. 1991. Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. In Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR, eds. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. London: Chapman & Hall, .
- Ter Braak CJF. 1983. Principal components biplots and alpha and beta diversity. *Ecology* 64: 454-462.
- Ter Braak CJF. 1988. CANOCO - a FORTRAN program of canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis and redundancy analysis (version 2.1). Holland: GLW, Wageningen.
- Torquebiau EF. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2: 301-327.
- Veloso HP, Rangel-Filho LR, Lima JCA. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, Brazil: IBGE.
- Vivo M (1996): How many species of mammals are there in Brazil. In: *Biodiversity in Brazil: A first approach. (Proceedings of the Workshop "Methods for the assessment of biodiversity in plants and animals")* (Eds: Bicudo,CEM; Meneses,NA) CNPq., 314-321.
- Vivo M. 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of Northeast Brazil. *Journal of Comparative Biology* 2: 65-73.
- Vivo M de, Manfio DG, Sampaio EM, Andriani EP, Trematore FC, Gregorin R, Silva SBP (1992): Levantamento das espécies de mamíferos da Fazenda Intervalles, Serra de Paranapiacaba, São Paulo. Relatório não publicado. 101 pp.

- Webb SD, Marshall LG. 1982. Historical biogeography of recent South America land mammals. In Mares MA, Genoways HH, eds. *Mammalian biology in South America*. Linesville, MA, USA: Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, 39-52.
- Williams-Linera G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Wilson DE, Reeder DM. 1993. *Mammal species of the world*. Washington: Smithsonian Institution Press.

Appendix 1. Reserves and private areas surveyed by small mammal studies in the Brazilian Atlantic Forest Domain. Forest type column presents classifications of vegetation after the IBGE's (1993) system modified by Oliveira-Filho and Ratter (1995) (see Appendix 3). The areas surveyed (reserves, farms and counties) were designated by an uppercase letter. Type of data presented in references includes mean density (\*), number of captures (\*\*) or number of individuals (most studies) (see text for further details).

| Area | Name                     | State | Formation                                     | Area   | Altitude (m)                             | Reference (sites)                                                               |
|------|--------------------------|-------|-----------------------------------------------|--------|------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|
| A    | RFCVRD                   | ES    | Lowland (Db)                                  | 21,787 | 50                                       | Palma (1996) (A1 -A3)<br>Vieira <i>et al</i> ( <i>in prep.</i> )<br>(A4-A5)     |
| B    | E. B. Santa Lúcia        | ES    | Submontane                                    | 400    | 550 – 900                                | Passamani (1995)                                                                |
| C    | Faz. Montes Claros       | MG    | Submontane (Fs)                               | 860    | 320 – 580                                | Fonseca (1989)                                                                  |
| D    | P. F. E. Rio Doce        | MG    | Submontane (Fs)                               | 35,973 | 230 – 515                                | Fonseca (1989) (D1 - D2)<br>Stallings (1989) (D3 - D9)**<br>Grelle (1996) (D10) |
| E    | Faz. Esmeralda           | MG    | Submontane (Fs)                               | 80     | 150                                      | Fonseca (1989)                                                                  |
| F    | CEFN (Viçosa)            | MG    | Montane (Fms)                                 | 194    | 700 – 870                                | Paglia <i>et al.</i> (1995)                                                     |
| G    | R. B. Poço das Antas     | RJ    | Lowland (Dsb)                                 | 5,000  | Max.: 123                                | Pereira (1991)                                                                  |
| H    | Restinga de Maricá       | RJ    | Restinga (Pm)                                 |        | Sea level                                | Cerqueira <i>et al.</i> (1993)*                                                 |
| I    | Teresópolis county       | RJ    | Montane (Dm)                                  |        | 850 (at I1)<br>955 (at I2)               | Davis (1945, 1946)                                                              |
| J    | E. B. Boracéia           | SP    | Montane (Dm)                                  |        | 895                                      | Carvalho (1965)                                                                 |
| K    | E. E. Juréia-Itatins     | SP    | Submontane                                    | 80,000 | 0-300?                                   | Bergalo (1994)                                                                  |
| L    | Pq. Estadual Intervalles | SP    | Montane (Dm)<br>Montane (Dm)<br>Lowland (Dbs) | 39,000 | 850 (at L1)<br>950 (at L2)<br>50 (at L3) | Olmos (1991) (L1)<br>Vieira ( <i>in prep.</i> ) (L2 - L3)                       |
| M    | P. E. Serra do Tabuleiro | SC    | Montane (Dmsb)                                |        | 'montane'                                | Voltolini & Malcolm                                                             |

Appendix 2. Local characteristics of the sites included in the analysis, including disturbance suffered by the habitats and the age of last disturbance. If multiple sites were sampled in a given area, each site received an additional number. Age indicates the number of years since last disturbance and Effort the number of trap-nights.

| Site | Name                      | Description of habitat       | Disturbance       | Age   | Effort  |
|------|---------------------------|------------------------------|-------------------|-------|---------|
| A1   | RFCVRD -                  | Sandy soil forest +          |                   |       | 3,528   |
| A2   | RFCVRD - Mata 2           | Late secondary forest        | Anthropic edge    |       | 3,528   |
| A3   | RFCVRD - Mata 3           | Late secondary forest        | Anthropic edge    |       | 3,528   |
| A4   | RFCVRD - Mussununga 1     | Sandy soil forest            |                   |       | 815     |
| A5   | RFCVRD - Mussununga 2     | Sandy soil forest            |                   |       | 860     |
| B    | E. B. Santa Lucia         | Late secondary forest        | ?                 |       | 1,014   |
| C1   | Faz. Montes Claros        | Climax forest                |                   |       | 9,520   |
| C2   | Faz. Montes Claros        | Late secondary forest        | Clear cut         | Few   | 9,520   |
| D1   | PFERD - Campolina         | Climax forest                |                   |       | 9,520   |
| D2   | PFERD - Hotel             | Late secondary forest        | Fire              | 22    | 9,520   |
| D3   | PFERD - Campolina         | Climax forest                |                   |       | 6,402   |
| D4   | PFERD - Turvo             | Climax forest                | Fire (weak)       | 22    | 6,402   |
| D5   | PFERD - Hotel             | Late secondary forest        | Fire (moderate)   | 22    | 6,402   |
| D6   | PFERD - Misturado         | Late secondary forest        | Fire (moderate)   | 22    | 6,402   |
| D7   | PFERD - Fogo              | Late secondary forest        | Fire (severe)     | 22    | 6,402   |
| D8   | PFERD - Brejo             | Wet meadow                   |                   |       | 1,980   |
| D9   | PFERD - Eucalipto         | Late secondary forest +      | Clear cut /       | 16    | 6,500   |
| D10  | PFERD - Vinhático         | Late secondary forest        | Fire              | 30    | 5,880   |
| E1   | Faz. Esmeralda            | Climax forest                |                   |       | 9,520   |
| E2   | Faz. Esmeralda            | Early secondary forest       | ?                 | 15-20 | 9,520   |
| F1   | CEFN - Campo              | Old field                    | Clear cut         |       | 960     |
| F2   | CEFN - Capoeira           | Early secondary forest       | Coffee / logging  |       | 960     |
| F3   | CEFN - Mata               | Late secondary forest        | ?                 |       | 960     |
| G1   | RBPA - Capinzal 1         | Old field                    | Clear cut         |       | 4,140   |
| G2   | RBPA - Capoeira 1         | Early secondary forest       | Clear cut         |       | 4,140   |
| G3   | RBPA - Mata alagada 1     | Swampy forest                | Logging           |       | 3,795   |
| G4   | RBPA - Mata seca 1        | Late secondary forest        | ?                 |       | 2,415   |
| G5   | RBPA - Capinzal (LS)      | Old field with <i>Typha</i>  | Clear cut         |       | 500     |
| G6   | RBPA - Mata alagada (LS)  | Swampy forest                |                   |       | 600     |
| G7   | RBPA - Capinzal 2         | Old field                    | Clear cut         |       | 700     |
| G8   | RBPA - Capoeira 2         | Early secondary forest       | Clear cut         |       | 700     |
| G9   | RBPA - Mata alagada 2     | Swampy forest                |                   |       | 700     |
| H    | Restinga de Maricá        | Sandy soil forest (restinga) |                   |       | 11,100  |
| I1   | Faz. Boa Fé               | Late secondary forest        | Clear cut/logging | 24    | ≅ 3,200 |
| I2   | Faz. Comari               | Climax forest                |                   | ≅ 200 | ≅ 3,200 |
| J    | Boracéia                  | Climax forest                |                   |       | 1,225   |
| K    | E. E. Juréia-Itatins      | Late secondary forest        | ?                 |       | 4,704   |
| L1   | Intervales - Sede         | Late secondary forest        | ?                 |       | 3,150   |
| L2   | Intervales - Barra Grande | Climax forest                |                   |       | ?       |
| L3   | Intervales - Saibadela    | Climax forest                |                   |       | ?       |
| M    | P. E. Serra do Tabuleiro  | ?                            | ?                 |       | 3,520   |

Appendix 3. Summary and abbreviations of regional floristic formations found in the Brazilian Atlantic Forest Domain after the IBGE's (1993) classification modified by Oliveira-Filho & Ratter (1995).

|                                          | Marine<br>influence | Alluvial | Lowland | Submontane | Montane | High<br>montane |
|------------------------------------------|---------------------|----------|---------|------------|---------|-----------------|
| Pioneer formation<br>(Restinga)          | Pm                  |          |         |            |         |                 |
| Dense rainforest                         |                     | Da       | Db      | Ds         | Dm      | DI              |
| Semideciduous forest                     |                     | Fa       |         | Fs         | Fm      |                 |
| Deciduous forest                         |                     |          | Cb      | Cs         | Cm      |                 |
| Mixed forest (with<br><i>Araucaria</i> ) |                     |          |         |            | Mm      | MI              |
| High Altitude fields                     |                     |          |         |            | Rm      | RI              |

Appendix 4. Functional groups based on classification and ecological traits of small mammal genera captured in the Brazilian Atlantic Forest (after Fonseca *et al.* 1996, complemented by Emmons and Feer 1997 and Nowak 1991).

| Ordem<br>Family<br>Subfamily<br>Genus | Code | Feeding guild             | Locomotion mode     |
|---------------------------------------|------|---------------------------|---------------------|
| Marsupialia                           |      |                           |                     |
| Didelphidae                           |      |                           |                     |
| <i>Caluromys</i>                      | Cal  | Frugivore-omnivore (FO)   | Arboreal (AR)       |
| <i>Gracilinanus</i>                   | Gra  | Insectivore-omnivore (IO) | Arboreal (AR)       |
| <i>Micoureus</i>                      | Mic  | Insectivore-omnivore (IO) | Arboreal (AR)       |
| <i>Didelphis</i>                      | Did  | Frugivore-omnivore (FO)   | Scansorial (SC)     |
| <i>Philander</i>                      | Phi  | Insectivore-omnivore (IO) | Scansorial (SC)     |
| <i>Marmosops</i>                      | Map  | Insectivore-omnivore (IO) | Scansorial (SC)     |
| <i>Marmosa</i>                        | Mar  | Insectivore-omnivore (IO) | Scansorial (SC)     |
| <i>Metachirus</i>                     | Met  | Insectivore-omnivore (IO) | Terrestrial (TE)    |
| <i>Monodelphis</i>                    | Mon  | Insectivore-omnivore (IO) | Terrestrial (TE)    |
| Rodentia                              |      |                           |                     |
| Echimyidae                            |      |                           |                     |
| <i>Echimyus</i>                       | Ech  | Frugivore-granivore (FG)  | Arboreal (AR)       |
| <i>Proechimys</i>                     | Pro  | Frugivore-granivore (FG)  | Terrestrial (TE)    |
| <i>Euryzomatomys</i>                  | Eur  | Herbivore-grazer (HG)     | Semi-fossorial (SF) |
| Muridae                               |      |                           |                     |
| Sigmodontinae                         |      |                           |                     |
| <i>Oecomys</i>                        | Oec  | Frugivore-granivore (FG)  | Arboreal (AR)       |
| <i>Rhipidomys</i>                     | Rhi  | Frugivore-granivore (FG)  | Arboreal (AR)       |
| <i>Oligorizomys</i>                   | Oli  | Frugivore-granivore (FG)  | Scansorial (SC)     |
| <i>Calomys</i>                        | Clm  | Frugivore-granivore (FG)  | Terrestrial (TE)    |
| <i>Oryzomys</i>                       | Ory  | Frugivore-granivore (FG)  | Terrestrial (TE)    |
| <i>Holochilus</i>                     | Hol  | Frugivore-herbivore (FH)  | Terrestrial (TE)    |
| <i>Bolomys</i>                        | Bol  | Frugivore-omnivore (FO)   | Terrestrial (TE)    |
| <i>Oxymycterus</i>                    | Oxy  | Insectivore-omnivore (IO) | Terrestrial (TE)    |
| <i>Akodon</i>                         | Ako  | Insectivore-omnivore (IO) | Terrestrial (TE)    |
| <i>Delomys</i>                        | Del  | Frugivore-omnivore (FO)   | Terrestrial (TE)    |
| <i>Abrawayaomys</i>                   | Abr  | Frugivore-granivore (FG)  | Semi-fossorial (SF) |
| <i>Blarinomys</i>                     | Bla  | Insectivore-omnivore (IO) | Semi-fossorial (SF) |
| <i>Nectomys</i>                       | Nec  | Frugivore-omnivore (FO)   | Semi-aquatic (S A)  |
| <i>Bibimys</i>                        | Bib  | Frugivore-herbivore (FH)  | Semi-fossorial (SF) |
| <i>Wilfredomys</i>                    | Wil  | 'plants'                  | Arboreal (AR)       |
| Murinae                               |      |                           |                     |
| <i>Mus</i>                            | Mus  | Frugivore-granivore (FG)  | Scansorial (SC)     |

Appendix 5. Matrix of presence / absence of small mammal genera in 13 areas of the Brazilian Atlantic Forest, based on trapping data (references in Appendix 1) and on distributional data (Moojen, 1952, Streilein 1982, Silva 1984, Nowak and Paradiso 1991, Emmons and Feer 1997).

| State<br>Area          | ES<br>A | ES<br>B | MG<br>C | MG<br>D | MG<br>E | MG<br>F | RJ<br>G | RJ<br>H | RJ<br>I | SP<br>J | SP<br>K | SP<br>L | SC<br>M |
|------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| <i>Didelphis</i>       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Philander</i>       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Metachirus</i>      | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 0       |
| <i>Monodelphis</i>     | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Marmosops</i>       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 0       |
| <i>Marmosa</i>         | 1       | 1       | 0       | 0       | 0       | 0       | 1       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       |
| <i>Gracilinanus</i>    | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Micoureus</i>       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Caluromys</i>       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Echimys</i>         | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Proechimys</i>      | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 0       |
| <i>Euryzygomatomys</i> | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Oxymycterus</i>     | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Akodon</i>          | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Bolomys</i>         | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 0       |
| <i>Blarinomys</i>      | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 0       | 0       | 0       | 0       |
| <i>Holochilus</i>      | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Nectomys</i>        | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Abrawayomys</i>     | 0       | 0       | 1       | 1       | 1       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       |
| <i>Calomys</i>         | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Oryzomys</i>        | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Oligorizomys</i>    | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Oecomys</i>         | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Rhipidomys</i>      | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 0       |
| <i>Delomys</i>         | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       | 1       |
| <i>Wilfredomys</i>     | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 1       | 1       |
| <i>Bibimys</i>         | 0       | 0       | 1       | 1       | 1       | 1       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       | 0       |

## EPÍLOGO

O número de espécies de pequenos mamíferos (roedores e marsupiais) com ocorrência confirmada no Parque Estadual Intervales passou, com o presente estudo, de 23 (Vivo *et al.*, 1992) para 29, representando um aumento de 27% no total de espécies. Os dados apresentados no capítulo 2 indicaram que as duas áreas amostradas, mesmo sendo relativamente próximas e unidas por área de floresta nativa, apresentam significativas diferenças na composição de espécies das suas respectivas comunidades. A área da Saibadela, situada a uma altitude mais baixa, apresentou um menor número total de espécies (11) e uma diversidade significativamente menor do que a área da Barra Grande (16 espécies capturadas). Embora *O. intermedius* tenha sido a espécie dominante em ambas as áreas, essa espécie foi cerca de duas vezes mais freqüente na Saibadela, enquanto que na Barra Grande houve um maior número de espécies de roedores da tribo Akodontini, todos basicamente insetívoros (Vivo *et al.*, 1992; Emmons e Feer 1997, Fonseca e Kierulff 1989). Houve, no geral, uma biomassa total de pequenos mamíferos significativamente maior na Saibadela. Nessa área houve também uma tendência (embora não estatisticamente significativa) a uma maior produção de frutos. Espécies frugívoro-onívoras (especialmente *O. intermedius*, *M. nudicaudatus*, *T. iheringhi* e *D. aurita*) contribuíram com a maior parte da biomassa total da área da Saibadela. Como consumidores primários tendem a ocorrer em maiores densidades do que predadores de animais (Eisenberg, 1981), a menor biomassa total da Barra Grande pode ser decorrente da maior incidência relativa de espécies insetívoras nessa área.

Poucos estudos com armadilhas acima de 5 m de altura foram realizados em florestas neotropicais até hoje (Malcolm, 1995). No sudeste do Brasil, Stallings (1989) colocou armadilhas na copa de florestas semidecíduas de Minas Gerais e Passamani (1995) realizou um estudo preliminar da estratificação vertical de pequenos mamíferos em uma floresta secundária submontana no Espírito Santo. Além disso, Leite *et al.* (1996) analisaram o uso vertical do espaço por três marsupiais em um fragmento de Mata Atlântica no Rio de Janeiro. O presente estudo foi o primeiro a analisar padrões de estratificação vertical de comunidades de pequenos mamíferos de Mata Atlântica primária de baixada (em uma área contínua) do sudeste do Brasil. O método utilizado para capturar animais na copa das árvores, descrito no capítulo 1, demonstrou ser uma alternativa eficiente para amostragem dos estratos superiores das florestas tropicais.

Além do conhecimento dos padrões de utilização vertical do hábitat pelas diferentes espécies, a captura de animais nos estratos superiores das florestas também possibilita estudos ecológicos sobre as interações de animais arborícolas com outros organismos que ocorrem nas copas das árvores. As interações entre mamíferos arborícolas e aráceas, discutidas no capítulo 4, são um exemplo de estudos deste tipo.

As duas áreas estudadas apresentaram diferenças quanto à composição de espécies nos diferentes estratos verticais amostrados (capítulo 3). Embora tenha sido a área com menor riqueza total de espécies, o sub-bosque da Saibadela foi utilizado por um maior número de espécies (9) do que o sub-bosque da Barra Grande (3). Essa maior utilização está provavelmente relacionada com a significativamente maior densidade da vegetação nos estratos arbóreos inferiores (a 0,5 m, a 1 m e a 2 m), encontrada na Saibadela. Já as copas das florestas, em ambas as áreas, aparentemente são ocupadas por um número similar de espécies. A composição de espécies em cada área, no entanto, é diferente. Pois somente o roedor *W. pictipes* foi capturado na copa nos dois locais. Este tipo de comparação é dificultado, no entanto, pelos baixos sucessos totais de captura nas copas. Como a ocorrência das espécies arborícolas nas áreas amostradas geralmente foi determinada pela captura de um ou poucos indivíduos, sempre há a chance de espécies que realmente ocupam os estratos superiores não terem sido capturadas, especialmente na Barra Grande, onde o esforço total de captura foi menor.

Os meus resultados indicaram que espécies de tamanho similar tendem a diferir quanto à utilização vertical do hábitat. Entre as espécies estudadas, os marsupiais apresentaram esse padrão mais freqüentemente. Quanto aos roedores, embora alguns pares de espécies de tamanho similar tenham diferido quanto ao uso vertical do hábitat (e.g. *O. intermedius* e *Oecomys* sp2, *W. pictipes* e *O. nigripes*), as espécies da tribo Akodontinii (*Akodon* spp., *Thaptomys nigrita* e *Oxymycterus* spp.), não apresentaram tal segregação. Todas as cinco espécies dessa tribo capturadas são basicamente terrestres.

Em relação ao uso vertical do hábitat, os pequenos mamíferos estudados podem ser classificados em quatro grupos principais. Primeiro, as espécies estritamente terrestres, incluindo os marsupiais *M. nudicaudatus* e *M. americana* e os roedores *O. intermedius*, *T. nigrita*, *Oxymycterus* spp, *Akodon* spp., e *T. iheringhi*. Essas espécies usam muito raramente o sub-bosque, e quando o fazem geralmente usam troncos caídos como pontes. Um segundo grupo engloba as espécies trepadoras, mas que usam somente o solo e os estratos inferiores da floresta.

Nesse grupo incluem-se os marsupiais *P. frenata* e *M. paulensis*, e o roedor *N. squamipes*. Além destes, há o grupo das espécies trepadoras que usam o solo, o sub-bosque e também as copas das árvores. Nessa categoria incluem-se *D. aurita* e os roedores *Sciurus ingrami* e *O. nigripes*. Finalmente, o grupo formado por espécies que raramente são capturadas no solo, sendo basicamente arborícolas. Esse grupo inclui os marsupiais *M. demerarae* e *G. microtarsus*, além dos roedores *W. pictipes*, *Oecomys* sp., *O. concolor*, e *Nelomys nigrispinis*.

Estudos realizados em regiões tropicais indicam que, em geral, a composição das comunidades e abundância relativa de suas espécies variam bastante quando se considera os estratos superiores das florestas (Adam, 1977; Malcolm, 1991; McClearn, 1994; Stallings, 1989). Os dados do capítulo 3 indicaram que as 23 espécies de pequenos mamíferos que compõem as comunidades das áreas estudadas ocupam, de diferentes formas, as diferentes camadas da floresta. As capturas nas copas das árvores revelaram padrões de abundância relativa e composição de espécies que, de outra forma, permaneceriam indeterminados. Detectei ainda marcantes mudanças ao longo dos diferentes estratos verticais analisados, com uma redução geral no número total de espécies capturadas nas camadas superiores. Em ambas as áreas amostradas houve uma predominância de roedores no nível do solo. Embora os marsupiais tenham sido comuns no sub-bosque dos dois sítios, esse grupo foi freqüente na copa de somente um deles, a área de baixa altitude da Saibadela.

Tanto para marsupiais quanto para os primatas estudados, as espécies de Araceae foram uma importante fonte de alimento, principalmente na época com maior incidência de chuvas, entre novembro e junho. Sementes de Araceae estiveram presentes nas fezes dos primatas durante a maior parte do ano, com uma percentagem média mensal de ocorrência de cerca de 56,2%. Para os marsupiais, nos meses mais chuvosos houve uma percentagem média de ocorrência nas amostras de fezes de 26,5%.

As espécies de Araceae estudadas apresentaram, na Saibadela, densidades pelo menos dez vezes maior do que a família de espécies arbóreas mais abundante na região, Myrtaceae, cuja densidade é de cerca de 309 ind./ha (capítulo 5). Essas altas densidades provavelmente causaram as altas freqüências de ocorrência de sementes de aráceas nas fezes dos mamíferos estudados. Essa família de planta foi, de longe, a mais comum nas amostras de fezes dos marsupiais da região. Os resultados do presente estudo indicaram, portanto, que aráceas são um importante recurso alimentar para mamíferos arborícolas e semi-arborícolas. Acredito que mamíferos

arborícolas podem vir sendo subestimados como dispersores de sementes, ao menos para aráceas, pois esses animais são consumidores freqüentes dos frutos e defecam sementes viáveis. Os primatas e marsupiais que estudei podem ser considerados como legítimos e potencialmente eficientes dispersores de sementes (como definido por Fleming e Sosa, 1994) de várias espécies de aráceas. Embora também sejam comuns em outras florestas neotropicais, como La Selva (Costa Rica), Barro Colorado (Panamá), e Cocha Cashu (Peru) (Gentry, 1990), as aráceas aparentemente não são tão importantes para os mamíferos arborícolas nessas áreas quanto na Mata Atlântica.

Florestas tropicais neotropicais geralmente são ocupadas por um número relativamente alto de espécies de pequenos mamíferos (Gentry, 1990). Malcolm (1988) analisou comunidades de pequenos mamíferos em várias reservas amazônicas e achou um número modal de oito espécies por local (máximo de dez espécies). Não encontrei outros estudos publicados que tenham analisado vários locais em um mesmo tipo de floresta Neotropical para comparações. Os números totais de espécies de pequenos mamíferos capturados em outras áreas de florestas neotropicais, como florestas de galeria no Brasil central (14), florestas secas e florestas úmidas de baixada do Panamá (16 e 13, respectivamente), floresta decídua venezuelana (6), e floresta secundária da Guiana Francesa (11) (Mares e Ernest, 1995 e referências incluídas), não foi mais alto que o número de máximo de espécies (16) capturada em um único local da Mata Atlântica. No presente estudo, demonstrei que as áreas da Saibadela e, principalmente, a Barra Grande são ricas em espécies de pequenos mamíferos, com 11 e 16 espécies, respectivamente. Quanto estendi essa análise para várias áreas na Mata Atlântica (capítulo 5), demonstrei que essa alta riqueza é uma característica do bioma como um todo, com um número modal de 11 espécies e nove gêneros por sítio amostrado. Esses números indicam que as áreas de Mata Atlântica remanescentes ainda abrigam uma alta diversidade de pequenos mamíferos que é comparável àquela encontrada em outras florestas neotropicais.

No capítulo 5 eu realizei uma análise exploratória de comunidades de pequenos mamíferos de diversos locais na Mata Atlântica. Embora este tipo de comparação esteja sujeito a limitações devido a diferenças entre as metodologias empregadas (tais como diferentes tipos de armadilhas, iscas, estratos amostrados, etc.), esses problemas são inevitáveis em estudos que comparam dados obtidos de fontes diferentes. Os resultados obtidos forneceram, no entanto, uma perspectiva que

não poderia ser obtida com a análise individual de qualquer um dos trabalhos originais que utilizei ou mesmo por estudos experimentais restritos a uma única área.

Uma correlação positiva entre abundância local e distribuição espacial têm sido documentada para vários organismos diferentes (veja Hanski, 1982; Gaston e Lawton, 1990 e referências incluídas). As análises da ocorrência dos diferentes gêneros em vários locais na Floresta Atlântica estão de acordo com esse padrão geral. No entanto, alguns gêneros, especialmente *Delomys*, tenderam a ser abundantes somente em alguns locais com condições ambientais especiais. Brown (1995) afirma que espécies que tem exigências para condições ambientais específicas, mas altamente favoráveis, poderiam ser localmente abundantes mas não largamente distribuídas. Acredito que esse é o caso de *Delomys*. Espécies deste gênero possuem dieta onívora e ocorrem principalmente em florestas submontanas e montanas (Vivo *et al.*, 1992, Bonvicino *et al.*, 1997; E. M. Vieira, pers. obs.)

A maioria da cobertura original da Mata Atlântica está localizada em planícies litorâneas (como florestas de baixadas) ou nos planaltos de interior (como a maioria dos locais de florestas submontanas). Essas florestas tenderam a apresentar uma maior diversidade-alfa (capítulo 5). Em florestas baixas ou sub-montanas de estágios sucessionais tardios, os gêneros dominante (marsupiais) são aqueles descendentes do estrato faunal 1, ou seja, o grupo de mamíferos mais antigo na América do Sul (Webb e Marshall, 1982). Isso sugere que essas áreas seriam também mais antigas. Por outro lado, eu mostrei que florestas pantanosas, florestas montanas e habitats abertos que cobrem áreas pequenas tenderam a apresentar baixa diversidade-alfa. Essas áreas estão sujeitas a condições ambientais mais extremas (inundações, baixas temperaturas e maior incidência solar, respectivamente. Eu detectei uma dominância de gêneros de Sigmodontinae nessas áreas. Essa sub-família faz parte do estrato faunal 3, mais recente nos neotrópicos (Webb e Marshall, 1982). Essa dominância de Sigmodontinae sugere uma origem mais recente para essas comunidades. Esse cenário evolutivo sugere que as florestas méxicas não montanas seriam áreas centrais (“core”) na Mata Atlântica (*sensu* Terborgh 1973). De maneira análoga, florestas pantanosas, florestas montanas e habitats abertos seriam áreas periféricas nesse bioma.

No presente estudo, a análise de PCA global (*overall analysis*), apresentada no capítulo 5 indicou que as fontes mais importantes de variação na composição das comunidades de pequenos mamíferos na Floresta Atlântica brasileira foram diferenças entre habitats e estágios de sucessão secundária (principalmente devido às derrubadas de floresta). Mudanças na fauna devido a

fragmentação e queimadas só ficaram evidentes no segundo componente principal da *análise restrita*. Além disso, eu demonstrei que a correlação entre diversidade-beta (mudança em composição de gêneros de local para local) e distância geográfica entre diferentes áreas de Mata Atlântica é fraca. Esses fatores e o fato que vários gêneros não ocorreram em todos os locais dentro dos limites de suas distribuições geográficas, sugerem que cada gênero tem suas exigências específicas e que fatores ecológicos-locais foram importantes para a determinação da composição das comunidades de pequenos mamíferos da Floresta Atlântica. Apesar disso, eu detectei uma predominância de invasores recentes (roedores murídeos) em habitats periféricos, assim como uma predominância de taxa mais antigos (marsupiais) em “core” habitats. Esse padrão sugere que fatores históricos podem também ter influenciado na composição destas comunidades.

Marquet (1994) detectou uma correlação positiva entre riqueza de espécies e altitude no deserto do litoral do Peru e do Chile e na área andina adjacente. Ele afirma que essa correlação seria devido ao fato da região dos Andes ser o centro primário de diversificação para roedores sigmodontíneos (Reig 1984). Desta forma as adaptações primárias dessas espécies seriam aquelas necessárias para se estabelecer em ambientes mais frios localizados a altitudes mais elevadas. O presente estudo está de acordo com esse padrão, pois eu demonstrei que a Barra Grande possui um maior número de espécies de Akodontinii (capítulo 3). A análise geral das diferentes comunidades confirma esta tendência, pois demonstrou haver um aumento na riqueza média de espécies quando aumenta a altitude do local (capítulo 5). Esse aumento foi devido, principalmente, a um maior número de gêneros de Sigmodontinae em áreas mais altas.

Diferenças entre comunidades de pequenos mamíferos em diferentes formações florísticas foram mais evidentes entre florestas montanas e florestas de baixada ou submontanas. Áreas de florestas montanas apresentaram faunas similares àquelas de campos antigos e florestas secundárias em estágios iniciais, situadas a baixa altitude. Um possível processo que explicaria este padrão seria uma dinâmica de floresta mais intensa em florestas de encosta do que em florestas de baixada. Isso resultaria em uma reposição de copa mais rápida e maiores áreas de eco-unidades imaturas em florestas de encostas (Torquebiau, 1986).

Os resultados que obtive mostraram que diferentes perturbações ambientais, como sucessão secundária (pós-derrubada), fragmentação e queimadas; conduzem a diferentes modificações na

composição de comunidade de pequenos mamíferos. Essas mudanças, causadas por quaisquer dos fatores de perturbação citados acima, parece resultar em perda de diversidade.

No presente estudo (capítulo 5) demonstrei que marsupiais são dominantes na Mata Atlântica. Fonseca (1989) afirma que esse domínio de marsupiais em áreas de Mata Atlântica provavelmente é uma consequência de intensa fragmentação de hábitat nessa região. Charles-Dominique (1983) relata que marsupiais são tipicamente mais abundantes em florestas secundárias do que em florestas primárias na Guiana Francesa. Sucessão ecológica implica em complexidade crescente do hábitat (Terborgh e Petren, 1991) e, por conseguinte, em oportunidades crescentes para espécies arborícolas (August, 1983). De fato, em minha análise, observei mudanças na fauna que acompanharam os processos de sucessão secundária. Essas mudanças envolveram a substituição, como o grupo mais importante, de murídeos terrestres por marsupiais arborícolas. Em minha *análise restrita* (capítulo 5), fragmentação apareceu ser acompanhada por um aumento de abundância de espécies frugívoro-onívoras e frugívoro-granívoras. Esse padrão poderia ser causado (ou pelo menos favorecido) por um aumento, em áreas fragmentadas, na abundância relativa de espécies vegetais que produzem frutos e grãos adequados. Espécies que sobrevivem em fragmentos pequenos de hábitat parecem ser mais generalistas quanto ao hábitat e dieta (Pahl *et. al.*, 1988). Além disso, a ausência de médios e grandes predadores (principalmente felinos) em áreas de pequeno tamanho favoreceria à ocorrência de marsupiais relativamente grandes (principalmente *Didelphis* spp.) (Fonseca e Robinson, 1990). Eu acredito que ambos os fatores favoreçam o domínio de marsupiais em fragmentos de Floresta Atlântica.

Atualmente, a Mata Atlântica remanescente é composta principalmente de florestas montanas ou sub-montanas (Dean, 1996). As atuais áreas de floresta localizadas em planícies litorâneas, que originalmente constituíram uma parte importante da cobertura original da Mata Atlântica, estão escassas. Essas áreas geralmente estão localizadas em regiões de alto valor econômico e são constantemente ameaçadas por interesses imobiliários, agrônômicos e de exploração madeireira (Dean, 1996; Mori *et al.*, 1981). No presente estudo, as significativas diferenças entre as duas áreas amostradas no Parque Estadual Intervales sugeriram que áreas de baixada abrigam comunidades de pequenos mamíferos bastante diferente das comunidades de florestas localizadas em áreas sub-montanas/montanas. Esse padrão foi confirmado pela análise geral de comunidades de Floresta Atlântica (capítulo 5). As características únicas das

comunidades de pequenos mamíferos das florestas de baixada reforçam a idéia de que tais florestas devem ser consideradas, sob uma perspectiva conservacionista, áreas de máxima importância.

#### LITERATURA CITADA

- Adam, F. 1977. Données préliminaires sur l'habitat et la stratification des rongeurs en forêt de Basse Côte-d'Ivoire. *Mammalia*, 41:283-290.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64:1495-1507.
- Bonvicino, C. R., A. Langguth, S. M. Lindbergh, e A. C. Paula. 1997. An elevational gradient study of small mammals at Caparaó National Park, South eastern Brazil. *Mammalia*, 61:547-560.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago. 269 pp.
- Charles-Dominique, P., M. Atramantowicz, M. Charles-Dominique, H. Gérard, A. Hladik, C. M. Hladik, e M. F. Prévost. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 35:341-436.
- Dean, W. 1996. *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira*. Companhia das Letras, São Paulo, Brazil.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations. An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago. 610 pp.
- Emmons, L. H. e F. Feer. 1997. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. 2ª ed. The University of Chicago Press, Chicago. 307 pp.
- Fleming, T. H. e V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mammal.* 75:845-851.
- Fonseca, G. A. B. 1989. Small mammal species diversity in Brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6:381-422.
- Fonseca, G. A. B. e M. C. M. Kierulff. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:99-152.
- Fonseca, G. A. B. e J. G. Robinson. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation*, 53:265-294.
- Gaston, K. J. e J. H. Lawton. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58:329-335.
- Gentry, A. H. 1990. *Four Neotropical Rainforests*. 1ª ed. Yale University Press, New Haven. 627 pp.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core satellite species hypothesis. *Oikos*, 38:210-221.
- Leite, Y. L. R., L. P. Costa, e J. R. Stallings. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic Forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*, 12:435-440.
- Malcolm, J. R. 1988. Small mammal, abundance in isolated and non-isolated primary reserves near Manaus, Brazil. *Acta Amazonica*, 18:67-83.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. Pp. 179-197. Em: "Forest canopies". M. D. Lowman e N. M. Nadkarni (Eds.). Academic Press, London.

- Marquet, P. A. 1994. Diversity of small mammals in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and adjacent Andean area: biogeography and community structure. *Aust. J. Zool.*, 42:527-542.
- McClearn, D., J. Kohler, K. J. McGowan, E. Cedeño, L. G. Carbone, e D. Miller. 1994. Arboreal and terrestrial mammal trapping on Gigante peninsula, Barro Colorado nature monument, Panama. *Biotropica*, 26:208-213.
- Mori, S. A., B. M. Boom, e G. T. Prance. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia* 33: 233-245.
- Nitikman, L. Z. and M. A. Mares. 1987. Ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Annals of Carnegie Museum*, 56:75-95.
- Pahl, L. I., J. W. Winter, e G. Heinsohn. 1988. Variation in responses of arboreal marsupials to fragmentation of tropical rainforest in North Eastern Australia. *Biological Conservation*, 46:71-72.
- Passamani, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic hill forest. *Mammalia*, 59:276-279.
- Reig, O. A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética*, 7:333-365.
- Stallings, J. R. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian park. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences*, 34:153-200.
- Terborgh, J. 1973. On notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*, 107:481-501.
- Terborgh, J. e K. Petren. 1991. Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. Pp. . Em: "Habitat structure: the physical arrangement of objects in space". S. S. Bell, E. D. McCoy, e H. R. Mushinsky (Eds.). Chapman & Hall, London.
- Torquebiau, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology*, 2:301-327.
- Vivo, M. de, D. G. Manço, E. M. Sampaio, E. P. Andriani, F. C. Trematore, R. Gregorin, e S. B. P. Silva. 1992. Levantamento das espécies de mamíferos da Fazenda Intervalles, Serra de Paranapiacaba, São Paulo. Relatório não publicado. 101 pp.
- Webb, S. D. e L. G. Marshall. 1982. Historical biogeography of recent South America land mammals. Pp. 39-52. Em: "Mammalian biology in South America". M. A. Mares e H. H. Genoways (Eds.). Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, MA, USA.