



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
Instituto de Biociências  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia



## Dissertação de Mestrado

Estrutura taxonômica, filogenética e funcional de metacomunidades  
de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do  
Brasil.

ANDRÉ LUÍS LUZA

Porto Alegre, agosto de 2013.



Estrutura funcional, filogenética e taxonômica de metacomunidades de  
pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do  
Brasil.

André Luís Luza

Dissertação de Mestrado  
apresentada ao Programa de Pós-  
Graduação em Ecologia, do Instituto  
de Biociências da Universidade  
Federal do Rio Grande do Sul, como  
parte dos requisitos para obtenção  
do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Dr. Sandra Maria Hartz

Comissão Examinadora:

Dr Marcus Vinicius Cianciaruso  
Dr Jorge Reppold Marinho  
Dr Leandro da Silva Duarte

Porto Alegre, setembro de 2013.



Campeiro que canta triste –Baitaca.

“Olhei um resto de campo e escrevi esta canção

O que me faz cantar triste é esta destruição

Tão acabando nossos campos, estão arando nosso chão

E quando eu canto me arrepia, e me dói no coração

Tão destruindo nossos campos, sou campeiro das Missões e meu peito é forte  
e resiste, mas é por estas razões que um campeiro canta triste.

Os mato grande da estância já estão tudo derrubado

Onde eu comia guavirova e ariticum e procurava gado alçado

As nossas casas selvagens já não existe mais nada

Bicho de pelo e de pena tão morrendo, nas lavoura envenenada.

Estância grande são poucas, tão repartida em piquete

Os domadores tão mudados, existem poucos ginetes

Já não golpeiam mais no queixo, potranca xucra ou bagual

Tão estragando os cavalos, com esta doma racional.

A agricultura tá acabando com a parte financeira desse povo

Este meu verso é um apelo pra que voltem para a pecuária de novo

Pois o meu canto é realidade, é cerne de cabriúva

Gado não seca com o sol meu patrão, nem apodrece com a chuva”.



## AGRADECIMENTOS

Bom, acho que os agradecimentos são uma das partes mais importantes de uma dissertação, já que explanamos experiências, perdas, vitórias, coisas desimportantes e coisas que vão fazer diferença pela vida inteira. Quanta coisa acontece em pouco mais de dois anos! E quanta gente para agradecer e relembrar!!!! Felizmente isto demonstra que muitos amigos foram feitos e merecem ser lembrados. Afinal, estamos aqui para compartilhar conhecimento e vivência a todo momento! Antes de mencionar nomes, gostaria de agradecer a Deus, fazendo com que coisas ruins e boas aconteçam quando realmente deveriam ter acontecido. Acompanhou-me, iluminou e protegeu em todos os mais de 5.000 km de estradas rodadas e 120 dias de campo desde outubro de 2011 até fevereiro de 2013.

Gostaria de agradecer primeiramente a meu pai Luiz Ângelo e minha mãe Ilse, que sempre me inspiraram, se interessaram e preocuparam-se com meu bem estar a todo o tempo. Minha escolha foi permanecer longe de casa e estudar, então obrigado por entenderem e me darem muito apoio. À meu irmão e amigo desde sempre Gabriel, do qual senti imensas saudades durante todos estes anos. Amo vocês! Gostaria de agradecer de mesma grandeza à Arielle Caldart Chagas, que foi minha namorada, companheira e amiga durante todo este período. Obrigado por estar sempre comigo.

Gostaria também de explanar minha imensa gratidão à Cássio Moraes Loss, Samara Arsego Guaragni, Leonardo Crestani e ao cão Budd, que conviveram diariamente comigo durante estes anos de moradia em Porto



Alegre. Praticamente tornamo-nos a família um do outro. Agradeço meus amigos Ibiçaenses de coração e de longa data Arthur Brambatti, Gabriel Brunelli, Mainardi Basquera, Natan Basquera, Adolfo Zapparoli, Henrique Brunelli, Renan Dutra e Tiago Marchiori. Além destes, muita gratidão a meus colegas e professores da Universidade de Passo Fundo, pois sem eles eu nunca teria chegado até aqui: Adriano Benedetti, Luiz Felipe Bortolon, Adriane Candaten, Manuela Pereira e ao eterno Quinteto Fantástico (Eu +) Frederico Batistella de Oliveira, Douglas Milani, Paula D. de Oliveira e Natália França. Agradecimentos especiais a Almir de Paula, Maria Cristina Kurtz de Lima e aos professores da Universidade de Passo Fundo João Vademar Grandó, Carla Tedesco, Noeli Zanella, Lisete Lorini e Branca Severo Aimi, pelo exemplo, oportunidades e experiências compartilhadas.

À minha orientadora Sandra Hartz, que além de ótima orientadora foi uma grande amiga, e a verei sempre como uma inspiração. Obrigado Sandra por propiciar e ajudar em minha evolução durante estes anos, entender minhas limitações e me mostrar os rumos corretos. Gostaria de agradecer também a Gislene Lopes Gonçalves, que topou em colaborar com o trabalho. Desde a ajuda em campo quanto em procedimentos em laboratório, se esforçando para me explicar os procedimentos com calma, mesmo que eu declaradamente seja totalmente adepto do campo.

Graças a Deus adquiri muito amigos durante estes anos. São pessoas que entraram em minha vida faz pouco tempo, mas que levarei para a vida toda. Primeiramente agradeço a Valério De Patta Pillar, por ser um grande



professor e pesquisador, mas também por ser uma ótima pessoa, esforçando-se para coordenar um projeto imenso como o Sisbiota. Gostaria de agradecer também à Raquel Cardoso pela amizade e pela organização financeira do projeto Sisbiota. Agradeço também à Eduardo Vélez e Mark Leithead por sub-coordenarem o Projeto Sisbiota. Gostaria de agradecer à Leandro Duarte, por todas as sugestões feitas durante algumas cervejas antes de jogos do Tricolor, por confiar plenamente em meu trabalho e coordenar o Subprojeto de Ecótonos do Sisbiota. Agradeço também a Marcos Carlucci, Rodrigo Bergamin e Grasiela Casas, pela amizade desde o início do mestrado, pela marcação das áreas de amostragem e pelas experiências a campo. Um salve a todos os meus irmãos de mestrado Diógenes Machado, Dênis Sana, Felipe Garcias, Lucas Castello de Fries e irmãs Taís Guimarães, Paula Braga Fagundes, Ana Laura Luz, Laura Cappelatti, Larissa Gonçalves, Isadora Pagel, Felícia Fischer, Cristiane Silva e Daniele Viana. Com estas pessoas convivi quase que diariamente nestes dois anos, compartilhei muitas alegrias, angústias, conhecimento, cervejas, churrascadas e whatever. A os colegas do Laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades Jan Mahler, André de Mendonça-Lima, André Barreto-Lima, Ronei Baldissera, Fernanda Teixeira, Isadora Esperandio, Fernanda Silveira, Elise Rocha, Lucilene Jacoboski, Igor Coelho e Gabriel Hoffman. Agradecimentos também ao pessoal do LEFF Guilherme Seger, Fernanda Brum, Vanderlei Debastiani e Elisa Salengue e Renato Dala Corte do Lecopai. Gostaria de agradecer á Fabrício Bertuol pela parceria e pela ajuda nos procedimentos laboratoriais para sequenciamento e identificação das



espécies. Além destes, gostaria de agradecer toda a turma do curso de campo durante janeiro de 2013, no qual crescemos muito e nos sentimos realmente como verdadeiros ecólogos.

Gostaria de demonstrar gratidão especial às muitas pessoas que me auxiliaram em todo este tempo de campo. Agradeço a Leonardo Crestani, Raquel Paulsen, Gislene Gonçalves, María Torrez Martínez, Alessandro de Almeida Barros, Vinícius Giacomini Signor, Paula Dallagnol de Oliveira, Michel Baroni, Taís Guimarães, Daniele Casali, Felícia Fischer, Laura Cappelatti, Douglas Milani, Dênis Sana, Larissa Gonçalves, Paula Braga Fagundes, Mariana Gonçalves, Brenda Schmidt, Ana Laura Luz, Renato Dala Corte e Priscila Lopes.

Ao PPG em Ecologia da Ufrgs pelo empréstimo de materiais para o campo e a Silvana Barzotto, sempre disposta a dar-nos informações ou ajuda. Agradecimento especial aos motoristas Marcelo Saraiva e Manoel Cunha, que sempre levaram-nos ao campo com segurança e responsabilidade. Agradecimentos à Capes pela bolsa de mestrado e ao CNPq e Fapergs pelo financiamento ao Projeto Sisbiota. Além destes, agradeço aos diversos proprietários das áreas particulares pela permissão de entrada, receptividade, hospitalidade e interesse pelo trabalho. Além destes, gostaria de agradecer aos gestores das Unidades de Conservação pela permissão e apoio prestado.



## RESUMO

Ecótonos campo-floresta no sul do Brasil são originados pela expansão de ecossistemas florestais sobre os campestres, um processo natural gerado por mudanças climáticas de larga escala espacial e temporal. Este processo provoca mudanças vegetacionais que conseqüentemente modificam os padrões de distribuição, composição e riqueza faunística. Assim, ecótonos campo-floresta são sistemas adequados para inferir sobre a influência de processos históricos, biogeográficos e ecológicos na estruturação de comunidades. Para respondermos questões relacionadas a processos agindo em diferentes escalas espaciais, distribuimos as amostragens de modo a obtermos um panorama espacial da estrutura das assembléias. Assim, a proposta de estudo desenvolvido no Capítulo I foi avaliar o papel do ambiente e de dinâmicas espaciais sobre a composição, riqueza de espécies e número de indivíduos em metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta. Os resultados demonstram que os componentes ambiental, espacial e a estrutura espacial do ambiente contribuem igualmente na explicação da variância na composição de espécies, enquanto o ambiente foi mais importante em explicar mudanças na riqueza de espécies e número de indivíduos. Assim, concluímos que requerimentos de nicho das espécies e processos regionais como a limitação da dispersão, o distanciamento de centros de especiação e distribuição geográfica e o processo de expansão florestal conjuntamente explicam variações na estrutura de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores em ecótonos campo-floresta no Sul do





Brasil. No Capítulo II, inferimos sobre os processos gerando os padrões de coexistência de pequenos mamíferos não-voadores em assembléias baseando-se em afinidades filogenéticas e funcionais. Considerando estas similaridades, avaliamos se a diferenciação de nicho ou os filtros ambientais compõem processos importantes para explicar os padrões de coexistência em escalas de hábitat, paisagem e região. Os resultados apontam um padrão de agrupamento filogenético e funcional em todas as escalas avaliadas, embora um padrão de repulsão foi registrado no interior florestal, atestando a influência da diferenciação de nicho estruturando as assembléias de pequenos mamíferos não-voadores nesta porção do gradiente campo-floresta. A predominância do padrão de agrupamento filogenético e funcional afirma a ação de filtros ambientais como processos majoritariamente importantes em explicar os padrões de coexistência de espécies e indivíduos de pequenos mamíferos não-voadores nas escalas avaliadas. Desta forma, o estudo compõem uma das primeiras tentativas para definir os processos de estruturação de assembléias de pequenos mamíferos não-voadores neotropicais combinando aspectos taxonômicos, funcionais e filogenéticos, levantando também questões de conservação da biodiversidade nos sistemas ecológicos estudados.

**PALAVRAS-CHAVE:** Agrupamento filogenético, biodiversidade, composição de espécies, Didelphimorphia, filtros ambientais, partição da variância, riqueza de espécies, Rodentia, limitação da similaridade, repulsão filogenética.



## ABSTRACT

Grassland-forest ecotones in southern Brazil are originated by forest expansion on grasslands, a natural process generated by climate shifts in large spatial and temporal scales, which causes vegetation changes and likely affects distribution, composition and faunal richness patterns. Thus, grassland-forest ecotones in southern Brazil are suitable systems to infer about influence of historical, biogeographical and ecological processes structuring communities. In order to make these inferences, we spatially sampled non-flying small mammals to characterize the spatial structure of species assemblages. The study proposal of Chapter I was to evaluate the role of environment and spatial dynamics on the composition, species richness and individuals number of non-flying small mammals metacommunities in grassland-forest ecotones. The results shows that environment, space and spatial structure of environment explained equally variations in species composition, while environment variables was the most important component explaining changes in species richness and number of individual. Thus, we conclude that niche requirements and regional processes like dispersal limitation, increase in distance of speciation cores and geographic distribution centers and the forest expansion process explain together variation in metacommunities structure of non-flying small mammals in grassland-forest ecotones at southern Brazil. In Chapter II, we inferred the coexistence patterns of non-flying small mammals based on phylogenetic and functional affinities. Considering these ecological similarities, we evaluate whether niche differentiation or environmental filters processes are



responsible for patterns of species coexistence in habitat, landscape and regional scales. Results indicated a phylogenetic and functional cluster across all evaluated scales, although phylogenetic and functional repulsion was registered at forest interior, proving the importance of niche differentiation structuring non-flying small mammals assemblages in this grassland-forest gradient portion. Prevalence of phylogenetic and functional cluster across all scales attests environmental filters as important processes explaining species and individual coexistence patterns in habitat, landscape and regional scales. Therefore, this study comprises one of first attempts to define processes underlying the structure of neotropical non-flying small mammals assemblages combining taxonomic, functional and phylogenetic aspects, concurrently addressing important questions to biodiversity conservation in the ecological systems under study.

**KEY-WORDS:** Didelphimorphia, environmental filters, phylogenetic clustering, phylogenetic repulsion, Rodentia, similarity limitation, species composition, species richness, variation partitioning.

**SUMÁRIO**

<b>RESUMO</b> .....	<b>VIII</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>X</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>14</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	<b>18</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>19</b>
<b>CAPÍTULO I - O papel do ambiente e do espaço sobre a estrutura de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil</b>	
Resumo .....	<b>26</b>
Abstract .....	<b>27</b>
Introdução .....	<b>28</b>
Métodos .....	<b>32</b>
Área de estudo .....	<b>32</b>
Amostragem de pequenos mamíferos não-voadores .....	<b>33</b>
Variáveis ambientais .....	<b>35</b>
Variáveis espaciais .....	<b>36</b>
Análise de dados .....	<b>38</b>
Resultados .....	<b>41</b>
Discussão .....	<b>47</b>
Agradecimentos .....	<b>53</b>
Referências bibliográficas .....	<b>54</b>
Informações de suporte .....	<b>57</b>

**CAPÍTULO II - Estruturação filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no Sul do Brasil: coocorrência e processos de organização**

Resumo .....	65
Abstract .....	67
Introdução .....	68
Material e métodos .....	73
Área de estudo .....	73
Amostragem de pequenos mamíferos não-voadores .....	74
Filogenia de pequenos mamíferos não-voadores .....	76
Atributos funcionais de pequenos mamíferos não-voadores .....	78
Análise de dados .....	80
Resultados .....	85
Discussão .....	89
Agradecimentos .....	95
Referências bibliográficas .....	95
Informações de suporte .....	98
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>107</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>115</b>
<b>APÊNDICES .....</b>	<b>118</b>

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa das fitofisionomias dominantes segundo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2004) e localização das áreas de amostragem de pequenos mamíferos não-voadores (UPs). Números equivalem às áreas amostradas e ao rodízio temporal empregado: 1 – Parque Nacional dos Aparados da Serra (out/nov.2011); 2 – Herval (jan.2012); 3 – São Francisco de Assis (fev.2012); 4 – Parque Estadual do Tainhas (fev/mar.2012); 5 – Encruzilhada do Sul (mar.2012); 6 – Sant’Ana do Livramento (abril.2012); 7 – Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (set.2012); 8 – Santana da Boa Vista (dez.2012); 9 – Santo Antônio das Missões (fev.2013). Números 1, 4 e 7 são áreas localizadas no Planalto das Araucárias. Números 2, 5 e 8 na Serra do Sudeste e 3, 6 e 9 na região da Campanha. . . . . **59, 99**

Figura 2: Influência do ambiente (A|E), espaço (E|A) e porção do ambiente estruturado no espaço ( $A \cap E$ ) sobre a composição, número de indivíduos e riqueza de espécies de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta do sul do Brasil. . . . . **60**

Figura 3: Biplots da Análise de Redundância Canônica demonstrando as relações das espécies de pequenos mamíferos não-voadores com variáveis ambientais e espaciais (A) e destas com as faixas amostrais (B) em ecótonos campo-floresta do sul do Brasil. São demonstrados os nomes dos eixos e a porcentagem de explicação. Legenda: Números atribuídos as espécies: 1: *Akodon azarae*; 2: *Akodon montensis*; 3: *Akodon paranaensis*; 4: *Akodon reigi*;

5: *Akodon serrensis*; 6: *Brucapattersonius iheringi*; 7: *Dasyprocta azarae*; 8: *Delomys dorsalis*; 9: *Deltamys* sp.; 10: *Didelphis albiventris*; 11: *Didelphis aurita*; 12: *Gracilinanus microtarsus*; 13: *Monodelphis dimidiata*; 14: *Necomys lasiurus* ; 15: *Nectomys squamipes*; 16: *Oligoryzomys* sp.; 17: *Oxymycterus nasutus*; 18: *Oxymycterus* aff. *judex*; 19: *Scapteromys tumidus*; 20: *Sooretamys angouya*; 21: *Thaptomys nigrita*. Siglas das variáveis ambientais e espaciais: PRO: profundidade de serapilheira (cm); VAS: faixas amostrais em campo alto/vassourais; BAN: faixas amostrais em banhados; P equivalem aos PCNMs. ....61

Figura 4: Regressões polinomiais entre riqueza de espécies e número de indivíduos com a altura da vegetação herbácea (A e B) e regressões lineares entre riqueza de espécies e o número de indivíduos com a profundidade da serapilheira (cm – C e D. Na porção superior de cada gráfico mostramos a equação, os valores de  $R^2$  ajustado ( $R^2_{aj}$ ) da regressão e a significância do modelo (\*:  $p \leq 0,05$ ; \*\*\*:  $p \leq 0,001$ ). .... 63

Figura 5: Árvore filogenética gerada a partir do método de *Neighbor-Joining* mostrando a semelhança genética entre as espécies de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil. A árvore consenso é mostrada, com soma de comprimento dos ramos igual a 1,92. Os valores na base dos ramos equivalem à porcentagem de suporte gerada por reamostragem *bootstrap* a partir de 500 permutações. .... 100

Figura 6: Estrutura filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil na escala de hábitat - gradiente campo-floresta representado pelas faixas 1 a 8. A) Estrutura filogenética; B) Estrutura funcional baseada em espécies; C) Estrutura funcional baseada em indivíduos. Os valores médios dos índices são mostrados. As barras demonstram os intervalos de confiança de 95 % associados. SES = Tamanho do efeito padronizado dos índices. . . . . **101**

Figura 7: Estrutura filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil na escala de paisagem (A = Parque Nacional dos Aparados da Serra; B = Herval; C = São Francisco de Assis; D = Parque Estadual do Tainhas; E = Encruzilhada do Sul; F = CPCN Pró-Mata; G = Santana da Boa Vista; H = Santo Antônio das Missões); A) estrutura filogenética; B) estrutura funcional baseada em espécies; C) estrutura funcional baseada em indivíduos. Os valores médios dos índices são mostrados. As barras demonstram os intervalos de confiança de 95 % associados. SES = Tamanho do efeito padronizado dos índices. . . . . **103**

Figura 8: Estrutura filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil na escala regional. A) estrutura filogenética; B) estrutura funcional baseada em espécies; C) estrutura funcional baseada em indivíduos. Os valores médios dos índices são mostrados. As barras demonstram os intervalos de confiança de 95 % associados. SES = Tamanho do efeito padronizado dos índices. . . . . **105**



Apêndice S1: Figura esquemática da grade amostral utilizada, onde os círculos preenchidos representam os pontos de captura. Do lado esquerdo e acima estão representados os nomes atribuídos para as faixas (F) e pontos (A), respectivamente. Do lado direito estão demonstradas as distância entre faixas e o comprimento da grade. Abaixo são representadas a distância entre pontos e a largura da grade de amostragem. A linha no centro representa a borda florestal. .... **118**

Apêndice S2: Figura esquemática mostrando o procedimento de seleção de variáveis ambientais e espaciais (PCNMs) para utilização em análises de partição da variância da influência da porção ambiental ( $A|E$ ), espacial ( $E|A$ ) e ambiental espacialmente estruturada ( $A \cap E$ ) sobre a riqueza de espécies, número de indivíduos (abundância total) e abundância de cada espécie de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil. F = faixa amostral. PCNMS = Coordenadas Principais de uma Matriz de Vizinhaça. .... **119**

**LISTA DE TABELAS**

Apêndice S3: Aspectos estruturais das assembléias de espécies de pequenos mamíferos não-voadores capturadas em ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil na primavera e verão de 2011, 2012 e 2013. G = grade de amostragem.

..... **120**

Apêndice S4: Tabela de valores médios dos atributos funcionais de espécies de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil. .... **123**

## INTRODUÇÃO GERAL

Devido a mudanças climáticas de larga escala temporal e espacial, há uma tendência à substituição de ecossistemas campestres por formações arbustivas ou florestais em diversas partes do mundo (Williams & Marsh 1998; de Vivo & Carmignotto 2004). Nos Campos Sulinos, que englobam os Biomas Pampa e Mata Atlântica, os campos dominavam a matriz paisagística até o Holoceno Inferior e Médio (11.500 até 4320 anos cal AP) devido principalmente ao clima seco e frio do Pleistoceno, período em que as formações campestres expandiram em território (Behling *et al.* 2004). Já no Holoceno Superior (4 mil anos até o presente), ecossistemas florestais (Floresta Ombrófila Mista e Estacional) progressivamente iniciaram uma expansão sobre os campos, formando um mosaico vegetacional de campos entremeados com florestas (Oliveira & Pillar 2004; Behling & Pillar 2007). Portanto, esta dinâmica vegetacional ocorre devido a mudanças climáticas em larga escala temporal e espacial, ligadas aos atuais altos índices pluviométricos, ao clima úmido e à ausência ou brevidade de períodos de seca (Behling *et al.* 2004; Overbeck *et al.* 2005; Duarte *et al.* 2006a).

O processo de expansão florestal pode ocorrer basicamente de três maneiras. O primeiro está relacionado ao estabelecimento de plantas-berçário no campo (*nurse plants*) (Duarte *et al.* 2006a). Como exemplo de planta-berçário citamos a espécie *Araucaria angustifolia*, que inicia o processo de formação de núcleos florestais principalmente no Planalto das Araucárias (Duarte *et al.* 2006a). O estabelecimento destas plantas modifica a disponibilidade de recursos e as condições ambientais abaixo de suas copas, beneficiando a colonização de outras espécies que iniciam a formação de

núcleos florestais denominados *capões* (Duarte *et al.* 2006a; Duarte *et al.* 2006b). O segundo mecanismo está ligado ao papel dos afloramentos rochosos como locais seguros para o estabelecimento de plantas-berçário (Carlucci *et al.* 2011). Afloramentos podem servir como poleiros para vertebrados dispersores de sementes e geralmente suportam uma maior densidade de plantas florestais do que o entorno campestre (Carlucci *et al.* 2011). O terceiro modo de invasão é pelo gradual avanço e reprodução de espécies que ocupam a borda florestal (Oliveira & Pillar 2004). Todos estes processos podem ser claramente visualizados principalmente na ausência de distúrbios como o pastejo intenso e o fogo (Behling *et al.* 2009). Tal dinâmica de invasão dos campos por vegetação lenhosa ou florestal é um processo essencial na sucessão destes ambientes e um importante gerador de heterogeneidade ambiental (Ostfeld *et al.* 1994), ao menos em curto a médio prazo. Deste modo, o processo de expansão florestal forma ecótonos e coloca em contato dois ecossistemas estruturalmente distintos, provavelmente influenciando os padrões de distribuição, composição e riqueza de espécies.

Ecótono é um termo derivado do grego "oikos" (casa) e "tonos" (tensão) e foi cunhado pela primeira vez por Clements (1904). Operacionalmente, ecótono é o limite entre manchas ou habitats em qualquer escala de observação (Cadenasso *et al.* 2003). Quando gradientes ambientais como ecótonos compõem o sistema ecológico sob estudo, perguntamo-nos qual sua importância e sua influência sobre os padrões e processos ecológicos? Primeiramente, ecótonos podem demonstrar padrões únicos de diversidade. Juntamente com diferenças na estrutura da mancha e na permeabilidade da borda, ecótonos podem modificar os fluxos ecológicos que

ocorrem através do limite entre ecossistemas adjacentes (Fonseca & Joner 2007). Por estas características, o arcabouço teórico sobre ecótonos está estritamente ligado a Teoria da Dinâmica de Manchas (Levins & Culver 1971), que prediz que habitats em contato geralmente possuem caráter espacialmente e temporalmente dinâmicos em sua posição, qualidade e idade. Desta forma, esperamos que o contraste estrutural da vegetação campestre e florestal em contato através dos ecótonos campo-floresta diminua a permeabilidade da borda entre os ambientes, dificultando o fluxo de matéria e de organismos e modificando conseqüentemente na estrutura taxonômica, funcional e filogenética das comunidades em escalas finas (Cadenasso & Pickett 2001; Strayer *et al.* 2003)

Os efeitos relacionados a bordas ou ecótonos estão entre os fenômenos ecológicos mais estudados, já que as respostas da biodiversidade a bordas são importantes para entender a influência da estrutura e dos componentes da paisagem sobre a qualidade dos habitats (Ries *et al.* 2004; Harper *et al.* 2005; Fonseca & Joner 2007). Os primeiros trabalhos realizados sobre efeito de borda encontraram principalmente efeito positivo deste componente da paisagem sobre a biodiversidade. Clements (1904) encontrou um aumento na densidade de espécies em ecótonos, percebendo que eram pontos onde as espécies encontravam seus limites de distribuição. Outro trabalho clássico sobre efeito de borda remete a Leopold (1933), que percebeu que bordas possuíam espécies tanto de habitats adjacentes quanto suas próprias espécies, atribuindo assim um efeito positivo de bordas a riqueza de espécies. No entanto, a partir da década de 70 houve uma grande difusão e dominância de estudos avaliando a influência do aumento da quantidade de

bordas criadas pela fragmentação sobre os padrões de biodiversidade, que demonstraram principalmente efeitos negativos (Fonseca & Joner 2007).

Efeitos de borda ou ecótonos geralmente causam mudanças na distribuição (Williams & Marsh 1998), composição e abundância (Murcia 1995), nas interações entre espécies e nos fluxos de materiais, energia e organismos (Ries *et al.* 2004). Além destes efeitos, podem haver mudanças na disponibilidade de luz, velocidade do vento, umidade (Murcia 1995; Harper *et al.* 2005) e na distribuição espacial de recursos (Ries *et al.* 2004). Assim, o estudo de ecótonos campo-floresta formados naturalmente permite-nos avaliar como os organismos respondem à dinâmica espacial e temporal deste sistema ecológico, além de possibilitar a exploração dos efeitos da nucleação de florestas e consequente perda de habitats campestres sobre a biodiversidade.

A assembléia de pequenos mamíferos não-voadores neotropicais é composta pelas ordens Rodentia e Didelphimorphia, cujos membros possuem afinidades ecológicas, coocorrem frequentemente e potencialmente interagem (Cooper *et al.* 2008). Porém, estudos com pequenos mamíferos não-voadores em ecótonos formados naturalmente no Brasil são raros (Bezerra *et al.* 2009; Godoi *et al.* 2010). Geralmente estes estudos abordam os efeitos de bordas geradas pela fragmentação, que ganharam ascensão principalmente nos últimos 30 anos com o aumento da fragmentação de ecossistemas (Fonseca & Joner 2007). Por isto, grande parte destes estudos avalia apenas o lado florestal da borda, negligenciando a influência dos habitats adjacentes em padrões e processos ocorrendo nas transições entre ambientes, não levando em conta os fatores que expandem ou retraem os componentes da paisagem

(Fonseca & Joner 2007). Estes aspectos são levados em conta em abordagens avaliando ambos os lados da borda.

Estudos em ecótonos determinam que as assembléias de pequenos mamíferos não-voadores possuem grupos distintos de espécies, sendo um composto de espécies florestais, outro característico de áreas abertas e outro formado por espécies que ocupam a borda (Bezerra *et al.* 2009; Godoi *et al.* 2010; Wilson *et al.* 2010). Porém, respostas altamente variáveis da estrutura taxonômica destas comunidades demonstram padrões idiossincráticos dependentes de cada tipo de borda e do grupo estudado (Ries *et al.* 2004; Ries & Sisk 2004). Adicionalmente aos descritores taxonômicos tradicionalmente utilizados (riqueza e índices de diversidade de espécies), outras abordagens recentemente formuladas podem ser utilizadas para a definição da estrutura das comunidades ecológicas. Tais abordagens incluem a exploração dos padrões de parentesco filogenético (Webb *et al.* 2002) e da similaridade funcional em atributos relacionados ao *fitness* entre espécies coexistindo em comunidades (Petchey & Gaston 2002; Webb *et al.* 2002). Estas abordagens permitem a definição das forças evolutivas e ecológicas relacionadas à processos determinísticos ligados ao nicho das espécies (ex. filtros ambientais e interações como competição e facilitação) ou a processos neutros ou estocásticos (limitação da dispersão, crescimento e reprodução) potencialmente estruturadoras das comunidades em escala local e regional (Fine & Kembel 2011). Portanto, para evitarmos idiossincrasias de respostas da biodiversidade a determinados gradientes ambientais, distribuímos a amostragem de pequenos mamíferos não-voadores espacialmente em ecótonos campo-floresta no sul do Brasil, permitindo-nos realizar

generalizações das respostas das espécies a ecótonos e também avaliar a influência de processos espaciais e ambientais sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores.

Desta forma, as principais questões do estudo são: 1) Como a composição, riqueza de espécies e a abundância total de pequenos mamíferos não-voadores respondem às variações no ambiente e aos processos espaciais avaliados? Partindo da premissa que o sistema estudado possui alto contraste estrutural da vegetação, esperamos que a variação na estrutura de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores seja explicada principalmente pelo ambiente. 2) De que modo processos ocorrendo em ecótonos campo-floresta e em escalas mais amplas influenciam nos padrões de coexistência e organização de assembléias de pequenos mamíferos não-voadores? Esperamos que os filtros ambientais permitam que apenas espécies relacionadas filogeneticamente e semelhantes funcionalmente coexistam no campo, enquanto que supomos o padrão contrário na borda e interior florestal. Em escalas mais amplas esperamos que os filtros ambientais sejam importantes em explicar os padrões de estruturação filogenética e funcional das assembléias de pequenos mamíferos não-voadores. Estas questões serão trabalhadas nos dois capítulos desta dissertação.

O trabalho contribui para avaliação das respostas da biodiversidade de pequenos mamíferos não-voadores à gradientes ambientais, demonstrando os efeitos de processos locais e regionais moldando diversos aspectos estruturais e a coocorrência de espécies em assembléias de pequenos mamíferos não-voadores.





CAPÍTULO I

Influência de processos ambientais e espaciais sobre a estrutura de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil<sup>3</sup>

Metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores

André Luís Luza<sup>1</sup>, Gislene Lopes Gonçalves<sup>2</sup>, Sandra Maria Hartz<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Programa de Pós Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP: 91501-970 - Porto Alegre - Rio Grande do Sul, Brasil (Email: luza.andre@gmail.com, Fone: (051) 3316.6771, Fax: (051) 3316.6936)

<sup>2</sup> Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av Bento Gonçalves 9500, CEP: 91501-970, Porto Alegre - Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> O manuscrito será submetido ao periódico *Austral Ecology*.

## 39 RESUMO

40 A abordagem de metacomunidades compõe um dos arcabouços teóricos mais  
41 utilizados para explicar os padrões de variação na estrutura de comunidades  
42 em diferentes escalas. Dependendo da importância de processos locais e  
43 regionais, as comunidades refletirão diferentes padrões de estruturação. Desta  
44 forma, o objetivo do nosso estudo foi avaliar o papel do ambiente e do espaço  
45 na estrutura de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores em  
46 ecótonos campo-floresta do sul do Brasil. Para acessarmos os fatores  
47 ambientais e espaciais, distribuímos as amostragens espacialmente em três  
48 regiões do sul do Brasil onde ocorrem ecótonos campo-floresta. Realizamos  
49 amostragens na primavera e verão dos anos de 2011, 2012 e 2013, e  
50 dispomos armadilhas *Tomahawk* e *Sherman* em faixas amostrais paralelas à  
51 borda florestal em uma grade de 140 x 140 m<sup>2</sup> para a captura dos espécimes.  
52 Com um esforço total de 19877 armadilhas/noite, obtivemos 306 capturas de  
53 236 indivíduos pertencentes a 21 espécies. As espécies mais abundantes  
54 foram *Oligoryzomys* sp. (Bangs 1900), *Monodelphis dimidiata* (Wagner 1847) e  
55 *Oxymycterus nasutus* (Waterhouse 1837). O ambiente, o espaço e a conjunção  
56 entre estes componentes tiveram importância similar em explicar variações na  
57 composição de espécies ( $\cong$  9%). A influência ambiental relacionou-se a  
58 profundidade da serapilheira, altura de samambaias e a vassourais/campos  
59 altos, enquanto que o espaço esteve representado por variações em escalas  
60 espaciais intermediárias e amplas. A riqueza de espécies e o número de  
61 indivíduos foram explicados majoritariamente pelo ambiente (38,7% e 36,1%,  
62 respectivamente), sendo a altura da vegetação herbácea e a profundidade da

63 serapilheira as variáveis mais importantes. A influência espacial sobre estes  
64 parâmetros (14,8% e 10,7%) compõem variações em escalas amplas e  
65 intermediárias. Assim, observamos a existência de um balanço entre os  
66 requerimentos de nicho das espécies e processos regionais explicando  
67 variações na estrutura de metacomunidades de pequenos mamíferos não-  
68 voadores de ecótonos campo-floresta.

69

70 PALAVRAS CHAVE: Abundância, Biodiversidade, Composição de espécies,  
71 Didelphimorphia, expansão florestal, partição da variância, processos  
72 determinísticos, processos estocásticos, riqueza de espécies, Rodentia.

73

#### 74 ABSTRACT

75 The metacommunities theory is one of most commonly theoretical frameworks  
76 used to explain patterns of variation in species assemblages structure at  
77 different scales. According to importance of local and regional processes, the  
78 communities reflect different patterns of structuration. Thus, our study goal was  
79 to evaluate the role of environment and space underlying metacommunities of  
80 non-flying small mammals in grassland-forest ecotones at southern Brazil. We  
81 evaluated environmental and spatial factors in three different regions that  
82 present grassland-forest ecotones originated by the forest expansion process in  
83 southern Brazil by defining sample units spatially distributed. Data were taken in  
84 spring and summer of 2011, 2012 and 2013, and we arranged Tomahawk and  
85 Sherman traps in parallel lines across the grassland-forest boundary  
86 comprehending a 140 x 140 m<sup>2</sup> grid for the specimens capture,. Totaling an

87 effort of 19877 traps, we obtained 306 captures of 236 individuals belonging to  
88 21 species. The most abundant species were *Oligoryzomys* sp. (Bangs 1900),  
89 *Monodelphis dimidiata* (Wagner 1847) and *Oxymycterus nasutus* (Waterhouse  
90 1837). The environmental, spatial and shared component had similar  
91 importance to explain species composition variance ( $\cong 9\%$ ). The environmental  
92 influence was related to litter depth, fern height and tall grasslands or  
93 grasslands dominated by shrubs (*Baccharis* spp.), while the spatial influence  
94 was represented by intermediate and large scales. Variance in species richness  
95 and number of individuals was mainly explained by environment (38.7% and  
96 36.1%, respectively), being herbaceous vegetation height and litter depth the  
97 most important variables. The spatial influence in both parameters (14.8% and  
98 10.7%) composes variations in intermediate and large scales. Thus, we  
99 observed a balance between processes related to species niche requirements  
100 and regional processes explaining variation in structure of non-flying small  
101 mammals metacommunities from grassland-forest ecotones in southern Brazil.

102

103 KEYWORDS: Abundance, Biodiversity, deterministic processes,  
104 Didelphimorphia, forest expansion, Rodentia, species composition, species  
105 richness, stochastic processes, variation partitioning.

106

## 107 INTRODUÇÃO

108 Uma das tarefas dos ecólogos é definir os fatores que geram variações  
109 na estrutura das comunidades. Para isto, não basta explorarmos apenas os  
110 padrões locais, mas também avaliarmos como estes padrões ecológicos são

111 estruturados através de diversas escalas espaciais, permitindo-nos determinar  
112 os processos ecológicos e biogeográficos que geram variações na  
113 biodiversidade (Legendre *et al.* 2005; Ricklefs 2008). Esta perspectiva  
114 multiescalar foi introduzida a ecologia de comunidades principalmente por  
115 Leibold *et al.* (2004), que incorporaram aspectos da teoria de metapopulações  
116 e da dinâmica de manchas para explicar variações estruturais entre  
117 comunidades. Sendo assim, o surgimento do conceito de metacomunidades  
118 tornou-se o arcabouço teórico mais utilizado para explicar os padrões de  
119 variação local e regional da biodiversidade, tanto em gradientes ambientais  
120 quanto espaciais (Beisner *et al.* 2006; Cottenie 2005).

121       As variações na estrutura das metacomunidades podem surgir por um  
122 balanço entre processos atuando em diferentes escalas, tornando necessária a  
123 inclusão de uma perspectiva regional em estudos ecológicos (Chase & Myers  
124 2011; Ricklefs 1987; Ricklefs 2008). Esta necessidade surgiu devido à  
125 evidências de que a baixa similaridade estrutural entre comunidades ocorrendo  
126 sob condições ambientais similares, porém em diferentes regiões, indicaria a  
127 ação de processos regionais e históricos, enquanto que a alta similaridade  
128 caracterizaria comunidades estruturalmente convergentes (Belmaker & Jetz  
129 2012; Ricklefs 1987; Rodriguez *et al.* 2006). Assim, processos ecológicos  
130 atuando em amplas escalas incluem a história biogeográfica, a especiação  
131 alopátrica, os filtros ambientais (ex. clima) e eventos estocásticos de deriva  
132 ecológica, colonização e especiação, que modificam o *pool* regional de  
133 espécies e controlam a ocorrência destas nas comunidades (Cavender-Bares  
134 *et al.* 2009; Ricklefs 2008; Williams *et al.* 2002). Já em escalas finas, processos

135 como a limitação da dispersão aliada á reprodução e ao crescimento  
136 populacional (que causam agregação espacial na distribuição dos organismos),  
137 as interações bióticas (ex. competição e facilitação) e os distúrbios ecológicos  
138 tornam-se majoritariamente importantes (Bell 2001; Cavender-Bares *et al.*  
139 2009). Assim, para a plena definição dos mecanismos geradores de variações  
140 na distribuição, composição, riqueza de espécies e abundância em  
141 metacomunidades necessita-se a inclusão, exploração e integração de  
142 processos agindo em diferentes escalas (Leibold *et al.* 2004; Ricklefs 2008).

143         No sul do Brasil, ecótonos campo-floresta são originados pela expansão  
144 florestal sobre o campo. Este é um processo natural causado por mudanças  
145 climáticas de larga escala temporal e espacial (Behling *et al.* 2009; Oliveira &  
146 Pillar 2004) e compõem sistemas ideais para a avaliação da influência de  
147 dinâmicas temporais históricas e espacialmente extensas sobre a estrutura de  
148 metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores (ordens Rodentia e  
149 Didelphimorphia). Localmente, os ecótonos campo-floresta podem gerar  
150 padrões não-aleatórios de estruturação ecológica e distribuição de espécies  
151 através do gradiente (Kingston & Morris 2000). Isto porque o contraste  
152 estrutural e a permeabilidade da borda causam mudanças nos fatores abióticos  
153 (ex. disponibilidade de luz) e na distribuição espacial de recursos (Harper *et al.*  
154 2005; Murcia 1995; Ries *et al.* 2004; Strayer *et al.* 2003), fazendo com que as  
155 espécies selecionem micro-habitats específicos (Dalmagro & Vieira 2005; Melo  
156 *et al.* 2011; Wilson *et al.* 2010). Estas mudanças em condições e recursos  
157 levam-nos a supor uma forte influência dos fatores ambientais locais variando  
158 através do ecótono sobre a estrutura das metacomunidades.

159 Neste estudo, consideramos como uma assembléia particular de  
160 pequenos mamíferos não-voadores o conjunto de espécies coexistindo em  
161 determinada porção do gradiente ecótono campo-floresta. Desta forma,  
162 pressupomos que ecótonos possuam assembléias de espécies campestres,  
163 florestais e uma assembléia de espécies transientes que conecta as outras  
164 assembléias pelo fluxo de indivíduos, formando uma metacomunidade de  
165 assembléias conectadas pela dispersão de algumas espécies (Holyoak *et al.*  
166 2005; Leibold *et al.* 2004). Embora um ecótono não constitua uma mancha com  
167 limites claros como ilhas ou lagos, serve como um sistema adequado para  
168 contrapor o efeito do controle ambiental e de dinâmicas espaciais e históricas  
169 sobre a estrutura de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores,  
170 um grupo pouco estudado em abordagens de metacomunidades (Cottenie  
171 2005).

172 Assim, o objetivo de nosso estudo foi avaliar o papel de processos  
173 ambientais e espaciais sobre a estrutura de metacomunidades de pequenos  
174 mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil.  
175 Especificamente, avaliamos a influência do ambiente e do espaço sobre: (i) a  
176 composição, (ii) riqueza de espécies e (iii) número de indivíduos (abundância  
177 total). Esperamos que os três componentes estruturais das assembléias sejam  
178 influenciados principalmente pelo ambiente, devido às mudanças ambientais  
179 que ocorrem através do gradiente. Ainda assim esperamos uma relevante,  
180 porém menor, contribuição de processos espaciais em variações na  
181 composição e riqueza de espécies, principalmente pelas características  
182 dispersivas e de colonização das espécies de pequenos mamíferos não-

183 voadores. Estudos trazem que fatores regionais influenciam principalmente na  
184 composição e riqueza de espécies das comunidades, enquanto que a  
185 abundância é influenciada principalmente por características ambientais locais  
186 (de Bello *et al.* 2013). Portanto, esperamos que o número de indivíduos seja  
187 influenciado unicamente pelo componente ambiental.

188

## 189 MÉTODOS

### 190 *Área de estudo*

191 O estudo foi realizado em nove ecótonos campo-floresta de três regiões  
192 do sul do Brasil (Fig. 1) onde o processo de expansão florestal é visualizado  
193 pela presença de plantas-berçário ou manchas florestais estabelecidas no  
194 campo (Duarte *et al.* 2006a). O estudo contemplou ecótonos entre Campos de  
195 Altitude e Floresta Ombrófila Mista no Planalto das Araucárias e mosaico entre  
196 Campos Graminosos e Arbustivos com Floresta Estacional Semidecidual na  
197 Serra do Sudeste (Boldrini 2009; Cordeiro & Hasenack 2009). Na Campanha,  
198 Florestas Subtropicais de Interior e Florestas Estacionais Deciduais formam  
199 ecótonos com Campos de Areais ou de Barba-de-bode (*Aristida jubata*), além  
200 de Campos de Solos Rasos com Floresta Estacional Decidual (Boldrini 2009;  
201 Cordeiro & Hasenack 2009). O clima da região de estudo é predominantemente  
202 temperado, com o tipo climático Cfa encontrado na região do Planalto das  
203 Araucárias e porções mais elevadas da Serra do Sudeste, enquanto que o  
204 restante da região é enquadrado como Cfb na escala de Köppen (Kuinchtner &  
205 Buriol 2001; Nimer 1979).

206



## 207 *Amostragem de pequenos mamíferos não-voadores*

208           Em cada uma das três regiões definimos três ecótonos campo-floresta e  
209           demarcamos duas grades de 140 x 140 metros em cada ecótono, totalizando  
210           18 grades de amostragem no estudo. A distância média entre as grades foi de  
211           326,48 ± 153,28 km, sendo que a distância máxima entre grades foi de 553 km  
212           e a mínima de 1 km, que compunha a distância entre grades amostrais  
213           replicadas na paisagem.

214           As amostragens ocorreram nos meses de outubro e novembro de 2011,  
215           janeiro a abril de 2012, setembro e dezembro de 2012 e fevereiro de 2013,  
216           sempre evitando períodos de lua cheia para minimizar o efeito do aumento da  
217           luminosidade e da predação durante a noite (Griffin *et al.* 2005). Cada grade  
218           amostral de 140 x 140 metros possuía oito faixas amostrais distanciadas entre  
219           si 20 m dispostas paralelamente à borda florestal, compondo nossa unidade  
220           amostral básica de estudo (Apêndice S1). As faixas possuíam oito pontos de  
221           captura distanciados 20 m entre si contendo uma armadilha de alumínio  
222           *Sherman* (25 x 8 x 9 cm) e uma armadilha de aço galvanizado *Tomahawk* (45 x  
223           17,5 x 15 cm) dispostas sobre o solo, distanciadas entre si cerca de 0,5 m. e  
224           com as aberturas posicionadas em direções opostas. As armadilhas foram  
225           iscadas com uma mistura de banana, amendoim, sardinha, óleo de fígado de  
226           bacalhau, essência de baunilha e farinha de milho.

227           As assembléias de pequenos mamíferos não-voadores foram  
228           amostradas durante cinco dias em cada grade. As armadilhas foram revisadas  
229           pela manhã e pela tarde, totalizando um esforço de amostragem total de 1280  
230           armadilhas/grade. A revisão da tarde objetivou capturar espécies ativas durante

231 o dia, evitar mortalidade de animais e aumentar o esforço efetivo, já que muitas  
232 armadilhas desarmam ou ficam sem isca pela atividade diurna de insetos,  
233 aves, répteis e outros mamíferos.

234 Os indivíduos capturados foram identificados previamente com base em  
235 caracteres morfológicos externos, marcados e então liberados no mesmo ponto  
236 onde ocorreu a captura. Para a marcação e recaptura dos animais utilizamos  
237 um sistema modificado da *Mossa australiana* (Mangini & Nicola 2003). Os  
238 animais foram marcados com pequenos cortes no pavilhão auditivo, sendo  
239 estes no lado esquerdo para indivíduos capturados no campo (pontos nas  
240 faixas um, dois, três e quatro) e no lado direito em animais capturados na  
241 floresta (pontos nas faixas cinco, seis, sete e oito). Este método de marcação e  
242 recaptura propiciou a definição de espécies da assembléia campestre, florestal  
243 e transiente, além do registro de deslocamentos dos indivíduos e a coleta de  
244 tecido para identificação molecular. Devido à coexistência de espécies crípticas  
245 aliada com a escassez de trabalhos em ecótonos campo-floresta no sul do  
246 Brasil, foi necessária a coleta de alguns indivíduos cuja identificação baseada  
247 em caracteres externos não foi possível. Estes indivíduos coletados foram  
248 depositados na coleção de mamíferos do Museu de Ciências Naturais da  
249 Universidade Luterana do Brasil. Todos os estes procedimentos foram  
250 devidamente aprovados pelo Comitê de Ética da Universidade do Rio Grande  
251 do Sul, pela Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul e  
252 pelo Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis  
253 (IBAMA).

254 O tecido coletado foi utilizado para a identificação dos espécimes  
255 utilizando sequências de DNA. Optou-se por sequenciar parte do gene  
256 mitocondrial citocromo *b* ao invés do marcador universal *barcode* COI, que não  
257 possui resolução adequada para a identificação de alguns gêneros de roedores  
258 (Barbosa 2012). As sequências foram analisadas no software *Chromas Lite*  
259 v2.1 (Technelysium) e posteriormente alinhadas através do algoritmo *Clustal W*  
260 implementado no programa MEGA v5.1 (Tamura et al. 2011). As sequências de  
261 DNA foram comparadas com amostras referência de espécies, sejam elas do  
262 banco genético de roedores e marsupiais do Laboratório de Citogenética e  
263 Evolução da Universidade Federal do Rio Grande do Sul ou de sequências  
264 disponíveis no *GenBank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) utilizando a  
265 ferramenta BLAST (*Basic Local Alignment Search Tool*). Cinco indivíduos do  
266 gênero *Akodon* não sequenciados com êxito foram excluídos das análises  
267 posteriores (*Akodon* sp. – Tab. 1).

268

#### 269 *Variáveis ambientais*

270 Como preditores da variação na composição, riqueza de espécies e  
271 número de indivíduos foram coletadas variáveis ambientais para cada faixa  
272 amostral. Medimos a distância da borda mais próxima (DBO, em metros, onde  
273 valores positivos foram atribuídos à faixas localizadas na floresta e valores  
274 negativos para aquelas do campo), distância do recurso hídrico mais próximo  
275 (DRH, em metros) e coeficiente de variação da altitude (m) (CVA, um substituto  
276 da declividade de cada faixa). Medimos também aspectos estruturais da  
277 vegetação do sub-bosque e a disponibilidade de abrigo aos animais. Com o

278 auxílio de um bastão graduado de 1,5 metros registramos a altura de plantas  
279 herbáceas (HER, em centímetros) e de samambaias (SAM, em centímetros) e  
280 a porção de vegetação do sub-bosque que tocava o bastão a um raio de 10 cm  
281 (lianas – CIP, arbustos – ARB e árvores – ARV, todas as medidas em escala  
282 de centímetros). Além disto, definimos a profundidade de serapilheira (PRO,  
283 em centímetros), a quantidade de troncos caídos com diâmetro superior a 10  
284 cm (TRO), distância do afloramento rochoso mais próximo (DFA, em metros) e  
285 a abertura do dossel (DOS, porcentagem) média em cada faixa amostral.  
286 Foram ainda registradas as fisionomias vegetacionais dominantes em cada  
287 faixa amostral (Fox & Fox 2000). Para isto, consideramos a proporção de  
288 pontos por faixa localizados em vassourais (vegetação dominada por *Baccharis*  
289 spp. Linnaeus (Asteraceae)) e campos altos (não-pastejados) (VAS, variando  
290 de zero - nenhum ponto - a um - todos os oito pontos - em VAS), em manchas  
291 florestais grandes (MFG, área > 2000 m<sup>2</sup>), em manchas florestais pequenas  
292 (MFP, área < 2000 m<sup>2</sup>, ambas variando de zero a um) e em banhados (BAN).

293

#### 294 *Variáveis espaciais*

295 Para levarmos em conta aspectos relacionados à autocorrelação e as  
296 escalas espaciais em si utilizamos as Coordenadas Principais de uma Matriz  
297 de Vizinhança (PCNMs) (Borcard & Legendre 2002) a partir das coordenadas  
298 geográficas em graus de latitude e longitude de cada faixa amostral. Este  
299 método gera filtros espaciais ortogonais que representam desde escalas  
300 espaciais finas a amplas (Andersen *et al.* 2011; Borcard & Legendre 2002),  
301 permitindo aumentar o poder preditivo dos modelos e livrar os testes

302 estatísticos do efeito da autocorrelação espacial (Griffith & Peres-Neto 2006).  
303 Para gerar os PCNMs ou filtros espaciais, definimos uma distância de  
304 truncamento de 1 km, correspondente à distância mínima entre grades em uma  
305 mesma paisagem, resultando em 14 filtros espaciais (P1-P14). Os filtros  
306 espaciais foram gerados no programa SAM v4.0 (Rangel *et al.* 2010).

307       Primeiramente realizamos uma seleção de filtros espaciais  
308 independentes da autocorrelação espacial para a riqueza, número de  
309 indivíduos e composição de espécies (Apêndice S2). Este procedimento é  
310 necessário devido à superestimativa da contribuição do habitat quando não  
311 avaliamos a estruturação espacial das variáveis ambientais (Griffith & Peres-  
312 Neto 2006). Para tanto, os PCNMs foram utilizados como preditores da  
313 variação residual da relação entre variáveis dependentes (riqueza de espécies,  
314 número de indivíduos e abundância de cada espécie (submetidas a  
315 transformação de Hellinger)) com as variáveis ambientais em regressões  
316 múltiplas com seleção '*stepwise backward*', objetivando filtrar a autocorrelação  
317 espacial para as análises de partição da variância e incluir apenas os PCNMs  
318 relacionados a variação não explicada pelo ambiente (Griffith & Peres-Neto  
319 2006) (Apêndice S2). O critério para a realização da seleção de PCNMs foi a  
320 significância do modelo completo entre os resíduos das variáveis dependentes  
321 e os filtros espaciais. Além disto, quando o valor do submodelo foi maior que do  
322 modelo completo, retiramos a variável com menor significância, evitando inflar  
323 o erro do tipo I. Ao fim do procedimento selecionamos os PCNMs 1, 4, 7 e 8  
324 tanto para a riqueza de espécies quanto para o número de indivíduos. Para a  
325 composição, a seleção de filtros espaciais baseados nos resíduos da

326 abundância de cada espécie com o ambiente selecionou os PCNMs 2, 3, 4, 7,  
327 8 e 14.

328

### 329 *Análise de dados*

330 Primeiramente, definimos como unidade amostral básica a faixa  
331 amostral a partir da ausência de autocorrelação espacial na composição de  
332 espécies (Teste de Mantel:  $r_0 = -0,135$ ;  $p = 0,017$ ), riqueza de espécies e  
333 número de indivíduos (Índice de Moran esperado para ambos os parâmetros =  
334  $-0,008$ ) mesmo entre faixas amostrais vizinhas.

335 Para obtermos acesso aos fatores ambientais e espaciais, as  
336 amostragens de pequenos mamíferos não-voadores foram distribuídas  
337 espacialmente. Entretanto, isto implicou na diminuição do esforço amostral  
338 local e em uma possível influência temporal na composição de espécies, pois  
339 as áreas foram amostradas apenas uma vez. Para minimizar tal influência,  
340 realizamos três rodízios amostrais regionais (Fig. 1), avaliando posteriormente  
341 o efeito do tempo através de Análise de Variância Multivariada com teste de  
342 permutação (perMANOVA, 10000 permutações) baseada em matriz de  
343 dissimilaridade de Bray & Curtis. Para tanto, cada rodízio foi considerado como  
344 um bloco de restrição de permutações (bloco 1: nº 1, 2 e 3 da Fig.1; bloco 2: nº  
345 4, 5 e 6 da Fig.1 e bloco 3: nº 7, 8 e 9 da Fig.1) e as seis grades amostradas  
346 por rodízio como níveis do fator região. Os resultados da perMANOVA mostram  
347 que o fator região explica significativamente a similaridade composicional entre  
348 as grades de amostragem (Soma de Quadrados fator região = 14,37;  $p =$   
349 0,0001), não havendo portanto influência temporal (Soma de Quadrados bloco

350 = 1,84) sobre a composição de espécies. Não incluímos nas análises as grades  
351 amostrais de Sant'Ana do Livramento e a grade 2 de São Francisco de Assis,  
352 onde não obtivemos capturas.

353 Com o objetivo de definirmos os fatores ambientais e espaciais  
354 importantes para a explicação de variações na estrutura de metacomunidades  
355 de pequenos mamíferos não-voadores, aplicamos inicialmente a transformação  
356 de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001) na matriz de composição de  
357 espécies (que inclui abundância das espécies de pequenos mamíferos não-  
358 voadores em cada faixa amostral). Esta transformação torna matrizes com  
359 muitas espécies raras ou desproporcionalmente mais abundantes adequadas  
360 para a aplicação de modelos lineares, fornecendo estimativas de  $R^2$  com  
361 melhor acurácia do que outras transformações (Peres-Neto *et al.* 2006). Já a  
362 riqueza de espécies incluiu o número de táxons em cada faixa padronizado  
363 pelo esforço amostral líquido de cada grade (número de táxons /  $n^{\circ}$  armadilhas  
364 disponíveis -  $n^{\circ}$  armadilhas indisponíveis), e o número de indivíduos como a  
365 abundância total de indivíduos capturados durante a amostragem em cada  
366 faixa. Todas as variáveis ambientais e espaciais foram mantidas nas análises,  
367 pois não apresentaram correlações superiores a 0,7 ou desvios da distribuição  
368 normal segundo o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk 1965). Em seguida,  
369 todas as variáveis ambientais foram padronizadas pela média e desvio padrão.

370 As análises posteriores focaram em inferir sobre variações na  
371 composição, riqueza de espécies e número de indivíduos preditos pelo  
372 ambiente e pelo espaço. Para isto, utilizamos o método de partição da  
373 variância desenvolvido por Borcard *et al.* (1992). Esta é uma abordagem

374 amplamente utilizada para investigar os processos relacionados à organização  
375 de metacomunidades (Logue *et al.* 2011) e possibilita acessar a influência de  
376 diferentes fontes de variação representando forças estruturadoras em diversas  
377 escalas (Andersen *et al.* 2011; Beisner *et al.* 2006). Inicialmente utilizamos  
378 Análise de Redundância Canônica (RDA) com seleção '*stepwise backward*'  
379 para selecionarmos variáveis ambientais significativamente explicativas das  
380 variações na composição de espécies, sendo que para a riqueza de espécies e  
381 número de indivíduos utilizamos regressões múltiplas com seleção '*stepwise*  
382 *backward*' para a obtenção de variáveis ambientais ( $p < 0,05$ ) para inclusão nas  
383 análises de partição da variância. A seleção de PCNMs para a composição,  
384 riqueza de espécies e número de indivíduos foi realizada previamente (ver  
385 *Variáveis espaciais* - Apêndice S2). Para evitarmos erro do Tipo I na estimativa  
386 de explicação de cada componente (ambiental e espacial), realizamos o  
387 procedimento de seleção de variáveis '*stepwise backward*' pelo critério de duas  
388 paradas ('*two stopping criteria*' - Blanchet *et al.* 2008) através dos valores de  
389  $R^2_{aj}$  ajustados ( $R^2_{aj}$ ) e de significância ( $p \leq 0,05$ ) do modelo completo incluindo  
390 todos os preditores ambientais e espaciais. Assim, quando o valor de  $R^2_{aj}$  do  
391 submodelo incluindo as variáveis significativas foi maior que o  $R^2_{aj}$  do modelo  
392 completo, excluímos as variáveis menos significantes até que submodelo  
393 tivesse  $R^2_{aj}$  menor do que o modelo completo. Após a seleção de variáveis  
394 ambientais e espaciais, realizamos o procedimento de partição da variância da  
395 composição, riqueza de espécies e número de indivíduos utilizando a função  
396 '*varpart*' do pacote Vegan (Oksanen *et al.* 2008) no ambiente R (R  
397 Development Core Team 2011). Esta análise permitiu-nos particionar a



398 influência do conjunto total de variáveis ambientais e espaciais  $[A|E+A\cap E+E|A]$   
399 em fração exclusivamente ambiental  $[A|E]$ , exclusivamente espacial  $[E|A]$  e  
400 ambiental espacialmente estruturada ( $A\cap E$ ) sobre cada componente estrutural  
401 das metacomunidades. Testamos a significância de  $[A|E]$  e  $[E|A]$  através da  
402 função 'anova' com teste de permutação (999 permutações) implementada no  
403 pacote Vegan (Oksanen *et al.* 2008). Das porções  $[A|E]$  e  $[E|A]$  retiramos os  
404 valores de  $R^2_{aj}$ , que são estimativas sem vieses da explicação de cada  
405 componente de variação (Peres-Neto *et al.* 2006). A porção compartilhada  
406  $[A\cap E]$  - ambiente espacialmente estruturado - e a residual [Resíduo] foram  
407 obtidas por subtração: a fração compartilhada  $[A\cap E]$  é definida pela subtração  
408  $[A|E+A\cap E+E|A] - [A|E] - [E|A]$ ; e a porção não explicada [Resíduo] é definida  
409 por  $[A|E+A\cap E+E|A+Resíduo] - [A|E+A\cap E+E|A]$ . Finalmente, utilizamos  
410 regressões lineares para avaliarmos relações entre a riqueza de espécies ou  
411 número de indivíduos com as variáveis ambientais significativas, incluindo além  
412 do termo linear um termo polinomial quadrático da variável. Comparações entre  
413 modelos lineares e quadráticos foram realizadas através de Anova. A  
414 perMANOVA foi realizada no programa Multiv v.2.95 (por V.D. Pillar, disponível  
415 em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/MULTIV.html>). Todas as demais  
416 análises foram realizadas no ambiente R 2.12.2 (R Development Core Team  
417 2011).

418

## 419 RESULTADOS

420 Com um esforço de 19877 armadilhas/noite e um sucesso médio de  
421 1,67% obtivemos 306 capturas de 236 indivíduos de 17 espécies pertencentes

422 à ordem Rodentia e quatro aos Didelphimorphia. Os maiores sucessos de  
423 capturas foram registrados em grades do Planalto das Araucárias (grade (G) 1  
424 (n = 73; 10,6%) e G2 (n = 40; 6%) do CPCN Pró-Mata), seguidas de uma grade  
425 na Serra do Sudeste (G2 em Santana da Boa Vista (n = 21, 2,94%)) e outras  
426 duas do Planalto das Araucárias (G1 (n = 26; 2,9%) e G2 (n = 25; 2,3%) do  
427 Parque Estadual do Tainhas (Apêndice S3)). Não obtivemos nenhuma captura  
428 em três grades (G1 e G2 de Sant'Ana do Livramento e G2 de São Francisco de  
429 Assis). As espécies com maior número de indivíduos capturados foram  
430 *Oligoryzomys* sp. (n = 53), *Monodelphis dimidiata* (n = 27), *Oxymycterus*  
431 *nasutus* (n = 26), *Akodon montensis* (Thomas 1913, n = 25) e *Akodon*  
432 *paranaensis* (Christoff *et al.* 2000, n = 16) (Apêndice S3). As espécies mais  
433 recapturadas foram *M. dimidiata* e *A. montensis* (13 recapturas), seguidas por  
434 *Oligoryzomys* sp. e *O. nasutus* (8 recapturas cada) e *Didelphis albiventris* (Lund  
435 1840, 6 recapturas).

436 As espécies com maiores movimentos em média entre as sucessivas  
437 recapturas foram *D. albiventris* (136,6 m  $\pm$  80,45 m), *Oligoryzomys* sp. (53,15 m  
438  $\pm$  20,9 m), *M. dimidiata* (52,63 m  $\pm$  46,33 m) e *Akodon serrensis* (Thomas 1902,  
439 49,69 m  $\pm$  15 m). As espécies *M. dimidiata*, *A. serrensis*, *Akodon azarae*  
440 (Fischer 1829) e *O. nasutus* foram recapturadas apenas no campo, enquanto  
441 que *Akodon reigi* (González, Langguth & Oliveira 1998), *Delomys dorsalis*  
442 (Hensel 1872) e *Nectomys squamipes* (Brantz 1872) tiveram recapturas  
443 somente no interior florestal. Espécies recapturadas entre diferentes  
444 assembléias foram *D. albiventris*, *Oligoryzomys* sp., *A. paranaensis* e *A.*  
445 *montensis*.

446 Os resultados da avaliação da influência do ambiente e do espaço sobre  
447 a estrutura de metacomunidades diferem do esperado inicialmente apenas  
448 para o número de indivíduos. Fatores ambientais foram mais importantes do  
449 que o espaço em explicar variações nos três componentes estruturais das  
450 metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores (Fig. 2). Além disto,  
451 as respostas da riqueza de espécies e do número de indivíduos a processos  
452 ambientais e espaciais foram similares.

453 Os fatores ambientais e espaciais explicaram 26,4% da variação na  
454 composição de espécies ( $F = 2,811$ ;  $p = 0,001$ ), sendo que 73,6%  
455 permaneceram inexplicados. O conjunto de fatores ambientais (porção  $A|E$ )  
456 explicou ligeiramente uma maior variação na composição de espécies do que a  
457 porção ambiental espacialmente estruturada ( $A \cap E = 9\%$ ) e exclusivamente  
458 espacial ( $E|A$ ). O componente exclusivamente ambiental compôs 9,4% ( $F =$   
459  $4,273$ ;  $p = 0,001$ ) da variação na composição de espécies (Fig. 2), relacionado  
460 principalmente à profundidade da serapilheira (PRO;  $F = 7,912$ ;  $p = 0,001$ ), a  
461 altura de samambaias (SAM;  $F = 3,905$ ;  $p = 0,002$ ) e a faixas amostrais  
462 predominantemente em vassourais ou campos altos (VAS;  $F = 3,87$ ;  $p = 0,002$ ).  
463 A contribuição exclusivamente espacial foi de 8,4% ( $F = 5,063$ ;  $p = 0,001$ ),  
464 sendo que os PCNMs mais importantes representam variações espaciais em  
465 escalas amplas (PCNM2 (P2;  $F = 9,53$ ;  $p = 0,001$ ) e PCNM3 (P3;  $F = 7,938$ ;  $p =$   
466  $0,001$ )) e intermediárias (PCNM 8 (P8;  $F = 6,3$ ;  $p = 0,001$ )) (Fig. 3A). A relação  
467 entre a composição de espécies e as variáveis espaciais e ambientais  
468 demonstra um padrão de fraca variação na composição de espécies através do

469 gradiente campo-floresta, já que a maior parte das espécies situa-se no centro  
470 do espaço de ordenação (Fig. 3A).

471 As principais distinções composicionais parecem estar relacionadas à  
472 vassourais ou campos altos (VAS) e a banhados (BAN), com espécies  
473 predominantemente campestres como *M. dimidiata*, *O. nasutus*, *A. serrensis* e  
474 e *A. azarae* associando-se a estes ambientes (Fig. 3A). Além destas, observa-  
475 se o aumento na abundância de *A. montensis* com a profundidade da  
476 serapilheira (PRO). Com escores positivos para ambos os eixos temos  
477 aumentos nas abundâncias de *Oligoryzomys* sp. e *Akodon reigi* ligadas ao  
478 PCNM8 (P8). O aumento da abundância de *A. paranaensis* esteve relacionado  
479 ao PCNM4 (P4) e a manchas florestais grandes (MFG - > 2.000 m<sup>2</sup>), enquanto  
480 que *Didelphis albiventris* esteve relacionado à manchas florestais pequenas  
481 (MFP - < 2.000 m<sup>2</sup>) e ao aumento no número médio de troncos caídos (TRO).  
482 Finalmente, *Sooretamys angouya* (Thomas 1913) e *Oxymycterus* sp.  
483 possuem abundância relacionada com a altura de samambaias (SAM) e com a  
484 quantidade de árvores na estrutura do sub-bosque (ARV). Porém, algumas das  
485 espécies posicionadas no centro do espaço de ordenação incluem *Didelphis*  
486 *aurita*, *Dasyprocta azarae*, *Delomys dorsalis*, *Scapteromys tumidus* e  
487 *Gracilinanus microtarsus*, que possuem fraca relação com os fatores  
488 ambientais e espaciais analisados e foram pouco capturadas durante o estudo.

489 A relação entre as variáveis ambientais e espaciais com as faixas  
490 amostrais demonstra que a maioria das faixas amostrais do campo (símbolos  
491 não preenchidos (1 a 4 - Fig. 3B)) possuem escores positivos para o eixo II e  
492 negativos para o eixo I, associando-se, portanto com vassourais ou campos

493 altos e banhados. Porém, vemos uma grande variação e heterogeneidade de  
494 fatores ambientais e espaciais dentro de cada grupo de faixas, já que pontos  
495 equivalentes a faixa 1 ("interior" do campo) situam-se próximos aos pontos da  
496 faixa 8 ("interior" florestal) em algumas porções do espaço de ordenação (Fig.  
497 3B). Isto evidencia a característica de mosaico em condições ambientais nos  
498 ecótonos campo-floresta estudados, o que conseqüentemente resulta na baixa  
499 variação composicional encontrada.

500         Variações na riqueza de espécies e no número de indivíduos registrados  
501 através de ecótonos campo-floresta foram explicadas principalmente por  
502 características ambientais (Fig. 2). As variáveis ambientais e espaciais  
503 explicaram 55,8% da riqueza de espécies ( $F = 26,14$ ;  $p = 0,001$ ), sendo que  
504 44,2% permaneceram inexplicados pelos fatores ambientais e espaciais  
505 analisados. A influência exclusivamente ambiental foi de 38,7% ( $F = 21,66$ ;  $p =$   
506  $0,001$ ), atribuída principalmente a variações na altura da vegetação herbácea  
507 ( $R^2_{aj} = 0,245$ ;  $F = 39,71$ ;  $p = 5,264e-09$ ), que demonstra relação não linear com  
508 o aumento na riqueza de espécies (Fig. 4A). A profundidade da serapilheira  
509 ( $R^2_{aj} = 0,115$ ;  $F = 16,54$ ;  $p = 8,642e-05$  (Fig. 4C)), faixas amostrais  
510 predominantemente em manchas florestais pequenas ( $R^2_{aj} = 0,055$ ;  $F = 7,92$ ;  $p$   
511  $= 0,006$ ) e o número médio de troncos caídos ( $R^2_{aj} = 0,04$ ;  $F = 5,98$ ;  $p = 0,016$ )  
512 também foram importantes em explicar variações na riqueza de espécies. O  
513 espaço explica exclusivamente 14,8% da variância ( $F = 7,124$ ;  $p = 0,001$ ) e foi  
514 representado por escalas intermediárias nos PCNMs 7 ( $R^2_{aj} = 0,09$ ;  $F = 12,81$ ;  
515  $p = 0,0005$ ) e PCNM 8 ( $R^2_{aj} = 0,088$ ;  $F = 12,48$ ;  $p = 0,0006$ ). O PCNM 4 ( $R^2_{aj} =$   
516  $0,0313$ ;  $F = 4,84$ ;  $p = 0,03$ ) e o PCNM 1 ( $R^2_{aj} = 0,027$ ;  $F = 4,22$ ;  $p = 0,04$ ), que

517 representam escalas amplas, também foram importantes em explicar variações  
518 na riqueza de espécies. A porção ambiental espacialmente estruturada  
519 explicou apenas 2,3% da variância.

520 As variáveis ambientais e espaciais explicaram 51,6% ( $F = 29,55$ ;  $p =$   
521  $0,001$ ) da variância no número de indivíduos, enquanto que 48,4%  
522 permaneceram inexplicados. A maior porção de explicação foi atribuída aos  
523 fatores ambientais, que compõem 36,1% da variação neste parâmetro ( $F =$   
524  $26,82$ ;  $p = 0,001$ ). A altura de herbáceas foi o principal fator predizendo  
525 variações no número de indivíduos através do gradiente ambiental ( $R^2_{aj} =$   
526  $0,3445$ ;  $F = 63,55$ ;  $p = 1,114e-12$ ), que, assim como para a riqueza de  
527 espécies, mostra uma relação não linear com o aumento no número de  
528 indivíduos (Fig. 4B). A profundidade da serapilheira ( $R^2_{aj} = 0,0653$ ;  $F = 9,312$ ;  $p$   
529  $= 0,003$  - Fig. 4D) e faixas amostrais predominantemente em banhados ( $R^2_{aj} =$   
530  $0,062$ ;  $F = 8,847$ ;  $p = 0,0036$ ) também estão entre as variáveis mais  
531 importantes em explicar mudanças neste parâmetro.

532 Embora diferindo do esperado inicialmente, o espaço contribuiu com  
533 10,7% na explicação da variância no número de indivíduos ( $F = 6,46$ ;  $p =$   
534  $0,001$ ), enquanto que a porção ambiental estruturada espacialmente foi de  
535 4,8%. A influência espacial sobre o número de indivíduos foi semelhante à  
536 riqueza de espécies, onde dinâmicas em escala intermediária demonstradas  
537 pelos PCNMs 7 ( $R^2_{aj} = 0,0616$ ;  $F = 8,808$ ;  $p = 0,0036$ ) e 8 ( $R^2_{aj} = 0,0564$ ;  $F =$   
538  $8,108$ ;  $p = 0,0052$ ) foram majoritariamente importantes.

539

540

## 541 DISCUSSÃO

542 O estudo demonstra que variações na estrutura de metacomunidades de  
543 pequenos mamíferos não-voadores em ecótonos são causadas pela interação  
544 de processos relacionados aos requerimentos ecológicos das espécies frente à  
545 heterogeneidade ambiental e a processos espaciais em escalas intermediárias  
546 e amplas. As variáveis ambientais e espaciais avaliadas explicaram mais de 50  
547 % da variação na riqueza de espécies e número de indivíduos, sendo que  
548 valores proporcionais permaneceram inexplicados. Explicamos  
549 aproximadamente 30% das variações na composição de espécies, sendo que a  
550 porção residual compreendeu 70%, caracterizando valores similares aos  
551 registrados em outros trabalhos utilizando o método de partição da variância  
552 (Andersen *et al.* 2011; Carr *et al.* 2009). Embora de difícil interpretação, a  
553 variação não explicada pode refletir o efeito de variáveis bióticas, abióticas e  
554 estruturas espaciais não mensuradas ou muito complexas para serem descritas  
555 (Borcard *et al.* 1992).

556 Os resultados demonstram um padrão de pouca variação na  
557 composição de espécies de pequenos mamíferos não-voadores através dos  
558 ecótonos campo-floresta avaliados. Observamos que *Monodelphis dimidiata*,  
559 *Oxymycterus nasutus*, *Akodon serrensis* e *A. azarae* compõem um grupo  
560 distinto de espécies, associando-se primariamente a campos com vegetação  
561 alta, vassourais e também a áreas úmidas (banhados). Porém, a maioria das  
562 espécies florestais (excetuando-se *Oligoryzomys* sp., *Akodon reigi*, *Didelphis*  
563 *albiventris* e *Akodon paranaensis* – Fig. 3A) demonstram fraca relação com  
564 variáveis ambientais e espaciais analisadas. Este padrão pode ser causado

565 pelo baixo número de capturas de algumas destas espécies ou por  
566 evidentemente pertencerem a uma assembléia “ecotonal”, com composição  
567 transicional entre espécies de campo e floresta.

568 A influência de processos espaciais e ambientais foi evidente em todos  
569 os parâmetros estruturais das metacomunidades de pequenos mamíferos não-  
570 voadores (Cottenie 2005; Logue *et al.* 2011). A influência espacial em escalas  
571 intermediárias e amplas foi mais representativa em explicar variações na  
572 riqueza de espécies, sendo que os componentes ambiental, espacial e  
573 ambiental espacialmente estruturado contribuíram de modo similar para  
574 explicação da variação na composição de espécies (Fig. 2). Esta  
575 proporcionalidade entre os componentes mostra que condições ambientais  
576 subjacentes ao nicho não são independentes no espaço e no tempo, causando  
577 dependência espaço-temporal e autocorrelação espacial na distribuição e  
578 composição das espécies (Bahn *et al.* 2006).

579 A influência exclusivamente espacial sobre a estrutura das  
580 metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores pode ser explicada  
581 principalmente por três fatores: (i) espécies de pequenos mamíferos não-  
582 voadores geralmente possuem baixa habilidade dispersiva (Krystufek &  
583 Griffiths 2002; Real *et al.* 2003), mostrando padrões espaciais de distribuição  
584 devido a processos bióticos como a reprodução ou limitação de dispersão  
585 relacionada à seleção de micro-habitats; (ii) a diminuição na riqueza e na  
586 abundância das espécies com o distanciamento de centros de especiação e a  
587 consequente proximidade dos limites de distribuição geográfica de diversas  
588 espécies (Brown 1984; Ojeda *et al.* 2008); e (iii) por condições climáticas atuais



589 que contribuem para a expansão florestal sobre os ecossistemas campestres  
590 (Duarte *et al.* 2006b), que permitem eventos de colonização e extinção de  
591 espécies e têm o potencial de modificar o *pool* regional de espécies disponíveis  
592 (Bell 2001; Ricklefs 2008).

593 Dinâmicas climáticas de larga escala espacial e temporal, que causam  
594 mudanças vegetacionais relacionadas ao processo de expansão florestal,  
595 substituem formações campestres por vegetação lenhosa ou florestal,  
596 resultando em mudanças faunísticas pela possibilidade de invasão e  
597 colonização de espécies de outros ecossistemas (de Vivo & Carmignotto 2004;  
598 Krystufek & Griffiths 2002). Desta forma, podemos supor que a expansão  
599 florestal permita que espécies pertencendo a linhagens de distribuição  
600 predominantemente tropical, como a tribo Oryzomini (*Oligoryzomys* sp. e  
601 *Sooretamys angouya*), Didelphimorphia (*Didelphis albiventris*) e alguns  
602 Akodontini (*Akodon montensis*) prosperem e expandam suas distribuições  
603 geográficas na direção sul (Serra do Sudeste e Campanha), ocupando regiões  
604 anteriormente inadequadas ambientalmente. Isto é evidenciado por estudos  
605 demonstrando uma sub-representação da fauna de regiões temperadas no  
606 Pampa (incluindo Uruguai e sul do Brasil), como a ausência de linhagens da  
607 Província da Patagônia (Queirolo 2009), mostrando que o processo de  
608 expansão florestal pode provocar grandes mudanças faunísticas e compor uma  
609 explicação válida para as variações em escala intermediária e ampla na  
610 estrutura das metacomunidades estudadas.

611 O efeito ambiental sobre a estrutura de metacomunidades surge como  
612 reflexo de processos relacionados ao nicho das espécies, demonstrando a

613 importância de variações em requerimentos ecológicos das espécies frente à  
614 heterogeneidade ambiental (Schmid-Holmes & Drickamer 2001). Variações na  
615 riqueza e no número de indivíduos de pequenos mamíferos não-voadores em  
616 ecótonos campo-floresta foram majoritariamente explicadas pelo ambiente,  
617 com a altura da vegetação do estrato herbáceo e a profundidade da  
618 serapilheira tendo relevante importância sobre estes padrões. Vimos que  
619 mudanças composicionais estiveram relacionadas à altura de samambaias, a  
620 profundidade da serapilheira e a vassourais ou campos altos, além do aumento  
621 abrupto na riqueza de espécies e no número de indivíduos em ambientes com  
622 altura da vegetação herbácea superior a 50 cm. Parâmetros como a  
623 abundância e a riqueza de espécies são dependentes da capacidade de  
624 suporte e da heterogeneidade ambiental (Ricklefs 2008; Stevens *et al.* 2012;  
625 Williams *et al.* 2002), e nosso estudo demonstra que a integridade da  
626 vegetação herbácea e da camada de serapilheira sob o solo permitem uma  
627 maior diversidade de espécies de pequenos mamíferos não-voadores do que  
628 ambientes com vegetação baixa e com pouco acúmulo de serapilheira. De fato,  
629 variações na estrutura da vegetação e na profundidade da serapilheira são  
630 causadas pela heterogeneidade espacial na produtividade ambiental e pela  
631 intensidade de distúrbios ambientais relacionados ao pastejo por herbívoros ou  
632 a outros distúrbios (Clark & Kaufman 1991; Frank & Groffman 1998). Desta  
633 forma, atividades como queimadas ou a pecuária extensiva, que afetam  
634 diretamente na estrutura da vegetação e na camada de serapilheira depositada  
635 sob o solo (Matlack *et al.* 2001), são importantes geradores de distúrbios  
636 influenciando a estrutura das metacomunidades de pequenos mamíferos não-

637 voadores por tornarem o ambiente inadequado para algumas espécies  
638 (Monamy & Fox 2010) e por causarem um declínio na abundância, biomassa e  
639 mudanças composicionais em assembléias de pequenos mamíferos não-  
640 voadores (Jones *et al.* 2003; Pedo *et al.* 2010). Percebemos que espécies  
641 essencialmente campestres (ex. *Monodelphis dimidiata*, *Oxymycterus nasutus*,  
642 *Akodon serrensis* e *Akodon azarae*), que ocorrem em altas densidades em  
643 ambientes sem pastejo e fogo (Pedó *et al.* 2010) são negativamente  
644 influenciadas pela presença de distúrbios que afetam a estrutura do ambiente,  
645 enquanto que espécies oportunistas (ex. *Didelphis albiventris* e *Oligoryzomys*  
646 sp.) suportam ou até mesmo beneficiam-se de ambientes sujeitos a distúrbios  
647 (Pardini *et al.* 2005; Pedo *et al.* 2010). Na ausência destes distúrbios há  
648 manutenção da vegetação do estrato herbáceo e também da biomassa  
649 senescente de plantas campestres, que fornecem abrigos, locais para  
650 nidificação, conferem segurança para o deslocamento de espécies com hábito  
651 cursorial (ex. *Akodon montensis*) e fossorial (ex. *B. iheringi* e *T. nigrita*) e  
652 influenciam na aquisição de recursos (Clark & Kaufman 1991; Kaufman &  
653 Kaufman 1990; Reed *et al.* 2006). Além destes efeitos na vegetação  
654 campestre, o gado pode influenciar na estrutura do sub-bosque florestal e na  
655 cobertura do solo. Estudando a assembléia de aranhas em fragmentos  
656 florestais, Baldissera *et al.* (2012) evidenciaram que o acesso do gado à  
657 floresta em busca de refúgio ou forragem causou a simplificação da estrutura  
658 vegetacional, afetando negativamente esta assembléia. Seguindo estas  
659 evidências, se o controle ambiental é importante para a estrutura de  
660 metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores, a simplificação da

661 estrutura vegetacional através de todo o gradiente campo-floresta resulta em  
662 consequências negativas para a estrutura das metacomunidades (Pardini *et al.*  
663 2005).

664 Ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil possuem uma considerável  
665 riqueza de espécies, um provável efeito do contato entre os Campos Sulinos  
666 com a Mata Atlântica, um ecossistema extremamente diverso em espécies de  
667 pequenos mamíferos não-voadores (Caldara Junior & Leite 2007; Paresque *et*  
668 *al.* 2004). Mesmo com amostragens apenas durante poucos dias em cada  
669 localidade e com armadilhas dispostas somente no solo, o registro de 21  
670 espécies representa aproximadamente 45 % do *pool* regional de espécies, já  
671 que Christoff (2003) aponta a ocorrência de 36 espécies de roedores e Vieira &  
672 lob (2003) citam a ocorrência de 13 espécies de marsupiais para a região.  
673 Porém, devido à escassez e a pontualidade de estudos em ecótonos campo-  
674 floresta no sul do Brasil, comparações composicionais e de riqueza de  
675 espécies tornam-se difíceis. No único trabalho realizado em ecótonos campo-  
676 floresta do sul do Brasil até o momento, Pedó *et al.* (2010) registraram 14  
677 espécies, uma riqueza local consideravelmente elevada. Além disto, os  
678 padrões de dominância nas assembléias de ecótonos mostram que  
679 *Oligoryzomys* sp., *Oxymycterus nasutus*, *Monodelphis dimidiata* e *Akodon*  
680 *montensis* geralmente são as espécies mais abundantes, corroborando  
681 estudos realizados em outros ambientes no sul do Brasil (Dalmagro & Vieira  
682 2005; de Lima *et al.* 2010; Melo *et al.* 2011; Pedo *et al.* 2010).

683 O estudo almejou abordar fatores espaciais e ambientais responsáveis  
684 por variações na estrutura da metacomunidade de pequenos mamíferos não-

685 voadores. Demonstramos que dinâmicas espaciais, supostamente relacionadas  
686 à limitação da dispersão, ao distanciamento de centros de especiação e  
687 distribuição e ao processo de expansão florestal foram tão importantes quanto  
688 os requerimentos ecológicos das espécies em explicar mudanças  
689 composicionais. Evidenciamos que processos agindo em diferentes escalas  
690 podem estar influenciando conjuntamente na estruturação de  
691 metacomunidades (Carr *et al.* 2009; Logue *et al.* 2011; Rominger *et al.* 2009),  
692 fazendo com que os padrões de diversidade sejam altamente dependentes  
693 tanto de filtros ambientais locais quanto de fatores que influenciam o *pool*  
694 regional de espécies (Ricklefs 2008). Finalmente, os resultados demonstram  
695 um balanço entre o controle ambiental local e processos regionais para explicar  
696 os padrões de variação na estrutura destas metacomunidades de pequenos  
697 mamíferos não-voadores. A definição dos fatores que geram mudanças na  
698 estrutura das metacomunidades é essencial para entendermos como as  
699 atividades humanas influenciam nos padrões de diversidade, servindo como  
700 uma ferramenta para a formulação de estratégias de conservação e utilização  
701 sustentável dos recursos naturais e o adequado uso da terra.

702

## 703 AGRADECIMENTOS

704         Agradecemos aos proprietários das fazendas pela permissão de acesso  
705 às áreas de estudo. Pelas licenças de pesquisa agradecemos ao Instituto  
706 Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (autorização nº  
707 30204-1), a Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul  
708 (Projeto nº 380) e ao Comitê de Ética da Universidade Federal do Rio Grande

709 do Sul (autorização nº 21539). Ao CNPq e FAPERGS (processo 11/2185-0)  
 710 pelo fomento ao Projeto Sisbiota e a coordenação de Valério De Patta Pillar,  
 711 Raquel Cardoso Rolim e Eduardo Vélez, além do fornecimento do mapa de  
 712 localização das áreas. A CAPES pela bolsa de mestrado e ao CNPq pela bolsa  
 713 de produtividade em pesquisa (processo 306816/2010-5). Agradecemos  
 714 também Renato Bolson Dala Corte, Vinícius Bastazini, Fernanda Brum e  
 715 Larissa Gonçalves Oliveira pelas sugestões analíticas e a Fabrício Bertuol, pelo  
 716 auxílio nos procedimentos laboratoriais.

717

## 718 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 719 Andersen R., Poulin M., Borcard D., Laiho R., Laine J., Vasander H. & Tuittila E. T. (2011)  
 720 Environmental control and spatial structures in peatland vegetation. *Journal of Vegetation Science* **22**,  
 721 878-90.
- 722 Bahn V., O'Connor R. J. & Krohn W. B. (2006) Importance of spatial autocorrelation in modeling bird  
 723 distributions at a continental scale. *Ecography* **29**, 835-44.
- 724 Baldissera R., Rodrigues E. N. L. & Hartz S. M. (2012) Metacommunity Composition of Web-Spiders in  
 725 a Fragmented Neotropical Forest: Relative Importance of Environmental and Spatial Effects. *Plos One* **7**.  
 726 Barbosa L. M. (2012) Filogenia e identificação de roedores Sigmodontinae através de marcadores  
 727 moleculares: avaliação do código de barras de DNA. In: *Departamento de Genética* p. 117. Universidade  
 728 Federal do Rio Grande do Sul, Programa de pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular.
- 729 Behling H., Jeske-Pieruschka V., Schüler L. & Pillar V. D. (2009) Dinâmica dos campos no sul do Brasil  
 730 durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*. (ed  
 731 MMA) pp. 13-25, Brasília/DF.
- 732 Beisner B. E., Peres Neto P. R., Lindstrom E. S., Barnett A. & Longhi M. L. (2006) The role of  
 733 environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* **87**,  
 734 2985-91.
- 735 Bell G. (2001) Ecology - Neutral macroecology. *Science* **293**, 2413-8.
- 736 Belmaker J. & Jetz W. (2012) Regional Pools and Environmental Controls of Vertebrate Richness.  
 737 *American Naturalist* **179**, 512-23.
- 738 Blanchet F. G., Legendre P. & Borcard D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology* **89**,  
 739 2623-32.
- 740 Boldrini I. I. (2009) A flora dos Campos do Rio Grande do Sul. In: *Campos Sulinos: conservação e uso*  
 741 *sustentável da biodiversidade* (eds V. D. Pillar, S. C. Müller, Z. M. d. S. Castilhos and A. V. Á. Jacques)  
 742 p. 403. Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF.
- 743 Borcard D. & Legendre P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal  
 744 coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**, 51-68.
- 745 Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. (1992) Partialling out the spatial components of ecological  
 746 variations. *Ecology* **73**, 1045-55.
- 747 Brown J. H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American*  
 748 *Naturalist* **124**, 255-79.
- 749 Caldara Junior V. & Leite Y. L. R. (2007) Uso de habitats por pequenos mamíferos no Parque Estadual  
 750 da Fonte Grande, Vitória, Espírito Santo, Brasil. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão*, 57-77.

- 751 Carr S. C., Robertson K. M., Platt W. J. & Peet R. K. (2009) A model of geographical, environmental and  
752 regional variation in vegetation composition of pyrogenic grasslands of Florida. *Journal of Biogeography*  
753 **36**, 1600-12.
- 754 Cavender-Bares J., Kozak K. H., Fine P. V. A. & Kembel S. W. (2009) The merging of community  
755 ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* **12**, 693-715.
- 756 Chase J. M. & Myers J. A. (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic  
757 processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **366**,  
758 2351-63.
- 759 Christoff A. U. (2003) Roedores e Lagomorfos. In: *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no*  
760 *Rio Grande do Sul* (eds C. S. Fontana, G. A. Bencke & R. E. Reis) pp. 567-71. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- 761 Clark B. K. & Kaufman D. W. (1991) Effects of plant litter on foraging and nesting-behavior of prairie  
762 rodents. *Journal of Mammalogy* **72**, 502-12.
- 763 Cordeiro J. L. P. & Hasenack H. (2009) Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In: *Campos*  
764 *Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. (eds V. D. Pillar, S. C. Müller, Z. M. d. S.  
765 Castilhos & A. V. Á. Jacques) p. 403. Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF.
- 766 Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics.  
767 *Ecology Letters* **8**, 1175-82.
- 768 Dalmagro A. D. & Vieira E. M. (2005) Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of  
769 Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* **30**, 353-62.
- 770 de Bello F., Lavorel S., Lavergne S., Albert C. H., Boulangeat I., Mazel F. & Thuiller W. (2013)  
771 Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study  
772 in the French Alps. *Ecography* **36**, 393-402.
- 773 de Lima D. O., Azambuja B. O., Camilotti V. L. & Caceres N. C. (2010) Small mammal community  
774 structure and microhabitat use in the austral boundary of the Atlantic Forest, Brazil. *Zoologia* **27**.
- 775 de Vivo M. & Carmignotto A. P. (2004) Holocene vegetation change and the mammal faunas of South  
776 America and Africa. *Journal of Biogeography* **31**, 943-57.
- 777 Development Core Team R. (2011) R: A language and environment for statistical computing. R  
778 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 779 Duarte L. D. S., Dos-Santos M. M. G., Hartz S. M. & Pillar V. D. (2006a) Role of nurse plants in  
780 Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* **31**, 520-8.
- 781 Duarte L. d. S., Machado R. E., Hartz S. M. & Pillar V. D. (2006b) What saplings can tell us about forest  
782 expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* **17**.
- 783 Fox B. J. & Fox M. D. (2000) Factors determining mammal species richness on habitat islands and  
784 isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules. *Global Ecology and*  
785 *Biogeography* **9**, 19-37.
- 786 Frank D. A. & Groffman P. M. (1998) Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in  
787 grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* **79**, 2229-41.
- 788 Griffin P. C., Griffin S. C., Waroquiers C. & Mills L. S. (2005) Mortality by moonlight: predation risk  
789 and the snowshoe hare. *Behavioral Ecology* **16**, 938-44.
- 790 Griffith D. A. & Peres-Neto P. R. (2006) Spatial modeling in ecology: The flexibility of eigenfunction  
791 spatial analyses. *Ecology* **87**, 2603-13.
- 792 Harper K. A., Macdonald S. E., Burton P. J., Chen J. Q., Brososke K. D., Saunders S. C., Euskirchen E.  
793 S., Roberts D., Jaiteh M. S. & Esseen P. A. (2005) Edge influence on forest structure and composition in  
794 fragmented landscapes. *Conservation Biology* **19**.
- 795 Holyoak M., Leibold M. A., Holt R. D. & Hoopes M. F. (2005). A framework for large-scale community  
796 ecology. In: *Metacommunities: spatialdynamics and ecological communities*. (eds M. Holyoak, M. A.  
797 Leibold & R. D. Holt) pp. 1 - 31. The University of Chicago Press.
- 798 Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística I. (2004) Mapa de Biomas e de Vegetação. Ministério do  
799 Planejamento, Orçamento e Gestão, Brasília, DF.
- 800 Jones Z. F., Bock C. E. & Bock J. H. (2003) Rodent communities in a grazed and ungrazed Arizona  
801 grassland, and a model of habitat relationships among rodents in southwestern grass/shrublands.  
802 *American Midland Naturalist* **149**, 384-94.
- 803 Kaufman D. W. & Kaufman G. A. (1990) Influence of plant litter on patch use by foraging *Peromyscus*  
804 *maniculatus* and *Reithrodontomys megalotis*. *American Midland Naturalist* **124**, 195-8.
- 805 Kingston S. R. & Morris D. W. (2000) Voles looking for an edge: habitat selection across forest ecotones.  
806 *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **78**, 2174-83.
- 807 Krystufek B. & Griffiths H. I. (2002) Species richness and rarity in European rodents. *Ecography* **25**,  
808 120-8.

- 809 Kuinchtner A. & Buriol G. A. (2001) Clima do Estado do Rio Grande do Sul segundo a classificação  
810 climática de Köppen e Thornthwaite. *Disciplinarum Scientia - Série: Ciências Exatas* **2**, 171-82.
- 811 Legendre P., Borcard D. & Peres-Neto P. R. (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial  
812 variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**, 435-50.
- 813 Legendre P. & Gallagher E. D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species  
814 data. *Oecologia* **129**, 271-80.
- 815 Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin  
816 J. B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework  
817 for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601-13.
- 818 Logue J. B., Mouquet N., Peter H., Hillebrand H. & Metacommunity Working G. (2011) Empirical  
819 approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*  
820 **26**, 482-91.
- 821 Mangini P. R. & Nicola P. A. (2003) Captura e marcação de animais silvestres. In: *Métodos de estudos*  
822 *em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre* (eds L. Cullen Jr., R. Rudran & C. Valladares-  
823 Padua ) pp. 91-124. Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, Editora da Universidade Federal do  
824 Paraná.
- 825 Matlack R. S., Kaufman D. W. & Kaufman G. A. (2001) Influence of grazing by bison and cattle on deer  
826 mice in burned tallgrass prairie. *American Midland Naturalist* **146**, 361-8.
- 827 Melo G. L., Sponchiado J., Machado A. F. & Caceres N. C. (2011) Small-mammal community structure  
828 in a South American deciduous Atlantic Forest. *Community Ecology* **12**.
- 829 Monamy V. & Fox B. J. (2010) Responses of two species of heathland rodents to habitat manipulation:  
830 Vegetation density thresholds and the habitat accommodation model. *Austral Ecology* **35**, 334-47.
- 831 Murcia C. (1995) Edge effects in fragmented forests - implications for conservation. *Trends in Ecology &*  
832 *Evolution* **10**, 58-62.
- 833 Nimer E. (1979) Um modelo metodológico de classificação de climas. *Revista Brasileira de Geografia*  
834 **41**, 59-89.
- 835 Ojeda R. A., Barquez R. M., Stadler J. & Brandl R. (2008) Decline of mammal species diversity along the  
836 Yungas forest of Argentina. *Biotropica* **40**, 515-21.
- 837 Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson G. L., Solymos P. M. H. S. & Wagner H. (2008)  
838 vegan: Community Ecology Package version 1.15-1. Available at <http://cran.r-project.org/>.
- 839 Oliveira J. M. & Pillar V. D. (2004) Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest  
840 between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* **5**, 197-202.
- 841 Pardini R., de Souza S. M., Braga-Neto R. & Metzger J. P. (2005) The role of forest structure, fragment  
842 size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape.  
843 *Biological Conservation* **124**, 253-66.
- 844 Paresque R., Souza W. P., Mendes S. L. & Fagundes V. (2004) *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão*, 5-33.
- 845 Pedo E., de Freitas T. R. O. & Hartz S. M. (2010) The influence of fire and livestock grazing on the  
846 assemblage of non-flying small mammals in grassland-Araucaria Forest ecotones, southern Brazil.  
847 *Zoologia* **27**, 533-40.
- 848 Peres-Neto P. R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006) Variation partitioning of species data  
849 matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology* **87**, 2614-25.
- 850 Queirolo D. (2009) Diversidade e padrões de distribuição de mamíferos dos Pampas do Uruguai e Brasil.  
851 In: *Instituto de Biociências* p. 321. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- 852 Rangel T. F., Diniz-Filho J. A. F. & Bini L. M. (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial  
853 Analysis in Macroecology. *Ecography* **33**, 46-50.
- 854 Real R., Barbosa A. M., Porras D., Kin M. S., Marquez A. L., Guerrero J. C., Palomo L. J., Justo E. R. &  
855 Vargas J. M. (2003) Relative importance of environment, human activity and spatial situation in  
856 determining the distribution of terrestrial mammal diversity in Argentina. *Journal of Biogeography* **30**,  
857 939-47.
- 858 Reed A. W., Kaufman G. A. & Kaufman D. W. (2006) Effect of plant litter on seed predation in three  
859 prairie types. *American Midland Naturalist* **155**, 278-85.
- 860 Ricklefs R. E. (1987) Community diversity - relative roles of local and regional processes. *Science* **235**,  
861 167-71.
- 862 Ricklefs R. E. (2008) Disintegration of the Ecological Community. *American Naturalist* **172**, 741-50.
- 863 Ries L., Fletcher R. J., Battin J. & Sisk T. D. (2004) Ecological responses to habitat edges: Mechanisms,  
864 models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **35**.



- 865 Rodriguez J., Hortal J. & Nieto M. (2006) An evaluation of the influence of environment and  
866 biogeography on community structure: the case of Holarctic mammals. *Journal of Biogeography* **33**, 291-  
867 303.
- 868 Rominger A. J., Miller T. E. X. & Collins S. L. (2009) Relative contributions of neutral and niche-based  
869 processes to the structure of a desert grassland grasshopper community. *Oecologia* **161**, 791-800.
- 870 Schmid-Holmes S. & Drickamer L. C. (2001) Impact of forest patch characteristics on small mammal  
871 communities: a multivariate approach. *Biological Conservation* **99**, 293-305.
- 872 Shapiro S. S. & Wilk M. B. (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). pp.  
873 591-&.
- 874 Stevens R. D., Gavilanez M. M., Tello J. S. & Ray D. A. (2012) Phylogenetic structure illuminates the  
875 mechanistic role of environmental heterogeneity in community organization. *Journal of Animal Ecology*  
876 **81**, 455-62.
- 877 Strayer D. L., Power M. E., Fagan W. F., Pickett S. T. A. & Belnap J. (2003) A classification of  
878 ecological boundaries. *Bioscience* **53**.
- 879 Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M. & Kumar S. (2011) MEGA5: Molecular  
880 Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum  
881 Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* **28**, 2731-9.
- 882 Vieira E. & Iob G. (2003) Marsupiais. In: *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande*  
883 *do Sul* (eds C. S. Fontana, G. A. Bencke & R. E. Reis) pp. 481-6. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- 884 Williams S. E., Marsh H. & Winter J. (2002) Spatial scale, species diversity, and habitat structure: Small  
885 mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* **83**, 1317-29.
- 886 Wilson J. W., Stirnemann R. L., Shaikh Z. S. & Scantlebury M. (2010) The response of small mammals  
887 to natural and human-altered edges associated with Afromontane forests of South Africa. *Forest Ecology*  
888 *and Management* **259**.

889

## 890 INFORMAÇÕES DE SUPORTE:

891 Informações adicionais podem ser encontradas na versão online deste artigo:

892 Apêndice S1: Figura esquemática da grade amostral utilizada, onde os círculos  
893 preenchidos representam os pontos de captura. Do lado esquerdo e acima  
894 estão representados os nomes atribuídos para as faixas (F) e pontos (A)  
895 respectivamente. Do lado direito estão demonstradas as distância entre faixas  
896 e o comprimento da grade. Abaixo são representadas a distância entre pontos  
897 e a largura da grade de amostragem. A linha no centro representa a borda  
898 florestal.

899 Apêndice S2: Figura esquemática mostrando o procedimento de seleção de  
900 variáveis ambientais e espaciais (PCNMs) para utilização em análises de  
901 partição da variância da influência da porção ambiental (A|E), espacial (E|A) e  
902 ambiental espacialmente estruturada ( $A \cap E$ ) sobre a riqueza de espécies,  
903 número de indivíduos (abundância total) e abundância de cada espécie de

904 pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do  
905 Brasil. F = faixa amostral. PCNMS = Coordenadas Principais de uma Matriz de  
906 Vizinhaça.

907 Apêndice S3: Aspectos estruturais das assembléias de espécies de pequenos  
908 mamíferos não-voadores capturadas em ecótonos campo-floresta do Sul do  
909 Brasil na primavera e verão de 2011, 2012 e 2013. G = grade de amostragem.

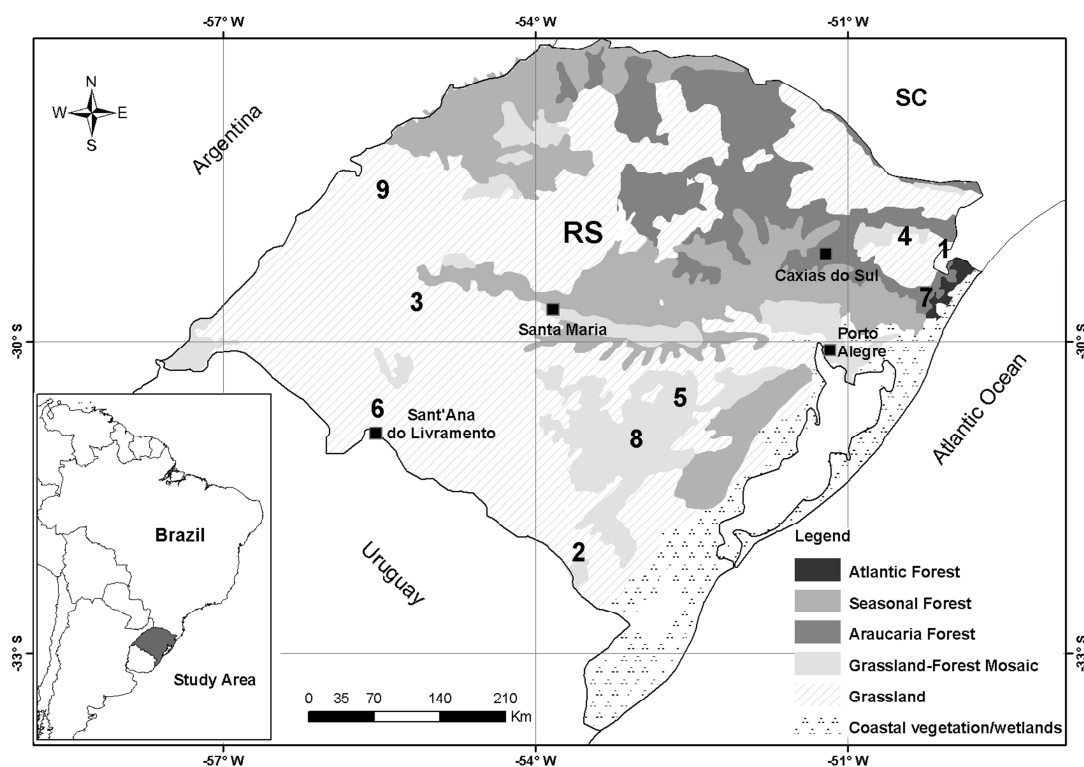


Figura 1: Mapa das fitofisionomias dominantes segundo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2004) e localização das áreas de amostragem de pequenos mamíferos não-voadores (UPs). Números equivalem às áreas amostradas e ao rodízio temporal empregado: 1 – Parque Nacional dos Aparados da Serra (out/nov.2011); 2 – Herval (jan.2012); 3 – São Francisco de Assis (fev.2012); 4 – Parque Estadual do Tainhas (fev/mar.2012); 5 – Encruzilhada do Sul (mar.2012); 6 – Sant’Ana do Livramento (abril.2012); 7 – Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (set.2012); 8 – Santana da Boa Vista (dez.2012); 9 – Santo Antônio das Missões (fev.2013). Números 1, 4 e 7 são áreas localizadas no Planalto das Araucárias. Números 2, 5 e 8 na Serra do Sudeste e 3, 6 e 9 na região da Campanha.

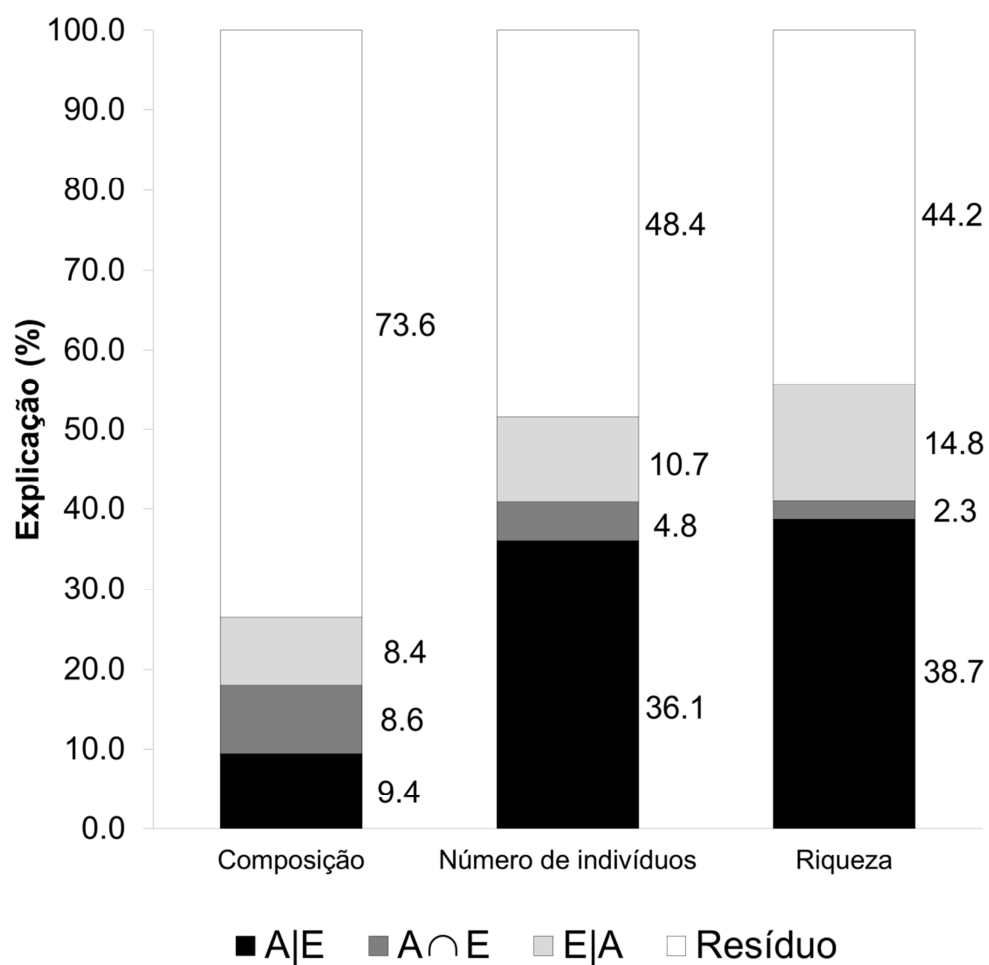


Figura 2: Influência do ambiente ( $A|E$ ), espaço ( $E|A$ ) e porção do ambiente estruturado no espaço ( $A \cap E$ ) sobre a composição, número de indivíduos e riqueza de espécies de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta do sul do Brasil.

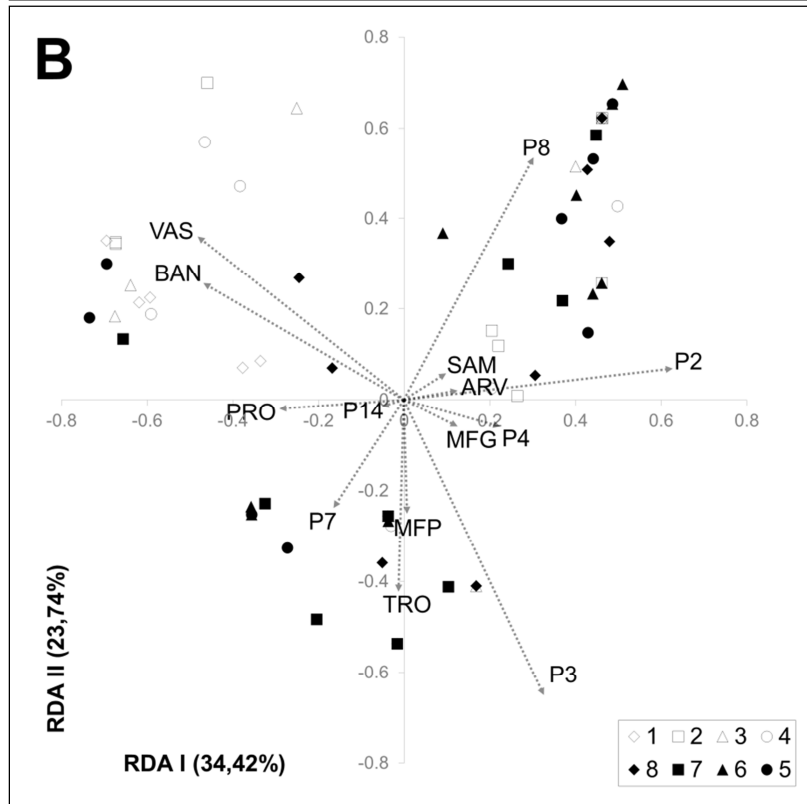
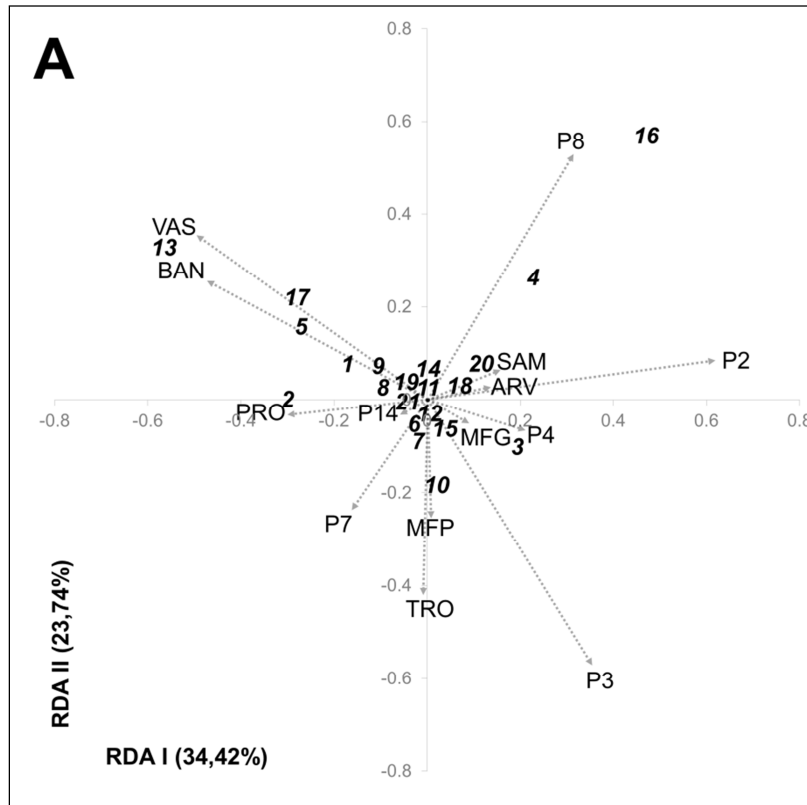


Figura 3: Biplots da Análise de Redundância Canônica demonstrando as relações das espécies de pequenos mamíferos não-voadores com variáveis ambientais e espaciais (A) e destas com as faixas amostrais (B) em ecótonos campo-floresta do sul do Brasil. São demonstrados os nomes dos eixos e a porcentagem de explicação. Legenda: Números atribuídos as espécies: 1: *Akodon azarae*; 2: *Akodon montensis*; 3: *Akodon paranaensis*; 4: *Akodon reigi*; 5: *Akodon serrensis*; 6: *Brucapattersonius iheringi*; 7: *Dasyprocta azarae*; 8: *Delomys dorsalis*; 9: *Deltamys* sp.; 10: *Didelphis albiventris*; 11: *Didelphis aurita*; 12: *Gracilinanus microtarsus*; 13: *Monodelphis dimidiata*; 14: *Necomys lasiurus* ; 15: *Nectomys squamipes*; 16: *Oligoryzomys* sp.; 17: *Oxymycterus nasutus*; 18: *Oxymycterus* aff. *judex*; 19: *Scapteromys tumidus*; 20: *Sooretamys angouya*; 21: *Thaptomys nigrita*. Siglas das variáveis ambientais e espaciais: PRO: profundidade de serapilheira (cm); VAS: faixas amostrais em campo alto/vassourais; BAN: faixas amostrais em banhados; P equivalem aos PCNMs.

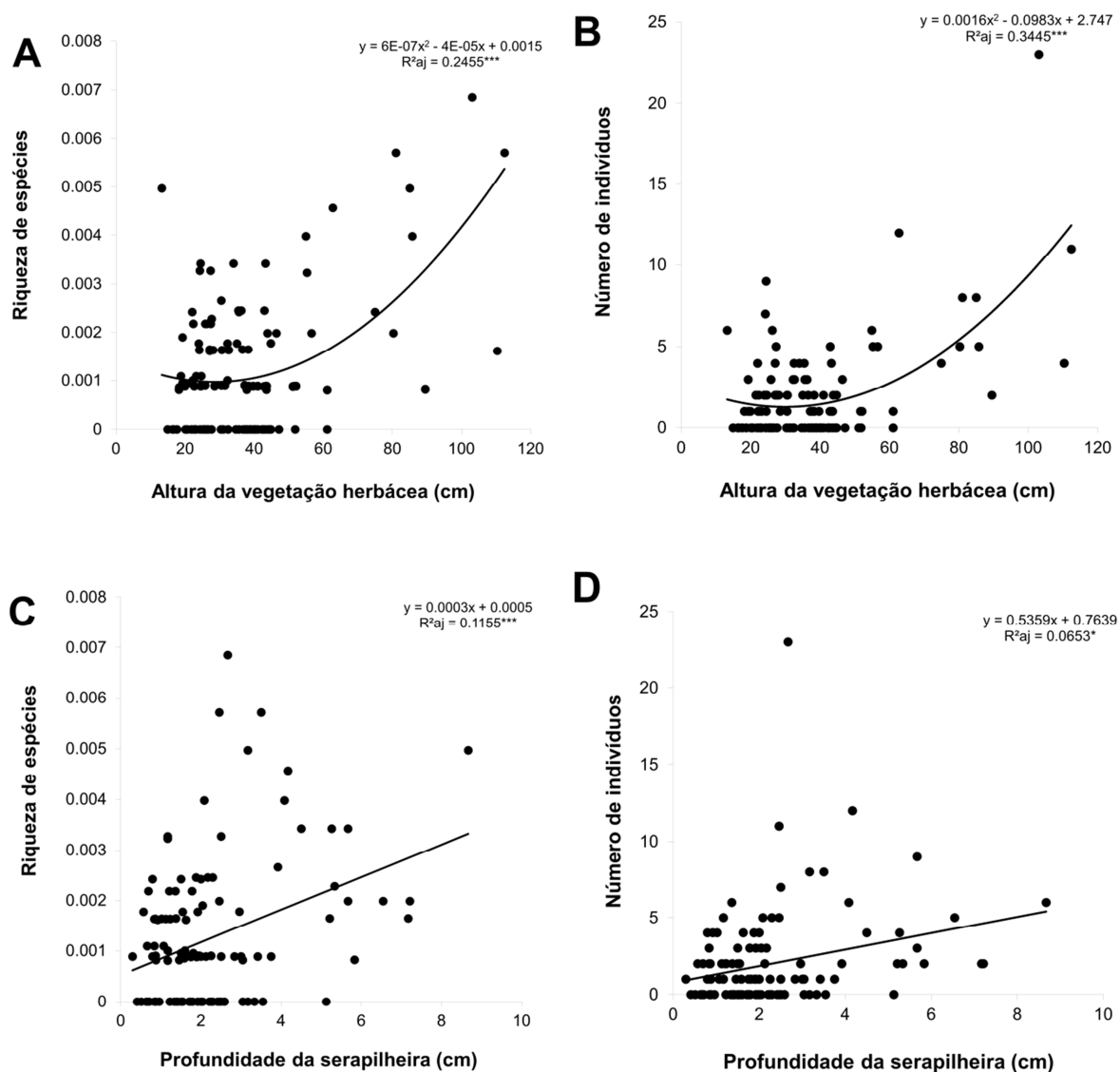


Figura 4: Regressões polinomiais entre riqueza de espécies e número de indivíduos com a altura da vegetação herbácea (A e B) e regressões lineares entre riqueza de espécies e o número de indivíduos com a profundidade da serapilheira (cm – C e D). Na porção superior de cada gráfico mostramos a equação, os valores de  $R^2$  ajustado ( $R^2_{aj}$ ) da regressão e a significância do modelo (\*:  $p \leq 0,05$ ; \*\*\*:  $p \leq 0,001$ ).



## CAPÍTULO II

Estruturação filogenética e funcional de assembléias de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta em diferentes escalas: coocorrência e processos de organização<sup>3</sup>.

André Luís Luza<sup>1</sup>, Gislene Lopes Gonçalves<sup>2</sup>, Sandra Maria Hartz<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Programa de Pós Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 91501-970 - Porto Alegre - Rio Grande do Sul, Brasil (Email: luza.andre@gmail.com, Fone: (051) 3316.6771, Fax: (051) 3316.6936).

<sup>2</sup> Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av Bento Gonçalves 9500, CEP: 91501-970, Porto Alegre - Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> O manuscrito será submetido ao periódico *Journal of Animal Ecology*.



## RESUMO

(1) Dependendo da escala de estudo, há uma mudança na importância relativa de processos ambientais ou das interações ecológicas como forças estruturadoras das comunidades. Espera-se que em escala local, variações na heterogeneidade ambiental e na importância das interações ecológicas influenciem nos padrões de estruturação filogenética e funcional das assembléias, enquanto que filtros ambientais geralmente são evocados como responsáveis pelos padrões observados em escalas amplas.

(2) As assembléias de pequenos mamíferos não-voadores neotropicais (ordens Rodentia e Didelphimorphia) caracterizam-se pela coocorrência de espécies com alta semelhança ecológica quando levamos em conta os atributos e as relações filogenéticas, tornando interessante definirmos os mecanismos que permitem a coexistência e distribuição dos táxons em diferentes escalas.

(3) Distribuimos as amostragens de pequenos mamíferos não-voadores em ecótonos campo-floresta em três regiões no sul do Brasil e utilizamos armadilhas *Sherman* e *Tomahawk* para a captura de indivíduos. Utilizamos sequências de DNA para montagem da filogenia e tomamos atributos funcionais indicadores das semelhanças ecológicas entre espécies e indivíduos. Posteriormente, aplicamos os índices de Diversidade Filogenética e Funcional, Distância Filogenética e Funcional Média e Distância Filogenética e Funcional Média entre Táxons Mais Próximos como descritores da estrutura funcional e filogenética das assembléias em escala de hábitat, paisagem e região.

(4) Em escala de hábitat os resultados apontam agrupamento filogenético e funcional no campo e na borda florestal, acusando uma maior coexistência de espécies ecologicamente semelhantes do que o esperado para comunidades aleatórias. No entanto, observamos um padrão de repulsão na distribuição dos atributos dos indivíduos e nas relações filogenéticas entre espécies no interior florestal, demonstrando que organismos ecologicamente similares coocorrem menos do que o esperado nesta porção do gradiente. Em escala de paisagem e região, as assembléias mostraram majoritariamente agrupamento filogenético e funcional.

5) Nossos resultados destacam e reforçam a hipótese de que filtros ambientais são os processos de organização predominantes em escala de paisagem e região, provavelmente relacionados à variações climáticas. Porém, filtros ambientais também foram importantes em explicar os padrões de coexistência em escala de hábitat, caracterizando a importância das tolerâncias ecológicas das espécies frente a distúrbios ambientais em assembléias do campo e da borda. Não obstante, a diferenciação de nicho pode ter causado o padrão de repulsão encontrado no interior florestal onde não há a ação de filtros ambientais severos. Desta forma, concluímos que pequenos mamíferos não-voadores geralmente coocorrem mais do que o esperado ao acaso nas escalas avaliadas devido a filtragem regional de táxons com adaptações e tolerâncias ecológicas que permitem sua ocorrência nas comunidades locais.

**PALAVRAS CHAVE:** Coexistência, Didelphimorphia, filtros ambientais, gradiente ambiental, limitação da similaridade, mamíferos, regras de montagem, Rodentia.

## ABSTRACT

(1) According to the study's scale, the relative role of environmental filtering or similarity limitation in the organization of species assemblages vary. On a local scale, the importance of both environmental heterogeneity and ecological interactions influence patterns of phylogenetic and functional structure and coexistence, while at large scales usually environmental filtering are responsible for patterns of coexistence.

(2) The assemblages of neotropical non-flying small mammals (Rodentia and Didelphimorphia orders) present species with high ecological similarity due to functional traits and phylogenetic similarities, making this an interesting case to define mechanisms of coexistence of these taxa at different scales.

(3) The sampling of non-flying small mammals was distributed in three phytophysiological regions in southern Brazil, using Sherman and Tomahawk traps. We used DNA sequences to infer phylogenetic relationships and functional traits as indicators of ecological similarity among species and individuals. Subsequently, we applied indexes of Phylogenetic and Functional Diversity, Mean Functional and Phylogenetic Distance and Mean Phylogenetic and Functional Distance between Nearest Neighbors to evaluate functional and phylogenetic structure patterns in habitat, landscape and regional scales.

(4) The results indicate phylogenetic and functional clustering mainly in the grassland and in the edge, indicating the coexistence of ecologically similar species. In forest interior, the repulsion on functional traits and phylogenetic relationship distribution shows that ecologically similar species coexist less than expected by chance. In the

landscape and regional scales, assemblies showed mainly phylogenetic and functional clustering.

5) Our results highlight and reinforce the hypothesis of environmental filters as main assembly rule on a regional and landscape scales, probably caused by climatic constraints. However, environmental filters had influence in coexistence patterns at habitat scale, showing the importance of organism's ecological tolerances front to environmental disturbances, Notwithstanding, niche differentiation can explain the phylogenetic and functional repulsion in forest interior due to absence of severe environmental filters. Finally, we conclude that non-flying small mammals generally presents coexistence greater than expected by chance on the evaluated scales due to regional filtering of taxa well adapted and holding ecological tolerances that enable their coexistence in local communities.

KEYWORDS: Assembly rules, coexistence, Didelphimorphia, environmental filters, environmental gradient, mammals, Rodentia, similarity limitation.

## INTRODUÇÃO

A definição dos processos que levam a organização das comunidades tem ganhado ênfase recentemente (Kraft *et al.* 2007; Ulrich *et al.* 2012). Isto deve-se aos avanços em técnicas moleculares e analíticas que permitem-nos reconstruir as relações ecológicas e evolutivas entre espécies de modo simplificado e resolvido (Webb *et al.* 2002; Brown 2012). A possibilidade de combinar os atributos funcionais e as relações filogenéticas em estudos de biodiversidade servem como ponto de

partida para a formulação de hipóteses sobre a importância de processos ecológicos, históricos e biogeográficos influenciando a organização das comunidades (Cavender-Bares *et al.* 2009; Pavoine & Bonsall 2011).

Como as espécies e suas adaptações ao ambiente não são independentes na história evolutiva dos clados, táxons filogeneticamente relacionadas tendem a compartilhar tanto atributos morfológicos quanto requerimentos ecológicos (Webb *et al.* 2002). Esta conservação de um estado ancestral pode restringir a ocupação das linhagens a determinados habitats (Duarte 2011) ou provocar forte competição devido à sobreposição de nicho entre espécies relacionadas filogeneticamente (Cavender-Bares *et al.* 2009). Assim, os padrões de coexistência em comunidades baseados na semelhança funcional e filogenética refletem diferentes forças estruturadoras, comumente atribuídas a processos determinísticos como os filtros ambientais e às interações ecológicas (Diamond 1975; Keddy 1992; Webb *et al.* 2002) ou estocásticos e independentes das relações filogenéticas e funcionais entre os organismos (Hubbell 2006). No arcabouço teórico apresentado por Webb *et al.* (2002), filtros ambientais agindo sobre atributos conservados na história evolutiva dos clados geram comunidades agrupadas filogeneticamente e funcionalmente, fazendo com que os organismos coexistindo em comunidades sejam mais relacionadas ecologicamente do que o esperado para comunidades aleatórias, caracterizando um padrão de conservação filogenética de nicho (Webb *et al.* 2002; Kraft *et al.* 2007; Hardy 2008; Cianciaruso *et al.* 2012). Não obstante, com a competição agindo sobre atributos conservados na filogenia espera-se um padrão de repulsão filogenética e funcional, um reflexo de interações ecológicas que

causam limitação da similaridade (Diamond 1975; Kelt, Taper & Meserve 1995; Webb *et al.* 2002). Sob uma perspectiva de atributos convergentes através da filogenia (ausência de sinal filogenético) e a ação de filtros ambientais, esperar-se um padrão de agrupamento funcional e repulsão filogenética onde espécies não aparentadas tendem a compartilhar atributos que permitem sua permanência em determinado ambiente (Keddy 1992; Webb *et al.* 2002; Pavoine & Bonsall 2011). Já a competição agindo sobre atributos que convergem filogeneticamente dificulta qualquer predição sobre os processos estruturadores das comunidades (Webb *et al.* 2002). Finalmente, se a organização da comunidade não é influenciada pelo parentesco entre espécies ou pela similaridade funcional – padrão de estruturação não difere do esperado para comunidades aleatórias - eventos de dispersão e a equivalência ecológica são evocados como processos importantes na estruturação das comunidades (Helmus *et al.* 2007) - uma visão crítica sobre estruturação neutra e aleatória pode ser encontrada em Kembel (2009).

Em estudos sobre os padrões de coexistência é interessante a aplicação de uma abordagem multiescalar, pois a importância dos diferentes processos de organização varia de maneira dependente da escala (Gomez *et al.* 2010). Por isso, mudanças na estrutura funcional e filogenética em escala local permite-nos identificar os fatores que causam a exclusão competitiva ou que facilitam a coexistência de espécies ecologicamente similares (Lovette & Hochachka 2006). Já em escalas amplas as variações estruturais contribuem para a determinação dos processos biogeográficos e históricos que restringem o *pool* regional de espécies (Lovette & Hochachka 2006; Cavender-Bares *et al.* 2009). Desta forma, a estrutura

filogenética e funcional das assembléias em diferentes escalas permite-nos definir a importância de fatores ecológicos e históricos mediando a coexistência das espécies em comunidades (Graham *et al.* 2009; Gomez *et al.* 2010).

Para ampliarmos a escala de avaliação e inferirmos sobre os processos estruturando as assembléias de espécies, distribuímos as amostragens de pequenos mamíferos não-voadores em diferentes regiões fitofisionômicas no Sul do Brasil. Nestas assembléias de pequenos mamíferos não-voadores Neotropicais coocorrem frequentemente diversas espécies das ordens Rodentia e Didelphimorphia, cujos membros potencialmente interagem devido a diversas afinidades ecológicas (Cooper, Rodriguez & Purvis 2008). Adicionalmente, diversos congêneros coexistem frequentemente em simpatria (e.g. *Akodon* spp. em Pedó, de Freitas & Hartz 2010), tornando fundamental a compreensão dos mecanismos que permitem a coocorrência de pequenos mamíferos não-voadores em gradientes ambientais. Trabalhos prévios demonstram que as espécies tendem a coexistir mais do que o esperado em ambientes mais heterogêneos, enquanto que o padrão se inverte em ambientes menos heterogêneos (Stevens *et al.* 2012). Além disto, evidências apontam para uma tendência à repulsão filogenética em assembléias de mamíferos, causada por interações competitivas que previnem que espécies semelhantes ecologicamente coocorram (Gotelli & McCabe 2002; Cooper, Rodriguez & Purvis 2008). Porém, nenhum destes trabalhos avaliou os padrões de organização através de gradientes ambientais como ecótonos campo-floresta. Esta avaliação é importante, já que a composição de espécies e o estado dos atributos tendem a mudar através do gradiente ambiental, um reflexo de diferenças em forças

seletivas ou em requerimentos ecológicos dos organismos, levando a padrões distintos de estruturação filogenética e funcional (Violle *et al.* 2007; Violle *et al.* 2012; Wilson *et al.* 2010). Ademais, a avaliação dos atributos de cada indivíduo através do gradiente ambiental pode refletir padrões distintos de diversidade funcional devido a variações no estado dos atributos dos indivíduos, fornecendo importantes informações sobre os padrões de organização das comunidades em um nível independente da identidade da espécie (Cianciaruso *et al.* 2009). Desta forma, ecótonos campo-floresta tornam-se gradientes ambientais adequados para o teste de hipóteses relacionadas às variações nos padrões de coexistência de organismos integrando abordagens em níveis intraespecíficos e interespecíficos.

Deste modo, o principal objetivo do estudo foi avaliar em diferentes escalas os padrões de coexistência de pequenos mamíferos não-voadores baseados na estrutura filogenética e funcional das assembléias. Especificamente, perguntamos se as referidas assembléias são deterministicamente estruturadas através da avaliação da distribuição dos atributos e das relações filogenéticas nas escalas de hábitat, paisagem e região.

Na escala de hábitat supomos inicialmente uma variação nos processos de estruturação das assembléias através do gradiente campo-floresta. No campo esperamos um padrão de agrupamento filogenético e funcional, enquanto que na borda e na floresta esperamos o padrão contrário (repulsão). O campo é um ambiente com alta densidade vegetacional e heterogeneidade horizontal no estrato herbáceo. Porém é menos heterogêneo verticalmente do que a floresta e possui maior suscetibilidade a distúrbios ambientais (ex. efeitos do gado ou de queimadas),



fazendo com que os filtros ambientais selecionem organismos com tolerâncias ecológicas similares neste ambiente. Na floresta esperamos um padrão de baixa similaridade ecológica (repulsão filogenética e funcional) devido a diferenciação de nicho gerada pelas interações ecológicas, à alta heterogeneidade vertical da vegetação e a ausência de filtros ambientais severos. Em escalas intermediárias e amplas (paisagem e região respectivamente) esperamos assembléias agrupadas quanto à estrutura filogenética e funcional pelo aumento da heterogeneidade ambiental com o aumento da escala e pela ação de filtros ambientais.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado em ecótonos campo-floresta de diferentes fisionomias vegetacionais do sul do Brasil onde o processo de expansão florestal sobre os ecossistemas campestres é evidente. Este é um processo natural de sucessão ecológica destes ambientes e é causado por mudanças climáticas de larga escala temporal e espacial (Oliveira & Pillar 2004; Behling *et al.* 2009), sendo visualizado principalmente pela presença de plantas-berçário (*nurse plants*) ou de manchas florestais estabelecidas no campo (Duarte *et al.* 2006) (Fig. 1). O estudo contemplou ecótonos entre Campos de Altitude e Floresta Ombrófila Mista no Planalto das Araucárias e um mosaico entre Campos Graminosos e Arbustivos com Floresta Estacional Semidecidual na Serra do Sudeste (Boldrini 2009; Cordeiro & Hasenack 2009). Na Campanha, existem Florestas Subtropicais de Interior ou Florestas Estacionais Deciduais formando ecótonos com Campos de Areais ou de Barba-de-

bode (*Aristida jubata*), além de Campos de Solos Rasos com Floresta Estacional Decidual (Boldrini 2009; Cordeiro & Hasenack 2009). O clima da região de estudo é temperado, sendo que o tipo climático Cfa é encontrado na região do Planalto das Araucárias e porções mais elevadas da Serra do Sudeste, enquanto que o restante da região é enquadrado como Cfb na escala de Köppen (Nimer 1979; Kuinchtner & Buriol 2001).

#### *Amostragem de pequenos mamíferos não-voadores*

Em cada região foram demarcadas três unidades de paisagem (UP) de dimensões 2 x 2 km. A distância média entre UPs foi de  $326,48 \pm 153,28$  km, sendo que a distância máxima foi de 552,89 km (entre pontos 1 e 6, Fig. 1) e a mínima de 36 km (entre pontos 1 e 4, Fig. 1). Inseridas na UP, delimitamos duas grades distanciadas entre si 1 km com dimensões de 140 x 140 m, onde ocorreram as amostragens de pequenos mamíferos não-voadores.

Cada grade amostral possuía oito faixas amostrais distanciadas entre si 20 m dispostas paralelamente à borda florestal, que foram utilizadas como nossas unidades amostrais básicas (Apêndice S1). As faixas possuíam oito pontos de captura distanciados 20 m entre si contendo uma armadilha de alumínio *Sherman* (25 x 8 x 9 cm) e uma armadilha de aço galvanizado *Tomahawk* (45 x 17,5 x 15 cm) dispostas no solo, distanciadas entre si ca. 0,5 m e com as aberturas posicionadas em direções opostas. As armadilhas foram iscadas com mistura de banana, amendoim, sardinha, óleo de fígado de bacalhau, essência de baunilha e farinha de milho.

As amostragens ocorreram nos meses de outubro e novembro de 2011, janeiro a abril de 2012, setembro e dezembro de 2012 e fevereiro de 2013, sempre evitando períodos de lua cheia para minimizar o efeito do aumento da luminosidade e da predação durante a noite (Griffin *et al.* 2005). Os pequenos mamíferos não-voadores foram amostrados durante cinco dias em cada grade. As armadilhas foram revisadas pela manhã e pela tarde, totalizando um esforço de amostragem total de 1280 armadilhas/grade. A revisão na tarde objetivou capturar espécies ativas durante o dia, evitar mortalidade de animais e aumentar o esforço efetivo, já que muitas armadilhas desarmam ou ficam sem isca pela atividade diurna de insetos, aves, répteis e outros mamíferos.

Os indivíduos capturados foram identificados previamente com base em caracteres morfológicos externos e registrados então o número de indivíduos, o período de captura (dia ou noite), peso (gramas), condição reprodutiva (adulto ou jovem), sexo, atributos morfológicos (cm) - comprimento da cauda, comprimento do corpo, pata posterior com unha e sem unha e orelha - e movimentos entre estações de captura (m). Todos os animais foram marcados e liberados no mesmo ponto onde ocorreu a captura. Para a marcação e recaptura dos animais, utilizamos um sistema modificado da *Mossa australiana* (Mangini & Nicola 2003). Os animais foram marcados com pequenos cortes no pavilhão auditivo, sendo estes no lado esquerdo para indivíduos capturados no campo (pontos nas faixas um, dois, três e quatro) e no lado direito em animais capturados na floresta (pontos nas faixas cinco, seis, sete e oito). Este método de marcação e recaptura propiciou o registro de deslocamentos dos indivíduos através do gradiente ambiental e a coleta de tecido para identificação

molecular utilizando o gene mitocondrial *Citocromo b*. Devido à coexistência de espécies crípticas aliada com a escassez de trabalhos em ecótonos campo-floresta no sul do Brasil, foi necessária a coleta de alguns indivíduos-testemunho cuja identificação baseada em caracteres externos não foi possível. Os indivíduos coletados foram depositados na coleção de mamíferos do Museu de Ciências Naturais da Universidade Luterana do Brasil. Todos os estes procedimentos foram devidamente aprovados pelo Comitê de Ética da Universidade do Rio Grande do Sul, pela Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul e pelo Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (IBAMA).

#### *Filogenia de pequenos mamíferos não-voadores*

Para avaliar as relações evolutivas entre espécies das assembléias de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos e inferir processos de organização, primeiramente montamos uma filogenia baseada em sequências genéticas. O DNA genômico total foi extraído pelo método de CTAB (adaptado de Doyle & Doyle (1987)) a partir de tecidos armazenados em álcool 96 % e mantidos ao longo do estudo em freezer a – 60°C. O gene mitocondrial *Citocromo-b* (*cit-b*) foi amplificado através de Reação em Cadeia da Polimerase (*polymerase chain reaction* [PCR]), utilizando os primers MVZ 05 e MVZ26. Optou-se pelo *cit-b* ao invés do marcador barcode universal *Citocromo Oxidase Subunidade c* (COI), pois o *cit-b* possui melhor resolução para identificação de determinados gêneros de roedores (Barbosa 2012). Os produtos de PCR foram purificados utilizando as enzimas Exonuclease I e Fosfatase Alcalina de *Penaeus* sp., e então sequenciados através da química

BigDye (*Applied Biosystems*) em um sequenciador ABI no laboratório Macrogen (República da Coréia). As sequências foram verificadas no programa *Chromas Lite* v2.1 (Technelysium) e alinhadas pelo algoritmo *Clustal W* no programa MEGA v5.1 (Tamura *et al.* 2011). Comparamos posteriormente as sequências com amostras referência de espécies de pequenos mamíferos ocorrentes do sul do Brasil depositadas no banco genético do laboratório de Citogenética e Evolução da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Adicionalmente, foram comparadas com sequências disponíveis no banco de dados *GenBank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) utilizando a ferramenta BLAST (*Basic Local Alignment Search Tool*).

A história evolutiva das espécies de pequenos mamíferos não-voadores foi inferida pelo método de *Neighbor-Joining*, frequentemente utilizado para filogenias construídas a partir de sequência de DNA (Saitou & Nei 1987) (Fig. 5). O suporte dos ramos da filogenia foi estimado através de reamostragem de árvores aleatórias pelo método de *bootstrap* (500 interações), gerando uma porcentagem de suporte para o agrupamento da espécie em determinado ramo (Felsenstein 1985). A árvore foi escalonada de maneira que o comprimento dos ramos reflita as distâncias evolutivas entre as espécies. As distâncias evolutivas compõem o número de substituições de bases por sítio e foram geradas pelo método *Kimura 2-parameter* (Kimura 1980). A análise inclui 164 sequências nucleotídicas com aproximadamente 700 pares de bases (BP), sendo que todas as posições contendo dados faltantes foram eliminadas. Um total de 208 sítios variáveis foram utilizados no conjunto final de dados. As análises foram conduzidas no programa MEGA v5.1 (Tamura *et al.*

2011). Cabe destacar que comprimentos dos ramos não foram transformados nem ultrametrizados para a manutenção da distância genética original entre as espécies. Além disto, um indivíduo da espécie *Thaptomys nigrita* e cinco indivíduos do gênero *Akodon* (*Akodon* sp. – Tab. 1), que não foram sequenciados com êxito, foram incluídos apenas na abordagem funcional baseada em indivíduos, enquanto que foram excluídas das análises funcionais e filogenéticas baseadas na identidade das espécies.

#### *Atributos funcionais de pequenos mamíferos não-voadores*

Para representarmos as relações funcionais entre os pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta e inferirmos processos de organização das assembléias utilizamos duas abordagens, que diferiram quanto a unidade taxonômica empregada. A primeira abordagem baseasse na utilização dos valores médios dos atributos para cada espécie - *species-based approach* (Petchey & Gaston 2002) -, onde o valor de determinado atributo compõe o valor médio do atributo tomado de indivíduos adultos capturados e medidos a campo. Para espécies que ocorreram apenas uma vez, utilizamos o valor do indivíduo capturado. Já na segunda abordagem empregamos os valores dos atributos de cada indivíduo capturado nas análises - *individual-based approach* (Cianciaruso *et al.* 2009). O uso de atributos funcionais almejou demonstrar características dos organismos que podem refletir interações competitivas e a similaridade em tolerâncias ecológicas entre espécies e indivíduos. A abordagem funcional baseada em indivíduos justificasse pelo fato de que o estado de um atributo pertencendo a um organismo

em determinado ponto do gradiente ambiental pode variar comparando-se a outro indivíduo que situa-se em outra porção do gradiente (Violle *et al.* 2012). Portanto, julgamos que a avaliação dos padrões funcionais levando em conta os atributos dos indivíduos podem gerar informações importantes sobre os mecanismos de coexistência dentro destas assembléias, podendo diferir dos padrões encontrados em abordagens utilizando valores médios de atributos para espécies (Cianciaruso *et al.* 2009; Cianciaruso *et al.* 2012).

Os atributos utilizados para representarmos alguns aspectos da história de vida e da similaridade ecológica das espécies e indivíduos foram o comprimento da pata sem unha (cm - pata traseira grande caracteriza saltadores e patas pequenas organismos que caminham ou rastejam); comprimento da cauda e do corpo (cm - ambos relacionados à exploração do hábitat (espécies ou indivíduos cursoriais - corpo grande em relação à cauda - ou escansoriais e arborícolas – cauda grande em relação ao corpo); tamanho da garra (cm - garras grandes indicam capacidade de escavação e/ou fixação em galhos de árvores) e da orelha (cm - orelha pequena geralmente caracteriza fossorialismo) (Apêndice S4). Todos os atributos morfológicos foram coletados a campo e mensurados pelo mesmo pesquisador (A.L. Luza).

Antes da elaboração do dendrograma funcional para ambas as abordagens, realizamos a retirada da influência das diferenças no tamanho dos organismos sobre atributos, que geram alometria nos caracteres morfológicos dos organismos. Relações alométricas surgem pela interação de restrições físicas e geométricas durante o desenvolvimento dos organismos, afetando desde razões entre estruturas

biológicas (como membros e órgãos) até processos populacionais (West, Brown & Enquist 1997), tornando necessária a transformação dos atributos para torná-los independentes da massa corporal do organismo. Estas restrições de crescimento estão geralmente na ordem do expoente  $1/3$  (West, Brown & Enquist 1997), então a transformação dos atributos deu-se pela divisão do valor do atributo pela respectiva raiz cúbica da massa corpórea do indivíduo ou massa média da espécie. Todos os atributos das espécies e dos indivíduos foram padronizados pela média e desvio padrão *priori* as análises. O dendrograma funcional de espécies e indivíduos baseou-se em distância euclidiana e o método de agrupamento utilizado foi o de associação média (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean* - UPGMA) (Legendre & Legendre 1998).

#### *Análise de dados*

Primeiramente, definimos como unidade amostral básica a faixa amostral a partir da ausência de autocorrelação espacial na composição de espécies (Teste de Mantel:  $r_0 = -0,135$ ;  $p = 0,017$ ). Posteriormente, definimos a matriz de composição como as presenças ou ausências das espécies ou indivíduos nas faixas amostrais, considerando-se os movimentos de indivíduos entre faixas registrados pelas sucessivas recapturas. Além da definição da unidade amostral básica, avaliamos inicialmente o efeito temporal da época de amostragem sobre a composição de espécies. O foco do estudo foi descrever padrões no espaço com uma única amostragem em cada localidade, implicando na diminuição do esforço amostral local e em uma possível influência temporal na composição de espécies. Para minimizar



tal influência, realizamos três rodízios amostrais regionais (Fig. 1), avaliando posteriormente o efeito do tempo através de Análise de Variância Multivariada com teste de permutação (perMANOVA, 10000 permutações) baseada em matriz de similaridade de Jaccard. Para tanto, cada rodízio foi considerado como um bloco de restrição de permutações (bloco 1: nº 1, 2 e 3 da Fig.1; bloco 2: nº 4, 5 e 6 da Fig.1 e bloco 3: nº 7, 8 e 9 da Fig.1) e as seis grades amostradas por rodízio como níveis do fator região. Os resultados da perMANOVA mostram que o fator região explica significativamente a similaridade composicional entre as grades de amostragem (Soma de Quadrados fator região = 13,84;  $p = 0,0001$ ), não havendo portanto influência temporal (Soma de Quadrados fator bloco = 2,65) sobre a composição de espécies. Não incluímos nas análises as grades amostrais de Sant'Ana do Livramento e a grade 2 de São Francisco de Assis, onde não obtivemos capturas.

A estrutura filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores em diferentes escalas foi acessada através da abordagem descrita em Pavoine & Bonsall (2011). Como as medidas utilizadas para avaliar a estrutura filogenética e funcional baseiam-se geralmente em dendrogramas ou em matrizes de distância, os métodos para a avaliação da estrutura filogenética e funcional podem ser os mesmos, gerando resultados comparáveis e que capturam diferentes aspectos estruturais. Os descritores da estrutura filogenética e funcional utilizados foram os índices de Diversidade Funcional (FD) (Petchey & Gaston 2002) e Filogenética (PD) (Faith 1992), baseados em dendrogramas; a Distância Média entre Pares de Táxons (MPD (filogenético) e MFD (funcional)) e Distância Média do Táxon mais Próximo (MNTD funcional e filogenético) (Webb *et al.* 2002), calculados a partir

de matrizes de distância. O primeiro índice está relacionado à riqueza funcional e filogenética e equivale a soma dos ramos do dendrograma conectando as espécies presentes em uma assembléia (Petchey & Gaston 2002). Já MPD (MFD) e MNTD medem a equabilidade na distribuição dos atributos dos organismos em um espaço funcional e filogenético (Pavoine & Bonsall 2011). MPD ou MFD expressam o parentesco ou similaridade funcional média entre táxons coexistindo na assembléia, revelando os padrões de coexistência ocorrendo através de todo o dendrograma filogenético e funcional (Kraft *et al.* 2007). Já o MNTD mede a distância filogenética e funcional média entre táxons mais próximos (congêneros) (Hardy 2008), sendo mais efetivo em detectar padrões relacionados à limitação da similaridade (Kraft *et al.* 2007).

Para avaliarmos se os padrões de coexistência de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta são diferentes do acaso, geramos a partir de 1000 permutações valores médios aleatórios dos índices de estrutura filogenética e funcional. Posteriormente, estas médias observadas e esperadas foram comparadas através de teste-*t*, embora estes resultados não foram levados em conta pois geramos intervalos de confiança de 95% *a posteriori*. Para gerar estas comunidades aleatórias, utilizamos como modelo nulo o algoritmo *independent swap* (Gotelli 2000). Este modelo nulo gera assembléias aleatórias mantendo as frequências de ocorrência e a riqueza de espécies fixas, além de fornecer baixas taxas de erro do Tipo I e efetividade na detecção de processos de organização envolvendo características de nicho (Gotelli 2000; Kembel 2009). Após a geração de assembléias aleatórias, as distribuições das distâncias funcionais e filogenéticas

observadas foram comparadas com as distâncias esperadas para assembléias geradas ao acaso (Kraft & Ackerly 2010). Isto foi realizado através da padronização dos valores observados pela média e pelo desvio padrão esperados para assembléias aleatórias, uma padronização chamada de *tamanho do efeito padronizado* (*Standardized Effect Size* - SES) (Kembel 2009). Esta padronização mede o número de desvios que o índice observado está acima ou abaixo do índice médio de comunidades simuladas, podendo ser utilizada como evidência da ação de processos ecológicos como filtros ambientais ou limitação de similaridade (Gotelli & McCabe 2002; Kraft & Ackerly 2010). A hipótese nula considera que a média dos SES é igual a zero, compondo assembléias não deterministicamente estruturadas. Os valores dos índices são multiplicados por -1, fazendo com que valores positivos indiquem agrupamento e os negativos o padrão de repulsão filogenética e funcional (Webb *et al.* 2002; Pavoine & Bonsall 2011), fornecendo interpretações similares ao NRI (Índice de Parentesco Líquido) e NTI (Índice do Táxon mais Próximo) (Webb *et al.* 2002). Os índices foram calculados com as funções “ses.pd”, “ses.mpd” e “ses.mntd” implementadas no pacote Picante (Kembel *et al.* 2010) do ambiente R.

As hipóteses de estruturação filogenética e funcional em assembléias de pequenos mamíferos não-voadores foram avaliadas em três escalas: para as faixas amostrais dispostas a diferentes distâncias da borda (escala de hábitat), para cada uma das UPs (escala de paisagem) e para as três diferentes regiões (escala regional). Estas hipóteses foram acessadas através dos índices de Diversidade Funcional (FD – abordagem de espécies - FDs - e indivíduos - FDi) (Petchey & Gaston 2002) e Filogenética (PD) (Faith 1992), Distância Média entre Pares de

Espécies (MPD - filogenético - e MFD (abordagem funcional baseada em espécies – MFDs - e abordagem funcional baseada em indivíduos - MFDi) e Distância Média entre Táxons ou indivíduos mais Próximos (MNTD filogenético, MNTD funcional baseado em espécie – MNTDs - ou indivíduo - MNTDi) (Webb *et al.* 2002). Para isto, calculamos os valores médios dos índices PD (FDi e s), MPD (MFDi e s) e MNTD (i e s) para as faixas amostrais e após geramos intervalos de confiança, variando apenas o número de faixas amostrais mas mantendo o *pool* de espécies inalterado dentro de cada categoria de escala. A estrutura filogenética e funcional na escala de hábitat foi definida através do cálculo dos valores médios de cada índice e os intervalos de confiança associados (95%) nas faixas amostrais com capturas replicadas nas 15 grades amostrais (três grades amostrais sem capturas não foram incluídas). Já a estrutura da assembléia em escala de paisagem (intermediária) foi avaliada através do cálculo da média e do intervalo de confiança dos resultados dos índices para as faixas amostrais com capturas das duas grades pertencendo à mesma paisagem. As regiões compõem a escala mais ampla, onde reunimos os resultados dos índices nas faixas amostrais com capturas pertencendo a uma mesma região. A partir destes, calculamos os valores médios e intervalos de confiança para os três índices em cada uma das três regiões. A perMANOVA foi realizada no programa Multiv v.2.95 (por V.D. Pillar, disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/MULTIV.html>). Todas as demais análises foram realizadas no ambiente R (Development Core Team 2011).

## RESULTADOS

Com um esforço de 19877 armadilhas/noite capturamos 236 indivíduos pertencentes a 21 espécies de pequenos mamíferos não-voadores, sendo 17 da ordem Rodentia e quatro Didelphimorphia. As espécies com maior número de capturas foram *Oligoryzomys* sp. (Bangs 1900, n=53), *Monodelphis dimidiata* (Wagner 1847, n = 27), *Oxymycterus nasutus* (Waterhouse 1837, n = 26), *Akodon montensis* (Thomas, 1913, n = 25) e *Akodon paranaensis* (Christoff *et al.* 2000, n = 16) (Apêndice S3). Obtivemos apenas uma captura nas grades (G) 1 de Herval, Santana da Boa Vista e G2 de Santo Antônio das Missões, enquanto que não obtivemos capturas em três grades da Campanha (G1 e G2 de Sant'Ana do Livramento e G2 em São Francisco de Assis) (Apêndice S3). As faixas amostrais com maior riqueza média de espécies ( $S_{\text{média}}$ ) foram as faixas amostrais 2 ( $S_{\text{média}} = 1,6 \pm 1,45$ ) e 8 ( $S_{\text{média}} = 1,47 \pm 1,68$ ) e as menores foram registradas nas faixas 3 ( $S_{\text{média}} = 1,13 \pm 1,68$ ) e 6 ( $S_{\text{média}} = 1,2 \pm 1,01$ ). Na escala de paisagem,  $10,5 \pm 0,7$  espécies ocorreram em média no CPCN Pró-Mata (F) e  $7,0 \pm 1,4$  no Parque Estadual do Tainhas (D), enquanto que nenhuma espécie foi registrada em Sant'Ana do Livramento e apenas  $1,5 \pm 0,7$  espécies foram registradas em Santo Antônio das Missões (H). Regionalmente registramos em média  $7,5 \pm 2,6$  espécies no Planalto das Araucárias,  $2,3 \pm 1,21$  na Serra do Sudeste e  $1,16 \pm 1,6$  na região da Campanha.

A estruturação das assembléias de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta indicam um padrão predominante de agrupamento filogenético e funcional em todas as escalas avaliadas. Como esperado, os

resultados da estruturação das assembléias em escala de hábitat demonstram um padrão predominante de agrupamento filogenético e funcional no campo e de repulsão no interior florestal (Fig. 6). Porém, o padrão de agrupamento também foi registrado na borda florestal, diferentemente do que hipotetizamos inicialmente. Os padrões de estruturação filogenética demonstrados pelo índice de Diversidade Filogenética (PD) indicam agrupamento filogenético em diferentes porções do gradiente ambiental (exceto faixas amostrais 1, 3 e 8 – Fig. 6A), onde espécies filogeneticamente relacionadas coexistem mais do que o esperado para comunidades aleatórias (Fig. 6A). Já os índices de Distância Filogenética Média (MPD) e de Distância Filogenética Média entre Táxons mais aparentados (MNTD) demonstram um padrão estruturalmente aleatório em faixas amostrais do campo e borda, sendo negativos e diferentes do acaso apenas nas faixas amostrais 6 e 8 (Fig. 6A). Os resultados destes últimos índices acusam uma tendência à repulsão filogenética no interior florestal, acusando que espécies filogeneticamente relacionadas coexistem menos do que o esperado nas assembléias do interior florestal.

Os padrões estruturais baseados em atributos funcionais de indivíduos e de espécies diferem sutilmente entre si e entre os resultados encontrados para a estrutura filogenética. Observamos agrupamento funcional de espécies de pequenos mamíferos não-voadores na escala de hábitat demonstrado pelo índice de Diversidade Funcional (FDs). Enquanto isto, a Distância Funcional Média (MFDs) e a Distância Média entre espécies mais semelhantes funcionalmente (MNTDs) não diferem do acaso em todo o gradiente ambiental (Fig. 6B). Porém, utilizando a

abordagem de indivíduos em escala de hábitat permitiu-nos afirmar o agrupamento funcional como padrão dominante de coexistência no campo e na borda e de repulsão no interior florestal (Fig. 6C). Obtivemos um padrão de agrupamento funcional de indivíduos através de todo o ecótono campo-floresta atestado pelo índice de Diversidade Funcional (FDi) - exceto na faixa amostral 1) e índice de Distância Funcional Média entre indivíduos mais semelhantes funcionalmente (MNTDi), indicando que indivíduos funcionalmente semelhantes coocorrem mais do que o esperado ao acaso (Fig. 6C). Porém, os valores de Distância Funcional Média entre Indivíduos (MFDi) são menores do que o esperado para comunidades geradas aleatoriamente para as linhas 7 e 8, reforçando o padrão de repulsão encontrado no interior florestal.

Assim como os resultados de estrutura filogenética e funcional em escala de hábitat, as assembléias demonstraram um padrão predominante de agrupamento na escala de paisagem (Fig. 7). Os padrões demonstrados pelo índice de Diversidade Filogenética (PD) indicam agrupamento filogenético significativo para todas as localidades, exceto para F (CPCN Pró-Mata - Fig. 7A). Porém, os valores de MPDs e MNTDs são menores do que o esperado ao acaso para E (Encruzilhada do Sul) e G (Santana da Boa Vista). Ressaltamos que não foi possível gerar intervalos de confiança para as localidades B (Herval), C (São Francisco de Assis) e H (Santo Antônio das Missões) devido ao baixo sucesso de capturas causando uma baixa coexistência de espécies de pequenos mamíferos não-voadores dentro de cada paisagem. A estruturação funcional demonstra um padrão de agrupamento mais evidente do que a estrutura filogenética. Os valores de FDs são maiores do que o

esperado ao acaso para todas as localidades avaliadas, indicando agrupamento funcional (Fig. 7B). Porém, os índices MFDs e MNTDs são menores do que o esperado ao acaso para D (Parque Estadual do Tainhas), E (Encruzilhada do Sul) e G (Santana da Boa Vista), atestando que espécies funcionalmente semelhantes coexistem menos do que o esperado ao acaso nestas localidades. Assim como em PD, não foi possível gerar intervalos de confiança para as localidades B (Herval), C (São Francisco de Assis) e H (Santo Antônio das Missões). Nesta escala, os padrões de estruturação funcional demonstrados pela abordagem de indivíduos são semelhantes à abordagem utilizando as como unidades taxonômicas as espécies (Fig. 7). Os valores de FDi são maiores do que o esperado para todas as localidades, enquanto que os valores de MFDi são maiores do que o esperado para B (Herval) e C (São Francisco de Assis) e menores para F (CPCN Pró-Mata - Fig. 7C). Os valores de MNTDi são maiores do que o esperado para as localidades A (PARNA Aparados da Serra), D (Parque Estadual do Tainhas) e F (CPCN Pró-Mata) no Planalto e para a localidade E (Encruzilhada do Sul) na Serra do Sudeste, indicando agrupamento funcional dos indivíduos coexistindo nestas assembléias. Não pudemos gerar intervalos de confiança para as localidades B (Herval) e C (São Francisco de Assis), onde indivíduos raramente coexistiram nas mesmas faixas amostrais.

Finalmente, em escala regional os valores de PD indicam agrupamento filogenético nas três regiões, sendo que MNTD indicou agrupamento filogenético na Campanha (Fig. 8A). Enquanto isto, MPD e MNTD apontam uma tendência à repulsão filogenética na Serra do Sudeste (Fig. 8A). A estrutura funcional caracteriza



agrupamento em todas as regiões através de FDs, e MNTDs indicou este mesmo padrão para a Campanha. Enquanto isto, MFDs e MNTDs mostram um padrão de repulsão funcional na Serra do Sudeste (Fig. 8B). Os padrões demonstrados pela abordagem utilizando os atributos dos indivíduos evidenciam um padrão de agrupamento funcional em todas as regiões - FDi e MNTDi - enquanto que MFDi demonstra repulsão funcional no Planalto (Fig. 8C).

## DISCUSSÃO

As assembléias de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta do sul do Brasil foram filogeneticamente e funcionalmente estruturadas em todas as escalas. Registramos estruturação filogenética e funcional através do gradiente ambiental avaliado (escala de hábitat), principalmente através dos Índices de Diversidade Funcional (FD) e Filogenética (PD). Os resultados destes índices apontam um padrão predominante de agrupamento na estrutura das assembléias através do gradiente campo-floresta. Porém a Distância Filogenética Média entre Pares de Táxons – MPD – e Distância Funcional Média entre indivíduos – MFDi - mostraram um padrão evidente de repulsão no interior florestal, enquanto que FDi e MNTDi mostraram agrupamento funcional por todo o gradiente ambiental. Estes resultados estão de acordo com a hipótese inicial de agrupamento filogenético e funcional no campo, muito embora o agrupamento também foi evidente em faixas amostrais da borda florestal. Como supomos inicialmente, obtivemos um padrão de repulsão no interior florestal evidenciado pela estrutura filogenética e pela estrutura funcional baseada nos atributos dos indivíduos. Stevens *et al.* (2012) apontam que o

grau de estruturação da assembléia de roedores é dependente do tipo de hábitat, e assim atribuiu ao padrão de agrupamento filogenético encontrado nestas assembléias ao aumento da heterogeneidade ambiental. O campo possui grade heterogeneidade horizontal porém uma baixa heterogeneidade vertical na estrutura da vegetação, sendo também mais sensível a distúrbios ambientais, fatores que causam os padrões de agrupamento filogenético e funcional registrados. Isto demonstra um padrão de conservação filogenética de nicho (Losos 2008) nos ambientes de campo e borda, remetendo à ação de filtros ambientais que selecionam espécies relacionadas filogeneticamente e que compartilham atributos que conferem tolerância à filtros ambientais severos. Gianuca *et al.* (2013) apontam que a severidade de condições ambientais e a variação na altura da vegetação geraram agrupamento filogenético na assembléia de aves costeiras em um gradiente de praias, dunas e campos litorâneos. Do mesmo modo, Graham *et al.* (2009) perceberam mudanças na estrutura filogenética da assembléia de beija-flores andinos em um gradiente altitudinal. Em altitudes elevadas e com clima frio, estes autores constataram o predomínio do padrão de agrupamento filogenético, que resultou em assembléias com espécies mais aparentadas filogeneticamente em resposta à estrutura da vegetação e às adversidades climáticas (Graham *et al.* 2009). Luza *et al.* (dados não publicados) encontraram que variações na altura da vegetação herbácea e na profundidade da serapilheira influenciam na estrutura das metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta. A partir destes resultados, estes autores ressaltam a influência negativa de distúrbios como o fogo e o pastejo do gado sob estas características de hábitat, que

causaram mudanças na composição, riqueza de espécies e na abundância total de indivíduos. O fogo é uma prática frequentemente utilizada após o inverno para eliminar a biomassa morta de plantas anuais senescentes, propiciando o rebrote de novas estruturas foliares mais palatáveis ao gado (Pillar & Quadros 1997; Overbeck *et al.* 2005). Sob esta perspectiva, o efeito contínuo do pastejo pelo gado sobre a estrutura da vegetação e o efeito ocasional, porém severo das queimadas compõem filtros ambientais que selecionam espécies tolerantes ao ambiente pós-distúrbio, resultando em assembléias de espécies mais semelhantes do que o esperado em escala de hábitat.

Contrariamente ao encontrado no campo e na borda, registramos um padrão de repulsão filogenética e funcional no interior florestal. A floresta é verticalmente mais heterogênea do que o campo e por isso hipotetizamos uma baixa coocorrência de espécies e indivíduos ecologicamente similares. De fato, esta hipótese foi corroborada pelo padrão de distribuição dos índices de Distância Filogenética Média entre Pares de Táxons - MPD – e Distância Funcional Média entre Pares de Indivíduos (MFDi), mostrando que espécies filogeneticamente relacionadas e indivíduos funcionalmente similares tendem a coexistir menos do que o esperado para comunidades aleatórias. Espera-se que, na ausência de distúrbios severos, haja oportunidades para a diferenciação de nicho ecológico e a concomitante diminuição na sobreposição de hábitats (Gotelli & McCabe 2002), o aumento da importância das interações ecológicas (Graham *et al.* 2009) e da denso-dependência (Chase 2007) causando o padrão de repulsão registrado no interior florestal. Graham *et al.* (2009) perceberam que na ausência de fatores ambientais

estressantes ligados ao aumento da altitude, as assembléias de beija-flores andinos foram estruturadas pela influência das interações competitivas, que resultaram em um padrão de repulsão filogenética. Adicionalmente, nossos resultados dos padrões de coexistência evidenciados no interior florestal concordam com outros estudos com mamíferos, que geralmente demonstram que as interações competitivas previnem que táxons relacionados filogeneticamente coexistam localmente (Gotelli & McCabe 2002; Cooper, Rodriguez & Purvis 2008).

Em escalas intermediárias e amplas os resultados predominantemente corroboram com as hipóteses iniciais de agrupamento filogenético e funcional. No entanto, algumas assembléias demonstram um padrão de repulsão nestas escalas. Este é um resultado interessante, já que mesmo em escalas intermediárias e amplas os padrões de estruturação em algumas assembléias demonstram coexistência de espécies e de indivíduos menor do que o esperado ao acaso. No entanto, processos que geram limitação da similaridade geralmente são importantes em escala local (Cavender-Bares *et al.* 2009), e o padrão de repulsão nestas escalas pode ser gerado pela dispersão eficiente de alguns clados entre localidades ou entre regiões, fazendo com que os táxons coexistindo sejam mais diferentes filogeneticamente e funcionalmente do que o esperado para assembléias aleatórias (Gomez *et al.* 2010).

A predominância de filtros ambientais como processos estruturadores dominantes em escalas intermediárias e amplas tem sido relatada em diversos estudos (Cavender-Bares *et al.* 2009; Chase & Myers 2011; de Bello *et al.* 2013). Em escala de paisagem, variações na estrutura das assembléias podem estar

relacionadas ao histórico de uso da terra e mudanças na heterogeneidade ambiental (Kent, Bar-Massada & Carmel 2011). Desta forma, podemos esperar que os efeitos do manejo com fogo e a presença de gado, evidentes também em escala de hábitat, influenciem nos padrões de coexistência de espécies nas diferentes paisagens estudadas. Não obstante, processos ocorrendo em escala ampla influenciam fortemente na estrutura taxonômica, funcional e filogenética das comunidades, já que filtros ambientais agindo em escala regional (ex. variações climáticas e topográficas) hierarquicamente selecionam espécies capazes de ocupar as comunidades locais a partir de um *pool* filogenético e funcional disponível (Chase & Myers 2011; de Bello *et al.* 2013). Uma consequência desta filtragem é a variação na magnitude da influência de fatores ligados ao nicho sobre os padrões de distribuição, composição e coexistência de táxons em escala local (Chase & Myers 2011). Deste modo, nossos resultados demonstram que em escalas amplas há uma predominância de agrupamento filogenético e funcional das assembléias, que também geram o padrão de conservação filogenética de nicho (Losos 2008). Esta conservação de um nicho ancestral pode representar restrições de ocupação das linhagens a determinados hábitats, tornando-as aptas a ocorrerem somente de ambientes aos quais estão mais bem adaptadas (Duarte 2011), permitindo a coexistência local de um grande número de espécies relacionadas ecologicamente (Hardy 2008).

A despeito da conservação filogenética de nicho encontrada, processos adaptativos provavelmente explicam os padrões de semelhança ecológica entre táxons em escalas amplas. Isto porque processos de especiação dentro de regiões

aliados com baixas taxas de dispersão (Gomez *et al.* 2010) podem ser descartados como respostas aos padrões de agrupamento. Nossos dados demonstram que as espécies registradas na região da Campanha e Serra do Sudeste (uma espécie exclusiva cada) parecem ser um subconjunto de espécies do Planalto das Araucárias (13 espécies exclusivas). Uma explicação alternativa para o agrupamento pode estar relacionados aos recorrentes déficits pluviométricos registrados na Campanha e na Serra do Sudeste (Pillar & Quadros 1997) e o gradiente de sazonalidade nas condições climáticas e na estrutura da vegetação do sul do Brasil. Porém, déficits pluviométricos não compõem filtros importantes no Planalto das Araucárias, uma região com a pluviosidade bem distribuída através das estações do ano (Kuinchner & Buriol 2001). Ao invés disto, temperaturas muito baixas associadas com geadas ou neve podem influenciar nos padrões de coexistência das comunidades desta região (Kuinchner & Buriol 2001). Desta forma, concluímos que pequenos mamíferos não-voadores geralmente coocorrem mais do que o esperado ao acaso nas escalas avaliadas devido a filtragem regional de táxons com adaptações e tolerâncias ecológicas que permitem sua ocorrência nas comunidades locais.

Finalmente, o estudo destaca os padrões de estruturação filogenética e funcional de assembléias de pequenos mamíferos não-voadores em diferentes escalas, inferindo sobre os processos de organização dominantes a partir dos padrões de coexistência encontrados. Além disto, o estudo contribui para a definição dos fatores geradores da grande diversidade de pequenos mamíferos não-voadores em ambientes neotropicais.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos proprietários das fazendas pela permissão para a realização do estudo. Pelas licenças de pesquisa agradecemos ao Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (autorização nº 30204-1), a Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul (Projeto nº 380) e ao Comitê de Ética da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (autorização nº 21539). Ao CNPq e FAPERGS (processo 11/2185-0) pelo fomento ao Projeto Sisbiota. À Valério DePatta Pillar, Raquel Cardoso Rolim e Eduardo Vélez pela coordenação do Projeto Sisbiota e fornecimento do mapa de localização das áreas. À CAPES pela bolsa de mestrado e ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa (processo 306816/2010-5). Agradecemos também Rafael Antunes Dias, Guilherme Seger e Vanderlei Debastiani pelas sugestões analíticas e a Fabrício Bertuol, pelo auxílio nos procedimentos laboratoriais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barbosa, L.M. (2012) Filogenia e identificação de roedores Sigmodontinae através de marcadores moleculares: avaliação do código de barras de DNA. Mestre., Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Behling, H., Jeske-Pieruschka, V., Schüler, L. & Pillar, V.D. (2009) Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*. (eds V.D. Pillar, S.C. Müller, Z.M.d.S. Castilhos & A.V.Á. Jacques), pp. 13-25. Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF.
- Boldrini, I.I. (2009) A flora dos Campos do Rio Grande do Sul. *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade* (eds V.D. Pillar, S.C. Müller, Z.M.d.S. Castilhos & A.V.Á. Jacques), pp. 403. Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF.
- Brown, J.H. (2012) The role of phylogeny in desert rodent community assembly. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 307-309.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693-715.
- Chase, J.M. (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 17430-17434.
- Chase, J.M. & Myers, J.A. (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **366**, 2351-2363.

- Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L. (2009) Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, **90**, 81-89.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L. (2012) The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **14**, 205-216.
- Cooper, N., Rodriguez, J. & Purvis, A. (2008) A common tendency for phylogenetic overdispersion in mammalian assemblages. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2031-2037.
- Cordeiro, J.L.P. & Hasenack, H. (2009) Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. (eds V.D. Pillar, S.C. Müller, Z.M.d.S. Castilhos & A.V.Á. Jacques), pp. 403. Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF.
- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F. & Thuiller, W. (2013) Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, **36**, 393-402.
- Development Core Team, R. (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and Evolution of Communities* (eds M.L. Cody & J.M. Diamond), pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. (1987) A rapid isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, **9**, 11-15.
- Duarte, L.d.S. (2011) Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*, **120**, 208-215.
- Duarte, L.D.S., Dos-Santos, M.M.G., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. (2006) Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, **31**, 520-528.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1-10.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence-limits on phylogenies - an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**, 783-791.
- Gianuca, A.T., Dias, R.A., Debastiani, V.J. & Duarte, L.D.S. (2013) Habitat filtering influences the phylogenetic structure of avian communities across a coastal gradient in southern Brazil. *Austral Ecology*.
- Gomez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G. & Daniel Cadena, C. (2010) A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 1181-1192.
- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606-2621.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002) Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091-2096.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek, C. & McGuire, J.A. (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19673-19678.
- Griffin, P.C., Griffin, S.C., Waroquiers, C. & Mills, L.S. (2005) Mortality by moonlight: predation risk and the snowshoe hare. *Behavioral Ecology*, **16**, 938-944.
- Hardy, O.J. (2008) Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, **96**, 914-926.
- Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K. & Ives, A.R. (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. *American Naturalist*, **169**, E68-E83.
- Hubbell, S.P. (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, **87**, 1387-1398.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules - 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- Kelt, D.A., Taper, M.L. & Meserve, P.L. (1995) Assessing the impact of competition on community assembly - a case-study using small mammals. *Ecology*, **76**, 1283-1296.
- Kembel, S.W. (2009) Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters*, **12**, 949-960.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.



- Kent, R., Bar-Massada, A. & Carmel, Y. (2011) Multiscale Analyses of Mammal Species Composition - Environment Relationship in the Contiguous USA. *Plos One*, **6**.
- Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide-sequences. *Journal of Molecular Evolution*, **16**, 111-120.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, **80**, 401-422.
- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O. & Ackerly, D.D. (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist*, **170**, 271-283.
- Kuinchtner, A. & Buriol, G.A. (2001) Clima do Estado do Rio Grande do Sul segundo a classificação climática de Köppen e Thornthwaite. *Disciplinarum Scientia - Série: Ciências Exatas*, **2**, 171-182.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier.
- Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 995-1003.
- Lovette, I.J. & Hochachka, W.M. (2006) Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology*, **87**, S14-S28.
- Mangini, P.R. & Nicola, P.A. (2003) Captura e marcação de animais silvestres. *Métodos de estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre* (eds L. Cullen Jr., R. Rudran & C. Valladares-Padua ), pp. 91-124. Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, Editora da Universidade Federal do Paraná.
- Nimer, E. (1979) Um modelo metodológico de classificação de climas. *Revista Brasileira de Geografia*, **41**, 59-89.
- Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. (2004) Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology*, **5**, 197-202.
- Overbeck, G.F., Miller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2005) Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 655-664.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.
- Pedo, E., de Freitas, T.R.O. & Hartz, S.M. (2010) The influence of fire and livestock grazing on the assemblage of non-flying small mammals in grassland-Araucaria Forest ecotones, southern Brazil. *Zoologia*, **27**, 533-540.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402-411.
- Pillar, V.D. & Quadros, F.L.F.d. (1997) Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses*, **12**, 119-126.
- Saitou, N. & Nei, M. (1987) The neighbor-joining method - a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, **4**, 406-425.
- Stevens, R.D., Gavilanez, M.M., Tello, J.S. & Ray, D.A. (2012) Phylogenetic structure illuminates the mechanistic role of environmental heterogeneity in community organization. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 455-462.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, **28**, 2731-2739.
- Ulrich, W., Piwczynski, M., Maestre, F.T. & Gotelli, N.J. (2012) Null model tests for niche conservatism, phylogenetic assortment and habitat filtering. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 930-939.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 244-252.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**, 122-126.
- Wilson, J.W., Stirnemann, R.L., Shaikh, Z.S. & Scantlebury, M. (2010) The response of small mammals to natural and human-altered edges associated with Afromontane forests of South Africa. *Forest Ecology and Management*, **259**.

## INFORMAÇÕES DE SUPORTE:

Os seguintes materiais suplementares podem ser encontrados na versão on-line do manuscrito:

Apêndice S1: Figura esquemática da grade amostral utilizada, representando os pontos de captura e as faixas amostrais dispostas paralelamente à borda florestal.

Apêndice S3: Aspectos estruturais das assembléias de espécies de pequenos mamíferos não-voadores capturadas em ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil na primavera e verão de 2011, 2012 e 2013. G = grade de amostragem.

Apêndice S4: Tabela de valores médios dos atributos funcionais de espécies de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil.

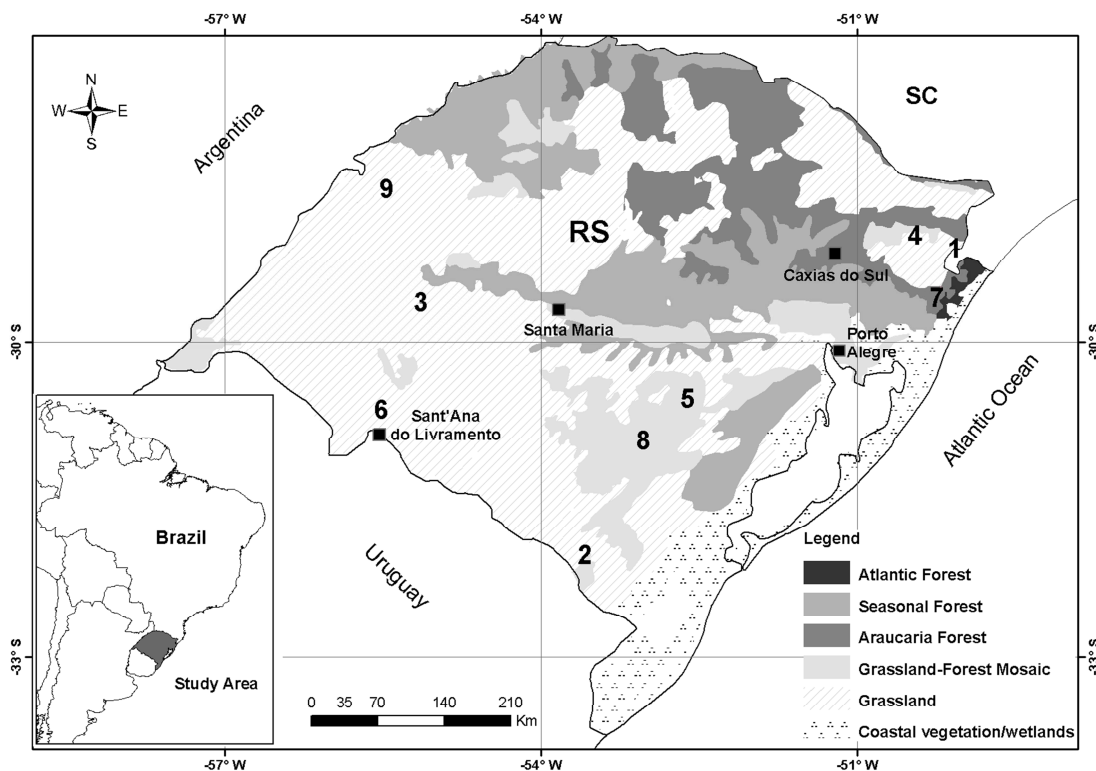


Figura 1: Mapa de localização das Unidades de Paisagem (UPs), demonstrando as principais fisionomias vegetacionais da área de estudo. Números equivalem às UPs amostradas e também o rodízio temporal empregado: 1 – Parque Nacional dos Aparados da Serra (out/nov.2011); 2 – Herval (jan.2012); 3 – São Francisco de Assis (fev.2012); 4 – Parque Estadual do Tainhas (fev/mar.2012); 5 – Encruzilhada do Sul (mar.2012); 6 – Sant’Ana do Livramento (abril.2012); 7 – Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (set.2012); 8 – Santana da Boa Vista (dez.2012); – Santo Antônio das Missões (fev.2013).

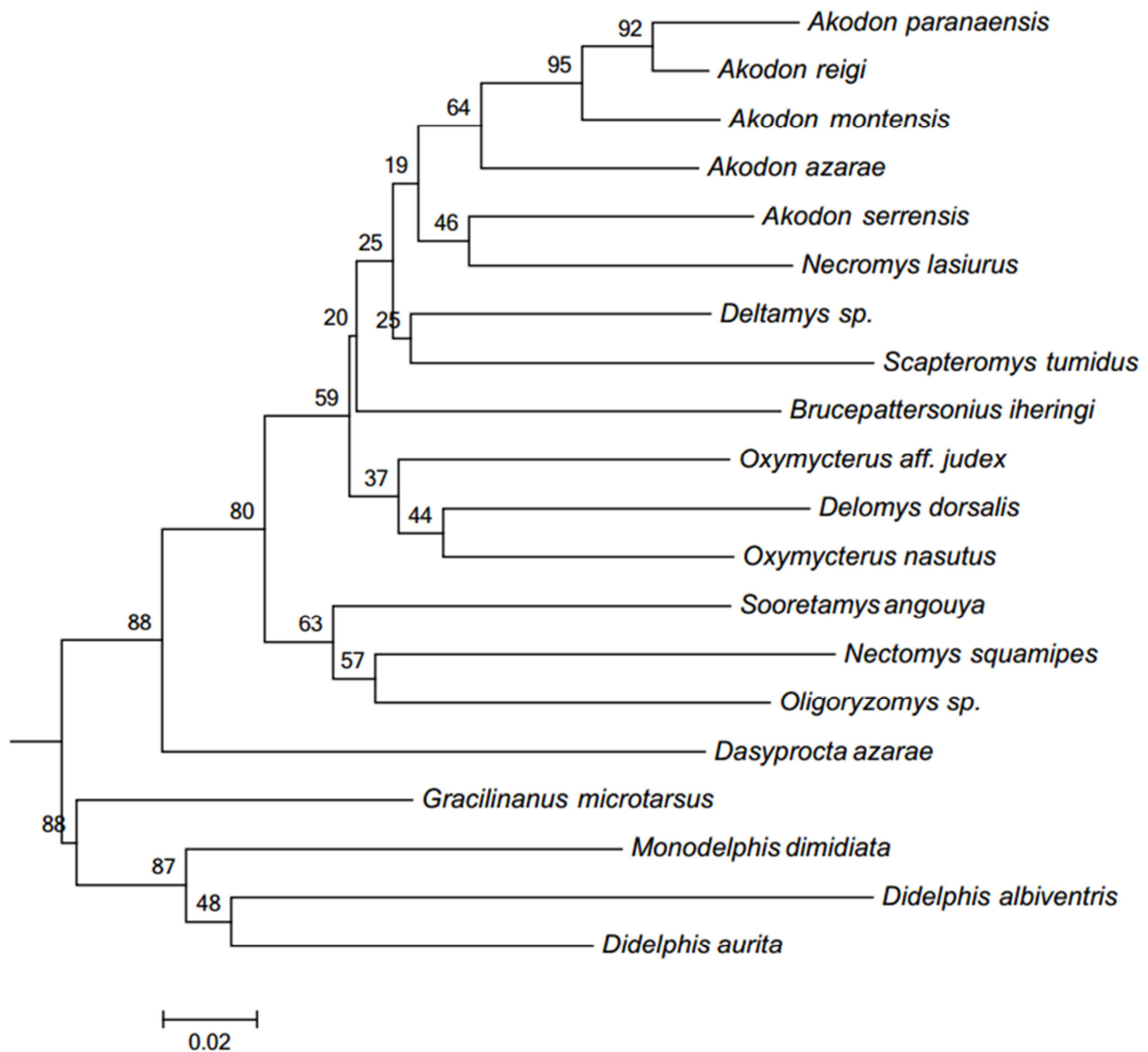


Figura 5: Árvore filogenética gerada a partir do método de *Neighbor-Joining* mostrando a semelhança genética entre as espécies de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil. A árvore consenso é mostrada, com soma de comprimento dos ramos igual a 1,92. Os valores na base dos ramos equivalem à porcentagem de suporte gerada por reamostragem *bootstrap* a partir de 500 permutações.

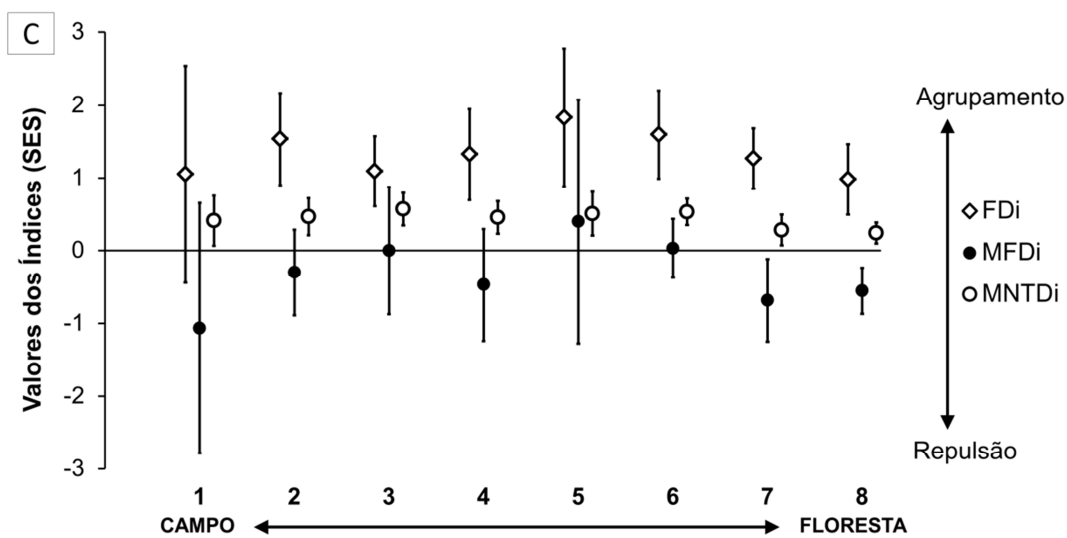
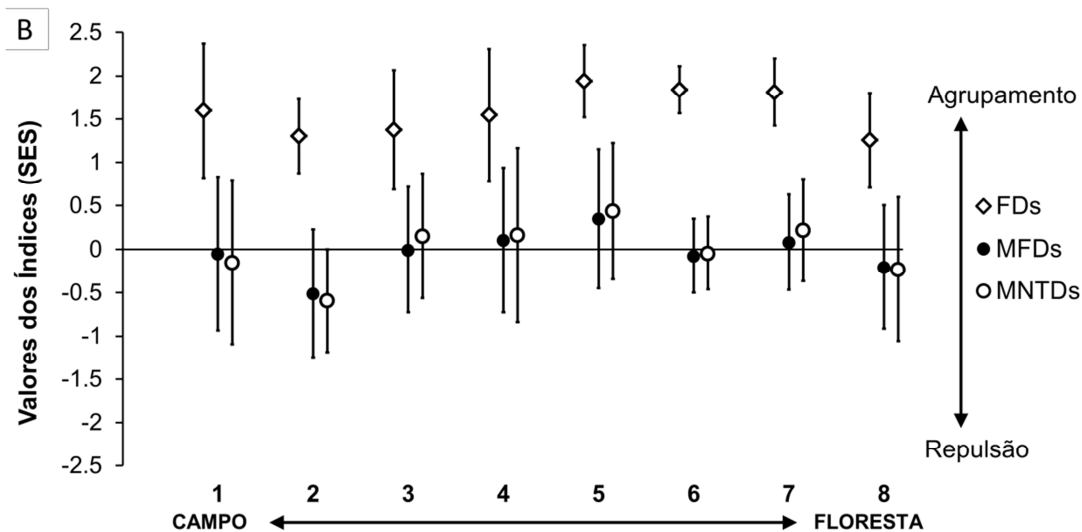
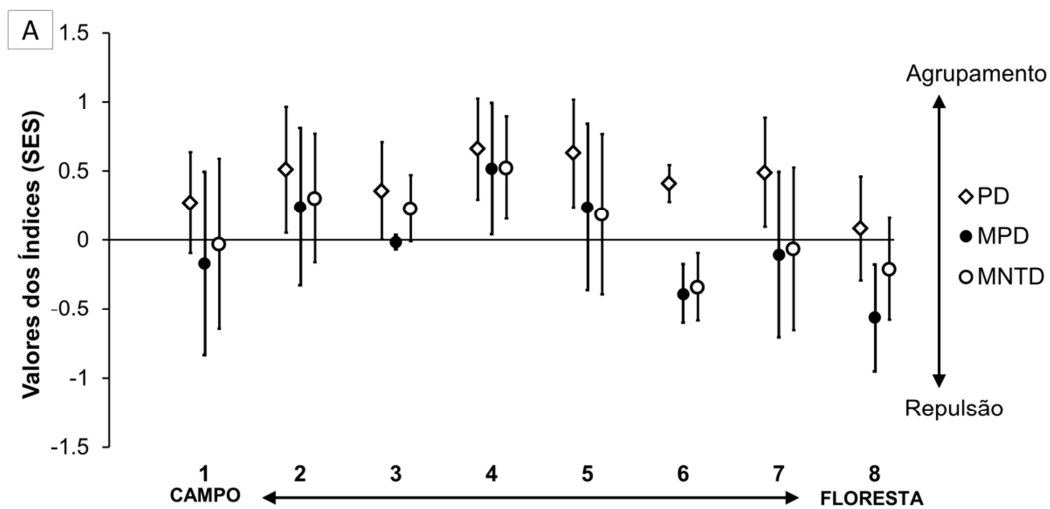


Figura 6: Estrutura filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil na escala de hábitat - gradiente campo-floresta representado pelas faixas 1 a 8. A) Estrutura filogenética; B) Estrutura funcional baseada em espécies; C) Estrutura funcional baseada em indivíduos. Os valores médios dos índices são mostrados. As barras demonstram os intervalos de confiança de 95 % associados. SES = Tamanho do efeito padronizado dos índices.

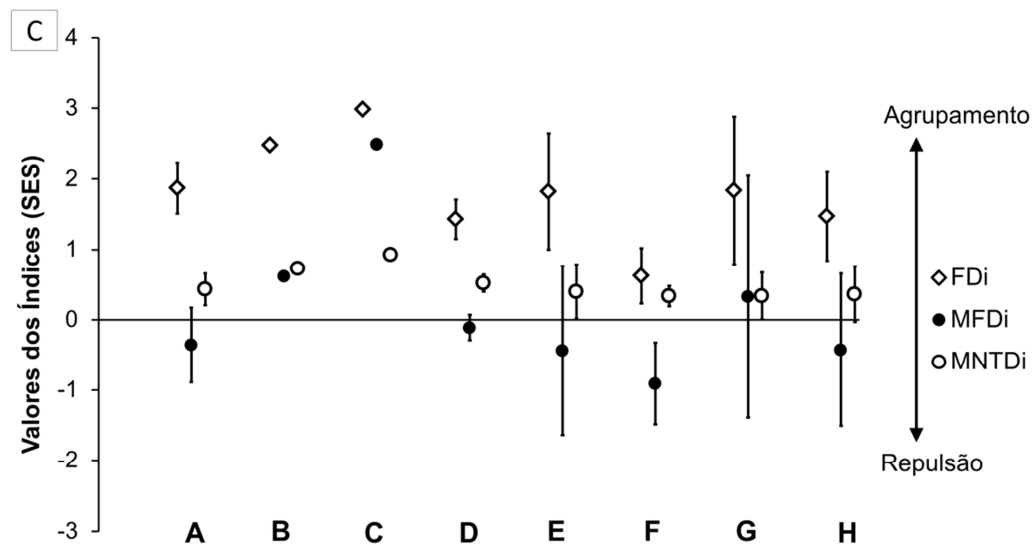
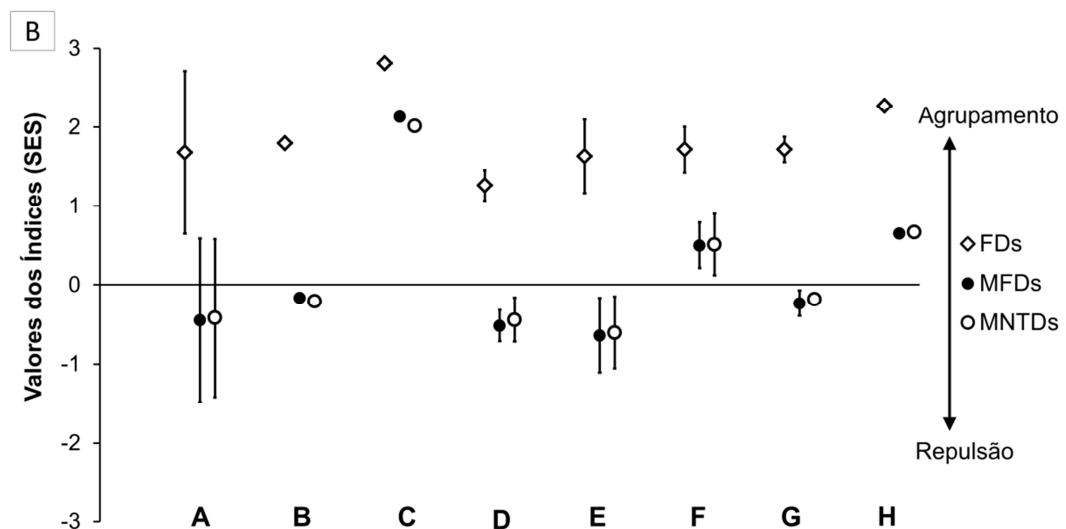
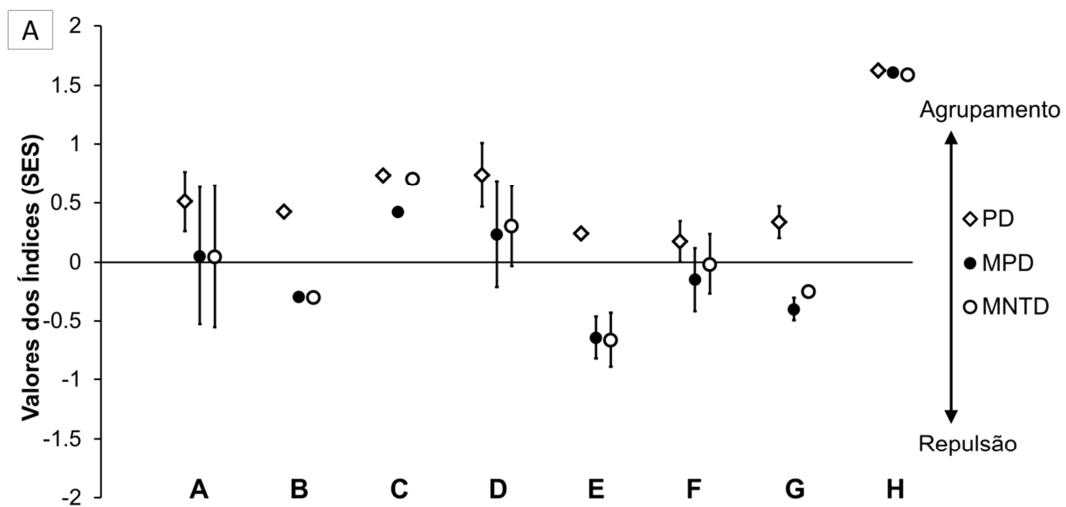


Figura 7: Estrutura filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil na escala de paisagem (A = Parque Nacional dos Aparados da Serra; B = Herval; C = São Francisco de Assis; D = Parque Estadual do Tainhas; E = Encruzilhada do Sul; F = CPCN Pró-Mata; G = Santana da Boa Vista; H = Santo Antônio das Missões); A) estrutura filogenética; B) estrutura funcional baseada em espécies; C) estrutura funcional baseada em indivíduos. Os valores médios dos índices são mostrados. As barras demonstram os intervalos de confiança de 95 % associados. SES = Tamanho do efeito padronizado dos índices.



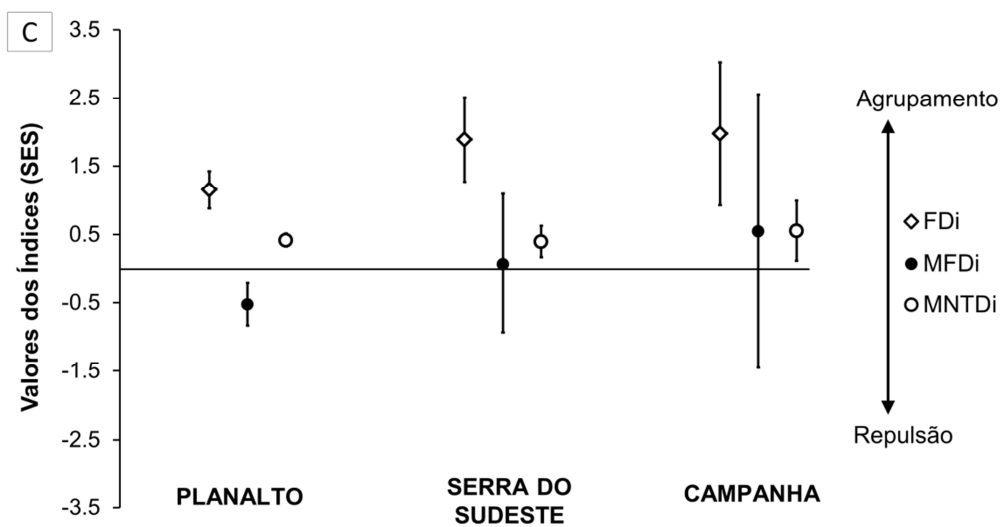
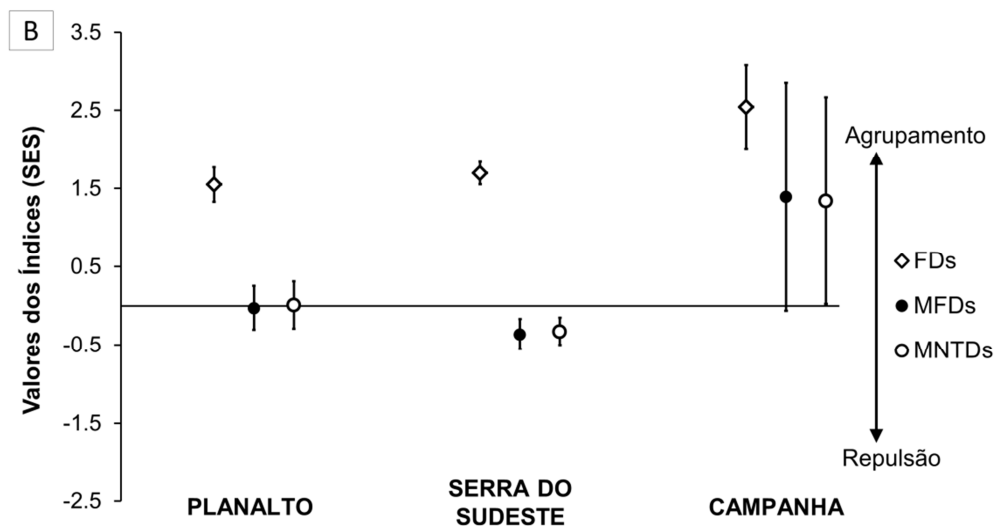
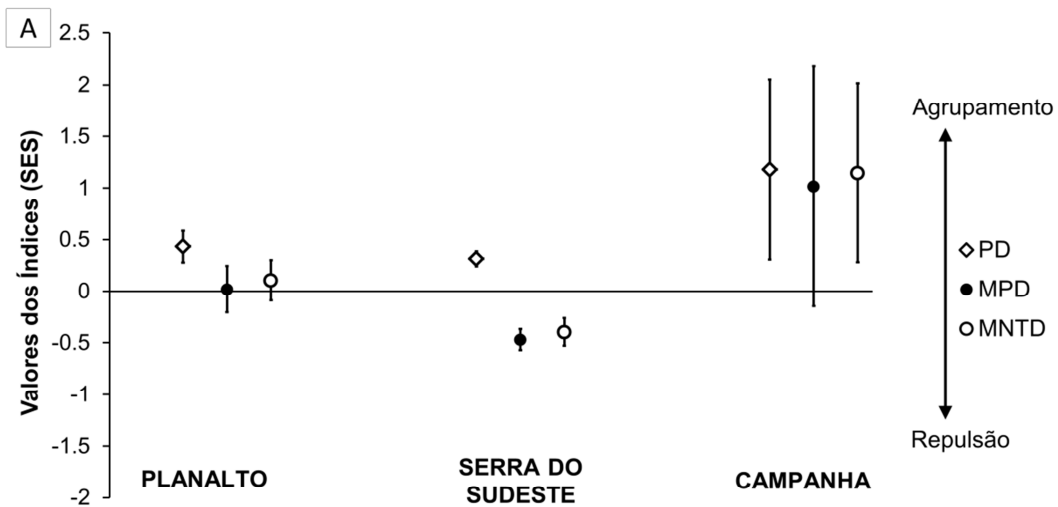


Figura 8: Estrutura filogenética e funcional da assembléia de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil na escala regional. A) estrutura filogenética; B) estrutura funcional baseada em espécies; C) estrutura funcional baseada em indivíduos. Os valores médios dos índices são mostrados. As barras demonstram os intervalos de confiança de 95 % associados. SES = Tamanho do efeito padronizado dos índices.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Na introdução geral, abordamos historicamente e conceitualmente as teorias ecológicas subjacentes aos processos ocorrendo em ecótonos. Baseando-se nestas teorias, propomos avaliar a influência de processos locais inerentes aos ecótonos campo-floresta e a importância de processos regionais sobre a estrutura taxonômica, funcional e filogenética de pequenos mamíferos não-voadores em gradientes campo-floresta.

No primeiro capítulo, avaliamos a influência de fatores relacionados ao ambiente e ao espaço sobre a composição, riqueza de espécies e número de indivíduos de pequenos mamíferos não-voadores em ecótonos campo-floresta. Os principais resultados indicam que a composição de espécies é igualmente explicada por processos espaciais, ambientais e pela estrutura espacial do ambiente. Mudanças composicionais estiveram relacionadas à profundidade da serapilheira, a altura de samambaias e a vassourais ou campos altos, enquanto que escalas intermediárias e amplas explicaram as variações espaciais neste parâmetro. Enquanto isto, a influência ambiental foi majoritariamente importante em explicar variações na riqueza de espécies e no número de indivíduos através do gradiente ambiental, sendo que a altura da vegetação herbácea e a profundidade da serapilheira foram as variáveis mais importantes. Não obstante, tanto a riqueza de espécies quanto o número de indivíduos foram influenciados pelo componente espacial, representando por escalas intermediárias e amplas. Desta forma, concluímos que os requerimentos ecológicos das espécies frente à heterogeneidade ambiental e processos regionais como a limitação da dispersão, o distanciamento de

centros de especiação ou distribuição geográfica e o processo de expansão florestal - que influenciam no *pool* disponível de espécies - conjuntamente causam mudanças na estrutura das metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores em diferentes escalas.

No Capítulo II observamos que há estruturação filogenética e funcional em todas as escalas avaliadas. As assembléias deterministicamente estruturadas quanto à filogenia e atributos funcionais demonstram um padrão dominante de agrupamento em todas as escalas, embora o padrão de repulsão foi evidenciado no interior florestal, atestando a importância da diferenciação de nicho ecológico na organização destas assembléias. Apesar desta repulsão, houve predominância de filtros ambientais como processos estruturados, fazendo com que espécies que compartilham tolerâncias ecológicas e sejam filogeneticamente relacionadas - conservação filogenética de nicho – coexistam mais do que o esperado ao acaso. Desta forma, concluímos que os filtros ambientais em larga escala podem estar relacionados a restrições climáticas que ocorrem nas regiões de estudo, enquanto que em escalas finas os efeitos de queimadas e de animais pastejadores foram importantes. Esta filtragem a partir de um *pool* de colonizadores parece ter a capacidade de conter a invasão faunística propiciada pela expansão florestal, indicando que um conjunto restrito de espécies estão aptas a colonizarem regiões de ecótonos campo-floresta. Assim, evidenciamos que processos agindo em diversas escalas influenciam na estruturação taxonômica, filogenética e funcional de metacomunidades de pequenos mamíferos não-voadores em ecótonos campo-floresta.

Com todos os referenciais teóricos e empíricos levantados através da introdução geral e dos estudos de caso desenvolvidos, as evidências remetem-nos a dois paradigmas conservacionistas: 1) A manutenção da fisionomia campestre através da inclusão de níveis de distúrbio que compatibilizem a produção animal com a conservação dos campos; 2) ou a exclusão de distúrbios e a continuidade de processos ecossistêmicos de sucessão ecológica que ocorrem através de ecótonos campo-floresta. Frente a isto, os resultados permitem-nos inferir que a estrutura da vegetação tem crucial influência em mudanças no número de indivíduos, na riqueza e na composição de espécies. Além de modificarem a estrutura taxonômica, estes fatores podem compor filtros ambientais agindo sobre os padrões de coexistência de pequenos mamíferos não-voadores. Portanto, os diversos componentes estruturais de metacomunidades levantados em nossos estudos variam fortemente na presença de distúrbios ambientais como pastejo e o fogo, que afetam diretamente na estrutura vegetacional. Assim, estes aspectos locais e regionais de uso da terra, que serão discutidos posteriormente, têm implicações conservacionistas e econômicas para ações de manejo e preservação dos Campos Sulinos e Ecótonos Campo-Floresta associados.

A manutenção de ecossistemas campestres requer a presença de distúrbios ambientais como queimadas ou herbívoros pastejadores (Overbeck *et al.* 2007; Pillar & Velez 2010), que impedem que a vegetação arbustiva ou florestal expanda sobre o campo (Pillar & Quadros 1997; Behling *et al.* 2004). A presença destes distúrbios possibilita a manutenção temporal e a regeneração natural destes ambientes, impedindo que espécies competitivamente superiores dominem as comunidades

campestres, supostamente maximizando a diversidade de espécies (Overbeck *et al.* 2007; Pillar & Velez 2010). Pillar & Velez (2010) recentemente propuseram que ações de conservação e manejo dos campos do Sul do Brasil devem introduzir um nível mínimo de distúrbios ambientais, baseando-se principalmente na Teoria do Distúrbio Intermediário – TDI (Grime 1973; Connell 1978). Os primeiros estudos aplicando a TDI mostraram uma relação unimodal entre os padrões de riqueza de espécies e os distúrbios ambientais: em níveis intermediários de distúrbios havia uma grande riqueza de espécies devido ao relaxamento da exclusão competitiva e a possibilidade de coexistência entre competidores superiores e colonizadores competitivamente inferiores (Grime 1973). Não obstante, distúrbios pouco ou muito frequentes são inábeis em prevenir a exclusão competitiva ou propiciar o estabelecimento dos organismos, resultando em uma menor riqueza de espécies (Grime 1973; Connell 1978; Sousa 1984). Porém, resultados dos padrões de diversidade de mamíferos sugerem que estes organismos não seguem a relação unimodal prevista pela TDI com os distúrbios ambientais (Dunstan & Fox 1996; Fox & Fox 2000; Monamy & Fox 2000; Fox *et al.* 2003; Monamy & Fox 2010).

Estudos com assembléias de pequenos mamíferos não-voadores mostram que os padrões de diversidade não são maximizados em níveis intermediários de distúrbios (Dunstan & Fox 1996), constatando que o aumento na intensidade e na área de distúrbios geram efeitos negativos na diversidade de espécies (Dunstan & Fox 1996; Fox & Fox 2000; Fox *et al.* 2003). Além disto, comprovaram que sítios com altos níveis de distúrbios foram mais pobres em espécies, sendo estas também menos abundantes do que em ambientes livres de perturbações (Dunstan & Fox

1996). Os distúrbios causados por ungulados influenciam principalmente na estrutura física da vegetação (Matlack *et al.* 2001), e manipulações experimentais drásticas reproduzindo tais efeitos mostraram uma redução na disponibilidade de habitats necessários para a colonização e estabelecimento das espécies (Monamy & Fox 2000; Fox *et al.* 2003). Aplicando estas informações aos nossos resultados, mostramos um aumento linear na riqueza de espécies e na abundância total com o aumento da profundidade da serapilheira e um substancial acréscimo em ambos os parâmetros em vegetação com altura superior a 50 cm. Frente a estas colocações, atividades antrópicas que influenciam na estrutura da vegetação podem diminuir a probabilidade de manutenção de populações de espécies nativas e reduzir condições para os indivíduos presentes (Dunstan & Fox 1996).

Sousa (1984) comenta que para o pleno entendimento das dinâmicas populacionais em ambientes sujeitos a distúrbios, necessitamos conhecer o regime de distúrbios e os processos de colonização e sucessão de espécies em ambientes sujeitos a perturbações. Sob o ponto de vista dos padrões de colonização e sucessão de pequenos mamíferos não-voadores, cautela deve ser utilizada na formulação de estratégias de conservação da fauna baseadas em processos e distúrbios ocorrendo em escala local. Populações de pequenos mamíferos não-voadores possuem dinâmicas espaciais e temporais de colonização e extinção, comportando-se como metapopulações conectadas pelo fluxo de indivíduos entre manchas de hábitat (Hershkovitz 1962; Brito & Fernandez 2000; Pires *et al.* 2002). Julgando estas características, ações de manejo devem almejar o aumento da heterogeneidade ambiental regional e a manutenção ou recomposição de aspectos

estruturais da vegetação localmente (ex. altura), permitindo a ocorrência de processos de colonização a partir de um *pool* regional de espécies e o fornecimento de habitats e recursos adequados para a persistência local das populações. Uma alternativa de manejo seria o emprego de sistemas de pastejo rotativo substituindo sistemas contínuos.

A substituição do pastejo contínuo por sistemas baseados na rotação espacial e temporal de rebanhos e o pousio dos piquetes excessivamente pastejados causa o aumento da heterogeneidade espacial nos estádios de regeneração da vegetação campestre (Bencke 2009; Nabinger *et al.* 2009). Nabinger *et al.* (2009) apontam que em sistemas de produção com pastejo rotativo em consonância com o ajuste da carga animal é possível manter um equilíbrio estável entre o consumo de forragem e o crescimento de pastagens. Além destas características, este sistema evita o depósito de material vegetativo senescente durante a estação de crescimento das plantas, que são materiais propensos a incêndios e rejeitados pelos animais pastadores (Sousa 1984; Pillar & Quadros 1997; Brum *et al.* 2007). Outro aspecto importante em sistemas de pastejo contínuo é o favorecimento de espécies de hábito prostrado (Brum *et al.* 2007), que não fornecem habitats adequados para pequenos mamíferos não-voadores. Não obstante, sistemas com períodos de descanso da pastagem nativa e o ajuste da carga animal permitem uma vegetação estruturada em duplo-estrato: um estrato inferior composto por espécies estoloníferas ou rizomatosas e outro formado por espécies com hábito de crescimento ereto ou cespitoso (Quadros & Pillar 2001; Overbeck *et al.* 2006; Brum *et al.* 2007). Desta forma, um sistema baseado em pousio de pastagens pode



compor uma prática de manejo adequada para a manutenção da fisionomia dos Campos Sulinos e das populações da fauna nativa em sistemas de produção pecuária. Apesar destes resultados e expectativas, os Campos Sulinos são sistemas ecológicos ideais para a realização de pesquisas observacionais e experimentais visando o estabelecimento de estratégias de manejo que integrem a conservação da biodiversidade com a produção pecuária sustentável, que é uma atividade historicamente realizada no Sul do Brasil. Além disto, estratégias de conservação dos Campos Sulinos devem ocorrer tanto dentro de Unidades de Conservação de proteção integral ou sustentável quanto em propriedades particulares, onde estão representados os maiores remanescentes de vegetação campestre do Sul do Brasil (Bencke 2009).

Finalmente, o estudo foi uma das primeiras tentativas para definir os processos de estruturação de assembléias de pequenos mamíferos não-voadores neotropicais combinando aspectos taxonômicos, funcionais e filogenéticos, levantando também questões de conservação da biodiversidade nos sistemas ecológicos estudados. Em trabalhos posteriores, pretendemos avaliar a influência direta de diferentes níveis de distúrbios ambientais sobre os padrões de diversidade de pequenos mamíferos não-voadores em ecossistemas campestres. Adicionalmente aos padrões de coexistência abordados nesta dissertação, pretendemos analisar os padrões de composição funcional e filogenética através do gradiente ecótono campo-floresta e sua relação com o processo de expansão florestal. Esta abordagem permitirá a definição de quais linhagens e que atributos

funcionais estão relacionados às tolerâncias ecológicas necessárias à colonização e ocorrência de pequenos mamíferos não-voadores em ecótonos.

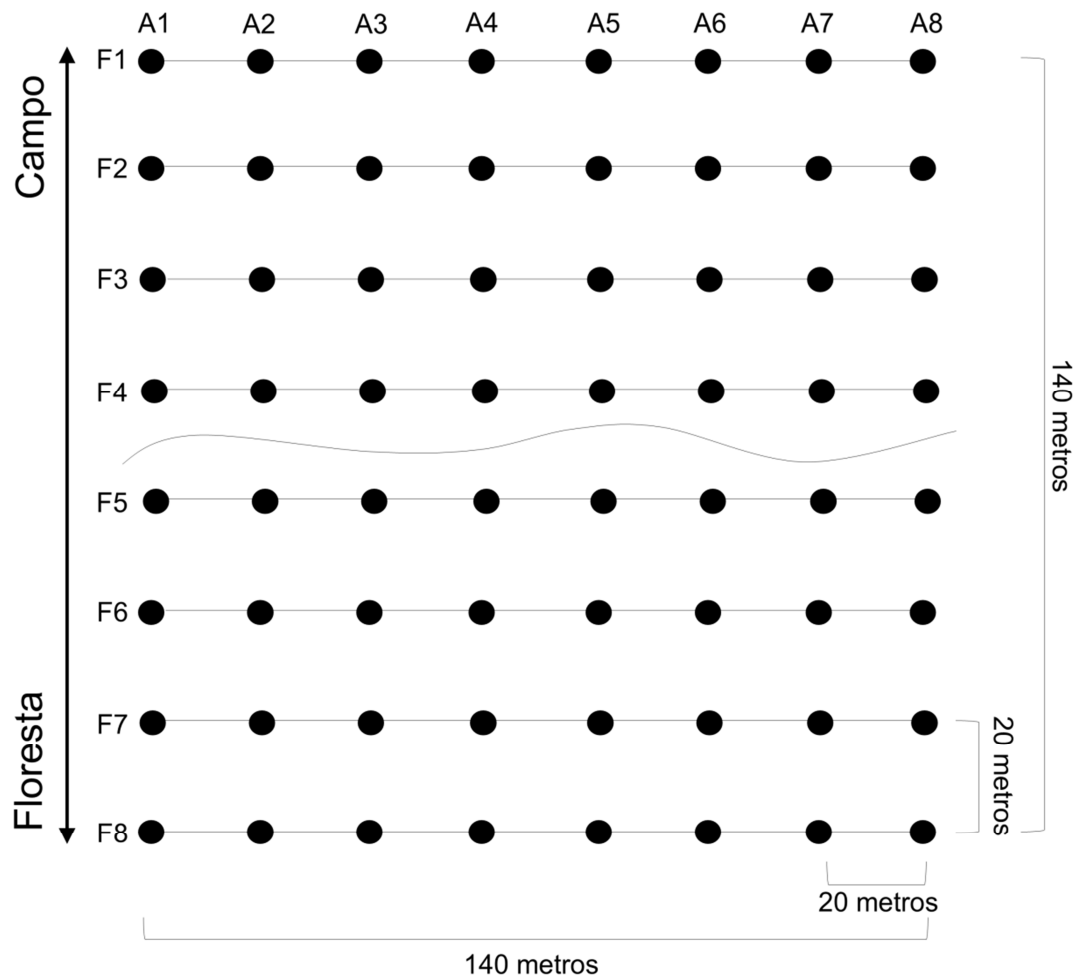
## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Behling, H. & Pillar, V.D. (2007). Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 362, 243-251.
- Behling, H., Jeske-Pieruschka, V., Schüler, L. & Pillar, V.D. (2009). Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*. (ed. MMA) Brasília/DF., pp. 13-25.
- Behling, H., Pillar, V.D., Orloic, L. & Bauermann, S.G. (2004). Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambara do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 203, 277-297.
- Bencke, G.A. (2009). Diversidade e conservação da fauna dos Campos do Sul do Brasil. In: *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. (eds. Pillar, VD, Müller, SC, Castilhos, ZMds & Jacques, AVÁ). Ministério do Meio Ambiente Brasília/DF.
- Bezerra, A.M.R., Carmignotto, A.P. & Rodrigues, F.H.G. (2009). Small Non-Volant Mammals of an Ecotone Region between the Cerrado Hotspot and the Amazonian Rainforest, with Comments on Their Taxonomy and Distribution. *Zoological Studies*, 48, 861-874.
- Brito, D. & Fernandez, F.A.S. (2000). Metapopulation viability of the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic forest fragments in south-eastern Brazil. *Animal Conservation*, 3, 201-209.
- Brum, M.d.S., Quadros, F.L.F.d., Martins, J.D., Bandinelli, D.G., Rossi, G.E., Daniel, E. *et al.* (2007). Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a diferentes sistemas de manejo. *Ciência Rural*, 37, 855-861.
- Cadenasso, M.L. & Pickett, S.T.A. (2001). Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology*, 15.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C. & Jones, C.G. (2003). A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience*, 53.
- Carlucci, M.B., Duarte, L.d.S. & Pillar, V.D. (2011). Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 22, 111-119.
- Clements, F.E. (1904). The development and structure of vegetation. *Studies in the vegetation of the state, III. Bot. Surv. Lincoln, Nebraska.*, 1 - 175.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs - high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science*, 199, 1302-1310.
- Cooper, N., Rodriguez, J. & Purvis, A. (2008). A common tendency for phylogenetic overdispersion in mammalian assemblages. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, 2031-2037.
- de Vivo, M. & Carmignotto, A.P. (2004). Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography*, 31, 943-957.
- Duarte, L.D.S., Dos-Santos, M.M.G., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. (2006a). Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, 31, 520-528.
- Duarte, L.d.S., Machado, R.E., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. (2006b). What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17.
- Dunstan, C.E. & Fox, B.J. (1996). The effects of fragmentation and disturbance of rainforest on ground-dwelling small mammals on the Robertson Plateau, New South Wales, Australia. *Journal of Biogeography*, 23, 187-201.
- Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2011). Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34, 552-565.
- Fonseca, C.R. & Joner, F. (2007). Two-sided edge effect studies and the restoration of endangered ecosystems. *Restoration Ecology*, 15, 613-619.
- Fox, B.J. & Fox, M.D. (2000). Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 19-37.

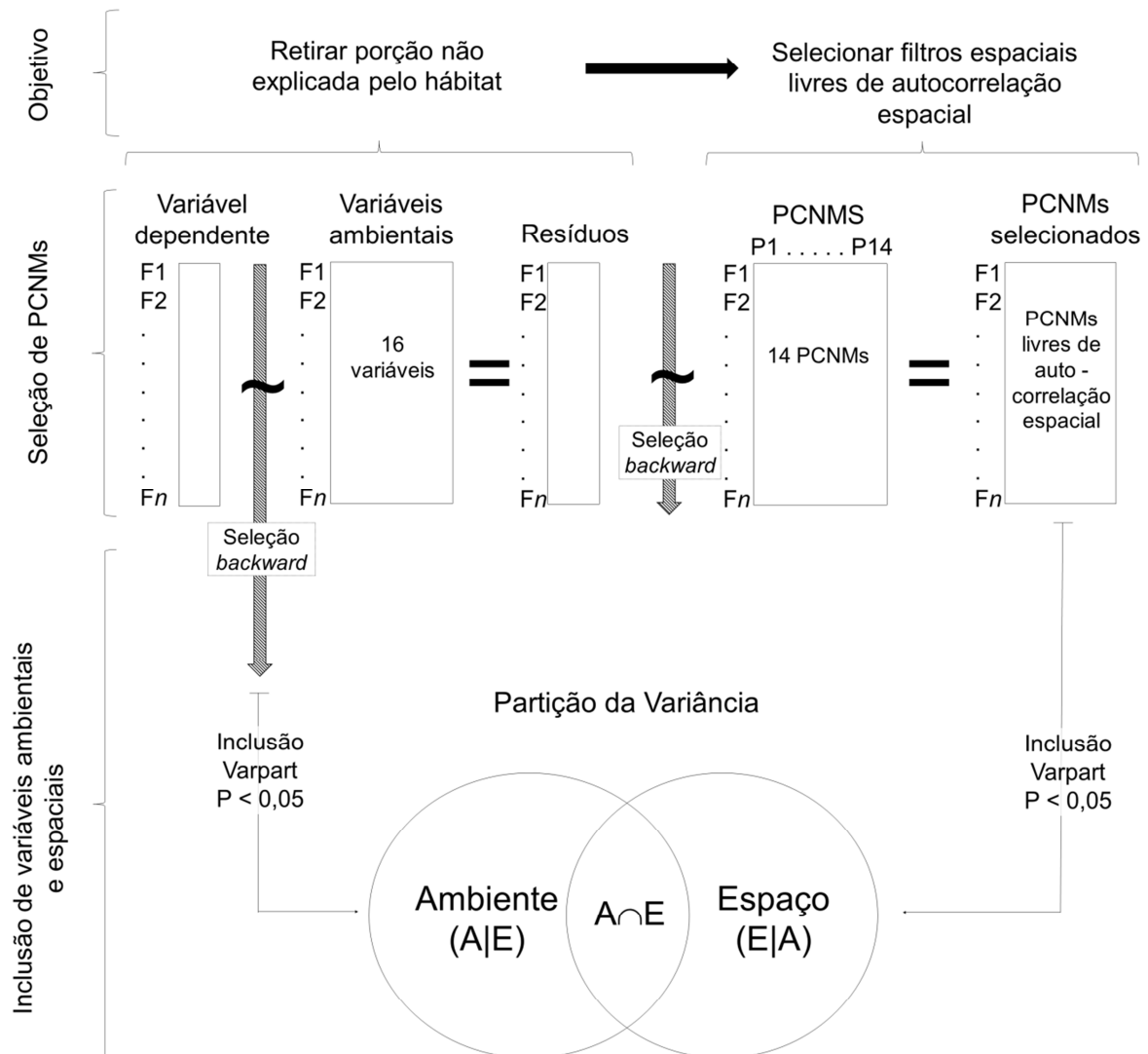
- Fox, B.J., Taylor, J.E. & Thompson, P.T. (2003). Experimental manipulation of habitat structure: a retrogression of the small mammal succession. *Journal of Animal Ecology*, 72, 927-940.
- Godoi, M.N., Cunha, N.L. & Cáceres, N.C. (2010). Efeito do gradiente floresta-cerrado-campo sobre a comunidade de pequenos mamíferos do Alto do Maciço do Urucum, oeste do Brasil. *Mastozoologia Neotropical*, 17, 263-277.
- Grime, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344-347.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J.Q., Brosnoff, K.D., Saunders, S.C. *et al.* (2005). Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19.
- Hershkovitz, P. (1962). *Evolution of Neotropical Cricetine Rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group*. Chicago Natural History Museum, Chicago, U.S.A.
- Leopold, A. (1933). Game Management. *Charles Scribner's Sons. Reprinted in 1986 by University of Wisconsin Press, Madison*.
- Levins, R. & Culver, D. (1971). Regional coexistence of species and competition between rare species (mathematical model/habitable patches). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 68, 1246-&.
- Matlack, R.S., Kaufman, D.W. & Kaufman, G.A. (2001). Influence of grazing by bison and cattle on deer mice in burned tallgrass prairie. *American Midland Naturalist*, 146, 361-368.
- Monamy, V. & Fox, B.J. (2000). Small mammal succession is determined by vegetation density rather than time elapsed since disturbance. *Austral Ecology*, 25, 580-587.
- Monamy, V. & Fox, B.J. (2010). Responses of two species of heathland rodents to habitat manipulation: Vegetation density thresholds and the habitat accommodation model. *Austral Ecology*, 35, 334-347.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests - implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 58-62.
- Nabinger, C., Ferreira, E.T., Freitas, A.K., Carvalho, P.C.d.F. & Sant'Anna, D.M. (2009). Produção animal com base no campo nativo: aplicações de resultados de pesquisas. In: *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade* (eds. Pillar, V.D., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.). Ministério do Meio Ambiente Brasília/DF, pp. 175-198.
- Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. (2004). Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology*, 5, 197-202.
- Ostfeld, R.S., Lewin, N., Schnurr, J., Pickett, S.T.A. & Canham, C.D. (1994). The roles of small rodents in creating patchy environments. *Polish Ecological Studies*, 20, 265 - 276.
- Overbeck, G.E., Mueller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C. *et al.* (2007). Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 9, 101-116.
- Overbeck, G.F., Miller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2005). Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16, 655-664.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2006). Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66, 1073-1090.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Pillar, V.D. & Quadros, F.L.F.d. (1997). Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses*, 12, 119-126.
- Pillar, V.d.P. & Velez, E. (2010). Extinction of the Southern Plains in Conservation Areas: A Natural Phenomenon or an Ethical Problem? *Natureza & Conservacao*, 8, 84-86.
- Pires, A.S., Lira, P.K., Fernandez, F.A.S., Schittini, G.M. & Oliveira, L.C. (2002). Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*, 108, 229-237.
- Quadros, F.L.F.d. & Pillar, V.D. (2001). Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo. *Ciência Rural*, 31, 863-868.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004). Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35.
- Ries, L. & Sisk, T.D. (2004). A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85.
- Sousa, W.P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 353-391.

- Strayer, D.L., Power, M.E., Fagan, W.F., Pickett, S.T.A. & Belnap, J. (2003). A classification of ecological boundaries. *Bioscience*, 53.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475-505.
- Williams, S.E. & Marsh, H. (1998). Changes in small mammal assemblage structure across a rain forest open forest ecotone. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 187-198.
- Wilson, J.W., Stirnemann, R.L., Shaikh, Z.S. & Scantlebury, M. (2010). The response of small mammals to natural and human-altered edges associated with Afromontane forests of South Africa. *Forest Ecology and Management*, 259.

## APÊNDICES



Apêndice S1: Figura esquemática da grade amostral utilizada, onde os círculos preenchidos representam os pontos de captura. Do lado esquerdo e acima estão representados os nomes atribuídos para as faixas (F) e pontos (A), respectivamente. Do lado direito estão demonstradas as distâncias entre faixas e o comprimento da grade. Abaixo são representadas a distância entre pontos e a largura da grade de amostragem. A linha no centro representa a borda florestal.



Apêndice S2: Figura esquemática mostrando o procedimento de seleção de variáveis ambientais e espaciais (PCNMs) para utilização em análises de partição da variância da influência da porção ambiental (A|E), espacial (E|A) e ambiental espacialmente estruturada ( $A \cap E$ ) sobre a riqueza de espécies, número de indivíduos (abundância total) e abundância de cada espécie de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta no sul do Brasil. F = faixa amostral. PCNMs = Coordenadas Principais de uma Matriz de Vizinhaça.

Apêndice S3: Aspectos estruturais das assembléias de espécies de pequenos mamíferos não-voadores capturadas em ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil na primavera e verão de 2011, 2012 e 2013. G = grade de amostragem.

Região	Serra do Sudeste				Planalto das Araucárias						Campanha				Indivíduos por espécie				
Localidade	Encruzilhada do Sul		Herval		Santana da Boa Vista		Parque Nacional dos Aparados da Serra		Parque Estadual do Tainhas		CPCN Pró-Mata		Santo Antônio das Missões			São Francisco de Assis		Sant'Ana do Livramento	
	G*1	G2	G1	G2	G1	G2	G1	G2	G1	G2	G1	G2	G1	G2		G1	G2	G1	G2
Família																			
Didelphidae																			
<i>Didelphis albiventris</i> (Lund 1840)	1	1		1					1	3					5				12
<i>Didelphis aurita</i> (Wied-Neuwied 1826)										2									2
<i>Gracilinanus microtarsus</i> (Wagner 1872)								1											1
<i>Monodelphis dimidiata</i> (Wagner 1847)								5				12	10						27





<i>Thaptomys nigrita</i> (Lichtenstein 1829)											1								1
Dasyproctidade																			
<i>Dasyprocta azarae</i> (Lichtenstein 1823)		1													1				2
Número de espécies	4	2	1	3	1	3	5	5	6	8	11	10	1	2	4	0	0	0	-
Número de indivíduos por grade	11	2	1	7	1	21	8	9	26	25	73	40	1	6	5	0	0	0	236
Número de capturas por grade	12	5	2	7	1	27	8	12	35	28	93	60	1	9	6	0	0	0	306
Sucesso de captura (%)	1,1	0,4	0,18	0,6	0,1	2,94	0,7	1,0	2,9	2,3	10,6	6	0,1	0,8	0,5	0	0	0	1,67 §

\* G = grade de amostragem. § = sucesso médio de captura.

Apêndice S4: Valores médios dos atributos funcionais de espécies de pequenos mamíferos não-voadores de ecótonos campo-floresta do Sul do Brasil.

Família/Espécie	Atributos					
	Comprimento da cauda (mm)	Comprimento do corpo (mm)	Comprimento da pata traseira (mm)	Tamanho da garra (mm)	Tamanho da orelha (mm)	Massa corporal (g.)
<i>Didelphis albiventris</i> (Lund 1840)	278,00	250,00	42,20	3,91	34,40	550,00
<i>Didelphis aurita</i> (Wied-Neuwied 1826)	320,00	280,00	46,00	4,50	40,00	700,00
<i>Gracilinanus microtarsus</i> (Wagner 1872)	13,50	11,00	1,30	1,00	1,80	22,50
<i>Monodelphis dimidiata</i> (Wagner 1847)	63,19	103,52	15,79	1,24	12,50	30,65
<b>Cricetidae</b>						
<i>Akodon azarae</i> (Fischer 1829)	71,67	94,89	57,89	1,50	14,22	24,06
<i>Akodon montensis</i> (Thomas 1913)	49,30	53,70	32,93	1,96	9,59	27,05
<i>Akodon paranaensis</i> (Christoff et al. 2000)	85,87	108,07	23,13	2,31	17,73	44,27
<i>Akodon reigi</i> (González, Langguth and Oliveira 1998)	74,94	86,00	19,84	2,07	22,79	31,73
<i>Akodon serrensis</i> (Thomas 1902)	86,00	68,00	89,10	1,68	16,70	27,55
<i>Brucepattersonius iheringi</i> (Thomas 1897)	110,50	97,00	21,50	2,00	17,00	27,50
<i>Delomys dorsalis</i> (Hensel 1872)	119,50	111,67	27,67	1,50	22,17	41,25
<i>Deltamys</i> sp. (Thomas 1917)	68,40	64,60	19,60	1,33	13,10	17,70
<i>Necromys lasiurus</i> (Lund 1841)	59,00	95,50	18,50	2,00	11,50	32,50

<i>Nectomys squamipes</i> (Brantz 1872)	210,00	170,00	50,00	3,00	30,00	240,00
<i>Oligoryzomys</i> sp. (Bangs 1900)	119,60	85,78	42,13	1,31	16,07	22,22
<i>Oxymycterus</i> aff. <i>judex</i> (Waterhouse 1837)	123,67	143,75	29,50	4,25	24,25	90,50
<i>Oxymycterus nasutus</i> (Waterhouse 1837)	75,62	108,67	21,77	3,00	14,62	64,80
<i>Scapteromys tumidus</i> (Waterhouse 1837)	100,40	127,00	31,00	3,00	18,80	68,40
<i>Sooretamys angouya</i> (Thomas 1913)	175,80	136,40	34,60	2,00	23,00	82,80
<i>Thaptomys nigrita</i> (Lichtenstein 1829)*	47,00	71,00	17,00	2,00	12,00	20,00
Dasyproctidade						
<i>Dasyprocta azarae</i> (Lichtenstein 1823)	17,00	300,00	90,00	10,00	30,00	950,00

---

\* Atributos utilizados somente na abordagem funcional baseada em indivíduos.