



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

**DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE PEQUENOS MAMÍFEROS
EM PAISAGENS ANTRÓPICAS DA MATA ATLÂNTICA DO SUL DA BAHIA,
BRASIL**

JOSE FELIPE VÉLEZ GARCÍA

ILHÉUS - BAHIA - BRASIL

JULHO DE 2016

JOSE FELIPE VÉLEZ GARCÍA

**DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL DE PEQUENOS MAMÍFEROS
EM PAISAGENS ANTRÓPICAS DA MATA ATLÂNTICA DO SUL DA BAHIA,
BRASIL**

Tese apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia da Conservação.

Orientador: Emerson Monteiro Vieira

Co-Orientador: Deborah Faria

ILHÉUS - BAHIA - BRASIL

JULHO DE 2016

V436

Vélez García, José Felipe.

Diversidade taxonômica e funcional de pequenos mamíferos em paisagens antrópicas da Mata Atlântica do Sul da Bahia, Brasil / José Felipe Vélez García. – Ilhéus, BA: UESC, 2016.
vi, 96 f. : il.

Orientador: Emerson Monteiro Vieira.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.
Inclui referências.

1. Paisagens fragmentadas – Mata Atlântica. 2. Ecologia das paisagens. 3. Ecossistemas. 4. Biodiversidade – Conservação. I. Título.

CDD 577.27

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

JOSE FELIPE VÉLEZ GARCÍA

**PEQUENOS MAMÍFEROS DA MATA ATLÂNTICA: ANÁLISE DA
DIVERSIDADE FUNCIONAL EM PAISAGENS ANTRÓPICAS DO SUL DA
BAHIA, BRASIL**

Ilhéus, Bahia – Julho de 2016

Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira
Universidade de Brasília (Orientador)

Prof. Dr. Deborah Faria
Universidade Estadual de Santa Cruz (Co-orientador)

Prof. Dr. Diogo Loretto
IOC - Fiocruz

Prof. Dr. José Fernando Gonzalez Maya
Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras - ProCAT

Prof. Dr. Nilton Carlos Cáceres
Universidade Federal de Santa Maria

Prof. Dr. Jairo Pérez Torres
Pontificia Universidad Javeriana

AGRADECIMENTOS

Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia - Fapesb pela bolsa de estudos.

Emerson Vieira e Deborah Faria, pela paciência, ajuda e conselhos.

Agradecimento aos membros da banca pelos comentários e sugestões feitas ao trabalho.

Cata e Manu por todo o amor, a paciência e a força

Famílias Vélez-García e Sánchez-Lalinde pelo apoio económico, o amor e por todo o suporte desde a distância.

Meus amigos Martín e Jairo por todos os sábios conselhos e pelo interesse, preocupação e acompanhamento no processo.

Ao laboratório de Ecologia Aplicada a Conservação e Laboratório de Zoologia de Vertebrados

A todas as pessoas que de alguma forma estiveram envolvidas no desenvolvimento deste trabalho.

SUMARIO

INTRODUÇÃO GERAL	8
OBJETIVOS	12
Objetivos Específicos.....	12
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	13
CAPITULO I	
Functional diversity in mammal's ecology: current knowledge and challenges to assess ecosystem functioning through traits-based approach.....	17
Abstract	18
Resumo.....	19
Introdução	19
Diversidade Funcional: O conceito	22
Traços funcionais	23
Diversidade funcional em mamíferos: a amostragem de literatura	25
Novos desafios para a ecologia de mamíferos	34
Agradecimentos.....	35
Referências Bibliográficas	36
Anexo 1	43
CAPITULO II	
Forest loss changes the structure and composition of small-mammal assemblages in the Atlantic Forest	44
Abstract	45
Resumo	46
Introduction.....	46
Material and Methods	49
Study area	49
Sampling design	49
Data analysis.....	51
Results	52
Small mammal assemblages.....	52
The forest cover loss and diversity of small mammals.....	54
Discussion	57
Small-mammal assemblages: Structure and Composition	57

The small-mammal diversity and the extinction threshold	58
Final remarks.....	62
References	63
Supplementary Material.....	70
CAPITULO III	
Landscape-scale deforestation and the functional structure of small mammals in anthropogenic landscapes of the Atlantic Forest.	71
Abstract	72
Resumo	73
Materiales e Métodos.....	76
Área de Estudo	76
Delineamento amostral.....	76
Diversidade Funcional	77
Análises de dados	79
Discussão	82
Conclusões.....	86
Agradecimientos:.....	87
Referências	87
Anexo 1	93
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	94

INTRODUÇÃO GERAL

A perda de habitat e a fragmentação como consequência de alterações antrópicas é uma das principais causas do declínio global da biodiversidade. Isto, tem levado a mudanças na estrutura e composição das comunidades em diferentes escalas, como consequência da perda de espécies (LINDENMAYER; FISCHER, 2007), podendo causar a desestruturação das comunidades e afetando o funcionamento dos ecossistemas e a manutenção de serviços ecossistêmicos (HOOPER et al., 2005; SONG et al., 2014) .

A perda de habitat e a fragmentação, apesar de estarem relacionadas, correspondem a processos distintos (FAHRIG, 2003b; RYBICKI; HANSKI, 2013) A segunda pode ser definida como a transformação do habitat original em fragmentos dispersos em meio a uma matriz distinta do habitat original (ANDREN, 1994; FAHRIG, 2003b; SAUNDERS et al., 1991). Esta deixa as novas manchas de habitat isoladas e expostas a novas condições ambientais, afetando as propriedades do ecossistema (EWERS; DIDHAM, 2006; MURCIA, 1995). Os efeitos da fragmentação sobre a biodiversidade são espécie-específicos, uma vez que podem ser favoráveis para algumas espécies e desfavoráveis para outras, dependendo da escala e outros fatores (EWERS; DIDHAM, 2006; FAHRIG, 2001, 2003b; LINDENMAYER; FISCHER, 2007; TURNER, 2010). Por outro lado, a perda de habitat tem efeitos negativos sobre a biodiversidade, pois deixa as populações mais vulneráveis a processos estocásticos, com o qual aumenta o risco de extinção local e regional das espécies (LINDENMAYER; FISCHER, 2007; OVASKAINEN; HANSKI, 2003).

O processo de extinção de espécies afeta negativamente diferentes processos nos ecossistemas, podendo reduzir sua funcionalidade e a os serviços ecossistêmicos que proveem (CEBALLOS et al., 2002; HOOPER et al., 2002; LOREAU et al., 2001; PETCHY; GASTON, 2002b). Porém, este processo não ocorre de forma aleatória, e por tanto, a vulnerabilidade das espécies à extinção estará determinada pela atuação de diversos fatores (OLDEN; POFF; BESTGEN, 2008; PETCHY, GASTON, 2002b; BONN, STORCH, GASTON, 2004)

Diversos estudos têm demonstrado que a relação entre a perda de habitat e a extinção de espécies não é linear, podendo mostrar um limiar associado com a proporção de hábitat remanescente na paisagem abaixo do qual a probabilidade de extinção aumenta drasticamente (ANDREN, 1994; FAHRIG, 2001; MORANTE-FILHO et al., 2015;

PARDINI et al., 2010; RHODES et al., 2008). Este limiar de fragmentação faz referência a quantidade mínima de habitat necessária para a persistência de uma espécie no ambiente. ANDREN (1994), por exemplo, identificou um limiar na proporção de habitat remanescente que varia entre 10% e 30%, abaixo do qual a presença de espécies de aves e mamíferos depende em maior grau da configuração da paisagem como resultado da fragmentação (FAHRIG, 1997; 2003; PARKER; MAC NALLY, 2002). Um valor semelhante foi encontrado por (BANKS-LEITE et al., 2014) para vertebrados na Mata Atlântica do Brasil. No entanto, outros estudos têm mostrado valores de limiar discrepantes com aqueles propostos inicialmente por (ANDREN, 1994). FAHRIG (1997, 1998), por exemplo, reconhece um valor de limiar por volta do 20% da área reprodutiva, enquanto que HENEIN; WEGNER; MERRIAM, (1998) identificam um limiar acima do 70% para tãmiás (esquilos listrados), enquanto que PARKER; MAC NALLY, (2002) não identificaram limiar para invertebrados.

Em uma revisão recente SWIFT; HANNON, (2010), reconhecem valores de limiar que variam de 5% a 90% de habitat remanescente. Estes valores são contrastantes e mostram a controvérsia existente com relação à proporção de habitat remanescente a partir da qual se evidencia o limiar de extinção. Isto sugere que o limiar de extinção pode variar em função de diversos fatores como a região e o grupo de estudo, com o qual se faz necessária a realização de mais estudo empíricos que permitam compreender melhor os efeitos da perda de habitat sobre a diversidade e os mecanismos que regulam estes processos. Este tipo de informações são relevantes para o manejo e conservação de espécies e ecossistemas (HUGGETT, 2005; SWIFT; HANNON, 2010), especialmente para aqueles que apresentam alto grau de ameaça, como o caso da Mata Atlântica.

A Mata Atlântica é considerado um dos *hotspots* mundiais da biodiversidade devido a sua alta diversidade, grau de endemismos e forte ameaça como consequência das alterações antrópicas (MYERS et al., 2000). Estimativas recentes consideram que resta unicamente 11,7% da sua cobertura original, a qual é formada, em sua maioria, por pequenos fragmentos (<50ha) de vegetação secundária em estágio inicial a médio de sucessão, imersos em matrizes agrícolas, pecuárias ou urbanas (METZGER, 2009; RANTA; BLOM, 1998; RIBEIRO et al., 2009).

A Mata Atlântica do sul da Bahia conserva ainda uma grande diversidade de flora e fauna (ARAUJO et al., 1998), incluindo várias espécies endêmicas. A região do município de Una, contém um dos maiores remanescentes de Mata Atlântica do Nordeste, tendo reconhecida importância para a conservação deste ecossistema

(ARAUJO et al., 1998). No entanto, existe uma forte pressão antrópica sobre estes remanescentes, afetando negativamente a biodiversidade da região (LANDAU 2003) e induzindo a mudanças na estrutura das comunidades como resultado da simplificação e homogeneização da biota (LÔBO et al., 2011; PARDINI et al., 2005; SILVA et al., 2005; TABARELLI; MANTOVANI; PERES, 1999). Estas mudanças, junto com a transformação das condições abióticas, alteram os processos ecológicos do ecossistema e conseqüentemente sua funcionalidade (SONG et al., 2014). Entender os processos ecológicos e a função dos organismos dentro dos ecossistemas é fundamental para a recuperação, conservação e manejo adequado de sistemas alterados, assim como para o reconhecimento dos serviços ecossistêmicos que eles proveem (CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011; CHAN et al., 2006; MOONEY, 2010).

De uma maneira geral, os efeitos das alterações antrópicas sobre a biodiversidade têm sido avaliados a partir da estrutura e composição das comunidades, medida através de índices tradicionais baseados na riqueza e abundância de espécies (PETCHEY; GASTON, 2002a, 2006). Porém, estes índices nem sempre conseguem representar as características ecológicas das espécies, pois estão baseados unicamente na sua identidade taxonômica. Isto é uma limitação para entender a função dos organismos dentro das comunidades e ecossistemas (VILLÉGER et al., 2010). Neste sentido, a aproximação a partir de caracteres funcionais permite fazer uma melhor ligação entre os organismos e a funcionalidade dos ecossistemas (MASON et al., 2005; PETCHEY; GASTON, 2006). Ela tem o potencial para revelar os mecanismos que estruturam às comunidades e aporta informações necessárias para entender os processos que influenciam na estruturação das comunidades, na funcionalidade dos ecossistemas e na prestação de serviços ecossistêmicos (CASANOVES; PLA; DI RIENZO, 2011; DÍAZ et al., 2007; LOREAU et al., 2001; MASON et al., 2005; MOUCHET et al., 2010; PETCHEY; GASTON, 2002a; TILMAN, 2001).

A diversidade medida a partir de traços funcionais (Diversidade Funcional) tem sido amplamente trabalhada dentro da ecologia vegetal, porém na ecologia animal as informações existentes são ainda limitadas (BLAUM et al., 2011; PODGAISKI; DE SOUZA MENDONÇA; PILLAR, 2011). Isto é resultado das limitações que este tipo de abordagem apresenta na hora de definir e selecionar traços que representem tanto a resposta dos organismos às variações no ambiente (traços de resposta), quanto o efeito dos organismos nos processos do ecossistema (traços de efeito) (LAVOREL; GARNIER, 2002; SUDING et al., 2008). Estas características no final, são as que

representarão a funcionalidade de espécies ou indivíduos nos ecossistemas (BLAUM et al., 2011; HOOPER et al., 2002; LOREAU et al., 2001; SUDING et al., 2008).

Os pequenos mamíferos podem ser um bom modelo para reconhecer e prever os mecanismos que regulam a funcionalidade dos ecossistemas e os efeitos das alterações antrópicas. Eles são considerados indicadores de alterações antrópicas (ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; PARDINI, 2004; PARDINI et al., 2009, 2010; UMETSU; PARDINI, 2007), além de ser um grupo relativamente bem definido e conhecido em termos taxonômicos e ecológicos. Em termos funcionais, os pequenos mamíferos participam de diversos processos ecológicos dentro dos ecossistemas. Entre outros, atuam na regulação das comunidades vegetais (EDWARDS e CRAWLEY, 1999; FORGET, MUÑOZ, LEIGH, 1994; OSTFELD, MANSON, CANHAM, 1997), através da dispersão de sementes e a predação de frutos, sementes e plântulas (JANZEN, 1971; SILVA e TABARELLI, 2001; VÉLEZ-GARCÍA e PÉREZ-TORRES, 2010). São importantes no controle de populações de invertebrados (CHURCHFIELD, HOLLIER, BROWN, 1991), como fonte de alimento para predadores (JAKSIC, et al., 1993), e relevantes reservatórios de zoonoses (FIGUEIREDO et al., 1999) e agentes de ataques a cultivos (STENSETH et al., 2003).

Diversos estudos têm avaliado o efeito da fragmentação na abundância e riqueza de pequenos mamíferos na Mata Atlântica (CASTRO; FERNANDEZ, 2004; PARDINI, 2004; PASSAMANI; FERNANDEZ, 2011; PIRES et al., 2002; ROCHA; PASSAMANI; LOUZADA, 2011; UMETSU; PARDINI, 2007), mostrando que a resposta é espécie-específica: as espécies que dependem estritamente da floresta e têm hábitos restritos (especialistas) são afetadas negativamente, enquanto que espécies com menores necessidades de habitat e que não dependem exclusivamente da floresta (generalistas) são favorecidas pela fragmentação (ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; PARDINI, 2004; PARDINI et al., 2009; PASSAMANI; FERNANDEZ, 2011; UMETSU; PARDINI, 2007). Por outro lado, se reconhece que a relação entre a riqueza de espécies e a quantidade de habitat remanescente não é linear, mostrando um limiar de 30%, a partir do qual a abundância e riqueza de espécies especialistas decresce abruptamente (ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; PARDINI et al., 2010).

Neste estudo pretendi investigar o efeito da perda de cobertura florestal na diversidade taxonômica e funcional de pequenos mamíferos na Mata Atlântica do sul da Bahia. O trabalho está dividido em três capítulos. O primeiro é uma revisão do estado de conhecimento da diversidade funcional em estudos mastozoológicos e uma proposta de medição de traços funcionais. O segundo, avalia o efeito da perda de cobertura florestal

na escala de paisagem considerando métricas clássicas de comunidades de pequenos mamíferos, incluindo abundância, riqueza e diversidade das mesmas. Já o terceiro capítulo, avalia o efeito de perda de cobertura florestal sobre a estrutura funcional dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica do sul da Bahia.

OBJETIVOS

Avaliar o efeito da perda de cobertura florestal na diversidade taxonômica e funcional dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica no sul da Bahia, Brasil.

Objetivos Específicos

Descrever o estado do conhecimento da diversidade funcional dentro da mastozoologia e definir traços funcionais para mamíferos terrestres, que sejam de fácil medição que possam ser empregados em futuras avaliações de diversidade funcional da mastofauna.

Descrever a estrutura e composição das assembleias de pequenos mamíferos e sua relação com a perda de cobertura florestal, em paisagens com diferentes porcentagens de cobertura florestal.

Descrever a estrutura funcional das assembleias de pequenos mamíferos e sua relação com a perda de cobertura florestal em paisagens com diferentes porcentagens de cobertura florestal.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ANDREN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat : a review. **Oikos**, v. 71, n. 3, p. 355–366, 1994.

ARAUJO, M. et al. **A mata atlântica do sul da bahia**. São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, 1998. v. 8

BANKS-LEITE, C. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, v. 345, n. 6200, p. 1041–1045, 2014.

BLAUM, N. et al. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 11, p. 2333–2345, 30 jan. 2011.

BONN, A.; STORCH, D.; GASTON, K. J. Structure of the species–energy relationship. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 271, n. 1549, p. 1685–91, 22 ago. 2004.

CADOTTE, M. W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHEV, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 5, p. 1079–1087, 19 out. 2011.

CASANOVA, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J. A. **Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos**. Turrialba, Costa Rica: [s.n.].

CASTRO, E. B.; FERNANDEZ, F. A. S. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. **Biological Conservation**, v. 119, n. 1, p. 73–80, set. 2004.

CEBALLOS, G. et al. Mammal population losses and the extinction crisis. **Science**, v. 296, n. 5569, p. 904–907, 2002.

CHAN, K. M. A et al. Conservation planning for ecosystem services. **PLoS biology**, v. 4, n. 11, p. e379, out. 2006.

DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 52, p. 20684–9, 26 dez. 2007.

ESTAVILLO, C.; PARDINI, R.; ROCHA, P. L. B. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. **PloS one**, v. 8, n. 12, p. e82369, jan. 2013.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, v. 81, n. 1, p. 117–142, fev. 2006.

FAHRIG, L. How much habitat is enough? **Biological Conservation**, v. 100, n. 1, p. 65–74, jul. 2001.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 487–515, 2003a.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology,**

Evolution, and Systematics, v. 34, n. 1, p. 487–515, nov. 2003b.

HENEIN, K.; WEGNER, J.; MERRIAM, G. Population effects of landscape model manipulation on two behaviourally different woodland small mammals. **Oikos**, v. 81, n. 1, p. 168–186, 1998.

HOOPER, D. U. et al. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P. (Eds.). . **Biodiversity and Ecosystem Functioning: Syntheses and Perspectives**. New York: Oxford University Press, 2002. p. 195–208.

HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 3–35, 2005.

HUGGETT, A. J. The concept and utility of “ecological thresholds” in biodiversity conservation. **Biological Conservation**, v. 124, n. 3, p. 301–310, ago. 2005.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. Essay Review, p. 545–556, 2002.

LINDENMAYER, D. B.; FISCHER, J. Tackling the habitat fragmentation panchreston. **Trends in ecology & evolution**, v. 22, n. 3, p. 127–32, mar. 2007.

LÔBO, D. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 17 mar. 2011.

LOREAU, M. et al. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. **Science**, v. 294, n. October, p. 804–808, 2001.

MASON, N. W. H. et al. Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112–118, 2005.

METZGER, J. P. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1138–1140, jun. 2009.

MOONEY, H. A. The ecosystem-service chain and the biological diversity crisis. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 365, n. 1537, p. 31–9, 12 jan. 2010.

MORANTE-FILHO, J. C. et al. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. **PLoS ONE**, v. 10, n. 6, p. 1–18, 2015.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867–876, 15 mar. 2010.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in ecology & evolution (Personal edition)**, v. 10, n. 2, p. 58–62, 1995.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–8, 24 mar. 2000.

OLDEN, J. D.; POFF, N. L.; BESTGEN, K. R. Trait synergisms and the rarity, extirpation, and extinction risk of desert fishes. **Ecology**, v. 89, n. 3, p. 847–856, 2008.

OVASKAINEN, O.; HANSKI, I. Extinction threshold in metapopulation models. **Annual Zool. Fennici**, v. 40, p. 81–97, 2003.

- PARDINI, R. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, n. 13, p. 2567–2586, dez. 2004.
- PARDINI, R. et al. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. **Biological Conservation**, v. 124, n. 2, p. 253–266, jul. 2005.
- PARDINI, R. et al. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1178–1190, jun. 2009.
- PARDINI, R. et al. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PLoS one**, v. 5, n. 10, p. e13666, jan. 2010.
- PARKER, M.; MAC NALLY, R. Habitat loss and the habitat fragmentation threshold: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. **Biological Conservation**, v. 105, n. 2, p. 217–229, jun. 2002.
- PASSAMANI, M.; FERNANDEZ, F. A. S. Abundance and richness of small mammals in fragmented Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 45, n. 9–10, p. 553–565, 2011.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402–411, maio 2002a.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Extinction and the loss of functional diversity. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 269, n. 1501, p. 1721–7, 22 ago. 2002b.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741–58, jun. 2006.
- PIRES, A. S. et al. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. **Biological Conservation**, v. 108, n. 2, p. 229–237, dez. 2002.
- PODGAISKI, L. R.; DE SOUZA MENDONÇA, M.; PILLAR, V. D. **O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e por quê?** *Oecologia Australis*, 2011.
- RANTA, P. et al. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: Size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, n. 3, p. 385–403, 1998.
- RHODES, J. R. et al. Regional variation in habitat-occupancy thresholds: a warning for conservation planning. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 2, p. 549–557, abr. 2008.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, jun. 2009.
- ROCHA, M. F.; PASSAMANI, M.; LOUZADA, J. A small mammal community in a forest fragment, vegetation corridor and coffee matrix system in the brazilian atlantic forest. **PLoS ONE**, v. 6, n. 8, p. e23312, jan. 2011.
- RYBICKI, J.; HANSKI, I. Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. **Ecology letters**, v. 16 Suppl 1, p. 27–38, maio 2013.
- SAUNDERS, D. A. et al. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review. **Conservation Biology**, v. 5, n. 1, p. 18–32, 1991.

- SONG, Y. et al. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 34, n. 2, p. 85–91, abr. 2014.
- SUDING, K. N. et al. Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. **Global Change Biology**, v. 14, n. 5, p. 1125–1140, 2008.
- SWIFT, T. L.; HANNON, S. J. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 85, n. 1, p. 35–53, fev. 2010.
- TABARELLI, M. et al. Challenges and opportunities for Biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic forest. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 695–700, 2005.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C. A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 91, n. 2–3, p. 119–127, 1999.
- TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S. A. (Ed.). . **Encyclopedia of Biodiversity**. New Jersey: Academic Press, 2001. v. 3p. 109–120.
- TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest : a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, n. 2, p. 200–209, 1996.
- UMETSU, F.; PARDINI, R. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats - Evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. **Landscape Ecology**, v. 22, n. 4, p. 517–530, 2007.
- VILLÉGER, S. et al. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. **Ecological applications**, v. 20, n. 6, p. 1512–1522, set. 2010.

CAPITULO I

Functional diversity in mammal's ecology: current knowledge and challenges to assess ecosystem functioning through traits-based approach

Functional diversity in mammal's ecology: current knowledge and challenges to assess ecosystem functioning through traits-based approach

Felipe Vélez-García¹, Deborah Faria¹, Emerson M. Vieira²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brazil.

²Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil.

Abstract

1. Traditional diversity indices do not allow the recognition of the roles organisms play in ecosystems. Instead, functional diversity allows the link between organisms and the functionality of ecosystems through the use of characteristics that describe the response of organisms to changes in the environment or the effect of organisms on the environment (functional traits). This approach is widely applied in plant ecology, but is still incipient in mammal ecological studies.
2. Our aim was to review the current state of knowledge about functional diversity of mammals and provide guidelines for the development of new researches.
3. We conducted a historical review of functional diversity and the use of functional traits in ecology. Additionally, we reviewed the literature available in the “ISI Web of Science” and “Scopus” concerning to functional diversity in mammals.
4. The literature available addressing functional diversity of mammals is limited and the choice of functional traits can be complex. In the literature, the use of traits is focused on the acquisition of resources and suggests the need for a better definition of traits to be used in functional diversity studies with mammals.
5. Based on the studies reviewed and on our own experience, we define and suggest a series of functional traits which can be easily measured in the field, laboratory, or from information contained in the literature.
6. The development of new studies evaluating the functional diversity in mammals will contribute to the understanding of the mechanisms that control the biological diversity, as well as the processes in which they participate. This approach will also allow the identification of ecosystem services associated with mammals, and the production of applicable information to the management and conservation of mammals.

Keywords: Community Ecology Conservation, Ecosystem Functioning, Ecosystem Services Functional Groups, Mammal.

Resumo

1. Os índices de diversidade tradicionais não permitem reconhecer o papel dos organismos nos ecossistemas, por outra parte a diversidade funcional permite fazer a ligação entre os organismos e a funcionalidade dos ecossistemas a partir da utilização de características que descrevam a resposta dos organismos às variações do ambiente ou o efeito dos organismo no mbiente (traços funcionais). Esta abordagem é amplamente desenvolvida na ecologia vegetal, mas ainda é incipiente nos estudos com mastofauna.
2. Nosso objetivo foi revisar o estado do conhecimento atual da diversidade funcional em mamíferos e dar guias para o desenvolvimento de novos estudos
3. Realizamos uma revisão histórica da diversidade funcional e a utilização de traços funcionais. Adicionalmente revisamos a literatura disponível na *ISI Web of Science* e na *Scopus* concernente à diversidade funcional em mamíferos.
4. A literatura disponível que aborda diversidade funcional de mamíferos é limitada e a escolha dos traços funcionais pode ser complexa. A utilização de traços na literatura está focada na aquisição de recursos e sugere a necessidade de uma melhor definição dos traços a serem utilizados nos estudos de diversidade funcional com mamíferos.
5. Com base na literatura revisada e nossa experiência propomos e definimos uma serie de traços funcionais que possam ser medidos facilmente em campo, laboratório ou a partir de informação contida na literatura.
6. O desenvolvimento de novos estudos que avaliem a diversidade funcional em mamíferos aportará informações que permitam entender os mecanismos que regulam à diversidade biológica, assim como os processos dos quais estes organismos participam. Este tipo de abordagem também permitirá a identificação de serviços ecossistêmicos associados aos mamíferos, e aportara informações aplicáveis ao manejo e conservação da mastofauna.

Palavras-chave: Conservação, Ecologia de comunidades, Funcionamento do Ecossistema, Guilda, Grupos Funcionais, Mamíferos, Serviços ecossistêmicos

Introdução

As propriedades dos ecossistemas dependem da biodiversidade em termos dos organismos, suas características e sua distribuição e abundância no espaço e no tempo (Hooper et al. 2002). O interesse por entender estes padrões e os mecanismos que os

definem é um dos principais objetivos em ecologia. Com este fim têm se desenvolvido diversos descritores que permitem reunir e resumir informações relacionadas ao número de espécies e suas abundâncias em diversas escalas espaciais e temporais (Morin 2011).

Os índices de diversidade (também chamada de “diversidade tradicional” *sensu* Weiher (2011) têm sido utilizados tradicionalmente em ecologia para descrever a estrutura e composição das comunidades e entender os padrões da diversidade biológica em diferentes escalas. Estes índices baseiam-se na quantidade de espécies ou unidades de diversidade, tratando-as como similares e desconsiderando os mecanismos (processos biológicos) que definem estes padrões (Moore 2001).

A necessidade de novos enfoques que levassem em consideração a função dos organismos independentemente da sua identidade taxonômica (Tilman 2001, Petchey & Gaston 2002), permitiu o desenvolvimento de novos sistemas de categorização (Moore 2001). A classificação por funções está baseada na utilização de traços que refletem as adaptações dos organismos às condições bióticas e abióticas do ambiente e como eles contribuem às diversas funções dentro das comunidades e os ecossistemas, sendo esta a base da diversidade funcional (Loreau et al. 2001, Petchey & Gaston 2002, 2006, Song et al. 2014).

A inclusão da funcionalidade das espécies no estudo da biodiversidade não é recente (Golluscio & Sala 1993, Tilman et al. 1997, Loreau et al. 2001, Hooper et al. 2002, Stevens et al. 2003), porém, tem tido alto desenvolvimento nos últimos anos. Em uma revisão preliminar que fizemos na *Web of Science*, considerando as publicações até junho de 2016 contendo o termo “Functional Diversity”, encontramos que na última década houve um maior interesse no uso desta abordagem para entender e descrever os padrões e mecanismos que regulam a biodiversidade (Figura 1). No entanto, este crescimento acentuado tem sido mais marcado na ecologia vegetal. Isto ficou evidente em nossa revisão preliminar, que resultou em um *output* de 7184 publicações, das quais 1912 corresponderam a pesquisas na área de ecologia e ciências ambientais. Destes estudos, 268 foram pesquisas relacionados a plantas (Plant Science & Forestry) e somente 22 corresponderam a pesquisas envolvendo animais (Zoology). Este último dado mostra o desenvolvimento desproporcional da ecologia funcional em plantas se comparada com a fauna.

Nosso trabalho tem como objetivo descrever o estado do conhecimento da diversidade funcional, avaliar sua aplicação na mastozoologia e indicar rumos para seu desenvolvimento. Consideramos que o uso de este tipo de abordagem pode ser relevante na ecologia de mamíferos, uma vez que aporta informações de base para o desenvolvimento de ações de manejo e conservação e para a valoração de serviços ecossistêmicos (Hooper et al. 2005, Balvanera et al. 2006, Díaz et al. 2007, Salgado-Negret & Paz 2015, González-Maya et al. 2016) proporcionados pela mastofauna. Adicionalmente acreditamos que os conceitos e aplicações aqui apresentadas poderão servir de base e reforço para outros grupos de vertebrados.

O estudo está dividido em três partes: a primeira apresenta uma revisão histórica e conceitual da diversidade funcional e o uso de traços funcionais; a segunda, uma revisão de literatura que aborda aspectos de diversidade funcional em mamíferos; na terceira, propomos traços funcionais para serem usados em estudos de diversidade funcional que usem mamíferos como modelos de estudo, discutindo sua seleção, utilização e implicações no entendimento dos padrões de diversidade biológica e os mecanismos que atuam na regulação e estruturação das comunidades de mamíferos, seu efeito na funcionalidade dos ecossistemas e a prestação de serviços ecossistêmicos.

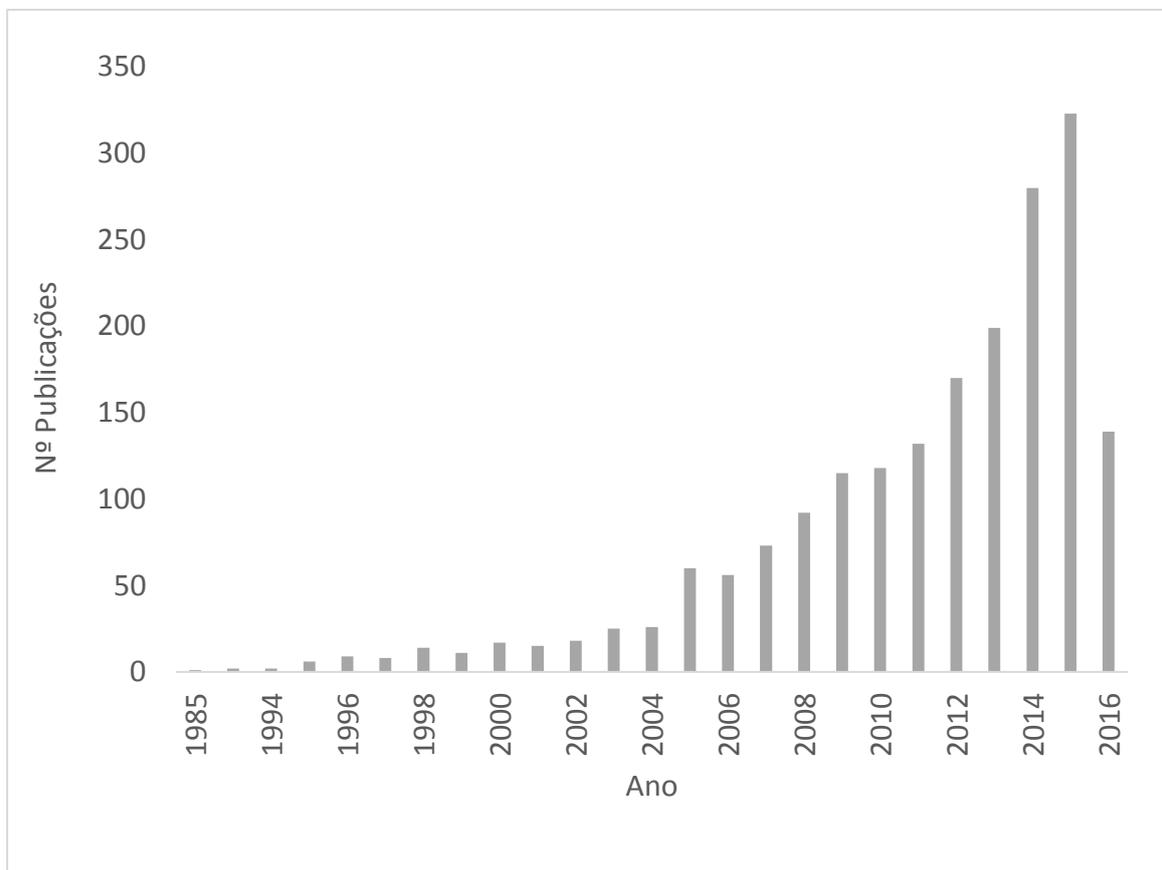


Figura 1. Crescimento de pesquisas abordando “Functional Diversity” dentro da área de Ecologia. Consulta feita na ISI Web of Science, junho de 2016.

Diversidade Funcional: O conceito

A primeira aproximação à classificação dos organismos em grupos ecológicos dentro da ecologia atual, foi originada a partir do conceito de guilda, a qual se define como um grupo de organismo que utiliza de forma similar os mesmos recursos (Root 1967). Este conceito, embora amplamente conhecido e usado, tem sido associado (de forma equivocada) à fauna, e empregado sob diferentes conotações, perdendo assim seu sentido original e fazendo com que sua utilização seja as vezes conflitante (Simberloff 1991, Fauth et al. 1996, Wilson 1999).

Por outro lado, em um avanço conceitual, Grime (1974) e Cummins (1974) incluíram na sua classificação, além dos recursos utilizados, a resposta dos organismos às variações do ambiente (tipos funcionais). Posteriormente, Gitay & Noble (1997), com base no conceito de tipos funcionais, introduziram o conceito de grupos funcionais, definindo-os como grupos de organismos sem relação filogenética, que respondem de forma semelhante a alterações específicas do ambiente.

Embora os conceitos de guilda e grupos funcionais sejam, com frequência, equivocadamente sinonimizados (Blaum et al. 2011) e diferenciados a grosso modo pelo grupo de estudo (i.e., guilda para fauna e grupos funcionais para plantas), existe uma clara diferenciação entre os dois conceitos. O primeiro considera os organismos que utilizam recursos semelhantes, e o segundo leva em consideração os organismos que participam de processos semelhantes (Jaksic 1981, Wilson 1999, Blondel 2003, Blaum et al. 2011).

Embora seja bastante aceita, a classificação dos organismos em grupos funcionais apresenta limitações para definir grupos, pois uma espécie pode ser classificada em diferentes grupos funcionais embora não possa ser considerada como equivalente a espécies do mesmo grupo, já que as contribuições às funções de comunidades e ecossistemas serão distintas (Diaz & Cabido 2001, Loreau et al. 2001). As funções das espécies devem ser tratadas, portanto, sob foco multidimensional, considerando as distintas contribuições de cada uma em cada função alvo de estudo.

Com a inclusão da “função” no estudo das comunidades, deu-se início a novas abordagens com maior significado ecológico. Ao contrário dos métodos tradicionais, a abordagem funcional permite entender, não só os padrões, mas também os processos e os mecanismos que os regulam. Esta nova abordagem se baseia na classificação dos organismos a partir das características ecológicas, independentemente da sua identidade taxonômica (Moore 2001, Tilman 2001).

O conceito de diversidade funcional (Tilman et al. 1997, Tilman 2001), superou as limitações da classificação em grupos funcionais ao considerar a contribuição dos organismos às diferentes funções do ecossistema. A diversidade funcional, como

componente da biodiversidade (Petchey & Gaston 2006), é definida como “o valor e a variação das espécies e seus atributos que influenciam o funcionamento dos ecossistemas”(Tilman 2001).

Mais recentemente, a diversidade funcional é entendida como valor e o alcance das características funcionais de uma espécie em um ambiente em particular (Zhang et al. 2012), fazendo ênfases nas diferenças entre espécies de uma mesma comunidade, pois estas diferenças refletem a quantidade de espécies funcionais e a funcionalidade do ecossistema (Diaz & Cabido 2001, Zhang et al. 2012).

Atualmente a diversidade funcional é considerada a parte mais importante da diversidade biológica, uma vez que permite fazer a ligação entre os organismos e a funcionalidade dos ecossistemas (Pastor et al. 1996, Petchey & Gaston 2002, 2006, McGill et al. 2006, Song et al. 2014), pois está baseada na utilização de características das espécies que refletem sua resposta às condições ambientais ou que afetam ao ambiente (Diaz & Cabido 2001, Tilman 2001, Hooper et al. 2002, Lavorel & Garnier 2002, Loreau 2010, Luck et al. 2012).

Traços funcionais

Os traços funcionais se definem como uma propriedade mensurável de um organismo, que influencia sua performance (McGill et al. 2006) ou seu fitness (Violle et al. 2007, Flynn et al. 2009). Eles correspondem, portanto, a características (morfológicas, fisiológicas ou fenológicas) medidas individualmente e que afetam seu sucesso biológico (Violle et al. 2007). Os traços funcionais podem apresentar variações através de gradientes ambientais, temporais ou espaciais (Violle et al. 2007) e o valor que adquire cada traço em um tempo e espaço específicos é denominado como atributo (Lavorel & Garnier 2002). Diversos tipos de traços funcionais podem ser medidos e quantificados em diferentes níveis organizacionais, porém devem refletir o papel funcional dos organismos (*i.e.*, refletir as adaptações à variação nas condições bióticas e abióticas do ambiente) (McGill et al. 2006, Violle et al. 2007, Luck et al. 2012). No nível de espécies podem ser consideradas as variações intra ou interespecíficas dependendo do objeto de estudo.

A utilização de traços com variações interespecíficas parte do pressuposto que a variabilidade dos traços é maior entre espécies, enquanto que traços com variação intraespecífica consideram uma maior variação entre os indivíduos de uma mesma espécie (Cianciaruso et al. 2009). Atualmente é mais aceita a variação intraespecífica, pois considera a existência de diferenças funcionais entre os indivíduos de uma mesma espécie (Suding et al. 2008, Cianciaruso et al. 2009, Pla et al. 2012, Newbold et al. 2012).

O processo de obtenção de traços funcionais pode se tornar complexo, considerando que algumas características não são facilmente mensuráveis. Weiher et al. (1999), por

exemplo, propuseram uma classificação dicotômica de traços funcionais com base na representação ecológica dos mesmos e sua facilidade de medição. Eles consideraram dois tipos de características: os traços rígidos (*hard traits*) que são aqueles que conseguem capturar diretamente a função, mas que são difíceis de obter, e os traços leves (*soft traits*), que são substitutos (*surrogates*) de tais funções e podem ser obtidos com maior facilidade. Esta classificação, embora possa parecer subjetiva (Violle et al. 2007), permite fazer uma aproximação inicial à seleção dos traços e suas funções.

Por outro lado, existe um marco conceitual que permite a classificação dos organismos com base na sua resposta a fatores ambientais e seu efeito nas propriedades dos ecossistemas (Lavorel & Garnier 2002, Suding et al. 2008). Este marco conceitual, chamado de *effect-response framework* (Suding et al. 2008), considera dois tipos de traços: de resposta, os quais determinam como as espécies respondem a mudanças no ambiente, e de efeito, os quais determinam como as espécies contribuem ou afetam aos processos no ecossistema. O conjunto destes traços reflete a resistência e resiliência de populações, comunidades e ecossistemas (Lavorel & Garnier 2002, Suding et al. 2008, Luck et al. 2012). No entanto, espera-se que mudanças particulares no ambiente não afetem necessariamente o mesmo grupo de traços (desde que não correlacionados) e por tanto, os efeitos na funcionalidade do ecossistema sejam diferenciados (Suding et al. 2008, Salgado-Negret & Paz 2015).

A escolha dos traços funcionais deve ser *a priori* e estes podem ser qualitativos ou quantitativos (discretos, contínuos ou binários) e idealmente não devem estar correlacionados. Isto, junto com o objetivo do estudo, vai determinar o tipo de índice a ser utilizado. Existe uma alta variedade de índices disponíveis na literatura que permitem medir diversos aspectos da diversidade funcional, considerando ou não a variabilidade intraespecífica. Porém, ainda não há um consenso sobre esse tema na literatura (Mason et al. 2005, Petchey & Gaston 2007, Mouchet et al. 2010, Schleuter et al. 2010, Weiher 2011).

A classificação de organismos por meio de traços funcionais tem tido um maior desenvolvimento em estudos de ecologia vegetal (Podgaiski et al. 2011, Blaum et al. 2011), os quais consideram traços relacionados com aspectos morfológicos, fisiológicos, bioquímicos, de regeneração e demográficos, entre outros (Diaz & Cabido 2001, Lavorel & Garnier 2002, Cornelissen et al. 2003, Kraft et al. 2008, May et al. 2013). Adicionalmente existe uma completa base de dados global que reúne informações de traços funcionais para diversas espécies de plantas (Kattge et al. 2011). Entretanto, para o caso da fauna as informações são mais restritas e em geral tem considerado traços associados com a morfologia e história natural dos organismos e seu comportamento (Flynn et al. 2009, Villéger et al. 2010, Blaum et al. 2011, Safi et al. 2011, Barbaro et al. 2014). Ainda assim, tem havido um maior desenvolvimento dessas informações para invertebrados (*e.g.*, Podgaiski et al. 2011).

Diversidade funcional em mamíferos: a amostragem de literatura

Embora muitas espécies de mamíferos sejam bem conhecidas, ainda existem muitas espécies das quais não se tem a informação suficiente para entender como estão estruturadas dentro das comunidades e sua influência no funcionamento e prestação de serviços nos ecossistemas.

Para reconhecer os tipos de traços utilizados na avaliação da diversidade funcional em estudos com mastofauna e o estado do conhecimento atual da diversidade funcional de mamíferos, fizemos uma revisão a partir das publicações indexadas nas bases de dados *ISI Web of Science* e *Scopus* até junho de 2016. Como critérios de busca utilizamos simultaneamente os termos: “Functional diversity & Mammals”, que estivessem contidos no título e nas palavras chave. Os artigos resultantes foram revisados e recompilamos informações relacionadas com o grupo taxonômico (multi-taxa ou grupo específico), o tipo de dados (empírico ou compilados) utilizados, os traços funcionais selecionados, o tipo de ambiente e os índices de diversidade funcional utilizados.

No total encontramos 183 publicações relacionadas a “Functional Diversity & Mammals”. No entanto, apenas 43, estiveram relacionadas à ecologia, zoologia ou conservação da biodiversidade. Das 43 publicações, 24 corresponderam a estudos que avaliaram a diversidade funcional ou o uso de traços funcionais em estudos sobre mastofauna (Anexo 1). Destas publicações, 19 são estudos multi-taxa (envolvendo várias ordens de mamíferos) e cinco estudos sobre grupos específicos como quirópteros, pequenos mamíferos e carnívoros (Anexo 1).

Com base nos traços funcionais utilizados nos estudos anteriormente citados, classificamos os traços em duas grandes categorias: traços de história natural, relacionados com aspectos da biologia e ecologia das espécies, e traços morfofisiológicos, que incluem aspectos de morfologia e fisiologia dos organismos (Figura 2). Os traços de história foram divididos em seis subcategorias: 1) recursos alimentares, que inclui a classificação em guildas e aspectos da dieta; 2) hábitos de forrageio, que inclui características referentes aos horários de atividade (diurno, noturno, crepuscular, catemeral) e o tipo de locomoção (terrestre, arborícola, escansorial, semi-fossorial, fossorial); 3) aspectos relacionados com a reprodução (número de filhotes por ano, local de nidificação e duração da gestação); 4) aspectos etológicos, relacionados a aspectos comportamentais das espécies (comportamento social e hibernação); 5) traços relacionados com o uso do espaço (áreas de vida e seleção de hábitat) e finalmente 6) aspectos populacionais (*e.g.*, densidade). Por outro lado, classificamos os dados morfofisiológicos em aqueles associados com a morfologia do organismo (tamanho corporal, comprimento do corpo, número de mamas, etc.) e em aspectos fisiológicos, relacionados às taxas metabólicas.

Ao considerar os traços funcionais selecionados, encontramos que a maioria dos estudos apresentaram informações associadas com a utilização de recursos alimentares, hábitos de forrageio e tamanho (Figura 2). Os traços menos utilizados foram aqueles relacionados

ao uso do espaço e aspectos reprodutivos. Em somente um estudo houve a seleção de traços morfológicos (além da massa corporal) e fisiológicos (Figura 2). Chama a atenção a utilização de características relacionadas aos recursos alimentares, pois dentro destas foram consideradas duas categorias: guilda e dieta. A guilda foi utilizada em seis dos 24 estudos, independentemente de terem incluído aspectos da dieta. Esta alta proporção reforça a ideia que os conceitos de guilda e diversidade funcional são muitas vezes mal interpretados e usados como sinónimos (Simberloff 1991, Wilson 1999, Blaum et al. 2011).

Entre os estudos revisados a categoria guilda fez referência à exploração de recursos alimentares (guildas alimentares), porém pode existir sobreposição e correlação com a dieta ou tipo de alimento consumido. Por outra parte, os aspectos relacionados com a dieta refletem o uso de recursos, enquanto que os hábitos de forrageio sugerem como ocorre a aquisição de estes recursos. Estes afetam as taxas de crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle et al. 2007, Flynn et al. 2009) y junto com o tamanho corporal representam as necessidades energéticas dos organismos (Taylor et al. 1982, Hayssen & Lacy 1985, Brown et al. 2004). Enquanto isso, a nidificação está relacionada diretamente com aspectos reprodutivos, refletindo o tipo de estratégia reprodutiva.

Embora os traços selecionados possam sugerir aspectos funcionais dos organismos, alguns podem apresentar correlação entre si e, por isso, devem ser considerados cautelosamente. Em mamíferos, por exemplo, a área de vida está correlacionada ao tamanho de corpo e a dieta; espécies de maior tamanho possuem áreas de vida mais extensas o que leva a uma maior demanda bruta de energia (Taylor et al. 1982, Burness et al. 2001, Tucker et al. 2014). Por tanto, o uso de traços correlacionados pode incidir negativamente nos valores de diversidade funcional, porém, esta correlação talvez permita reconhecer a especificidade funcional dos organismos ou fazer separação entre organismos funcionalmente redundantes.

Por outra parte, dos estudos encontrados, 10 utilizaram dados empíricos, enquanto que 13 foram desenvolvidos a partir de dados compilados (Anexo 1). Os estudos que usaram dados empíricos são na maioria grupo-específicos. Isto pode ser o resultado das limitações inerentes ao levantamento de dados empíricos, pois são mais dispendiosos e requerem de mais recursos para seu desenvolvimento, especialmente em escalas amplas.

Adicionalmente, este tipo de abordagem, apresenta uma forte limitação relacionada com a definição, seleção e medição de traços funcionais (Vandewalle et al. 2010, Blaum et al. 2011, Safi et al. 2011), A diferença das plantas, para as quais existem bases de dados especializadas (Kattge et al. 2011), não existem bases de dados de traços funcionais específicos para fauna. Pro caso dos mamíferos, conta-se com bases de dados que disponibilizam informações da história natural, ecologia e distribuição de espécies (Jones 2009, Wilman et al. 2014). Estas informações podem ser utilizadas para a delimitação dos traços, mas sua escolha deve ser cuidadosa, uma vez que não existe um consenso na definição e o traço deve representar a função ecológica do organismo (Cornelissen et al. 2003, McGill et al. 2006, Díaz et al. 2007, Salgado-Negret & Paz 2015).

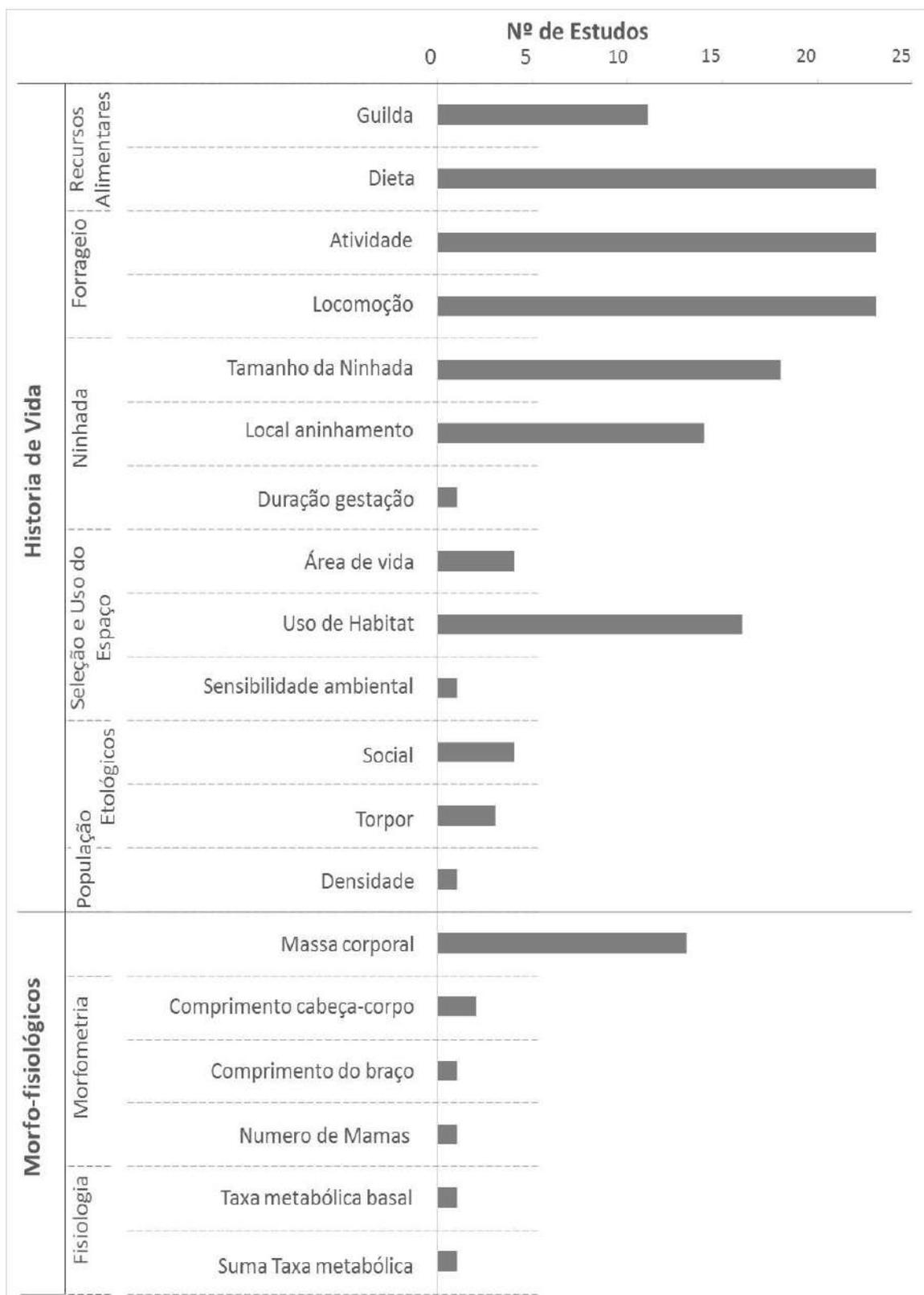


Figura 2. Traços funcionais utilizados em estudos de diversidade funcional envolvendo mamíferos publicados na *ISI Web of Science* e *Scopus* até junho de 2016.

Proposta e definição de traços funcionais para o estudo de mamíferos

Com base no marco conceitual de traços de resposta-efeito (Suding et al. 2008) e adaptado por Luck et al. (2012), compilamos os traços funcionais mais utilizados na literatura e propomos e definimos uma série de traços funcionais para a mastofauna. Esta proposta é feita com intuito de facilitar a escolha dos mesmos e incentivar o desenvolvimento de novos estudos que permitam descobrir e entender os padrões da diversidade mastozoológica, assim como os mecanismos que regulam a estruturação e escalonamento das comunidades, o funcionamento dos ecossistemas e a prestação de serviços ecossistêmicos.

Devido a que não existe consenso na definição, escolha e medição de traços funcionais específicos para a mastofauna, assim como a limitação logística, económica e conceitual que implicam a medição de algumas características, consideramos traços facilmente mensuráveis em campo (desde que haja a captura de exemplares), laboratório (incluindo coleções biológicas) ou facilmente obtidos a partir de informações contidas na literatura ou bases de dados.

Devido à alta diversidade de hábitos e formas de vida representadas pela mastofauna, consideramos prudente fazer uma postulação unicamente para mamíferos terrestres não-voadores, uma vez que existe uma maior quantidade de informações relacionadas com a biologia e ecologia das espécies (a diferença dos mamíferos aquáticos, por exemplo, cujas informações são mais restritas devido as limitações metodológicas inerentes ao grupo) e porque podem ser envolvidos dentro do mesmo arcabouço amostral por apresentarem adaptações morfológicas e fisiológicas semelhantes.

Os traços selecionados estão baseados nos resultados da revisão de estudos de diversidade funcional em mamíferos. Com base nos registros, classificamos os traços funcionais em duas grandes categorias: traços morfológicos e traços de história natural (Figura 3). Estas categorias envolvem alguns dos aspectos mais estudados e conhecidos entre os mamíferos.

No geral, os traços funcionais apresentados se relacionam ou representam efeitos inter-tróficos, tais como tamanho corporal, tipo e comprimento da cauda, comprimento da mandíbula e dentição dentro dos traços morfológico, ou dieta, hábitos de forrageio, períodos de atividade, estrutura social, ou áreas de vida, dentre os traços de história natural (Figura 3).

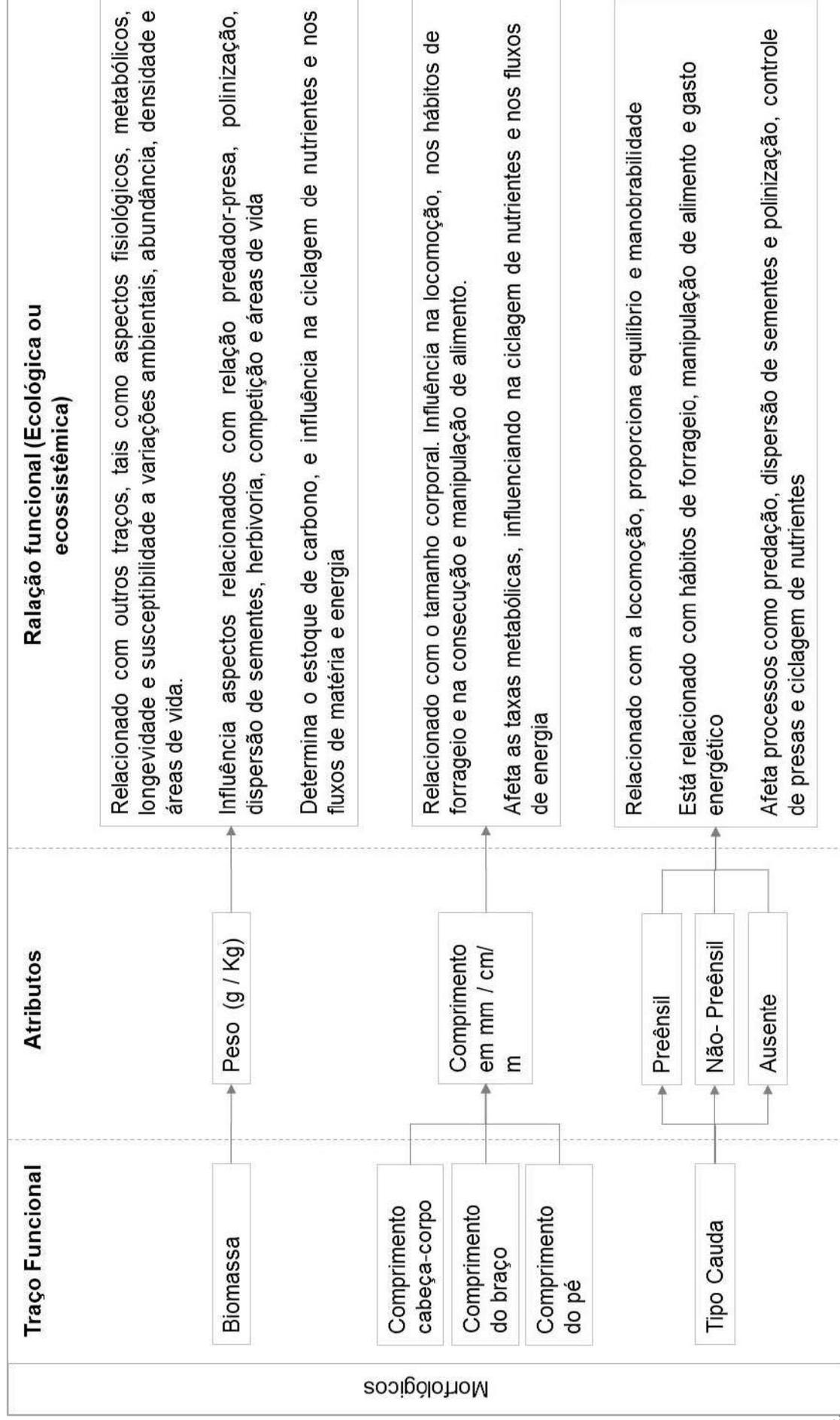
Dentro dos traços mais usados na literatura (Figura 2), destacam-se aqueles relacionados com o tamanho corporal, a aquisição de recursos (dieta e hábitos de forrageio) e o uso do espaço. Este tipo de traços estão fortemente relacionados com a ciclagem de energia e nutrientes nos ecossistemas e permitem inferir ou identificar diferentes interações entre espécies das comunidades e ecossistemas (Luck et al. 2012, Cisneros et al. 2014, Dreiss et al. 2015).

A massa corporal é um traço relevante dada sua forte relação com outros traços morfológicos e de história natural. Esta encontra-se fortemente correlacionada com aspectos fisiológicos e ecológicos dos organismos, tais como as taxas metabólicas, aspectos ecológicos como o tipo de habitat (Burness et al. 2001), a abundância (Berlow et al. 2004), a seleção de áreas de vida, as estratégias de forrageio e a dieta (Peters 1983, Robinson & Redford 1986, Tucker et al. 2014).

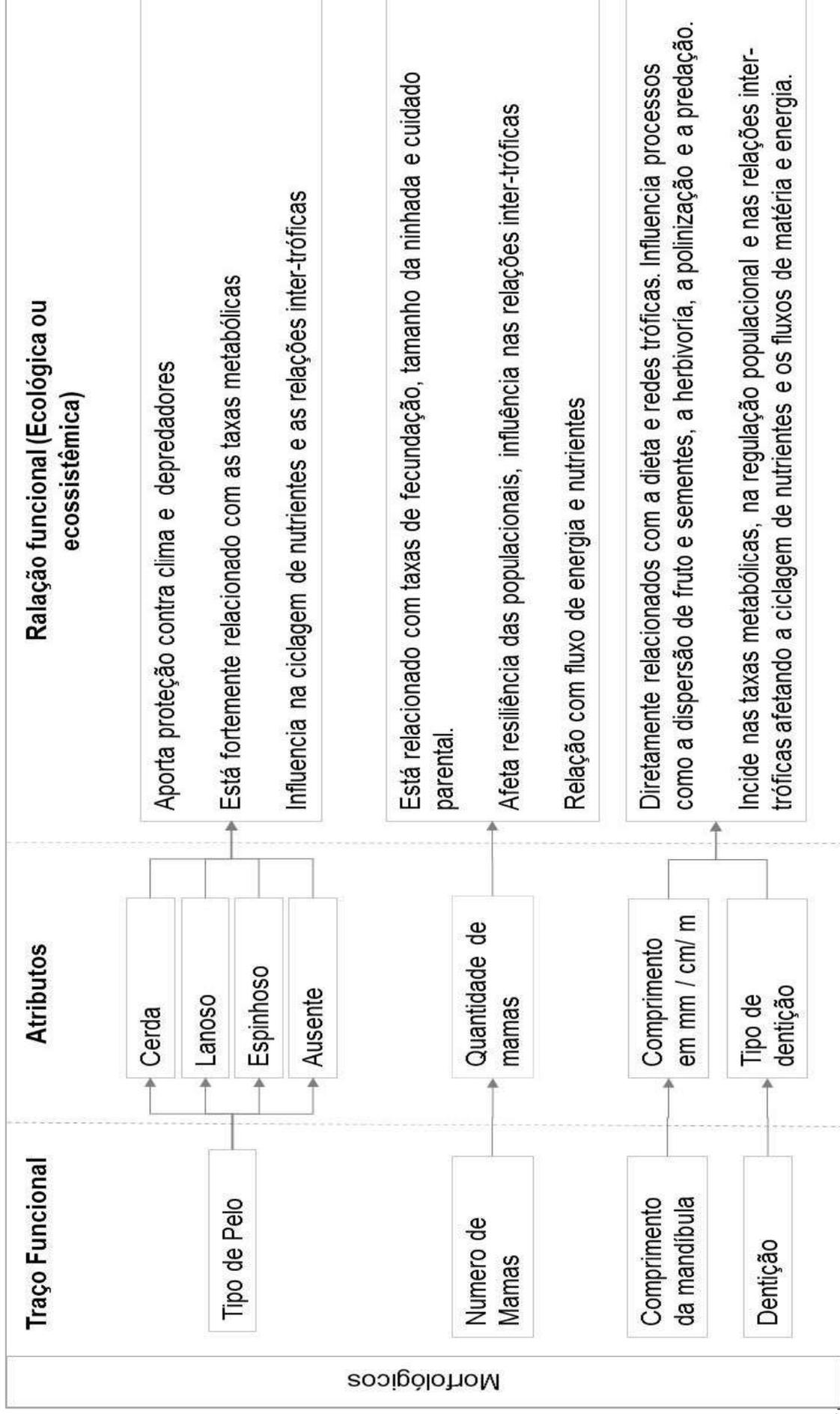
A taxa metabólica determina a quantidade de recursos (energia) requeridos pelo organismo, assim como a quantidade de energia que este organismo pode aportar a seus depredadores (Peters 1983). Neste sentido, a massa corporal dá uma noção da quantidade de energia requerida pelo organismo e por tanto, do custo energético para o ecossistema (Hayssen & Lacy 1985, Burness et al. 2001, Brown et al. 2004). No geral, organismos de maior tamanho apresentam taxas metabólicas menores associadas com um menor consumo de oxigênio, porém, com maior estoque de carbono por serem mais longevos. Por outra parte, organismos de menor tamanho tem menor longevidade, taxas metabólicas mais altas e maior consumo de oxigênio, porém, um menor estoque de carbono (Peters 1983). Com base em isso, podemos sugerir que o tamanho corporal se relaciona diretamente com a ciclagem de nutrientes e os fluxos de matéria e energia dentro de comunidades e ecossistemas.

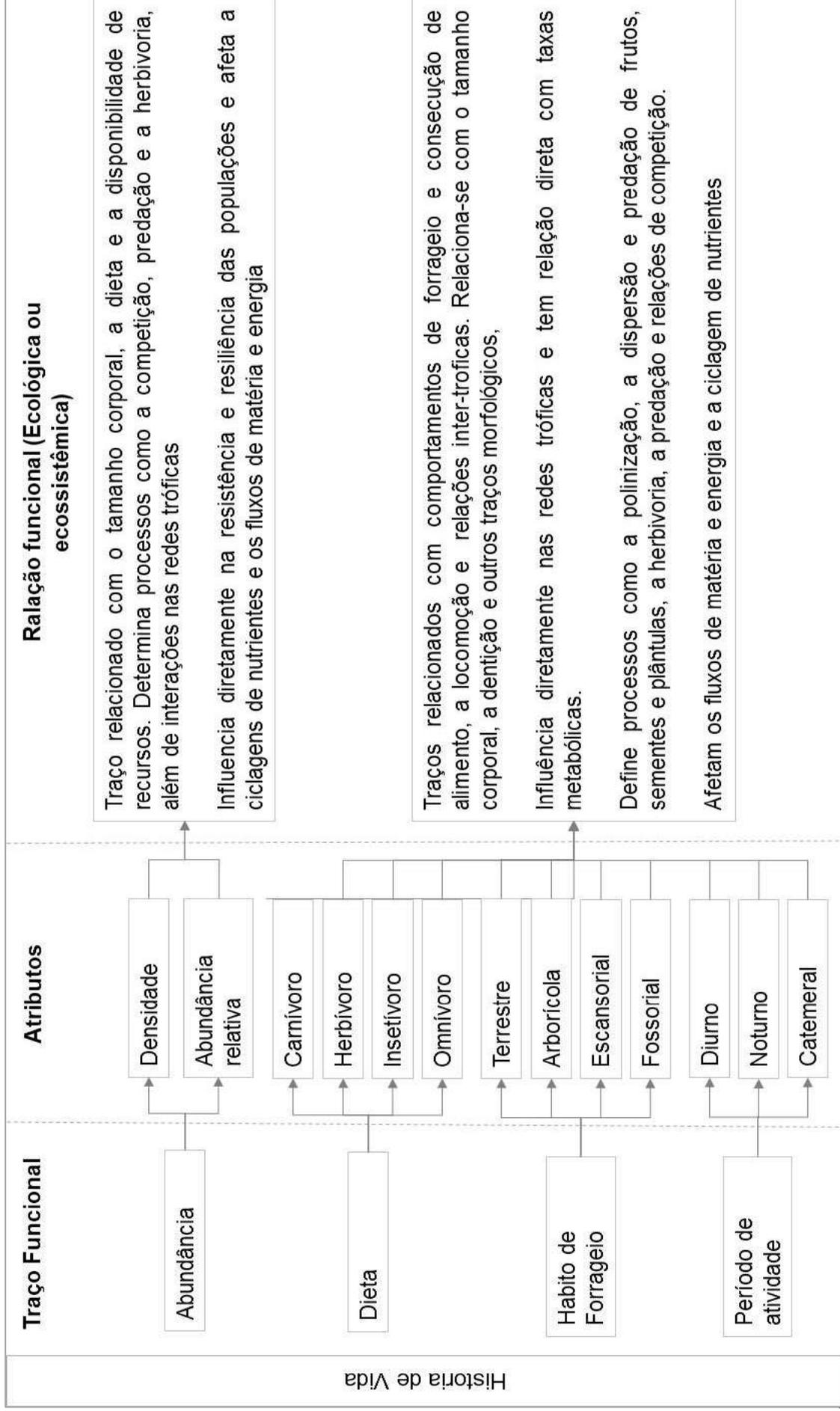
Dentro dos traços de história natural, a abundância e a densidade populacional das espécies estão determinadas em maior medida pelo tamanho corporal e pela dieta. Deste modo, espécies de maior tamanho ou com dietas restritas apresentam abundâncias e densidade menores, enquanto que espécies com menor tamanho corporal ou que apresentam dietas mais generalistas ocorrem em maior abundância (Robinson & Redford 1986). Neste sentido, a massa corporal junto informações da abundância permitem calcular fluxos de energia dentro das redes tróficas (Berlow et al. 2004).

Os traços relacionados com a aquisição de recursos estão diretamente ligados com diferentes interações dentro das comunidades. A interação de espécies nas comunidades afetam a estabilidade das redes tróficas e por conseguinte a estabilidade e funcionamento dos ecossistema (Emmerson & Raffaelli 2004). Neste sentido, a dieta de um organismo permite inferir aspectos relacionados com o comportamento das espécies, assim como identificar interações consumidor-recurso dentro de comunidades e ecossistemas. A dieta tem relação direta com processos como a predação, a frugivoría, a polinização, a dispersão de frutos e sementes e a herbivoría. No entanto, aspectos de dieta nem sempre são bem conhecidos para todas as espécies, com o qual podem ser usadas informações relacionadas com a dentição (Ungar 2015). O tipo de dentição assim como características específicas dos dentes permitem inferir o tipo de dieta de um organismo (Evans et al. 2007, Christensen 2014). A partir da dentição e o tamanho corporal (especialmente do consumidor), podem ser inferidas interações consumidor-recurso (Brose et al. 2006) e conhecer aspectos da ciclagem de nutrientes e energia dentro do ecossistema.



Morfológicos





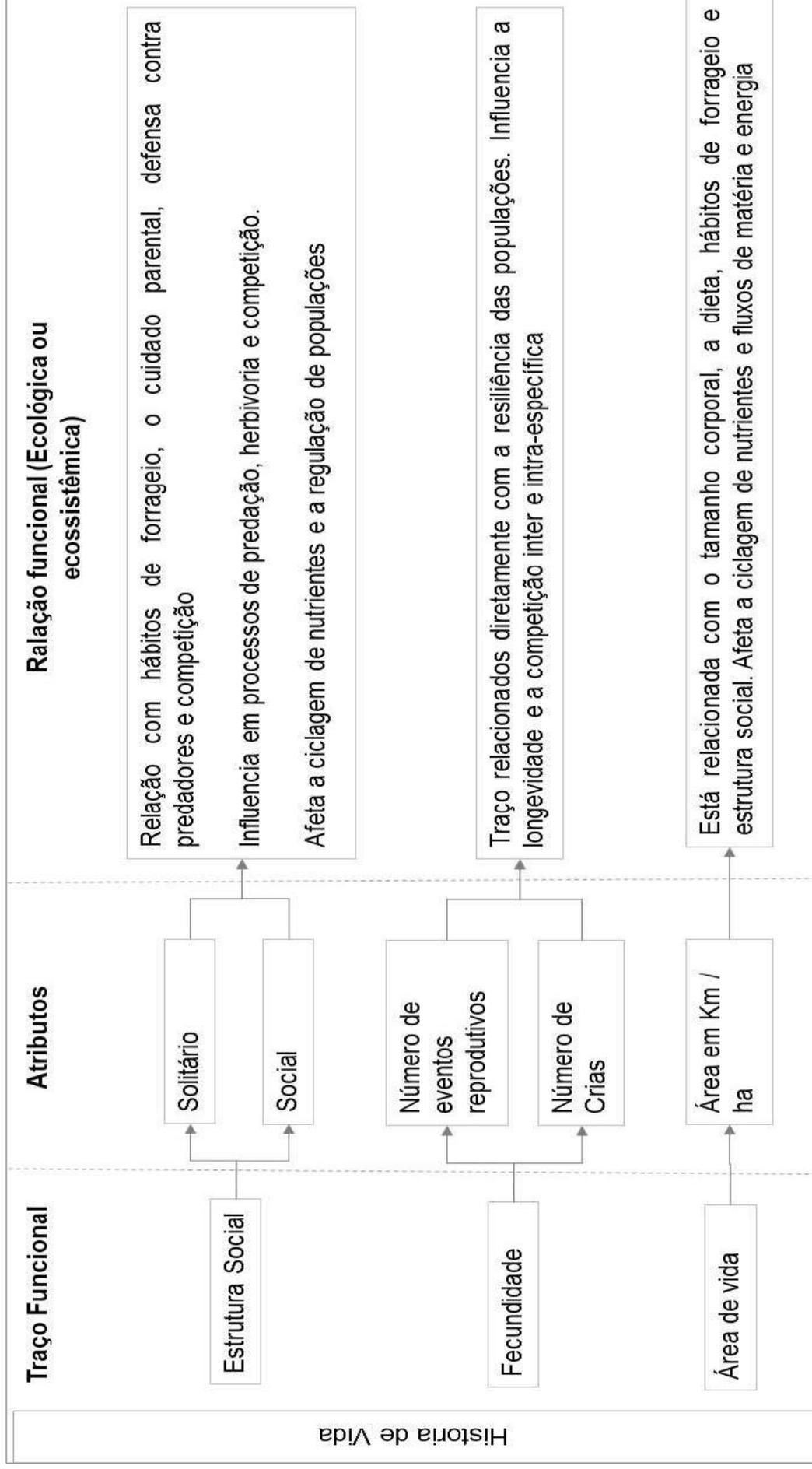


Figura 3. Proposta e definição de traços funcionais para mastofauna terrestre. Os traços estão relacionados com características morfológicas e de história de vida. Se apresentam os valores dos atributos sua relação com a funcionalidade de comunidades e ecossistemas

Por outra parte, os hábitos de locomoção, definem a quantidade de energia que o animal consume (Baudinette 1991, Irschick & Garland 2001). A quantidade de energia consumida vai depender de diversos fatores como a massa corporal, o centro de massa, tamanho dos membros, a frequência de passada e a velocidade de locomoção (Heglund et al. 1982a, b, Taylor et al. 1982, Heglund & Taylor 1988). Deste modo, o gasto energético diminui em função da massa corporal e a velocidade. No entanto os hábitos locomotores também influenciam em aspectos ecológicos dos organismos, pois determinam as interações, assim como o tipo de recursos consumidos e o habitat utilizado.

No geral, os traços propostos podem adquirir atributos representados por dados categóricos, ordinais, contínuos ou binários, e poderão ser analisados por meio de diferentes descritores (Mouchet et al. 2010, Schleuter et al. 2010, Weiher 2011, Pla et al. 2012). A escolha dos traços dependerá dos objetivos do estudo, uma vez que alguns podem apresentar variação intraespecífica ou interespecífica (no caso de espécies filogeneticamente próximas), assim como variação espaço-temporal, inclusive entre organismos da mesma espécie. Esta variação está relacionada com a plasticidade fenotípica dos organismos (Oliveira et al. 2016).

Esta variabilidade influencia na contribuição das espécies ao funcionamento do ecossistema e na prestação de serviços ecossistêmicos em diferentes épocas e a diferentes escalas (Stevens et al. 2003, Flynn et al. 2009, Cisneros et al. 2014, Lamanna et al. 2014). Abundância ou densidade, por exemplo, podem variar no tempo e no espaço dependendo da competição intra ou interespecífica. Por outro lado, o uso de recursos alimentares varia em função da disponibilidade de recursos e os requerimentos energéticos como consequência da variação ambiental (Cisneros et al. 2014, Oliveira et al. 2016). Este tipo de variação permite que um traço determinado possa ser considerado de resposta ou efeito em função da resposta às mudanças no ambiente ou por levar a mudanças no funcionamento do ecossistema.

Novos desafios para a ecologia de mamíferos

O baixo número de estudos na amostragem da literatura demonstra a lacuna de conhecimento no entendimento dos padrões e mecanismos que refletem a funcionalidade dos mamíferos nos ecossistemas, considerando que das 183 publicações encontradas, unicamente 24 avaliaram aspectos de diversidade funcional. De igual forma, foi evidente a falta de consenso na definição e escolha de traços funcionais nos estudos avaliados, assim como o alcance e as limitações dos mesmos.

Os mamíferos contribuem significativamente na funcionalidade dos ecossistemas, considerando seu tamanho corporal e sua flexibilidade na exploração de recursos (Fritz

& Purvis 2010). O desenvolvimento de novas pesquisas que levem em consideração a funcionalidade dos organismos ajudará a entender os padrões da diversidade biológica e os mecanismos que a regulam, pois, a diversidade afeta o funcionamento dos ecossistemas (Song et al. 2014) . No entanto, os estudos que avaliam o aporte da mastofauna na funcionalidade dos ecossistemas e a prestação de serviços ecossistêmicos são ainda incipientes. Talvez a limitações na definição e obtenção adequada de traços funcionais ou pela interpretação errada de conceitos.

Embora se conheçam os padrões globais da diversidade funcional em mamíferos (Safi et al. 2011, Dalerum 2013, Faurby & Svenning 2015), ainda é necessário avaliar o efeito das alterações antrópicas, tais como perda de hábitat e mudanças climáticas, em diferentes escalas, tanto espaciais como temporais. Para isto, é necessário o consenso na definição de traços funcionais que sejam facilmente mensuráveis, que reflitam a funcionalidade dos organismos e que sejam aplicáveis a um grande número espécies.

Os traços que nós propomos cumprem com estas características com o qual esperamos que fazer um aporte significativo para o desenvolvimento de novas pesquisas baseadas em traços funcionais. Somo cientes que existe uma grande variedade de traços ou variáveis que poderiam ser incluídas, mas que precisam ser definidas, medidas e avaliadas. Igualmente acreditamos na necessidade de criar bancos de dados que possam conter e disponibilizar estas informações. A criação de bancos de dados de traços funcionais de mamíferos, definidos, testados e avaliados é necessária para contribuir com o desenvolvimento de novas pesquisas (Luck et al. 2012), principalmente que envolvam a funcionalidade dos mamíferos dentro de diversos processos ecossistêmicos e como prestadores de serviços ecossistêmicos.

Considerando que o foco da diversidade funcional está nos processos (Moore 2001, Tilman 2001), esperamos que novas pesquisas incluam esta abordagem. Não por isso, consideramos que a descrição de padrões não seja necessária, pois entender os padrões da diversidade funcional em diferentes escalas permite compreender melhor os mecanismos que se encontram por trás dos processos, além de aportar informações importantes para o manejo dos ecossistemas e ações de conservação em diferentes níveis de organização.

Agradecimentos

Catalina Sánchez, Jairo Pérez-Torres, Marcos Figueiredo, Martin Alvarez, Jose Fernando Gonzalez Maya, Nilton Cáceres e Diogo Loretto pela revisão e as considerações feitas ao manuscrito. Ao PPG-Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia pela consecução da bolsa de estudos (TOB N° BOL0848/2012).

Referências Bibliográficas

- Ahumada J a, Silva CEF, Gajapersad K, Hallam C, Hurtado J, Martin E et al. (2011) Community structure and diversity of tropical forest mammals: data from a global camera trap network. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 366: 2703–2711.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146–1156.
- Barbaro L, Giffard B, Charbonnier Y, van Halder I, Brockerhoff EG (2014) Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment (R Duncan, Ed). *Diversity and Distributions* 20: 149–159.
- Baudinette R V (1991) The energetics and cardiorespiratory correlates of mammalian terrestrial locomotion. *The Journal of experimental biology* 160: 209–231.
- Belmaker J, Jetz W (2013) Spatial scaling of functional structure in bird and mammal assemblages. *The American naturalist* 181: 464–78.
- Berlow EL, Neutel A-M, Cohen JE, De Ruiter PC, Emmerson M, Fox JW et al. (2004) Interaction strength in food webs : issues and opportunities. *Journal of Animal Behavior* 73: 585–598.
- Blackburn TM, Petchey OL, Cassey P, Gaston KJ (2005) Functional Diversity of Mammalian Predators and Extinction in Island Birds. *Ecology* 86: 2916–2923.
- Blaum N, Mosner E, Schwager M, Jeltsch F (2011) How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* 20: 2333–2345.
- Blondel J (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223–231.
- Brose U, Jonsson T, Berlow EL, Warren P, Banasek-Richter C, Bersier L-F et al. (2006) Consumer–resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87: 2411–2417.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Burness GP, Diamond J, Flannery T (2001) Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98: 14518–14523.
- Chillo V, Ojeda RA (2012) Mammal functional diversity loss under human-induced disturbances in arid lands. *Journal of Arid Environments* 87: 95–102.
- Christensen HB (2014) Similar associations of tooth microwear and morphology indicate similar diet across marsupial and placental mammals. *PLoS ONE* 9.
- Cianciaruso M V, Batalha M a, Gaston KJ, Petchey OL (2009) Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90: 81–9.

- Cisneros LM, Burgio KR, Dreiss LM, Klingbeil BT, Patterson BD, Presley SJ, Willig MR (2014) Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology* 83: 1124–1136.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE et al. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335.
- Cummins KW (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631–641.
- Dalerum F (2013) Phylogenetic and functional diversity in large carnivore assemblages. *Proc Biol Sci* 280: 20130049.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20684–9.
- Dreiss LM, Burgio KR, Cisneros LM, Klingbeil BT, Patterson BD, Presley SJ, Willig MR (2015) Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography* 38: 876–888.
- Emmerson MC, Raffaelli D (2004) Predator-Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web. *Journal of Animal Ecology* 73: 399–409.
- Evans AR, Wilson GP, Fortelius M, Jernvall J (2007) High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature* 445: 78–81.
- Farias AA, Jaksic FM (2009) Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos* 118: 591–603.
- Faurby S, Svenning JC (2015) Historic and prehistoric human-driven extinctions have reshaped global mammal diversity patterns. *Diversity and Distributions* 21: 1155–1166.
- Fauth JE, Bernardo J, Camara M, Resetarits WJ, Van Buskirk J, McCollum SA (1996) Simplifying the Jargon of Community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist* 147: 282–286.
- Fedriani JM, Delibes M (2009) Functional diversity in fruit-frugivore interactions: A field experiment with Mediterranean mammals. *Ecography* 32: 983–992.
- Fernani PN, Ruggiero A (2015) Ecological Diversity in South American Mammals: Their Geographical Distribution Shows Variable Associations with Phylogenetic Diversity and Does Not Follow the Latitudinal Richness Gradient. *PloS one* 10: e0128264.
- Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22–33.
- Fritz S a, Purvis A (2010) Phylogenetic diversity does not capture body size variation at

risk in the world's mammals. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 277: 2435–41.

Gitay H, Noble IR (1997) What are functional types and how should we seek them? In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI (eds) *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, 3–19. Oxford University Press, Cambridge, UK.

Golluscio R, Sala O (1993) Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science* 4: 839–847.

González-Maya JF, Viquez-R LR, Arias-Alzate A, Belant JL, Ceballos G (2016) Spatial patterns of species richness and functional diversity in Costa Rican terrestrial mammals: implications for conservation. *Diversity and Distributions* 22: 43–56.

Gonzalez-Varo JP, Lopez-Bao J V., Guitian J (2013) Functional diversity among seed dispersal kernels generated by carnivorous mammals. *Journal of Animal Ecology* 82: 562–571.

Grime J (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.

Hayssen V, Lacy RC (1985) Basal metabolic rates in mammals: Taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comp. Biochem. Physiol.* 81A: 741–754.

Heglund NC, Cavagna G a, Taylor CR (1982a) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. III. Energy changes of the centre of mass as a function of speed and body size in birds and mammals. *The Journal of experimental biology* 97: 41–56.

Heglund NC, Fedak M a, Taylor CR, Cavagna G a (1982b) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals. *The Journal of experimental biology* 97: 57–66.

Heglund NC, Taylor CR (1988) Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *The Journal of experimental biology* 138: 301–318.

Hidasi-Neto J, Loyola R, Cianciaruso M V. (2015) Global and local evolutionary and ecological distinctiveness of terrestrial mammals: Identifying priorities across scales. *Diversity and Distributions*: 1–12.

Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.

Hooper DU, Solan M, Symstad AJ, Diaz S, Gessner MO, Buchmann N et al. (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P (eds) *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Syntheses and Perspectives*, 195–208. Oxford University Press, New York.

Huang S, Stephens PR, Gittleman JL (2012) Traits, trees and taxa: global dimensions of biodiversity in mammals. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 279: 4997–5003.

Irschick DJ, Garland T (2001) Integrating Function and Ecology in Studies of Adaptation : Investigations of Locomotor Capacity as a Model System. *Annual Review of*

Ecological Systematics 32: 367–396.

Jaksic FM (1981) Abuse and Misuse of the Term “Guild” in Ecological Studies. *Oikos* 37: 397–400.

Jones KE (2009) PanTHERIA : a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. 90.

Kattge J, Diaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bonisch G et al. (2011) TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905–2935.

Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science (New York, N.Y.)* 322: 580–2.

Lamanna C, Blonder B, Violle C, Kraft NJB, Sandel B, Šímová I et al. (2014) Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 13745–50.

Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.

Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365: 49–60.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A et al. (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804–808.

Loyola RD, Eizirik E, Machado RB, de Souza Aguiar LM, Brito D, de Viveiros Grelle CE (2011) Toward innovative integrated approaches for the conservation of mammals. *Natureza & Conservação* 9: 1–6.

Luck GW, Lavorel S, McIntyre S, Lumb K (2012) Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81: 1065–1076.

Magioli M, Ferraz KMPM de, Setz EZF, Percequillo AR, Rondon MV de SS, Kuhnen VV et al. (2016) Connectivity maintain mammal assemblages functional diversity within agricultural and fragmented landscapes. *European Journal of Wildlife Research*.

Magioli M, Ribeiro MC, Ferraz KMPMB, Rodrigues MG (2015) Thresholds in the relationship between functional diversity and patch size for mammals in the Brazilian Atlantic Forest. *Animal Conservation* 18: 499–511.

Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. *Oikos* 111: 112–118.

May F, Giladi I, Ristow M, Ziv Y, Jeltsch F (2013) Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 304–318.

- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* 21: 178–85.
- Moore JC (2001) Diversity, taxonomic versus functional. In: Levin SA (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*, 205–215. Academic Press, New Jersey.
- Morin PJ (2011) *Community Ecology*, Second Edi. Wiley-Blackwell, United Kingdom.
- Mouchet M a., Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Newbold T, Butchart SHM, Sekercioglu CH, Purves DW, Scharlemann JPW (2012) Mapping functional traits: comparing abundance and presence-absence estimates at large spatial scales. *PloS one* 7: e44019.
- Oliveira BF, Machac A, Costa GC, Brooks TM, Davidson AD, Rondinini C, Graham CH (2016) Species and functional diversity accumulate differently in mammals. *Global Ecology and Biogeography*: 1–12.
- Pastor J, Miladenoff DJ, Yrjo H, Bryant J, Payette S (1996) Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective. In: Mooney H a, Cushman JH, Medina E, Sala OE, Schulze E (eds) *Functional Roles of biodiversity of bioiversity A Global perspective*, 34–69. John Wiley & Sons Ltda, New York.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters* 9: 741–58.
- Petchey OL, Gaston KJ (2007) Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116: 1422–1426.
- Peters RH (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York.
- Pinho P, Correia O, Lecoq M, Munzi S, Vasconcelos S, Gonçalves P et al. (2016) Evaluating green infrastructure in urban environments using a multi-taxa and functional diversity approach. *Environmental Research* 147: 601–610.
- Pla L, Casanoves F, Di Rienzo J (2012) Functional Groups. *Quantifying Functional Biodiversity*, SpringerBriefs in Environmental Science, 9–26. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Podgaiski LR, de Souza Mendonça M, Pillar VD (2011) O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: O que, como e por quê? *Oecologia Australis* 15: 835–853.
- Robinson JG., Redford KH. (1986) Body Size , Diet , and Population Density of Neotropical Forest Mammals. *The American naturalist* 128: 665–680.
- Rodríguez D, Ojeda R a. (2014) Scaling functional diversity of small mammals in desert systems. *Journal of Zoology* 293: 262–270.

- Root R. (1967) The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317–350.
- Safi K, Cianciaruso M V, Loyola RD, Brito D, Armour-Marshall K, Diniz-Filho JAF (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 366: 2536–44.
- Salgado-Negret B, Paz H (2015) *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogota, D.C. Coombia.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469–484.
- Simberloff D and TD (1991) the Guild Concept and the. *Annual Review of Ecological Systematics* 22: 115–43.
- Sobral FL, Jardim L, Lemes P, Machado N, Loyola R, Cianciaruso M V. (2012) Spatial conservation priorities for top predators reveal mismatches among taxonomic, phylogenetic and functional diversity. *Natureza e Conservacao* 12: 150–155.
- Song Y, Wang P, Li G, Zhou D (2014) Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica* 34: 85–91.
- De Souza DM, Flynn DFB, Declerck F, Rosenbaum RK, De Melo Lisboa H, Koellner T (2013) Land use impacts on biodiversity in LCA: Proposal of characterization factors based on functional diversity. *International Journal of Life Cycle Assessment* 18: 1231–1242.
- Stevens RD, Cox SB, Strauss RE, Willig MR (2003) Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters* 6: 1099–1108.
- Suding KN, Lavorel S, Chapin FS, Cornelissen JHC, Díaz S, Garnier E et al. (2008) Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14: 1125–1140.
- Taylor CR, Heglund NC, Maloiy GM (1982) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *The Journal of experimental biology* 97: 1–21.
- Tilman D (2001) Functional diversity. In: Levin SA (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*, 109–120. Academic Press, New Jersey.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300–1302.
- Tucker M a., Ord TJ, Rogers TL (2014) Evolutionary predictors of mammalian home range size: body mass, diet and the environment. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1105–1114.
- Ungar PS (2015) Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface and Biotribology* 1: 25–41.

- Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, Dubs F et al. (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19: 2921–2947.
- Villéger S, Ramos Miranda J, Flores Hernández D, Mouillot D (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications* 20: 1512–1522.
- 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.
- Weiher E (2011) A Primer of Trait and Functional Diversity. In: Magurran AE, McGill BJ (eds) *Biological Diversity Frontiers in Measurement and Assessment*, 175–193. Oxford University Press, New York.
- Weiher E, Werf A Van Der, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O (1999) Challenging Theophrastus : A Common Core List of Plant Traits for Functional Ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609–620.
- Wilman H, Belmaker J, Simpson J, de la Rosa C, Rivadeneira MM, Jetz W (2014) EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95: 2027.
- Wilson JB (1999) Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507–522.
- Zhang J, Fan L, Li M (2012) Functional diversity in plant communities : Theory and analysis methods. *African Journal of Biotechnology* 11: 1014–1022.

Anexo 1

Lista de estudos indexados na *Web of Science* e na *Scopus* nos que avaliaram a o uso de traços funcionais ou a diversidade funcional em estudos com mastofauna. Como critérios de busca nas bases de dados utilizamos os termos “*Functional diversity*” e “*Mammals*”. Para cada um dos estudos encontrados recompilamos informações como grupo taxonômico, tipo de dados e tipo de ambiente.

Estudo	Grupo Taxonômico	Local/Ambiente	Tipo de Dados
(Stevens et al. 2003)	Quiróptera	Global	Empíricos
(Blackburn et al. 2005)	Multi-taxa	Ilhas oceânicas	Empíricos
(Farias & Jaksic 2009)	Carnívora	Temperados	Empíricos
(Fedriani & Delibes 2009)	Multi-taxa	Mediterrâneo	Empíricos
(Flynn et al. 2009)	Multi-taxa	Tropicais e temperados	Compilados
(Ahumada et al. 2011)	Mamíferos terrestres	Tropical	Empíricos
(Loyola et al. 2011)	Multi-taxa	Global	Revisão
(Safi et al. 2011)	Multi-taxa	Global	Compilados
(Chillo & Ojeda 2012)	Multi-taxa	Áridos e Semiáridos	Compilados
(Huang et al. 2012)	Mamíferos terrestres	Global	Compilados
(Belmaker & Jetz 2013)	Multi-taxa	Global	Compilados
(Dalerum 2013)	Carnívora	Global	Empíricos
(Gonzalez-Varo et al. 2013)	Carnívora	Temperados	Empíricos
(De Souza et al. 2013)	Multi-taxa	América	Compilados
(Rodríguez & Ojeda 2014)	Pequenos Mamíferos	Áridos e Semiáridos	Empíricos
(Sobral et al. 2012)	Multi-taxa	Tropicais e temperados	Compilados
(Faurby & Svenning 2015)	Multi-taxa	Global	Compilados
(Fergnani & Ruggiero 2015)	Mamíferos Terrestres	América do Sul	Compilados
(González-Maya et al. 2016)	Multi-taxa	Tropical	Compilados
(Hidasi-Neto et al. 2015)	Mamíferos Terrestres	Global	Compilados
(Magioli et al. 2015)	Multi-taxa	Mata Atlântica	Compilados
(Magioli et al. 2016)	Mamíferos Terrestres	Mata Atlântica	Empíricos
(Oliveira et al. 2016)	Multi-taxa	Global	Compilados
(Pinho et al. 2016)_	Multi-taxa	Temperado - Urbano	Empíricos

CAPITULO II

Forest loss changes the structure and composition of small-mammal assemblages in the Atlantic Forest

Forest loss changes the structure and composition of small-mammal assemblages in the Atlantic Forest

Felipe Vélez-García¹, Deborah Faria¹, Emerson M. Vieira²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brazil.

²Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil.

Abstract

Habitat loss and fragmentation are the main drivers of diversity loss at different scales. The relationship between habitat loss and diversity, however, is not always linear, and may have a threshold under which the risk of species extinction increases abruptly. We evaluated the effect of the loss of landscape-scale forest cover (FC) on abundance, richness and structure of small-mammal assemblages from the threatened Brazilian Atlantic Forest. Using a patch-landscape approach, we calculated the percentage of forest cover for 11 forest sites ranging from 9 to 83% of FC. In each site, we sampled small mammals on the ground and in the understorey, using sherman, tomahawk and pitfall traps. Based on habitat requirements of the species (specialist or generalist), we estimated the abundance, richness and structure of the assemblages with the true diversity indexes, considering three orders of diversity. Using a model-selection approach, we built three models: a linear model (linear relationship with FC), a piecewise (nonlinear model with threshold identification) and a null model (absence of effect), and compared them using the AICc criteria. As expected, the abundance was best fitted to the piecewise model, with a FC threshold value of 42.8% for specialist species (with abrupt reduction) and 10.4% of FC for generalists (with abundance increased). The richness and diversity of specialist species were best fitted to the linear model, whereas the richness and diversity of generalist species and dominance of all species did not respond to the FC loss (best fit to the null model). Our results suggest that responses to FC loss is species-specific, explained by the threshold in abundance, but not in richness. The FC loss affects the abundance, richness and diversity of small mammals' assemblages; however, the responses are specific and influenced by local factors (forest structure and resource availability), and the landscape configuration (matrix permeability and distance among fragments). Such response may be masked by a time-lag as a result of disturbance history in the study area and changes in species composition.

Key-words: Extinction threshold, Habitat loss, Marsupials, Rodents, True Diversity.

Resumo

A perda de habitat e a fragmentação são os principais responsáveis pela perda de diversidade em diferentes escalas. A relação entre a diminuição de habitat e a perda de diversidade nem sempre é linear, podendo apresentar um limiar por baixo do qual aumenta a probabilidade de extinção das espécies. Neste trabalho avaliamos o efeito da perda de cobertura florestal (CF) na abundância, riqueza e estrutura das assembleias de pequenos mamíferos da Mata Atlântica. Usando uma aproximação Patch-landscape, calculamos a porcentagem de cobertura florestal para 11 sítios florestais, variando de 9% a 83% de CF. Em cada sítio amostramos os pequenos mamíferos do solo e sub-bosque usando armadilhas tipo sherman, tomahawk e pitfall. Considerando os requerimentos de habitat das espécies registradas (especialistas e generalistas), estimamos a abundância e riqueza de espécies e calculamos índices de diversidade verdadeira a partir de três ordens de diversidade. Para cada um destes valores construímos um modelo linear (Relação linear com FC), um modelo piecewise (modelo não linear com identificação de limiar) e um modelo nulo (ausência de efeito). Os modelos foram comparados a partir do critério AICc. Como esperado, a abundância se ajustou ao modelo piecewise, mostrando limiar de 42.8% de FC para as espécies especialistas (com redução abrupta de espécies) e 10.4% FC para as generalistas (com aumento abrupto de espécies). A riqueza e diversidade de espécies especialistas se ajustaram melhor ao modelo linear, enquanto que a riqueza e diversidade de generalistas e a dominância não responderam à perda de FC (melhor ajuste ao modelo nulo). Nossos resultados sugerem que a resposta à perda de FC é espécie-específicas, considerando o limiar encontrado para a abundância, mas não para a riqueza. A perda de CF afeta a abundância, riqueza e estrutura das assembleias de pequenos mamíferos. Porém, sua resposta é específica e estará influenciada por fatores locais (estruturação da floresta e disponibilidade de recursos) e pela configuração da paisagem (tipo de matriz e distância entre manchas). Esta resposta pode estar mascarada por um atraso de resposta resultado do histórico de alteração antrópica na região de estudo e por mudanças na composição de espécies.

Palavras-chave: Diversidade verdadeira, Limiar de extinção, Marsupiais, Perda de habitat, Roedores

Introduction

Human impact on natural areas has been causing significant effects on biodiversity, ultimately changing the biotic structure and composition of ecological communities at local, regional, and global scales (Fischer and Lindenmayer 2007). Habitat loss and fragmentation, as consequence of the habitat modification by humans, are the principal triggers of the global biodiversity decline and the main drivers of species loss at different scales (Saunders et al. 1991; Fahrig 2003; Turner 2010). Although they are distinct processes (Fahrig 2003; Rybicki and Hanski 2013), but in real landscapes both processes are highly related. The reduction of natural areas (habitat loss) often results in a series of smaller and isolated remaining habitats (fragmentation). Habitat loss

ultimately leads to the reduction of populations, increasing their vulnerability to stochastic processes which eventually may lead to local extinction (Ovaskainen and Hanski 2003; Fischer and Lindenmayer 2007). By contrast, the effects of habitat fragmentation on abundance and species richness can be considered species - specific and may be favorable to some species and unfavorable to others. This will depend on factors such as size and distance between fragments, the permeability of the matrix, edge effects, and the quantity and quality of available habitat (Turner 1996; Fahrig 2001; Fahrig 2003a; Ewers and Didham 2006; Fischer and Lindenmayer 2007). Therefore, both habitat loss and fragmentation interact to the likelihood of species persistence in anthropogenic landscapes.

Several studies have shown the relationship between habitat loss and species extinction (Andren 1994; Fahrig 2001; Rhodes et al. 2008; Pardini et al. 2010; Estavillo et al. 2013; Morante-Filho et al. 2015). However, this relationship is not necessarily linear and there may be a marked threshold below which the probability of extinction increases dramatically. This extinction threshold refers to the minimum amount of suitable habitat that a species needs to persist in the environment (Lindenmayer and Luck 2005; Zuckerberg and Porter 2010).

Theoretical studies have shown that extinction thresholds generally occur when the remaining habitat drops to less than 30% (Andren 1994; Fahrig 1998; 2001; 2003). However, empirical studies have shown contrasting patterns, reporting a wide range of threshold values varying from 5 to 90 % of habitat amount (Swift and Hannon 2010; Banks-Leite et al. 2014). This variation suggests that the effects of habitat loss on biodiversity and the mechanisms regulating the underlying processes are still insufficiently understood.

Studies on the consequences of habitat loss and fragmentation on biodiversity are essential mainly for the highly endangered tropical forests (Wright 2005). This is the case of the Atlantic Forest, considered one of the top-five biodiversity hotspots of the world (Myers et al. 2000) and highly threatened as a result of historical anthropogenic disturbances (Metzger 2009). Currently about 11.7% of its original coverage still remains (Ribeiro et al. 2009), mainly distributed in small fragments (< 50 ha) of secondary vegetation in early or intermediary stages of succession, generally immersed in agricultural, livestock or urban matrices (Ranta et al. 1998; Ribeiro et al. 2009).

Effects of fragmentation on vertebrates in the Atlantic Forest have been documented for amphibians and reptiles (Dixo and Martins 2008; Dixo et al. 2009; Almeida-Gomes and Rocha 2014a; Almeida-Gomes and Rocha 2014b), birds (Ribon et al. 2003; Hansbauer et al. 2008), and mammals (Chiarello 1999; Pardini 2004; Faria 2006; Vieira et al. 2009; Passamani and Fernandez 2011). The results of these studies generally show changes in the structure of the communities as consequent of the loss of rare species (specialists) and the increase of common (generalists). Most of these studies, however, focused on the comparison between one or few fragments and 'continuous' forests (generally large fragments > 600 ha). Few studies that evaluated the effect of habitat loss across several landscapes with distinct levels of forest cover (e.g., Morante-Filho et al. (2015) for birds; Rigueira et al. (2013), Mascarenhas and Mariano-neto (2014) and Andrade et al. (2015) for plants, Pardini et al. (2010) and Estavillo et al. 2013) for small mammals), most of

which have contrasting results of the relationship between the habitat amount and the different patterns and processes evaluated.

The lack of empirical studies on the effects of habitat loss on vertebrates under a landscape perspective is valid for small mammals in the Atlantic Forest, despite the extremely high diversity of this group in this forest biome (>120 species of rodents and marsupials; Paglia et al. 2012). Nonetheless, these studies only evaluated the effect on the richness and abundance of species (Pardini et al. 2010; Estavillo et al. 2013). Few studies have assessed the effect of habitat loss at the landscape scale on small-mammal communities structure. However, knowing the effect of habitat loss on the composition and structure of communities brings information to understand the mechanisms that regulate communities and ecosystems and their response to anthropogenic changes.

Small mammals generally have high habitat fidelity and relatively low mobility in comparison to other taxonomic groups (e.g., birds and bats) (Pires et al. 2002; Castro and Fernandez 2004; Vieira et al. 2009), which may exacerbate the effects of habitat loss and fragmentation on community composition and species abundance. For this group, fragmentation can favor those species with generalist habits, which have fewer habitat restrictions than habitat specialists, and generally become abundant (Pardini 2004; Pardini et al. 2005; Rocha et al. 2011; Estavillo et al. 2013). On the other hand, habitat fragmentation can be detrimental to specialist species because of their high habitat requirements, resulting in low abundances or local extinctions (Castro and Fernandez 2004; Pardini 2004; Passamani and Fernandez 2011). The direction and magnitude of the effects of forest fragmentation on the small mammal communities, however, do not depend solely on the plasticity of the species to changes in the environment. These communities are also affected by factors such as the size of the fragments, matrix permeability, and the quality and quantity of suitable habitat (Laurance 1991; Gascon et al. 1999; Holland et al. 2004; Pardini et al. 2005; Vieira et al. 2009; Estavillo et al. 2013).

In the present study, we investigated the relation between loss of forest cover at landscape scale and the structure of the assemblages of small mammals in the highly-threatened northwestern Brazilian Atlantic Forest. We evaluated the abundance and richness of small-mammal assemblages as a function of a forest cover gradient in landscapes ranging from 9% to 83% of forest cover and assessed the structure of the assemblages using “true diversity” indexes (*sensu* Jost 2006) based on the Hill numbers (Hill 1973). The use of the effective number of species as diversity measures to assess the assemblages’ structure, allowed us an easy comparison of magnitudes between assemblages. Unlike traditional indexes, the Hill numbers has greater biological sense facilitating decision-making and the establishment of management and conservation actions (Jost et al. 2010; Moreno et al. 2011).

Given the diverse response of small mammals to fragmentation, we classified the studied species in forest specialist or generalist species, according to their habitat requirements. We considered as forest specialists those species that depend strictly of forest environments, whereas generalist ones were those species that can be found in many other environments including open areas and do not depend exclusively of forest cover and resources.

Considering the possible positive relationship that exists between the amount of forest in the landscape and the richness and abundance of small mammals, we expected that: 1) landscapes with low percentage of forest cover would show less richness and abundance of forest specialist species, but with a positive or no response in the abundance and richness of generalist species; 2) the loss of forest cover reduces the structure of small mammal's assemblages, since the structure depends on the relative importance of species (calculated from Hill numbers). Whereas rare species are more sensitive to habitat loss compared to the specialist, we expect uniform values between the diversity indexes in landscapes with less forest cover. 3) The occurrence of abrupt changes in abundance and richness of specialist species and consequently on the structure of their assemblages when the forest cover in the landscape is lower than 30%, based on the extinction threshold reported by previous studies for the Atlantic Forest small mammals (Pardini et al. 2010; Estavillo et al. 2013). Below this threshold, we expect an abrupt reduction in abundances and loss of forest specialist species, leading to structure loss of the assemblages due to the low number of equally abundant species. On the other hand, we expect a positive or no response of generalist species to the loss of forest cover, due to the environmental plasticity of this species group and its ability to cope with forest disturbance.

Material and Methods

Study area

We conducted the study in the Atlantic Forest of the southern region of the state of Bahia, in northeastern Brazil (figure 1). The region extends between the Contas River in the north and the Jequitinhonha River in the south. It is considered to be a center of endemism in the Atlantic Forest and it contains some of the largest remnants of the Northeastern forests of Brazil. The vegetation is classified as Lowland Wet Forest (Thomas 2003) and is composed by a mosaic of different successional states immersed in a heterogeneous matrix, comprised principally of shade cocoa, rubber plantation, monocultures of the exotic *Eucalyptus* sp (Myrtaceae), and pastures (Araujo et al. 1998). The average annual temperature is 24°C and the mean annual precipitation is 1500mm/year with no marked regular dry season (Thomas 2003).

Sampling design

The present study is part of a larger research project network on ecological functioning of anthropic landscapes (SISBIOTA). The aim of the network is to evaluate the effect of habitat loss on biodiversity patterns and processes in anthropogenic landscapes. A map of land use was created using Quick Birds and World View satellite images from 2011. The mapped region included the municipalities of Una, Mascote, Santa Luzia, Canavieiras and Belmonte. The coordinates of the center of the area are 15°28'S and 39°15'W. Forest types were classified following the nomenclature of the IBGE (Morante-Filho et al. 2015).

Using a landscape-patch approach, we pre-selected 48 forest sites, with a minimum distance of 1 km from each other, and calculated the percentage of forest cover

remaining within a 2 km radius measured from the center of each sampling site. We considered as forest cover only the native forest vegetation types, including mature forest and different forest successional stages, thus excluding rubber trees or shade plantations of cacao.

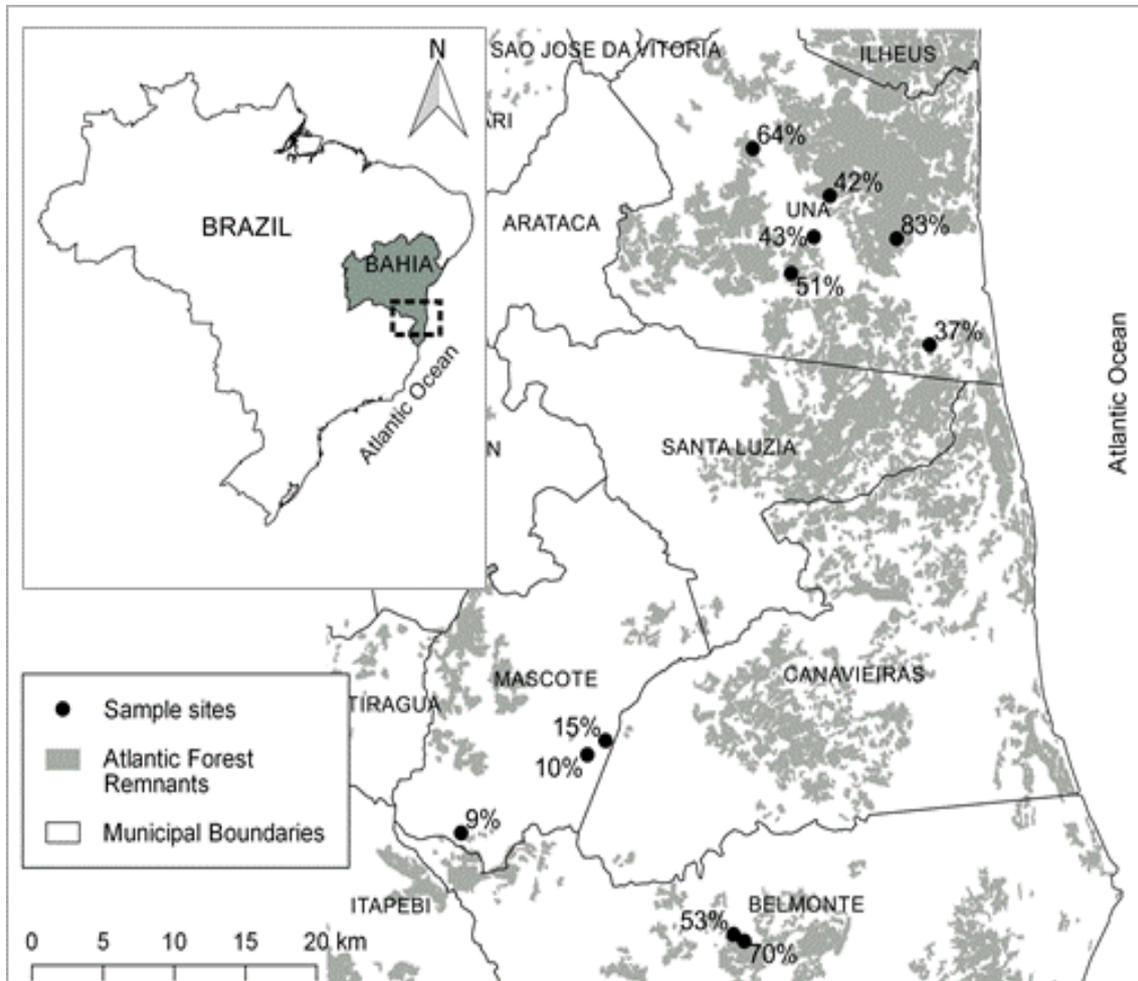


Figure 1. Study area in the Southern region of the Bahia state of Brazil. The black circles represent the 11 landscapes selected, comprising a gradient of forest cover between 9 to 83%.

For small mammals sampling, we chose 11 sites obtaining a forest cover gradient varying between 9 and 83% (Figure 1). In each of these sites we established three parallel pairs of 100-m trap lines with a distance of at least 300 m between pairs. In each line we placed six capture stations located 20 m apart. Each station had two traps, one placed on the ground and one in the understory (1 to 2 m above the ground) for a total of 24 traps per trap-line pair and 72 traps per landscape. We used two types of live cage traps, Sherman type (31x8x9 cm) and Tomahawk type (35x17.5 x15 cm). The traps were used in the same proportion both on the ground and in the understory, with 36 traps of each type per landscape.

We sampled the sites in two sessions between April 2013 and August 2015. In the first session we sampled all sites using only live cage traps. For the second session, we added four pitfall trap lines (Umetsu et al. 2006) that were located perpendicularly to the end of each transect pair. These pitfalls consisted of 60-L plastic buckets, buried with the rim at the ground level. Each line was composed of four buckets placed 10 m apart and connected by a guiding fence about 50cm of height.

Traps were active for 10 consecutive days in each landscape per survey reaching a total of 720 cage traps-night per landscape and 7920 cage trap-nights per season. During the second season we also had 17160 pitfall trap-nights effort per landscape). The total effort for the whole region was 9240 trap-nights. We baited the traps with a mixture of banana, cornmeal, peanut butter and cod liver oil, and inspected them daily in the early morning. Individuals of small-mammals captured were identified, measured, marked with ear tags and subsequently released at the same point of capture.

This work was approved by the Instituto Brasileiro de Medio Ambiente e dos Recursos Naturais – IBAMA (license number 38515-2) and The Ethics Commission for Animals Use (CEUA - UESC) from de Universidade Estadual de Santa Cruz (process number 003/13), and followed the guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research (Sikes and Gannon 2011).

Data analysis

We classified the captured small mammals as specialist or generalist species based on their habitat requirements, biology, literature review, and our own experience with this group. We considered as forest specialist those strictly forest species whose occurrence is restricted to the forested areas of the neotropics, whereas the generalist species accounted for those with less strict habitat requirements, also reported in disturbed or anthropic environments, in savanna habitats or even in open areas (Pires et al. 2002; Vieira and Monteiro-Filho 2003; Pardini 2004; Pardini et al. 2005; Püttker et al. 2008b; Paglia et al. 2012; Estavillo et al. 2013).

The assemblage structure for each sampling site was described considering the total number of species, and those subsets of specialist and generalist species. For each classification considered we estimated the effective number of species (qD) based on Hill numbers (Hill 1973) using three orders of diversity. Each order varying in sensibility degree to rare and common species: order zero ($q=0$) only considers the number of species regardless their abundance, representing the species richness; first-order ($q=1$) gives similar sensitivity to both rare and abundant species (Shannon index equivalent); and second-order ($q=2$) favors the most abundant (dominant) species (Simpson index equivalent) (Jost et al. 2010; Moreno et al. 2011; Chao et al. 2014). The abundance was regarded as the total number of individuals captured on each site.

To evaluate the effect of loss of forest cover on the structure of the small mammal assemblages we used a model selection approach (Anderson et al. 1998). For abundance and the three diversity orders in every group we build a null model, a generalized linear model and a piecewise model, with a Poisson error distribution. The

null model represents the absence of effect, the linear model was used to test the existence of a constant effect of the forest cover over the assemblage structure and a piecewise model (nonlinear model) allows the identification of possible breaking points, beyond which could occur an abruptly fall (threshold) in any of the assemblage metrics used (i.e. total abundance and the three diversity orders). We used the piecewise model because it is the most appropriate model to fit threshold data (Ficetola and Denoël 2009; Swift and Hannon 2010)

To compare and select the best model we used the Akaike Information Criterion for small samples (AICc) and the Akaike information weights (AICc weights). We selected as best model those models that presented the lowest AICc values and the highest AIC weight, being at least twice the value of the second higher model. In the case of equiprobable models (i.e. models with the same AIC weight), we selected the model based on its residuals (Anderson et al. 1998).

We used the R environment software, version 3.0.2. (R Core Team 2013) to perform all analyzes. For the diversity analyses and effective number of species, we used the packages Entropart (Marcon and Hérault 2015). GLM Poisson and null models were built with the MASS (Venables and Ripley 2002) and MGLM (Wood 2004) packages, and the piecewise regression models were run in the Segmented package (Muggeo 2008).

Results

Small mammal assemblages

We recorded a total of 372 individuals of 20 species, comprising six didelphid marsupials (n=150 individuals) and 14 rodents (n=222 individuals) (Supplementary Material – SM 1). The most abundant species were the rodent *Hylaeamys laticeps* (n= 147) and the marsupials *Marmosa murina* (n=79) and *Marmosa demerarae* (n=22; SM 1). When considering habitat requirements of the species recorded, 14 species were considered as forest specialist (*Hylaeamys laticeps* was the most abundant one with 147 individuals captured), whereas six species were classified as generalist, with *Didelphis aurita* being the most abundant (SM 1). This generalist group included species typical of savanna habitats (Cerrado and Caatinga in Brazil) like *Necromys lasiurus*, *Cerradomys sp*, *Calomys sp* and *Gracilinanus agilis*. These species were captured mainly in landscapes with reduced forest cover (SM 1).

The highest abundance (64 individuals) was recorded in the landscape with 63.7% of forest cover whereas the highest richness (12 effective species) was found in the landscape with the highest forest cover (83.3%; Figure 2). The landscapes with the lowest FC showed the lowest abundance and richness for all species (Figure 2). Forest specialist species showed more abundance (60 individuals captured) and richness (nine effective species) in landscapes with higher FC (63% and 83.3% respectively), whereas areas with lower FC had the lowest abundance (six individuals captured) and richness (two effective species; Figure 2). For generalist species, the higher abundance (15 individuals) and richness (four effective species) was recorded in the landscape with less

forest cover, while the smaller abundances (one individual) and richness (one effective species) were recorded in landscapes with 15.4%, 43.3%, 52.9% and 63.7% (Figure 2).

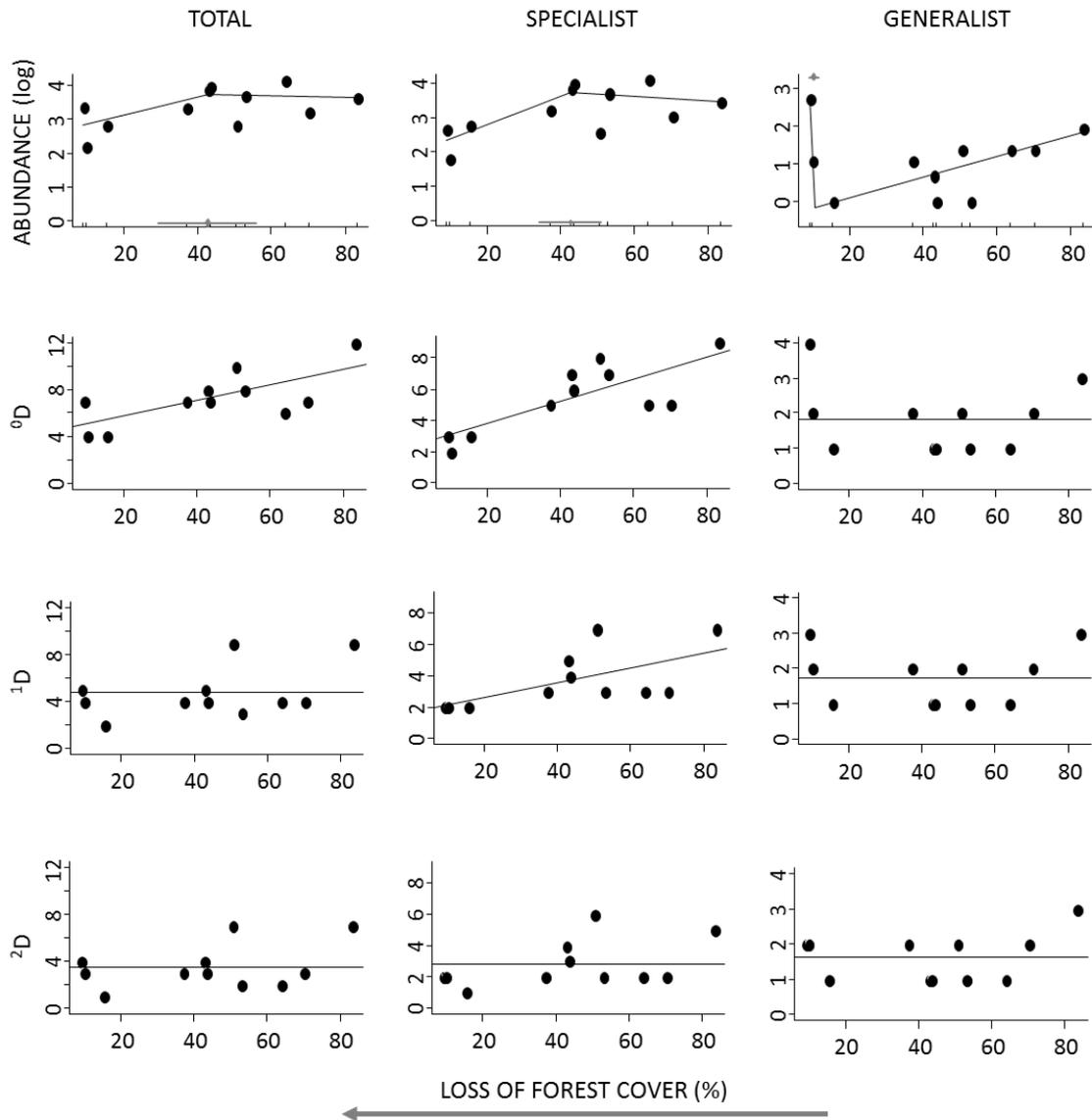


Figure 2. Abundance, richness (0D) and diversity (1D and 2D) of small mammals in landscapes with different percentages of forest cover in southern Bahia, Brazil. Lines correspond to the best fitting model.

Considering the structure (diversity index) of all species (Figure 3A), we observed low equitability among small mammal assemblages for each of the sampled sites. Although, a slight tendency towards uniformity in areas with lower FC was observed. The common species (first order diversity - 1D), showed 43% of diversity loss between the highest cover site (83.3% of FC) and the area with lowest FC (9.2%). The second-order diversity estimator (2D) showed a diversity loss of 40% of the dominant species among the areas with the highest and lowest FC. For the specialist species (Figure 3B), like in all species,

we observed low equitability into the assemblages but with a slight tendency towards uniformity in areas with lower FC. For the first diversity order (1D) we found a loss of 48% of specialist common species between the areas with the highest and lowest FC. A similar pattern was found for the second order of diversity (2D), which showed a loss of 18% of the specialist abundant species. Finally, for the generalist species (Figure 3C) we found high equitability within the assemblages and between the landscapes. When comparing the landscapes with the largest 1D values (2.9 effective species, for 9.2% and 83.3% FC landscapes), we find that the range was 2.9 times higher than the landscapes with lower 1D values.

The forest cover loss and diversity of small mammals

The relationship between the diversity of small mammals and the forest cover loss change as a function of the species' habitat requirements and the diversity order used (Table 1). We reported that forest cover was negatively and non-linearly related to local abundance, with the piecewise model revealing a threshold in the forested habitat amount at the landscape scale, from which the abundance of small mammal drops abruptly. In this case the threshold values vary depending on the habitat requirements of the species. When considering all the species, the threshold was estimated in 42.87 ± 5.57 of FC (Figure 2). In the case of forest specialist species, the threshold value was similar to that found for total species (42.80 ± 3.51 : Figure 2). However, when evaluating only the generalist species this relation changed. For this group, the threshold value decreased to 10.47 ± 0.53 of FC. Above this point the relation was similar to that for the specialist species with a positive relation between forest cover and abundance. Below this breakpoint, however, the abundance increased with the reduction in forest cover (Figure 2).

When we consider the structure of the assemblages, the relationship between forest cover and the different orders of diversity varies according to the parameter analyzed. In the case of the richness (0D), total species richness and the richness of specialist species decayed linearly according to the loss of forest cover, but no variation was observed for generalist species (Figure 2). For the first diversity order (1D), thus highlighting the variation in the local abundance of those more common or typical species, only those forest specialist species showed a decreasing variation in species diversity according to forest loss, with no variation reported for total or generalist species (Figure 2). Interestingly, we detected that the local abundance of those dominant species (second diversity order - 2D) did not response to forest cover, regardless of their habitat requirements (Figure 2).

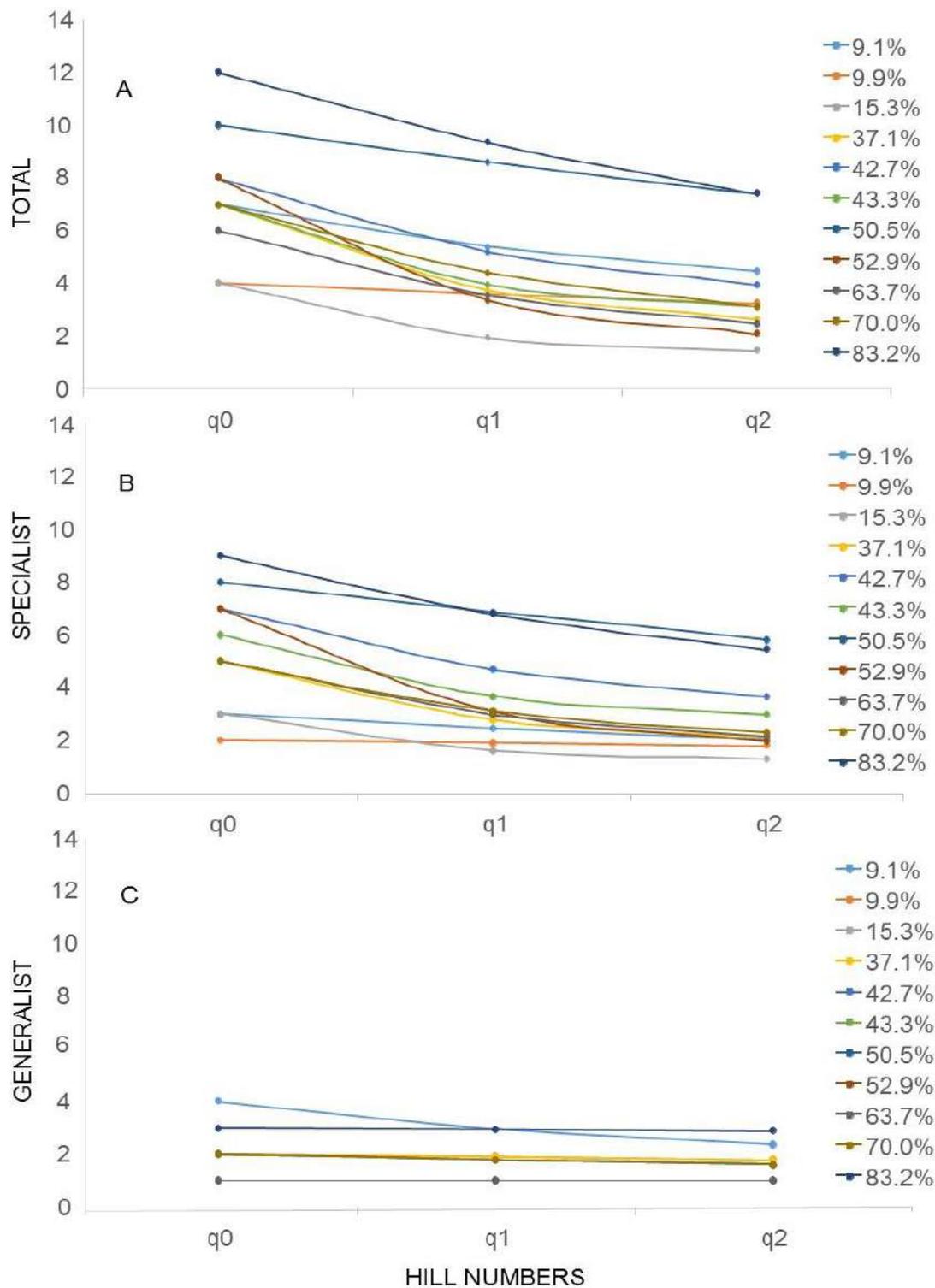


Figure 3. Diversity of small mammals in landscapes with different percentage of forest cover in Southeastern Bahia, Brazil. Diversity estimated with effective number of species (Hill numbers) for A. Total Species, B. Forest Species and C. Non-Forest species, with three diversity orders: First diversity order (q0) equivalent to species richness, Second diversity order (q1) equivalent to Shannon index, Third diversity order (q2) equivalent to Simpson index.

Table 1. Models fitted to explain the relationship between forest cover loss and abundance and diversity (three orders) for small mammals. Values in bold represents the best fitted model.

Species	Response Variavel	Model	dAICc	df	weight
TOTAL	Abundance	Piecewise	0	4	0,938
		Linear	5.4	2	0.062
		Null model	22.8	1	<0.001
	q ⁰	Linear	0	2	0.5628
		Null model	0.5	1	0.429
		Piecewise	8.5	4	0.0082
	q ¹	Null model	0	1	0.6101
		Linear	0.9	2	0.3827
		Piecewise	8.9	4	0.0072
	q ²	Null model	0	1	0.678
		Linear	1.5	2	0.3155
		Piecewise	9.3	4	0.0065
SPECIALIST	Abundance	Piecewise	0	4	1
		Linear	22.6	2	<0.001
		Null model	46.8	1	<0.001
	q ⁰	Linear	0	2	0.765
		Null model	2.5	1	0.217
		Piecewise	7.5	4	0.018
	q ¹	Linear	0	2	0.5656
		Null model	0.6	1	0.4265
		Piecewise	8.6	4	0.0079
	q ²	Null model	0	1	0.6465
		Piecewise	1.2	2	0.349
		Linear	9.9	4	0.0045
GENERALIST	Abundance	Piecewise	0	4	1
		Null model	15	1	<0.001
		Linear	17	2	<0.001
	q ⁰	Null model	0	1	0.8081
		Linear	3	2	0.1825
		Piecewise	8.9	4	0.0094
	q ¹	Null model	0	1	0.8176
		Linear	3.1	2	0.1776
		Piecewise	10.3	4	0.0048
	q ²	Null model	0	1	0.807
		Linear	2.9	2	0.1894
		Piecewise	10.8	4	0.0036

Discussion

We detected that landscape-scale forest loss led to a local decreasing in the abundance and richness of small mammal and loss of the assemblage structure, mainly through the extirpation and decreasing abundance of forest specialist, and the reduction of common but not dominant specialist species, nevertheless, without change on the generalist species to forest cover loss

Small-mammal assemblages: Structure and Composition

The richness that we observed in the present study was comparable to those found in other studies of small mammals in southern Bahia. Pardini (2004) for the Una region recorded 20 species, eight species of marsupials and 12 of rodents. Although we found the same number of species, community composition was different. We recorded species typical of savannah ecosystems (*Gracilinanus agilis*, *Calomys* sp, *Cerradomys* sp and *Necomys lasiurus*), which are common in areas of the Cerrado biome from Brazil (Paglia et al. 2012). These species were captured at sites with the lowest forest cover and a unique area of high percentage (70.1% FC), and its presence can be explained by the forest disturbance and structure loss, which is reflected in a larger canopy opening, with thinner trees and greater spacing between them (Rocha-Santos et al. 2016), resembling conditions of arboreal savannah environments.

The presence of savanna species in the coastal Atlantic Forest has been poorly documented (Bonvicino et al. 2002). In our study, despite that their abundance was low, their presence suggests the invasion by species of open areas into forest environments, as a consequence of habitat loss, especially by savannization of forests as result of land use, fire and climate change (Silvério et al. 2013; Anadón et al. 2014). Thus our results indicate that the loss of forest cover and habitat degradation not only affects the abundance and richness of forest specialist, but also facilitates the invasion of exotic species. Several studies have documented the effects of fragmentation in the invasion of exotic species (Saunders et al. 1991; Hobbs 2001; Bolker et al. 2009; Banks-Leite et al. 2012; Silvério et al. 2013; Simberloff et al. 2013), referring mainly to outside species, however little attention has been given to the invasion of native species of savanna biomes in forest environments as a result of the expansion of agricultural frontiers.

In addition, we did not record species like the brown four-eyed opossum (*Metachirus nudicaudatus*) and the Brazilian gracile opossum (*Gracilinanus microtarsus*) in the study sites. These forest-dweller species (Emmons and Feer 1997; Püttker et al. 2008b), may be sensitive to the loss of forest cover and anthropogenic disturbances and therefore, probably have low abundances in our study region

Species richness and abundance, as expected, responded to the loss of forest cover, leading to changes in the structure of the assemblages of small mammals. Although there is a relationship between the amount of remaining habitat and the abundance and richness of species, the observed values were heterogeneous, showing high variation between sample sites. In general, the sites with intermediate values of FC showed the

higher abundance while the site with lower FC showed the lowest abundances. These patterns suggest that there are other mechanisms regulating the composition and structure of small-mammal assemblages at local scale than simply the forest cover at landscape scale. Such factors may be driving the selection and use of the habitat for small mammals in the different sampling sites.

In this sense the abundance of species in a given area may be influenced by local factors such as food availability (quality and quantity) and shelter, and the presence of predators and competitors (da Fonseca and Robinson 1990; Lambert et al. 2006; Püttker et al. 2008a; Lima et al. 2010; Pinotti et al. 2012). Estes fatores, quando combinados em ambientes medianamente alterados, permitem manter uma maior abundancia y riqueza de espécies se comparado com ambientes não perturbados ou com alto grau de alteração (e.g. Intermediate Disturbance Hypothesis – IDH). Based on the IDH we can consider that landscapes with intermediate values of forest cover have intermediate levels of perturbation and therefore, support greater abundance and species richness (Connell 1978; Roxburgh et al. 2004), as observed. However, the mechanism that regulates these local factors are strongly influenced by the forest structure and its degree of human intervention (Fonseca 1989; Grelle 2003; Vieira et al. 2009; Pinotti et al. 2012; Pinotti et al. 2015).

The high abundance of total and specialist species in sites with intermediate values of FC (43.3% to 63.7%) would be mediated by intermediate levels of forest structuration, while low structure sites showed in the lowest FC sites would be present low richness of abundant generalist species. This suggests that moderately structured environments, to be more heterogeneous, allow the presence of a larger number of generalist species, but to retain some of the characteristics of mature forests also allow the presence of a larger number of forest specialist species (da Fonseca and Robinson 1990). This together with the forest cover amount would determine the structure and composition of small-mammal assemblages at local scales.

The small-mammal diversity and the extinction threshold

As expected, we observed a positive relation between the abundance and richness of species and the amount of habitat remaining. This relation varied depending on the sensitivity of species to habitat loss (specialist vs. generalist). The relationship between the abundance of species and the loss of forest cover was not linear. This pattern proves the existence of a threshold for the small-mammal assemblages as a whole, considering both specialist and generalist species and when only forest specialists were considered. This threshold value suggests that when the remaining habitat in the landscape is less than 42.8 % there is a marked reduction in the overall number of small mammals. Below this value, the species become most vulnerable to extinction by stochastic processes (Andren 1994; Fahrig 2003a; Pardini et al. 2010).

Although many theoretical and empirical studies have demonstrated the existence of a extinction threshold when the proportion of habitat remaining in the landscape ranges from 10% to 30% (Andren 1994; Fahrig 2001; Pardini et al. 2010; Estavillo et al. 2013; Mascarenhas and Mariano-neto 2014), other studies have demonstrated higher values.

For example, Rigueira et al. (2013) found a threshold of 40% of habitat remaining for young and saplings of Myrtaceae in the Atlantic Forest, while Morante-Filho et al. (2015) observed that the abundance and richness of forest-specialist birds in the Atlantic Forest reduces dramatically when the percentage of remaining habitat is less than 44%. The threshold we found to the abundance of small mammals, both for all species, and for only forest species, is relatively close to those reported in other studies for the Atlantic Forest, but higher than those found in theoretical studies.

Considering the variation in the threshold values reported in other studies and those we founded, it may be suggested that the threshold values can be specific and can vary in function of factors such as the landscape configuration, factor acting locally (Rhodes et al. 2008; Pardini et al. 2010; Villard and Metzger 2013) and even the original size of the populations and the community before disturbances (Swift and Hannon 2010). The landscape configuration influences the abundance and richness of species in landscapes, since it limits population sizes and defines the migration rates and the species turnover (Püttker et al. 2008a; Passamani and Fernandez 2011; Rocha et al. 2011; Schooley and Branch 2011; Püttker et al. 2013; de la Sancha et al. 2014). Locally, resources availability is one of the determinant factors of the structure and composition of small-mammal assemblages (Pinotti et al. 2012). This allows us to consider that the abundance of specialist species responds nonlinearly to habitat loss, and influences the overall species pattern. However, this response will be determined by the landscape configuration and local factors, reflecting different threshold values to that reported for other taxonomic groups and regions.

However, when considering the species richness, we detected a positive but unexpectedly linear relation between richness of forest specialist and the habitat amount, showing a constant loss of species along the gradient of forest cover. Similar patterns has been reported in the same study area for Rubiaceae diversity (Andrade et al. 2015) and for processes such as predation of ornitochorics fruits (Menezes et al. 2016) and seed predation and seedling recruitment of *Euterpes edulis* palm (Soares et al. 2015). The linear relation found in our results suggests the existence of possible factors that mask the existence of a threshold in our study region. In this way, the habitat loss effect could be considered species-specific, since different species respond differently to forest cover loss (Castro and Fernandez 2004; Ewers and Didham 2006; Denoël and Ficetola 2007; Püttker et al. 2008b; Betts and Villard 2009; Estavillo et al. 2013; Püttker et al. 2013; Villard and Metzger 2014). In these sense the composition of the small mammal assemblages is determined by habitat requirements of species that inhabit the fragments (Passamani and Fernandez 2011). Thus, specialist species are most abundant in those more homogeneous and well preserved environments, but less abundant or absent in most heterogeneous and disturbed (Fonseca 1989; Pardini et al. 2005; Lambert et al. 2006; Püttker et al. 2008b; Pardini et al. 2009; Passamani and Fernandez 2011; Estavillo et al. 2013; Pinotti et al. 2015). Overall, heterogeneous environments support higher species richness (Fonseca and Robinson 1990; Grelle 2003; Pardini 2004; Pardini et al. 2005; Lambert et al. 2006).

The habitat heterogeneity is influenced by the forest structure, since more structured habitat are generally more homogeneous, while less structured environments have high heterogeneity. For the study region Rocha-Santos et al. (2016) found that forest structure complexity decreases due to forest cover loss. Based on this, landscapes with lower FC

has less structured forest, being able to be more heterogeneous and therefore supporting fewer specialist species. In addition, the availability of resources is strongly influenced by the structure of the forest (Schooley and Branch 2011), which varies depending on the forest cover (Rocha-Santos et al., 2016). This will be reflected in a lower resource availability in the most structured forests (i.e. mature forests), supporting high richness of specialist species, while less structured forests (i.e. early stages of regeneration or highly altered), because be more heterogeneous, will have high availability of resources and therefore bear a high richness of generalist species (Pardini 2004; Pardini et al. 2005; Pinotti et al. 2012; Pinotti et al. 2015). Therefore, the response of the specialist species to FC loss can be masked by variation in the forest structure, reflected in a linear relation.

The historic fragmentation process in the study region can determine the relationship founded between the richness of forest species and the loss of FC. In this sense, the speed in which habitat loss occurs can define the relationship between habitat loss and species richness (Swift and Hannon 2010). When habitat reduction is recent and gradual, the relation can be masked by a time-lag, also resulting in a linear response. However, when the habitat reduction occurs rapidly, time-lag is higher and is expressed in threshold. In our study region the fragmentation is recent and has occurred relatively gradually (Araujo et al. 1998; Blinder 2005). Thus, we can consider that the observed linear relation between loss of forest cover and species richness was reflecting a time-lag resulting from historical habitat loss in the study region. In the same way, if we consider that response to habitat loss is specific, it is expected that different taxonomic groups or with different habitat requirements can respond differently to the forest cover loss, even for the same region (Metzger et al. 2009), as observed for birds (Morante-Filho et al. 2015) and Rubiaceae family (Andrade et al. 2015) for the study region, or even, for generalist small mammals in this study.

When considering only the generalist species, we found a reduction in the abundance of species with the FC loss but with a critical value of 10.47% of habitat remaining, from which the abundance increases abruptly. The richness of generalist species, however, was not affected by the forest cover loss (best fit to null model). The increasing abundance after the breakpoint allows us to suggest that sites with lower proportion of forest cover, being more altered and less structured (Rocha-Santos et al. 2016), will be more susceptible to species invasion (Saunders et al. 1991; Hobbs 2001; Banks-Leite et al. 2012; Silvério et al. 2013), in this case, by species of the Cerrado biome (Paglia et al. 2012)). Therefore, the threshold could be reflecting the point at which the fragments, in certain circumstances, will be more susceptible to the invasion of outside species.

For small mammals, the matrix may determine the composition and turnover of species between fragments (Pires et al. 2002; Castro and Fernandez 2004; Pardini 2004; Umetsu and Pardini 2007; Santos-Filho et al. 2012; Püttker et al. 2013). Inhospitable matrices for forest species, such as grazing lands, are more permeable for those species who can easily adapt to these conditions (e.g. generalist and open-area specialist). The loss of forest cover increases the area of the matrix, favoring the increase of open-area specialist species (Estavillo et al. 2013). This fact, together with the loss of forest structure, facilitates their incursion and settlement in forest patches. Finally, the permanence of this open-area species will depend of interspecific interactions since they

will be share the space against the species residents in the fragment (Buchmann et al. 2013).

Based on our results, we can consider that the fragments immersed on grazing matrix will be more susceptible to the arrival of outside species. However, the settlements of this species will be determined by the structural conditions of the forest when the forest cover in the landscape is less than 10%. In this case the fragment still maintaining a proportion of generalist species, which could be eliminated by competitive exclusion (With 2002; Simberloff et al. 2013). This statement is supported by the presence of open areas' species recorded only in the sites immersed in pasture matrix and in high proportion in landscapes with low values of forest cover. However, this should be taken with caution, since the model fitted can be influenced by the high abundance of *Didelphis aurita* (a generalist species but no typical form open-areas) on the site with the lowest FC. Therefore, the abundance of generalist species could not respond in nonlinear way to the forest cover loss, showing a best fit with the linear model (if disregarded this possible outlier), suggesting a possible abundance decrease of generalist species with the forest cover loss.

On the other hand, we found that richness of generalist species does not respond to the forest cover loss, as recorded by other small-mammal studies in the Atlantic Forest (Estavillo et al. 2013). However, we evidenced changes in species composition between the different sites. These changes are not necessarily reflected by the amount of species compounding the assemblages, since the number of species may be the same but with different identities between fragments ((Lomolino and Perault 2000; Banks-Leite et al. 2012).

Considering the changes in the species composition, richness and abundance, we expected changes in the structure of the small-mammal assemblages along the forest cover gradient. Our results showed that this relationship varies depending on the habitat requirements of the species and the estimator used. When we consider the first diversity order 1D (the common species), the specialist species responded linearly to the forest cover loss, but the total and generalist species were not affected. On the other hand, when considered the 2D values (the most abundant species), as expected there was no relationship between the diversity values and the amount of forest remaining.

The linear relationship between the loss of forest cover and community structure when considered the specialist species, suggests that the habitat loss decrease both rare species such as the common, affecting the structure of the small mammals' assemblages. That is, in sites with lower forest cover the assemblage structure decrease, resulting in high equitability as a result of the loss of rare species and an increase in the abundance of common species, even with the same habitat requirements. Moreover, sites with higher proportions of habitat remaining have less equitability as results of rare species presence and less proportion of common species.

The lack of relation between diversity 1D of generalist species and forest cover loss, reflects the nature of these species. Considering that the structure of the assemblages depends to the proportional abundance of the species, it is expected that the assemblage structure of common species is not affected by the forest cover loss, since the most sensitive species (1D) nor responded. The same pattern was found when comparing 2D ,

which, weighting to those dominant species, did not respond to the loss of forest cover in the landscape.

The variation between 1D and 2D over forest cover gradient responds to the use of resource and space by small mammals (Pires et al. 2002; Püttker et al. 2006; Passamani and Fernandez 2011; Menezes and Fernandez 2013; Püttker et al. 2013). Therefore, factors acting in patch scale influence the abundance of different populations and how these populations structured the communities (Püttker et al. 2008b; Püttker et al. 2013; Pinotti et al. 2015). This allows the proportion of dominant species (both specialist and generalist) to remain along the forest cover gradient, independently of their habitat requirements.

The change in the structure of the assemblages, mainly of specialist species, may have effect on the functionality of ecosystems when considering the contribution of these species to the ecosystem functioning. Grimme (1998) considers that the most abundant species (dominant) determine processes in the ecosystem at the local scale given its functional characteristics. However, rare species can participate in key processes in the ecosystem (Schwartz et al. 2000; Mason et al. 2013). Therefore, the breakdown of the assemblages reflected in the loss of rare species and the increase in common and dominant species (resulting in more equitability assemblages) as a result of forest cover loss, can increase the vulnerability of specific processes within ecosystems. Thus, the loss of forest cover not only leads to a decrease in overall abundance and species richness, but also disrupts communities thus could affect the ecosystem functioning.

Final remarks

The forest cover affected the composition and structure of the assemblages of small mammals in the Atlantic Forest. Our results showed a clear decrease in the abundance and richness considering all species, but influenced mainly specialist species. However, there were other mechanisms affecting the assemblage's structure locally. In general, there was an evident reduction of specialist species but not of generalist species with forest loss. The most dominant species, regardless of habitat requirements, was not directly determined by the amount of remaining habitat in the landscape, possibly influenced by forest structure. This patch-scale driver determines the quantity and quality of available resources and in turn affects the composition and abundance of small mammals locally. On the other hand, landscape scale characteristics such as the permeability of the matrix, determines the composition of the assemblages. This process can limit the functional connectivity between patches or facilitate the invasion of species, especially in those areas with lower proportion of remaining forests.

The changes on the abundance and richness of small mammals' species and the loss of the simplification of assemblage structure in response to forest cover loss, affects the resilience of communities (Pardini et al. 2010). In addition, the disappearance of forest specialist species leads to loss of processes within the ecosystem, since they participate in many ecological processes, especially in the regulation of plant communities and insect population's, affecting the ecosystem functioning.

Acknowledgments:

The present study is funded by Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC/PROPP (00220.1100.1264), and the Brazilian Council of Science and Technology– CNPq (Proc. 563216/2010-7), publication of the REDE SISBIOTA. We are grateful to Catalina Sánchez, Martin Alvarez, Fabio Falcão, Icaro Mendez, Adna Alves, Elson Rios, Larissa Lima, Gideão Galvão, Maycon Felipe, Maíra Kuersul, Josiane Rocha, Pedro Alcântara for their help with the field and lab work. We also thank the landowners for allowing us to work on their properties. FVG received fellowship from FAPESB (BOL08488/2012). Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e dos Recursos Naturais – IBAMA (license number 38515-2)

References

- Almeida-Gomes M, Rocha CFD (2014a) Habitat loss reduces the diversity of frog reproductive modes in an Atlantic Forest Fragmented Landscape. *Biotropica* 0:1–6. doi: 10.1111/btp.12168
- Almeida-Gomes M, Rocha CFD (2014b) Diversity and Distribution of Lizards in Fragmented Atlantic Forest Landscape in Southeastern Brazil. *J Herpetol* 48:423–429. doi: 10.1670/12-187
- Anadón JD, Sala OE, Maestre FT (2014) Climate change will increase savannas at the expense of forests and treeless vegetation in tropical and subtropical Americas. *J Ecol* 102:1363–1373. doi: 10.1111/1365-2745.12325
- Anderson DR, Burnham KP, White GC (1998) Comparison of Akaike information criterion and consistent Akaike information criterion for model selection and statistical inference from capture ± recapture studies. *J Appl Stat* 25:263–283. doi: 10.1080/02664769823250
- Andrade ER, Jardim JG, Santos BA, et al (2015) Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *For Ecol Manage* 349:73–84. doi: 10.1016/j.foreco.2015.03.049
- Andren H (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat : a review. *Oikos* 71:355–366.
- Araujo M, Keith A, Rocha R, Mesquita CAB (1998) A mata atlântica do sul da bahia. Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, São Paulo
- Banks-Leite C, Ewers RM, Metzger JP (2012) Unraveling the drivers of community dissimilarity and species extinction in fragmented landscapes. *Ecology* 93:2560–2569. doi: 10.1890/11-2054.1
- Banks-Leite C, Pardini R, Tambosi LR, et al (2014) Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* (80-) 345:1041–1045. doi: 10.1126/science.1255768
- Betts MG, Villard M-A (2009) Landscape thresholds in species occurrence as quantitative targets in forest management: generality in space and time? *Setting Conserv targets Manag For landscapes* 185–206.
- Blinder D (2005) Análise Da Fragmentação Da Mata Atlântica Na Região Sul Da Bahia : Uma Contribuição Da Geotecnologia Para O Estudo Da Dinâmica Da. 2101–2128.

- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, et al (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127–135. doi: 10.1016/j.tree.2008.10.008
- Bonvicino CR, Lindbergh SM, Maroja LS (2002) Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Braz J Biol* 62:765–774. doi: 10.1590/S1519-69842002000500005
- Buchmann C, Schurr F, Nathan R, Jeltsch F (2013) Habitat loss and fragmentation affecting mammal and bird communities—The role of interspecific competition and individual space use. *Ecol Inform* 14:90–98.
- Castro EB, Fernandez F a. S (2004) Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. *Biol Conserv* 119:73–80. doi: 10.1016/j.biocon.2003.10.023
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, et al (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84:45–67. doi: 10.1890/13-0133.1
- Chiarello AG (1999) Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biol Conserv* 89:71–82.
- Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* (80-) 199:1302–1310. doi: 10.1126/science.199.4335.1302
- da Fonseca GAB, Robinson JG (1990) Forest Size and Structure: Competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biol Conserv* 53:265–294.
- de la Sancha NU, Higgins CL, Presley SJ, Strauss RE (2014) Metacommunity structure in a highly fragmented forest: Has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns? *Divers Distrib* 20:1058–1070. doi: 10.1111/ddi.12210
- Denoël M, Ficetola GF (2007) Landscape - level thresholds and newt conservation. *Ecol Appl* 17:302–309.
- Dixo M, Martins M (2008) Are leaf-litter frogs and lizards affected by edge effects due to forest fragmentation in Brazilian Atlantic forest? *J Trop Ecol* 24:551–554. doi: 10.1017/S0266467408005282
- Dixo M, Metzger JP, Morgante JS, Zamudio KR (2009) Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biol Conserv* 142:1560–1569. doi: 10.1016/j.biocon.2008.11.016
- Emmons LH, Feer F (1997) Neotropical Rainforest Mammals: A field guide. The University of Chicago Press, Chicago
- Estavillo C, Pardini R, Rocha PLB (2013) Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One* 8:e82369. doi: 10.1371/journal.pone.0082369
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev* 81:117–142. doi: 10.1017/S1464793105006949
- Fahrig L (2001) How much habitat is enough? *Biol Conserv* 100:65–74. doi: 10.1016/S0006-3207(00)00208-1
- Fahrig L (2003a) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515.
- Fahrig L (2003b) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- Faria D (2006) Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. *J Trop Ecol* 22:531. doi: 10.1017/S0266467406003385

- Ficetola FG, Denoël M (2009) Ecological thresholds: an assessment of methods to identify abrupt changes in species-habitat relationships. *Ecography (Cop)* 32:1075–1084. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05571.x
- Fischer J, Lindenmayer D (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob Ecol ...* 16:265–280. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00287.x
- Fonseca G a. B Da (1989) Small mammal species diversity in brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. *Rev Bras Zool* 6:381–422. doi: 10.1590/S0101-81751989000300001
- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard RO, et al (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biol Conserv* 91:223–229.
- Grelle CE V. (2003) Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 38:81–85.
- Hansbauer MM, Storch I, Leu S, et al (2008) Movements of neotropical understory passerines affected by anthropogenic forest edges in the Brazilian Atlantic rainforest. *Biol Conserv* 141:782–791. doi: 10.1016/j.biocon.2008.01.002
- Hill M (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432. doi: 10.2307/1934352
- Hobbs RJ (2001) Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in southwestern Australia. *Conserv Biol* 15:1522–1528. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.01092.x
- Holland JD, Bert DG, Fahrig L (2004) Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *Bioscience* 54:227. doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[0227:DTSSOS]2.0.CO;2
- Jost L (2006) Entropy and Diversity. *Oikos* 113:363–375.
- Jost L, Devries P, Walla T, et al (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Divers Distrib* 16:65–76. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x
- Lambert TD, Malcolm JR, Zimmerman BL (2006) Amazonian Small Mammal Abundances in Relation To Habitat Structure and Resource Abundance. *J Mammal* 87:766–776. doi: 10.1644/05-MAMM-A-261R1.1
- Laurance WF (1991) Ecological Correlates of Extinction Proneness in Australian Tropical Rain Forest Mammals. *Conserv Biol* 5:79–89.
- Lima DO De, Azambuja BO, Camilotti VL, Cáceres NC (2010) Small mammal community structure and microhabitat use in the austral boundary of the Atlantic Forest , Brazil. 27:99–105.
- Lindenmayer DB, Luck G (2005) Synthesis: Thresholds in conservation and management. *Biol Conserv* 124:351–354. doi: 10.1016/j.biocon.2005.01.041
- Lomolino M, Perault D (2000) Assembly and disassembly of mammal communities in a fragmented temperate rain forest. *Ecology* 81:1517–1532. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[1517:AADOMC]2.0.CO;2
- Marcon E, Hérault B (2015) entropart : An R Package to Measure and Partition Diversity. *J Stat Softw* 67:1–26. doi: 10.18637/jss.v067.i08
- Mascarenhas M, Mariano-neto E (2014) Forest Ecology and Management Extinction thresholds for Sapotaceae due to forest cover in Atlantic Forest landscapes. 312:260–270.
- Mason NWH, de Bello F, Mouillot D, et al (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *J Veg Sci* 24:794–806. doi: 10.1111/jvs.12013

- Menezes I, Cazetta E, Morante-filho JC, Faria D (2016) Forest cover and bird diversity : drivers of fruit consumption in forest interiors in the Atlantic forest of southern Bahia , Brazil. *Trop Conserv Sci* 9:549–562.
- Menezes JFS, Fernandez F a S (2013) Nestedness in forest mammals is dependent on area but not on matrix type and sample size: an analysis on different fragmented landscapes. *Brazilian J Biol* 73:465–70. doi: 10.1590/S1519-69842013000300002
- Metzger JP (2009) Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. *Biol Conserv* 142:1138–1140. doi: 10.1016/j.biocon.2008.10.012
- Metzger JP, Martensen AC, Dixo M, et al (2009) Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biol Conserv* 142:1166–1177. doi: 10.1016/j.biocon.2009.01.033
- Morante-Filho JC, Faria D, Mariano-Neto E, Rhodes J (2015) Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. *PLoS One* 10:1–18. doi: 10.1371/journal.pone.0128923
- Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev Mex Biodivers* 82:1249–1261. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Muggeo VMR (2008) Segmented: An R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. *R news* 8:20–25. doi: 10.1192/bjp.195.1.A6
- Myers N, Mittermeier R a, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–8. doi: 10.1038/35002501
- Ovaskainen O, Hanski I (2003) Extinction threshold in metapopulation models. *Annu Zool Fenn* 40:81–97.
- Paglia AP, Fonseca GAB da, Rylands AB, et al (2012) Annotated checklist of Brazilian mammals 2º Edição. *Occas Pap Conserv Biol* 6:1–76.
- Pardini R (2004) Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodivers Conserv* 13:2567–2586. doi: 10.1023/B:BIOC.0000048452.18878.2d
- Pardini R, Bueno ADA, Gardner TA, et al (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One* 5:e13666. doi: 10.1371/journal.pone.0013666
- Pardini R, de Souza SM, Braga-Neto R, Metzger JP (2005) The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biol Conserv* 124:253–266. doi: 10.1016/j.biocon.2005.01.033
- Pardini R, Faria D, Accacio GM, et al (2009) The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biol Conserv* 142:1178–1190. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.010
- Passamani M, Fernandez F a. S (2011) Abundance and richness of small mammals in fragmented Atlantic Forest of southeastern Brazil. *J Nat Hist* 45:553–565. doi: 10.1080/00222933.2010.534561
- Pinotti BT, Pagotto CP, Pardini R (2012) Habitat structure and food resources for wildlife across successional stages in a tropical forest. *For Ecol Manage* 283:119–127. doi: 10.1016/j.foreco.2012.07.020
- Pinotti BT, Pagotto CP, Pardini R (2015) Wildlife Recovery During Tropical Forest Succession: Assessing Ecological Drivers of Community Change. *Biotropica* 47:765–774. doi: 10.1111/btp.12255

- Pires AS, Koeler Lira P, Fernandez F a. ., et al (2002) Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biol Conserv* 108:229–237. doi: 10.1016/S0006-3207(02)00109-X
- Püttker T, Bueno A a., de Barros CDS, et al (2013) Habitat specialization interacts with habitat amount to determine dispersal success of rodents in fragmented landscapes. *J Mammal* 94:714–726. doi: 10.1644/12-MAMM-A-119.1
- Püttker T, Meyer-Lucht Y, Sommer S (2008a) Fragmentation effects on population density of three rodent species in secondary Atlantic Rainforest, Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 43:11–18. doi: 10.1080/01650520701553651
- Püttker T, Pardini R, Meyer-Lucht Y, Sommer S (2008b) Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecol* 8:9. doi: 10.1186/1472-6785-8-9
- Püttker T, Püttker T, Meyer-Lucht Y, et al (2006) Movement distances of five rodent and two marsupial species in forest fragments of the coastal atlantic rainforest, brazil. *Ecotropica* 12:131–139.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing.
- Ranta P, Blom T, Niemelä J, et al (1998) The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: Size, shape and distribution of forest fragments. *Biodivers Conserv* 7:385–403. doi: 10.1023/A:1008885813543
- Rhodes JR, Callaghan JG, McAlpine C a., et al (2008) Regional variation in habitat-occupancy thresholds: a warning for conservation planning. *J Appl Ecol* 45:549–557. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01407.x
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Ribon R, Simon JE, Mattos GT (2003) Bird Extinctions in Atlantic Forest Fragments of the Vic , oosa Region , Southeastern Brazil. *Conserv Biol* 17:1827–1839. doi: 10.1111/j.1523-1739.2003.00377.x
- Rigueira DMG, Rocha PLB, Mariano-Neto E (2013) Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodivers Conserv* 22:3141–3163. doi: 10.1007/s10531-013-0575-4
- Rocha-Santos L, Pessoa MS, Cassano CR, et al (2016) The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biol Conserv* 196:1–9. doi: 10.1016/j.biocon.2016.01.028
- Rocha MF, Passamani M, Louzada J (2011) A small mammal community in a forest fragment, vegetation corridor and coffee matrix system in the brazilian atlantic forest. *PLoS One* 6:e23312. doi: 10.1371/journal.pone.0023312
- Roxburgh SH, Shea K, Wilson B (2004) The Intermediate Disturbance Hypothesis: Patch Dynamics and Mechanisms of Species Coexistence. *Ecology* 85:359–371.
- Rybicki J, Hanski I (2013) Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecol Lett* 16 Suppl 1:27–38. doi: 10.1111/ele.12065
- Santos-Filho M, Peres CA, da Silva DJ, Sanaiotti TM (2012) Habitat patch and matrix effects on small-mammal persistence in Amazonian forest fragments. *Biodivers Conserv* 21:1127–1147. doi: 10.1007/s10531-012-0248-8
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR, et al (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review. *Conserv Biol* 5:18–32. doi: 10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x

- Schooley RL, Branch LC (2011) Habitat quality of source patches and connectivity in fragmented landscapes. *Biodivers Conserv* 20:1611–1623. doi: 10.1007/s10531-011-0049-5
- Schwartz MW, Brigham C a., Hoeksema JD, et al (2000) Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122:297–305. doi: 10.1007/s004420050035
- Sikes RS, Gannon WL (2011) Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J Mammal* 92:235–253. doi: 10.1644/10-MAMM-F-355.1
- Silvério D V, Brando PM, Balch JK, et al (2013) Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical forest by native cerrado and exotic pasture grasses. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 368:20120427. doi: 10.1098/rstb.2012.0427
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 28:58–66. doi: 10.1016/j.tree.2012.07.013
- Soares LA, Faria D, Vélez-Garcia F, et al (2015) Implications of habitat loss on seed predation and early recruitment of a keystone palm in anthropogenic landscapes in the brazilian atlantic rainforest. *PLoS One* 10:1–14. doi: 10.1371/journal.pone.0133540
- Swift TL, Hannon SJ (2010) Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biol Rev Camb Philos Soc* 85:35–53. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00093.x
- Thomas WMW (2003) Natural Vegetation Types in Southern Bahia. In: *Corredor de Biodiversidade da Mata Altântica do Sul da Bahia*. Instituto de Estudos Sócio-Ambientais do Sul da Bahia e Conservation International do Brasil, pp 1–4
- Turner IM (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J Appl Ecol* 33:200–209.
- Umetsu F, Naxara L, Pardini R (2006) Evaluating the Efficiency of Pitfall Traps for Sampling Small Mammals in the Neotropics. *J Mammal* 87:757–765. doi: 10.1644/05-MAMM-A-285R2.1
- Umetsu F, Pardini R (2007) Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats - Evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landsc Ecol* 22:517–530. doi: 10.1007/s10980-006-9041-y
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*, Fourth Edi. New York
- Vieira EM, Monteiro-Filho EL a. (2003) Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *J Trop Ecol* 19:501–507. doi: 10.1017/S0266467403003559
- Vieira M V., Olifiers N, Delciellos AC, et al (2009) Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biol Conserv* 142:1191–1200. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.006
- Villard M-A, Metzger JP (2013) Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *J Appl Ecol* n/a-n/a. doi: 10.1111/1365-2664.12190
- Villard MA, Metzger JP (2014) Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *J Appl Ecol* 51:309–318. doi: 10.1111/1365-2664.12190
- With K a. (2002) The Landscape Ecology of Invasive Spread. *Conserv Biol* 16:1192–1203. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.01064.x

- Wood S (2004) Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J R Stat Soc* 62:413;428.
- Wright SJ (2005) Tropical forests in a changing environment. *Trends Ecol Evol* 20:553–560. doi: 10.1016/j.tree.2005.07.009
- Zuckerberg B, Porter WF (2010) Thresholds in the long-term responses of breeding birds to forest cover and fragmentation. *Biol Conserv* 143:952–962. doi: 10.1016/j.biocon.2010.01.004

Supplementary Material

SM1. Abundance and habitat used by small mammals in landscapes with forest cover between 9 and 83%, Southern of the Bahia state, Brazil.

Species	Habitat Requirement	Forest Cover (%)											Total
		9	10	15	37	43	43	51	53	64	70	83	
Didelphimorphia													
<i>Didelphis aurita</i>	Generalist	9		1	2			3				2	17
<i>Gracilinanus agilis</i>	Specialist	2									2		4
<i>Marmosa demerarae</i>	Specialist				1	3	6	1		4		7	22
<i>Marmosa murina</i>	Specialist		4	14	6	9	18	4	3	7	4	10	79
<i>Marmosops incanus</i>	Specialist	9											9
<i>Monodelphis americana</i>	Specialist					1	2	2	1	8	1	4	19
Rodentia													
<i>Akodon cursor</i>	Generalist		1						1	3	2		7
<i>Blarinomys breviceps</i>	Specialist							1				1	2
<i>Calomys sp.</i>	Generalist	2											2
<i>Cerradomys sp.</i>	Generalist		2								1		3
<i>Euryoryzomys russatus</i>	Specialist						2						2
<i>Guerlinguetus ingrami</i>	Specialist			1					3				4
<i>Hylaeamys laticeps</i>	Specialist		2		16	21	24	2	28	39	13	2	147
<i>Necomys lasiurus</i>	Generalist	1			1								2
<i>Nectomys squamipes</i>	Specialist							1				1	2
<i>Oecomys catherinae</i>	Specialist					1		1	1			2	5
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Generalist	3				2	1	1		4		3	14
<i>Rhipidomys mastacalis</i>	Specialist	3		1	1	6	1		2			2	16
<i>Thaptomys nigrita</i>	Specialist				1	6		1	2	2	1	3	16
Total		29	9	17	28	49	54	17	41	64	25	39	372

CAPITULO III

Landscape-scale deforestation and the functional structure of small mammals in anthropogenic landscapes of the Atlantic Forest.

Landscape-scale deforestation and the functional structure of small mammals in anthropogenic landscapes of the Atlantic Forest.

Felipe Vélez-García¹, Deborah Faria¹, Emerson M. Vieira²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brazil.

²Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil.

Abstract

Habitat loss is one of the main causes of global species decline. This erosion of biodiversity can affect different processes and mechanisms that determine ecosystems functioning. Traditionally, diversity has been measured by descriptors such as presence or abundance of species or taxonomic units, however, these metrics often do not have a clear relationship with the ecosystem functionality. Recently, features that allow a better understanding of the relationship between the biodiversity patterns and the ecosystem functioning have been used. In this study we evaluated the effect of the loss of forest cover in the functional structure of small mammals in Atlantic Forest fragments. With a patch -landscape design, we considered 11 sampling sites located in forest fragments inserted in landscapes with remaining forest cover (2-km radius) ranging from 9% to 83%. For each site, we evaluated the functional structure of small terrestrial mammals, considering the Functional Richness indexes (FRic), Functional Evenness (FEve) and Functional Divergence (FDiv). FRic were related to the forest cover loss (linear relation) with reduction in functional space in site with less forest cover. FEve was not related to forest cover (null model best adjusted), the values were constant along the gradient suggesting functional uniformity. Finally, FDIV showed high values along the forest cover gradient, reflecting a high functional differentiation, but unrelated to the forest cover (null model best adjusted). Our results suggest that the loss of forest cover at landscape scale reduces the functional space of the species. On the other hand, the functional distinction between them is maintained as a result of high ecological redundancy, showing a compensatory effect on the ecosystem functionality. Nevertheless, reduction in the functional space in areas with low percentage of forest cover can reduce resistance and resiliency of the assemblages making them more vulnerable to environmental changes.

Keywords Ecosystem functioning, Forest cover loss, Functional diversity, Functional traits

Resumo

A perda de habitat é uma das principais causas do declínio global de espécies. Esta erosão da biodiversidade pode chegar a afetar os diferentes processos e mecanismos que determinam o funcionamento dos ecossistemas. Tradicionalmente, a diversidade tem sido medida através de descritores como presença ou abundância de espécies ou ainda de unidades taxonômicas, porém, estas métricas muitas vezes não apresentam uma clara relação com a funcionalidade dos ecossistemas. Recentemente tem se aplicado o uso de traços que permitam entender melhor a relação entre os padrões de diversidade e o funcionamento dos ecossistemas. Neste estudo nós avaliamos o efeito da perda de cobertura florestal na estrutura funcional de pequenos mamíferos em fragmentos de Mata Atlântica. A partir de um desenho de patch-landscape, consideramos a amostragem em 11 sítios localizados em fragmentos florestais inseridos em paisagens com cobertura florestal remanescente (2 km de raio) variando de 9 a 83%. Para cada sítio foi avaliada a estrutura funcional das assembleias de pequenos mamíferos terrestres, considerando os índices de Riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv). FRic apresentou relação com a perda de cobertura florestal (relação linear) com redução do espaço funcional em ambientes com menor cobertura florestal. FEve não teve relação com a cobertura florestal (modelo nulo melhor ajustado) e os valores de FEve foram constantes ao longo do gradiente sugerindo uniformidade funcional. Finalmente FDiv apresentou valores altos ao longo do gradiente, refletindo uma alta diferenciação funcional, mas sem relação com a cobertura florestal (modelo nulo melhor ajustado). Nossos resultados sugerem que a perda de floresta em escala de paisagem reduz o espaço funcional das espécies, porém a diferenciação funcional entre elas é mantida como resultado de uma alta redundância ecológica, mostrando um efeito compensatório na funcionalidade do ecossistema. No entanto, a redução do espaço funcional em áreas com baixa porcentagem de cobertura florestal pode reduzir a resistência e resiliência das assembleias, deixando-as mais vulneráveis a mudanças ambientais.

Palavras chave: Cobertura florestal, Diversidade Funcional, Funcionamento do Ecossistema, Traços funcionais

A degradação dos ambientes naturais, como resultado de ações antrópicas, principalmente a perda de habitat e a fragmentação, afeta a composição e estrutura das comunidades [1–4]. No Bioma da Mata Atlântica [5], um dos mais reduzidos e fragmentados do planeta, diversos estudos têm mostrado os efeitos deletérios destes processos na abundância e riqueza de espécies de mamíferos [6–10]. Em geral, as assembleias remanescentes são caracterizadas pela perda de espécies especialistas (Capítulo 2). Essa perda, muitas vezes, é numericamente compensada pelo aumento na abundância e riqueza de espécies generalistas, como resultado da variação na heterogeneidade do ambiente [4,6,11]. A relação entre a perda da floresta e a riqueza de biodiversidade tem sido bem documentada. Esta relação é não-linear, geralmente

apresentando um limiar na proporção de habitat remanescente, a partir do qual a probabilidade de extinção das espécies aumenta drasticamente [1,4,12,13].

A mera avaliação da perda do número de espécies pode não ser suficiente para indicar os processos que estão sendo alterados ou eliminados devido à ação antrópica [14]. Perda de hábitat e fragmentação podem afetar grupos de espécies de formas distintas, podendo mesmo beneficiar alguns grupos, causando um aumento na representação dos mesmos [2,3,15,16]. Além disso, a extinção de espécies tem efeitos negativos sobre os diferentes processos ecológicos dentro dos ecossistemas, podendo afetar sua funcionalidade e os serviços ecossistêmicos que proveem [17–20]. Esse processo de extinção não ocorre de forma aleatória, existindo determinados traços que podem aumentar a vulnerabilidade das espécies à extinção [17,21].

Os efeitos das alterações sobre a biodiversidade têm sido, tradicionalmente, avaliados a partir da estrutura e composição das comunidades, medidas através de índices de diversidade baseados na riqueza e abundância de espécies [22,23]. Porém, estes índices baseados na identidade taxonômica das espécies não necessariamente representam sua função dentro das comunidades e ecossistemas [14]. Neste sentido, uma abordagem feita a partir das características biológicas, ou traços funcionais das espécies, permite fazer uma melhor aproximação para avaliar a função de cada espécie no sistema [18,24]. Os traços funcionais se definem como propriedades mensuráveis de um organismo, que influenciam sua performance [25] ou seu fitness [26,27]. Essas propriedades podem corresponder a características (morfológicas, fisiológicas ou fenológicas) medidas individualmente, as quais influenciam no sucesso biológico dos organismos [26]. Com isso, além da diversidade taxonômica, pode-se investigar as comunidades em função dessas propriedades funcionais das espécies componentes, com a avaliação da chamada diversidade funcional.

A diversidade funcional é um componente das comunidades que permite prever o funcionamento dos ecossistemas ao relacionar as espécies com determinadas funções específicas [23,28]. Deste modo os índices de diversidade funcional têm potencial para revelar mecanismos que estruturam as comunidades biológicas, assim como processos que determinam o funcionamento dos ecossistemas e a prestação de serviços ecossistêmicos [20,22,28–32].

Existe uma clara relação positiva entre a riqueza de espécies e a diversidade funcional [14,22,28,33], porém, esta última tem mostrado ser mais sensível às alterações antrópicas, uma vez que decresce mais rapidamente como consequência da perda de funções específicas, que nem sempre são refletidas pela variação na riqueza ou outras métricas de diversidade taxonômica clássica [14,21,34–36]. Isto obedece à sensibilidade que possam ter as espécies e os traços funcionais a diferentes mudanças no ambiente, mas que não necessariamente estará refletido na quantidade de espécies [21].

Flynn et al. (2009), por exemplo, reconhecem que a intensificação no uso do solo afeta negativamente a riqueza e a diversidade funcional de plantas, aves e mamíferos em florestas neotropicais. Porém, aves e mamíferos mostraram ser mais sensíveis à intensificação do uso do solo. Isto foi evidenciado principalmente pela perda de espécies frugívoras e granívoras de menor tamanho. Por outro lado, Chillo & Ojeda (2012),

sugerem que a diversidade funcional de mamíferos não depende diretamente das mudanças do ambiente, e sim em função das respostas da vegetação às alterações antrópicas. Portanto, mudanças de regime na vegetação ocasionam drásticas mudanças na riqueza e diversidade funcional de mamíferos de zonas áridas.

Na Mata Atlântica do Brasil, há indícios de que a diversidade funcional (índice de diversidade funcional – FD; proposto por [37]) de mamíferos de médio e grande porte é influenciada pelo tamanho da mancha em ambientes fragmentados, sendo os menores detentores das menores diversidades funcionais ([35]. Estes padrões podem ser previsíveis devido à relação que existe entre a riqueza de espécies e alguns dos índices de diversidade funcional (para revisão ver [28,33,38]). No entanto, esses resultados sugerem que as respostas funcionais a gradientes ambientais e alterações antrópicas dependem das características funcionais das espécies, o que determina sua sensibilidade às mudanças no ambiente [34,39–42].

A utilização de uma abordagem multidimensional da diversidade funcional permite avaliar diversos aspectos da diversidade funcional [28], reduzindo o efeito da riqueza de espécies sobre o valor dos índices [33]. Isso, por sua vez permite fazer uma melhor aproximação ao efeito das alterações antrópicas sobre a funcionalidade dos ecossistemas [30,38].

O objetivo deste estudo foi investigar a relação entre a cobertura florestal em escala da paisagem e a estrutura funcional das assembleias de pequenos mamíferos em paisagens antrópicas da região nordeste da Mata Atlântica, uma região com alta biodiversidade e fortemente ameaçada. Os pequenos mamíferos são bons indicadores da qualidade do ambiente e tem sido com frequência utilizados para reconhecer o efeito de alterações antrópicas, por responderem em curto tempo e de forma diferenciada à mudanças no ambiente [4,6,11,43].

Sob o ponto de vista funcional, os pequenos mamíferos participam diretamente na regulação das comunidades vegetais através de processos como a predação de frutos e sementes, a dispersão de sementes e fungos e a herbivoria [44,45]. Adicionalmente, controlam populações de insetos [46–48] e são fonte de alimento para diversas espécies de vertebrados [49–51].

Com base na importância funcional deste grupo, avaliamos a relação entre a cobertura florestal e diversidade funcional de pequenos mamíferos a partir de uma abordagem multidimensional [38]. Esta abordagem permite reconhecer a estrutura funcional das comunidades a partir de três componentes: Riqueza Funcional - FRic, Equitabilidade Funcional – FEve, e Divergência Funcional – FDiv [28,38]. Nossas expectativas são: 1) A perda de cobertura florestal resulta na redução da Riqueza Funcional (FRic) como consequência da perda de traços funcionais associados às espécies especialistas, porém está relação não será linear, existindo um limiar a partir do qual a perda de FRic, será mais acentuada. 2) A equitabilidade funcional aumenta em função da perda de cobertura florestal, como consequência do aumento na uniformidade dos traços funcionais influenciado por uma maior representatividade de espécies generalistas, e consequentemente, 3) redução de divergência funcional em função da perda de cobertura florestal, como resultado de uma menor diferenciação dos traços e uma distribuição mais homogênea dentro espaço funcional.

Materiales e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido na região sul do estado da Bahia (Figura 1). Esta região é considerada como um dos cinco centros de endemismo da Mata Atlântica e ainda preserva alguns dos maiores remanescentes do nordeste brasileiro [52], e assim como o restante do bioma encontra-se reduzida e fragmentada. A região de estudo (15°28'S e 39°15'W) está delimitada pelo rio de Contas ao norte e pelo rio Jequitonha ao sul e se caracteriza por ser um ambiente variegado, composto por fragmentos de floresta ombrófila densa em diferentes estágios de sucessão, imersa em plantações sombreadas de cacau (cabruças; [53]), seringa, café, pastos e plantações de Eucalipto [54]. O clima da região é úmido, com uma precipitação média por ano de 1.300 mm, com ausência de um período significativamente seco e com uma temperatura média anual de 24°C [55].

Delineamento amostral

Este estudo faz parte da rede SISBIOTA de funcionalidade ecológica em paisagens antrópica, uma rede de pesquisa cujo objetivo é avaliar o efeito da perda de habitat nos padrões e processos da biodiversidade em ambientes antropogênicos.

A partir de imagens de satélite *Quick Birds* e *World View* de 2011, da região sul da Bahia foi produzido um mapa de usos do solo e tipos de vegetação seguindo a nomenclatura do IBGE [15], compreendendo os municípios de Una, Mascote, Santa Luzia, Canavieiras e Belmonte. O delineamento é definido como patch-landscape, no qual as variáveis-resposta são medidas em escala local e a variável preditora (cobertura florestal) é medida em uma área de 2 km de raio a partir do centro do sítio amostral [56]. Selecionamos aleatoriamente 48 sítios de floresta com uma distância mínima de 1 km entre eles, em paisagens variando em relação ao percentual de cobertura remanescente. Deste total, selecionamos 11 sítios para fazer as amostragens de pequenos mamíferos, de forma a compreender um intervalo de cobertura florestal em escala de paisagem de 9 a 83% (Figura 1). Em cada sítio instalamos 72 armadilhas para a captura de pequenos mamíferos. As armadilhas estiveram distribuídas equitativamente entre três parcelas, conformadas cada uma por dois transectos paralelos de 100 metros de comprimento, distanciados 50 m entre eles. Adicionalmente, instalamos entre as parcelas uma linha de armadilhas de queda, conformada por quatro baldes de 60 litros interconectados por uma lona plástica de 50 cm de altura. Em cada transecto foram distribuídas 12 armadilhas uniformemente, em seis estações espaçadas a cada 20 m. Em cada estação colocamos uma armadilha tipo Sherman (31 x 8 x 9 cm) e uma tipo Tomahawk (35 x 17.5 x 15 cm) alternadas entre o solo e o sub-bosque.

Cada sítio foi amostrado por duas ocasiões entre abril de 2013 e agosto de 2015. Armadilhas de queda foram usadas unicamente durante o segundo período de amostragem. Em cada série de amostragem, mantivemos as armadilhas ativas durante 10 noites consecutivas, resultando em um esforço amostral de 1560 armadilhas-noite por sítio amostral e 17160 armadilhas-noite para todo o estudo.

As armadilhas foram iscadas com uma mistura de banana, fubá de milho, sardinha e paçoca de amendoim e foram revisadas diariamente durante todos os dias de amostragem. Os indivíduos capturados foram identificados, marcados com brincos numerados, medidos e posteriormente liberados no mesmo local de captura.

O nosso trabalho seguiu as recomendações da Sociedade Americana de Mastozoologia para pesquisa de mamíferos silvestres [57] e contou com a aprovação do Instituto Brasileiro de Meio Ambiente – IBAMA (licença 38515-2) e do comitê de ética para o uso de animais -CEUA da Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC (processo número 003/13).

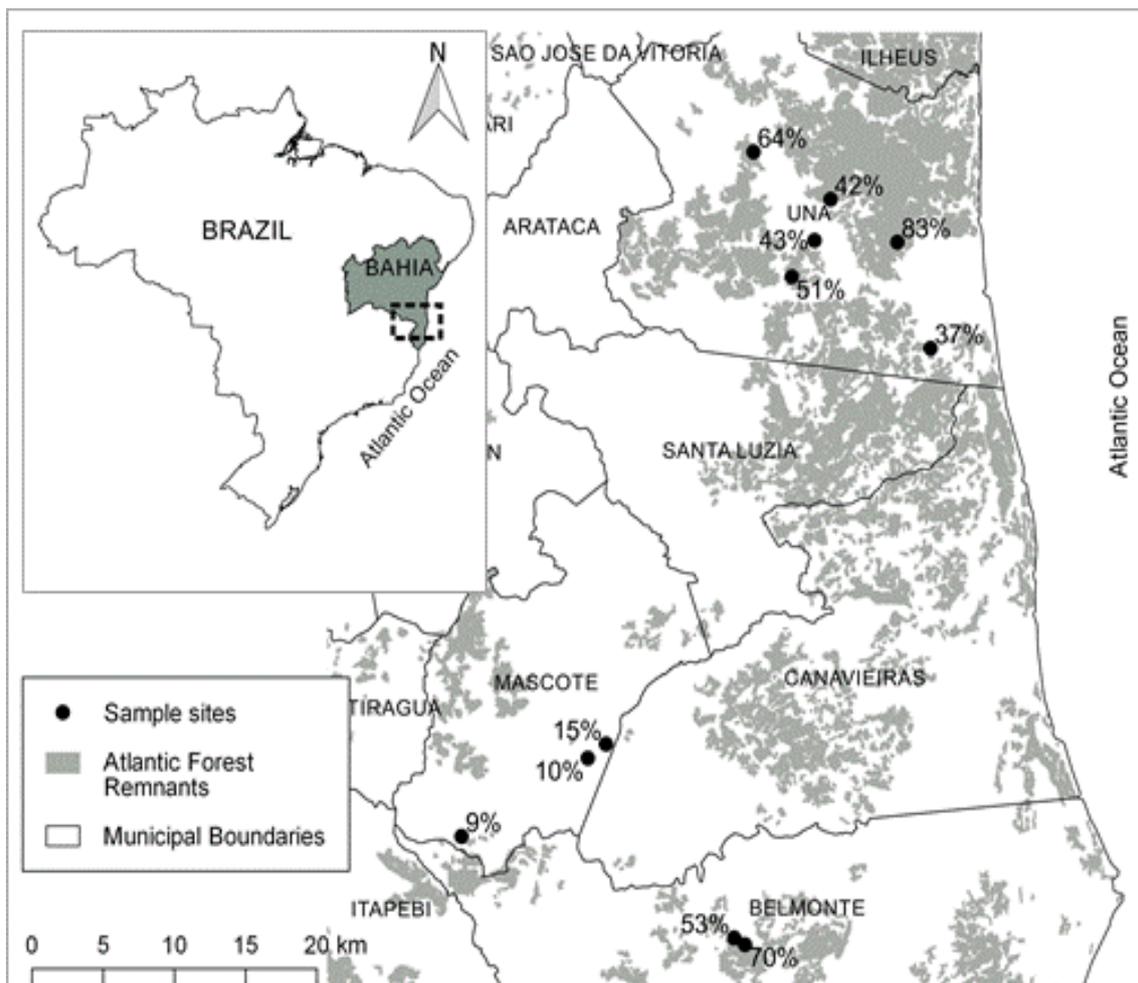


Figura 1. Área de estudo, localizada no sul do estado da Bahia, Brasil. Os pontos pretos correspondem aos 11 sítios de amostragem com cobertura florestal variando de 9 a 83% dentro de um rádio de 2 km. As áreas cinza correspondem aos remanescentes florestais de Mata Atlântica. Fonte: SOS Mata Atlântica (2012).

Diversidade Funcional

Com base nas características dos indivíduos de pequenos mamíferos capturados em cada um dos sítios com diferentes porcentagens de cobertura florestal, calculamos valores de diversidade funcional. Para isso, usamos uma aproximação multi-traços

ponderada pela abundância relativa das espécies presentes em cada um dos sítios amostrais, com base na aproximação multidimensional proposta por Villéger et al. (2008). Esta aproximação permite a partição da diversidade funcional em três componentes independentes: riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (Functional evenness - FEve) e divergência funcional (FDiv).

A riqueza funcional (FRic) representa a quantidade de espaço funcional ocupado por uma comunidade e é definida pelo espaço mínimo que contém todas as espécies presentes [33,38,58]). Este índice foi calculado para cada assembleia correspondente a cada sítio amostral e representa o volume funcional ocupado por cada uma dessas assembleias. Valores baixos de FRic indicam uma redução no espaço funcional e sugerem pouco uso dos recursos disponíveis [28]. Valores mais altos representam uma complementariedade no uso dos recursos, o que pode ser refletido em um incremento na funcionalidade dos ecossistemas [23]. Este índice, comparado com outras medidas de diversidade funcional, tem a vantagem de representar mais acuradamente as mudanças na dimensionalidade do espaço funcional ocupado pela comunidade [30].

A proporção das abundâncias de espécies e traços funcionais dentro do espaço funcional é descrita pelo índice de equitabilidade funcional (FEve; [33,38]). Este índice é baseado em uma árvore de espaço mínimo (Minimum Spanning Tree - MST), a qual liga todos os pontos contidos no espaço funcional, considerando a soma mínima do comprimento dos ramos [58]. Portanto, este índice considera a uniformidade no comprimento dos ramos (*i.e.*, a maneira pela qual o espaço funcional é preenchido) ponderado pela abundância. Os valores do índice variam entre 0 e 1, sendo que um valor próximo de 0 representa assembleias nas quais as abundâncias não estão uniformemente distribuídas entre as espécies ou que a distância funcional entre espécies é menos regular. Por outro lado, valores próximos de 1 representam maior equitabilidade entre as abundâncias ou entre as distâncias entre traços funcionais [33,38,58]).

Por fim, o índice de divergência funcional (FDiv) representa a distribuição ou agrupamento das espécies dentro do espaço funcional. Este índice está baseado na frequência das espécies, podendo ser interpretado como a variação funcional das espécies dentro da comunidade [28,38]. O índice é calculado considerando a distância dos traços funcionais ao centro de gravidade do espaço funcional, ponderado pela abundância de espécies. Para eliminar o efeito da abundância, considera-se unicamente a distância média das espécies que delimitam o volume funcional (espécies dos vértices do espaço funcional). Os valores deste índice variam entre 0 e 1, sendo que valores próximos de 0 ocorrem quando espécies muito abundantes estão muito mais próximas do centro de gravidade em comparação com as espécies menos abundantes (espécies raras). Por outro lado, valores próximos de 1 ocorrem quando as espécies mais abundantes se encontram mais distantes do centro de gravidade com relação às espécies raras [33,38,58]). Desta forma, valores altos de FDiv relacionam-se com uma maior diferenciação funcional entre as espécies da [30].

Esta partição da diversidade funcional em três componentes nos permite fazer uma melhor aproximação em relação aos mecanismos que ligam a diversidade ao funcionamento dos ecossistemas [28,38]. Além disso, é possível avaliar o efeito de

gradientes ambientais uma vez que estes índices não estão correlacionados com a riqueza de espécies [30,59].

A seleção de traços funcionais foi baseada em características de história de vida das espécies registradas, obtidos a partir da literatura corrente. O uso de dados da história de vida, como aqueles relacionados com hábitos de forrageio, são os que melhor representam as dimensões de nicho de uma dada espécie, pois representam os recursos requeridos pelas espécies e refletem sua relação com a funcionalidade do ecossistema [34,60,61]. Nós selecionamos traços relacionados com a dieta, hábitos locomotores e requerimentos de habitat, seguindo os delineamentos propostos no capítulo 1. Estes traços são considerados traços de resposta e estão com a ciclagem de nutrientes e os fluxos de matéria e energia nos ecossistemas [34,39]. A descrição dos traços funcionais, seus atributos e sua relação com processos e a funcionalidade dos ecossistemas estão resumidos na Figura 2.

Devido à baixa riqueza de espécies registrada em alguns sítios amostrais só foi possível utilizar um número limitado de traços funcionais, com a finalidade de reduzir o viés ao momento de calcular os índices de diversidade funcional e sua relação com a cobertura florestal [33]. Os traços selecionados para cada uma das espécies foram padronizados com média 0 e variância 1 para evitar o ruído ocasionado pelas variações nas medidas e as unidades utilizadas. Devido à natureza dos dados, utilizamos a distância de Gower como medida de dissimilaridade por ser a mais indicada para medir distâncias com o uso de atributos mistos (categóricos e numéricos) [62]. Os índices foram calculados através do programa FDiversity [63].

Analises de dados

Para investigar a relação entre a cobertura florestal e os três componentes da diversidade funcional de pequenos mamíferos, assim como a possível existência de um limiar de fragmentação fizemos uma aproximação a partir de três modelos. Um modelo linear (regressão de Poisson), um modelo não linear com identificação do possível limiar (regressão piecewise) e um modelo nulo (ausência de relação). Para cada um dos índices calculados foram avaliados os modelos seguindo o critério de informação de Akaike para pequenas amostras (AICc) e os valores ponderados de AICc (AICw). Foi considerado como melhor modelo aquele que apresentou os menores valores de AICc e os valores mais altos de AICw [64]. Os modelos foram executados no ambiente R versão 3.0.2 [65] usando o pacote MASS [66], e MGCV [67] para os modelos nulo e linear, e o pacote Segmented [68] para os modelos não lineares.

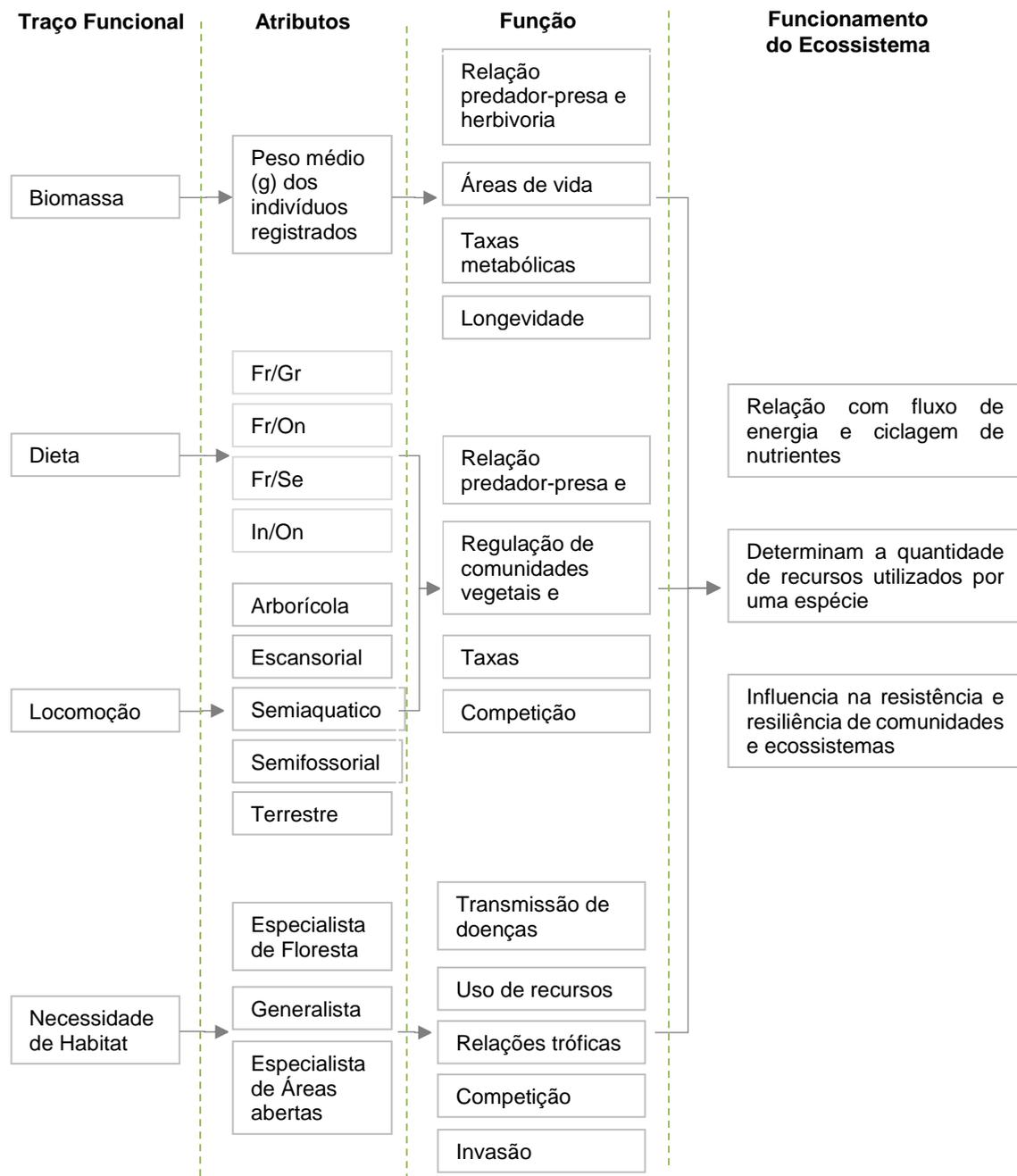


Figura 2. Traços funcionais utilizados para avaliar a estrutura funcional de pequenos mamíferos em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica do sul da Bahia, e sua relação com processos ecológicos e funcionamento do ecossistema. Os traços funcionais foram selecionados a partir de características de história de vida das espécies registradas, considerando seus hábitos de forrageio e os requerimentos de hábitat. Os traços de dieta e de hábitos locomotores seguem a classificação de [69]. Os requerimentos de habitat seguem a Estavillo et al (2013) [4]. Os atributos funcionais representam os valores que pode assumir cada traço funcional. Fr= Frugívoro, Gr= Granívoro, On= Onívoro, Se= Predador de Sementes, In= Insetívoro.

Resultados

Durante as campanhas de amostragem foram capturados 372 indivíduos de pequenos mamíferos, correspondentes a 20 espécies, das quais 14 corresponderam à ordem Rodentia e seis a Didelphimorphia (Anexo 1). A maior riqueza de espécies foi registrada na paisagem com a maior porcentagem de cobertura florestal (83%), enquanto que os sítios com menor cobertura florestal apresentaram os menores valores de riqueza. Por outro lado, a abundância foi maior na paisagem com 63% de cobertura florestal, enquanto que a menor abundância foi registrada na paisagem com 10% de cobertura.

Para o índice de Riqueza Funcional (FRic) encontramos que a área com a maior porcentagem de cobertura florestal apresentou o maior valor do índice (14,67). Por outro lado, os menores valores foram registrados para as áreas com 10% e 15% de cobertura florestal (Figura 3). Para o índice de Equitabilidade Funcional (FEve), as assembleias foram funcionalmente mais equitativas nas áreas com menor cobertura florestal (Figura 3). Finalmente, para o índice de Divergência Funcional (FDiv), registramos valores altos ao longo do gradiente de cobertura florestal. Porém, a área com menor cobertura apresentou o valor mais baixo (Figura 3).

Tabela 1. Modelos que explicam a relação entre a estrutura funcional das assembleias de pequenos mamíferos e a quantidade de cobertura florestal, ao longo de um gradiente de cobertura florestal de Mata Atlântica do sul da Bahia, Brasil. Estrutura Funcional corresponde aos índices de Riqueza Funcional (FRic), Equitabilidade Funcional (FEve) e Divergência Funcional (FDiv). Modelos em negrita foram os que apresentaram o melhor ajuste. AICc= Critério de Informação de Akaike corrigido, dAIC= Diferença entre o melhor modelo ajustado e o *i*ésimo (*ith*) modelo, df= número de parâmetros do modelo, Weight = peso de AICc.

Variable	Model	AIC	AICc	dAICc	df	weight
FRic	Linear	52,86	56,29	0	3	0,97
	PieceWise	53,93	67,41	11,10	5	0,00
	Null	62,39	63,89	7,60	2	0,02
FEve	Null	-13,48	-11,98	0	2	0,83
	Linear	23,52	-8,82	3,20	3	0,17
	PieceWise	27,45	-0,40	12	5	0,00
FDiv	Null	-22,58	-21,08	0	2	0,82
	Linear	-21,43	-18,00	3,10	3	0,17
	PieceWise	-23,76	-11,76	9	5	0,01

Ao considerar a relação entre a porcentagem de floresta remanescente e a estrutura da diversidade funcional, FRic apresentou o melhor ajuste com o modelo linear (Figura 3; Tabela 1), indicando que o aumento do percentual de cobertura florestal em escala de paisagem está correlacionado ao aumento da riqueza funcional. Por outro lado, FEve e

FDiv não mostraram relação com a perda de cobertura florestal (Figura 3; Tabela 1), ou seja, a redução da cobertura floresta em escala de paisagem aparentemente não afeta os padrões de equitabilidade ou divergência funcional.

Discussão

Como esperado, a FRic diminuiu em função da diminuição de cobertura florestal, porém, diferente do esperado, esta relação ocorre de maneira linear, indicando uma redução constante do espaço funcional com a perda de habitat. Com base nisso, podemos considerar que a perda de habitat reduz a funcionalidade dos ecossistemas devido à diminuição do espaço funcional ocupado pelas espécies, como resultado da redução na quantidade de traços presentes na comunidade (redução do espaço funcional). Embora exista relação entre a riqueza de espécies e a diversidade funcional [30,33,38], esta associação pode variar em função da composição das assembleias de espécies, do tipo de ecossistema e de suas origens geográficas [61]. Dado isso, podemos considerar que os traços funcionais que se mantém dentro das comunidades estão influenciados pela composição de espécies e seu parentesco filogenético [70,71].

A variação entre os valores de FRic registrados para os diferentes sítios amostrais podem estar influenciados pela estruturação da floresta. Magioli et al. (2015), por exemplo, sugerem que o aumento na diversidade funcional em grandes fragmentos está relacionado com a complexidade da floresta. Ambientes estruturalmente mais complexos oferecem mais recursos, resultando em uma maior diversidade de mamíferos e, portanto, em uma maior FRic. Estudos anteriores nas mesmas áreas amostradas no presente estudo, mostram que o desmatamento em escala de paisagem leva à redução da estrutura florestal em escala local [72]. Esta perda de estrutura se caracteriza por uma redução na densidade de árvores, diminuição da altura e tamanho médio das árvores e aumento da abertura do dossel. A simplificação estrutural pode estar influenciando nas condições microclimáticas e na quantidade e qualidade de recursos disponíveis para a mastofauna. Estes, a sua vez determina a composição de espécies, limitando o espaço funcional das comunidades, as quais retêm espécies com traços que permitem a exploração dos limitados recursos disponíveis nestas florestas degradadas [14,28].

Ao considerarmos a grande heterogeneidade nos hábitos alimentares e locomotores que apresentam os pequenos mamíferos, a redução do espaço funcional sugere a perda de espécies com traços particulares, principalmente aquelas espécies mais sensíveis às alterações do ambiente. Flynn et al 2009 [34] consideram que a intensificação no uso do solo reduz a diversidade funcional de mamíferos, como resultado da perda de traços funcionais associados às espécies de menor tamanho e a aquelas com hábitos frutívoros e granívoros. Ao considerar os traços funcionais das espécies presentes ao longo do gradiente de cobertura florestal, podemos observar que existe uma redução na presença de espécies frugívoras e granívoras em ambientes com menor FC.

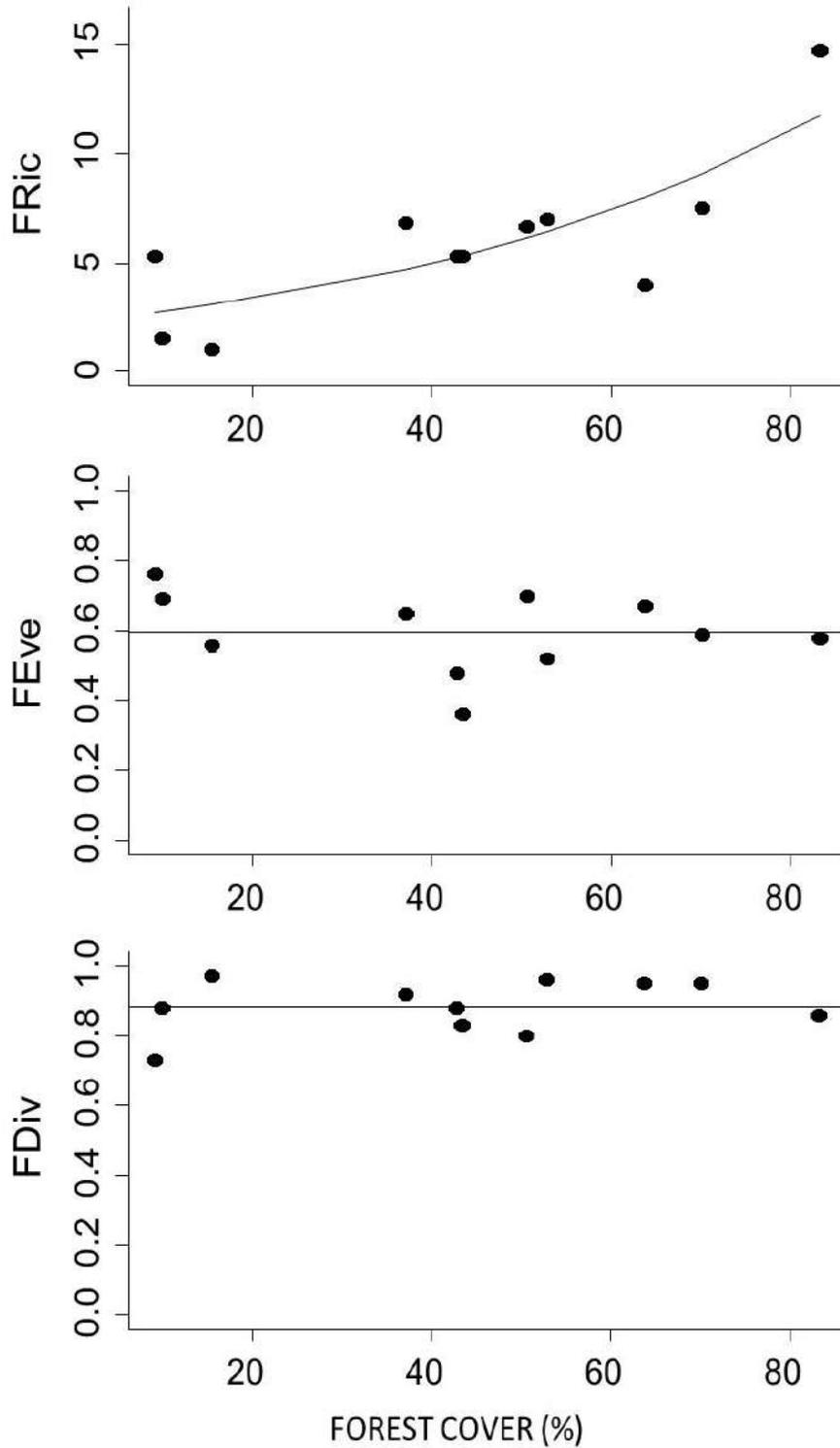


Figura 3. Estrutura funcional das assembleias de pequenos mamíferos ao longo de um gradiente de cobertura florestal de Mata Atlântica do sul da Bahia, Brasil. FRic = Riqueza Funcional, FEve= Equitabilidade Funcional, FDiv = Divergência Funcional. Pontos representam os valores do índice em cada porcentagem de cobertura florestal. A linha contínua representa o melhor modelo ajustado.

No então, espécies de hábitos insetívoros/onívoros e escansoriais se encontraram presentes em fragmentos inseridos ao longo de todo o gradiente de cobertura florestal. Isto mostra que mesmo com a perda da floresta na paisagem alguns tipos de traços mais comuns (associados às espécies comuns) podem ser mantidos, e que a influência negativa na funcionalidade dos ecossistemas se dá pela perda de funções específicas [14,21,39], associadas às espécies mais vulneráveis.

Além da erosão funcional *per se*, a perda de traços funcionais deixa as comunidades mais vulneráveis à invasão de espécies, uma vez que os vazios no espaço funcional podem ser preenchidos por espécies invasoras [73]. Isto foi evidenciado nas áreas com menor porcentagem de cobertura florestal, nas quais foram registradas espécies como *Necomys lasiurus*, *Cerradomys sp.*, *Calomys sp.* Estas espécies são características de biomas de áreas mais abertas, como o Cerrado, e seus traços funcionais correspondem a espécies principalmente frugívoras [69].

Por outro lado, ao considerar os valores de FEve e FDiv não encontramos uma relação entre a cobertura florestal e estes descritores funcionais. Considerando que FEve representa a uniformidade das espécies dentro do espaço funcional, os altos valores encontrados de FEve e a ausência de relação com a cobertura florestal sugerem que as espécies mais abundantes dentro de cada uma das assembleias apresentam traços funcionais semelhantes. Isto sugere que existe uma equivalência de funções, mesmo com a redução na quantidade de habitat e as mudanças na estrutura das comunidades em resposta à perda de cobertura florestal (Capítulo 2).

Valores altos de FEve sugerem que os traços funcionais e a abundância de espécies estão regularmente distribuídas dentro do espaço funcional, sugerindo maior uniformidade funcional entre espécies [30]. É possível que estes resultados indiquem que as espécies mais abundantes conseguem coexistir dentro do espaço funcional em função de uma repartição uniforme dos recursos, reduzindo assim a competição entre elas e mantendo o funcionamento do ecossistema.

Por outro lado, nós constatamos altos valores de FDiv (valores próximos de 1) ao longo de todo o gradiente de cobertura florestal. Com base nisso, podemos considerar que existe uma grande diferenciação funcional entre as espécies presentes nas diferentes assembleias, independentemente do nível de cobertura florestal na paisagem. Isto, somado aos altos valores de FEve, sugere uma dominância de traços funcionais, influenciada pelas espécies mais abundantes, as quais podem influir em maior proporção sobre a funcionalidade dos ecossistemas [74].

A divergência funcional reflete a diferenciação de nicho entre as espécies [28]. Portanto, valores altos de FDiv sugerem alto grau de diferenciação de nicho, consequentemente menor competição por recursos. Neste sentido comunidades com altos valores de FDiv refletem uma maior funcionalidade do ecossistema como consequência do uso mais amplo dos recursos [32,33,38,75]. O fato de encontrar altos valores de FDiv em ambientes com baixa porcentagem de cobertura florestal sugere que estas áreas ainda conservam espécies que podem desempenhar diversas funções ecológicas. Portanto, a perda de habitat na paisagem não necessariamente afeta a funcionalidade ecológica desempenhada pelas assembleias de mamíferos remanescentes nestes fragmentos, apesar da diminuição na riqueza de espécies (Capítulo 2).

O conjunto dos nossos resultados, (*i.e.*, a redução do espaço funcional com a perda de cobertura florestal e os altos valores de FDiv), sugerem a existência de um efeito compensatório à perda de traços funcionais dentro das comunidades. Parte das funções associadas às espécies localmente extintas – redução da riqueza local - podem estar sendo supridos pela presença e maior abundância de espécies generalistas, as quais apresentam uma maior sobreposição dos seus traços funcionais, como resultado de uma maior redundância ecológica. Isto ocorre quando existe um grande número de espécies, mas com baixos valores de diversidade funcional [76].

De forma geral, as espécies de mamíferos nas regiões tropicais apresentam uma maior redundância ecológica como resultado de um grande número de espécies localmente, como resultado de altos níveis de especiação [60]. Porém, devido à grande proximidade filogenética, estas assembleias locais também apresentam uma alta similaridade funcional, o que se verá refletido em valores menores de diversidade funcional [60]. Neste contexto, os valores obtidos de Fve e FDiv provavelmente refletem a redundância funcional das espécies localmente presentes. Embora exista uma redução do espaço funcional, alguns traços ainda se mantem uniformemente dentro das assembleias e diferenciados dentro do espaço funcional.

Apesar de não observarmos uma relação entre a perda de cobertura florestal e a FDiv, nossos resultados apontam para uma grande diferenciação das espécies no espaço funcional dentro de cada uma das assembleias, devido aos altos valores de FDiv observados. Isto sugere que os mecanismos que atuam na diferenciação funcional não estão associados à perda de cobertura florestal na escala de paisagem. Provavelmente estes mecanismos são associados a fatores locais que atuam como filtros ambientais em cada um dos sítios amostrais.

Fatores biológicos, assim como fatores associados com a produtividade e o grau de alteração do ambiente, influenciam em maior medida a diversidade funcional. Isto foi evidenciado por [61] para a floresta seca tropical de Costa Rica, onde reportaram valores mais altos de diversidade funcional em ambientes com maior grau de intervenção antrópica. Isto permite sugerir que fatores locais, tais como a estruturação da floresta [11], a disponibilidade de recursos e a pressão de caça [77], podem estar atuando nas diferentes paisagens independentemente da cobertura florestal. Ao mesmo tempo estes fatores influenciam a presença de espécies e, portanto, a estrutura funcional das assembleias de pequenos mamíferos.

Por outro lado, Magioli et al. (2016) [78] sugerem que a diversidade funcional de mamíferos na Mata Atlântica, esta influenciada em maior medida pela conectividade entre fragmentos, sendo que fragmentos que apresentam maior conectividade estrutural apresentam também maiores valores de diversidade funcional. No entanto, a conectividade é influenciada pela capacidade das espécies de se deslocar através da matriz [79]. Isto junto com a quantidade de habitat remanescente na paisagem determinam a probabilidade de presença das espécies em um fragmento determinado. No entanto, quando a quantidade de habitat remanescente é reduzida, a conectividade estrutural assume um papel importante na ocorrência das espécies [80].

Desta forma, nossos resultados sugerem que a perda de cobertura florestal reduz o espaço funcional (FRic). Embora exista uma simplificação na riqueza específica, a

amplitude de traços funcionais se mantem, como resultado da redundância ecológica das espécies presentes, dotando ao sistema de uma maior resistência e resiliência às alterações antrópicas e a processos estocásticos.

Conclusões

O desmatamento em escala de paisagem gera uma perda local de traços funcionais, refletindo em uma redução do espaço funcional ocupado pelas comunidades de pequenos mamíferos em paisagens mais desflorestadas. Esta redução pode ter efeitos significativos na funcionalidade do ecossistema pela perda de traços específicos associado a funções específicas. Por outro lado, nossos resultados mostram que pode existir um efeito compensatório através do afluxo de espécies remanescentes na paisagem. Isto está evidenciado por valores altos e constantes de equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv) ao longo do gradiente de cobertura florestal. Estes valores, junto com a redução do espaço funcional, sugerem uma diminuição na resistência e resiliência dos ecossistemas, uma vez que a perda de espécies nas áreas com menor porcentagem de cobertura florestal pode representar a perda de traços particulares dada a alta diferenciação entre as espécies remanescentes (i.e., altos valores de FDiv com baixos valores de FRic). Esta variação na estrutura funcional das assembleias de pequenos mamíferos poderá ter um efeito negativo sobre a funcionalidade do ecossistema. Portanto, uma maior proporção de habitat remanescente na paisagem permite manter maior número de traços funcionais dentro das comunidades, permitindo uma maior funcionalidade e, principalmente, estabilidade do ecossistema.

A apesar da grande redução do espaço funcional, fragmentos em paisagens com menor cobertura florestal podem ser de grande importância para conservação, uma vez que estas florestas mantêm a sua funcionalidade. Adicionalmente, estes fragmentos podem ser reservatórios de traços funcionais, devido à alta diferenciação funcional encontrada nestes ambientes.

Diversos estudos têm demonstrado os efeitos deletérios da perda de habitat na estrutura e composição de diferentes comunidades animais e vegetais [1–4]. No entanto, o nosso trabalho é o primeiro a demonstrar o efeito da perda de cobertura florestal na estrutura funcional de comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica.

Nossos resultados sugerem que a pesar da perda de traços funcionais nas comunidades, como consequência da perda de espécies especialistas em resposta à perda de cobertura florestal na paisagem, existe uma compensação funcional mediada pelas espécies generalistas. Estas espécies apresentam uma maior amplitude de nicho, podendo suprir parte das funções na ausência de especialistas. No entanto, a redução do espaço funcional pode reduzir a resistência e resiliência das comunidades deixando-as mais vulneráveis às mudanças no ambiente colocando em risco a funcionalidade do ecossistema.

Agradecimientos:

Este estudo foi financiado pela Universidade Estadual de Santa Cruz – Projeto UESC/PROPP (00220.1100.1264), CNPq (Proc. 563216/2010-7). Publicação de la REDE SISBIOTA. Agradecemos a Catalina Sánchez, Martin Alvarez, Fabio Falcão, Icaro Mendez, Adna Alves, Elson Rios, Larissa Lima, Gideão Galvão, Maycon Felipe, Maíra Kuersul, Josiane Rocha, Pedro Alcântara pela ajuda nos trabalhos de campo e laboratório. Também agradecemos a los propietarios das áreas que permitiram o desenvolvimento desta pesquisa. FVG recebeu bolsa de estudos da FAPESB (BOL08488/2012). Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e dos Recursos Naturais – IBAMA (licença No. 38515-2).

Referências

1. Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2003;34: 487–515. Available: <http://www.jstor.org/stable/30033784%5Cnhttp://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
2. Buchmann C, Schurr F, Nathan R, Jeltsch F. Habitat loss and fragmentation affecting mammal and bird communities—The role of interspecific competition and individual space use. *Ecol Inform.* 2013;14: 90–98. Available: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1574954112001252>
3. Thornton DH, Branch LC, Sunquist ME. The relative influence of habitat loss and fragmentation: do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecol Appl.* 2011;21: 2324–33. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21939064>
4. Estavillo C, Pardini R, Rocha PLB. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One.* 2013;8: e82369. doi:10.1371/journal.pone.0082369
5. Myers N, Mittermeier R a, Mittermeier CG, da Fonseca G a, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 2000;403: 853–8. doi:10.1038/35002501
6. Pardini R. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodivers Conserv.* 2004;13: 2567–2586. doi:10.1023/B:BIOC.0000048452.18878.2d
7. Chiarello AG. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biol Conserv.* 1999;89: 71–82.
8. Pires AS, Koeler Lira P, Fernandez F a. , Schittini GM, Oliveira LC. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biol Conserv.* 2002;108: 229–237. doi:10.1016/S0006-3207(02)00109-X
9. Passamani M, Fernandez F a. S. Abundance and richness of small mammals in fragmented Atlantic Forest of southeastern Brazil. *J Nat Hist.* 2011;45: 553–565. doi:10.1080/00222933.2010.534561
10. Umetsu F, Pardini R. Small mammals in a mosaic of forest remnants and

- anthropogenic habitats - Evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landsc Ecol.* 2007;22: 517–530. doi:10.1007/s10980-006-9041-y
11. Pardini R, de Souza SM, Braga-Neto R, Metzger JP. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biol Conserv.* 2005;124: 253–266. doi:10.1016/j.biocon.2005.01.033
 12. Andren H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat : a review. *Oikos.* 1994;71: 355–366.
 13. Pardini R, Bueno ADA, Gardner TA, Prado PI, Metzger JP. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One.* 2010;5: e13666. doi:10.1371/journal.pone.0013666
 14. Villéger S, Ramos Miranda J, Flores Hernández D, Mouillot D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol Appl.* 2010;20: 1512–1522. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20945756>
 15. Morante-Filho JC, Faria D, Mariano-Neto E, Rhodes J. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. *PLoS One.* 2015;10: 1–18. doi:10.1371/journal.pone.0128923
 16. Botello F, Sarkar S, Sánchez-Cordero V. Impact of habitat loss on distributions of terrestrial vertebrates in a high-biodiversity region in Mexico. *Biol Conserv. Elsevier Ltd;* 2015;184: 59–65. doi:10.1016/j.biocon.2014.11.035
 17. Petchey OL, Gaston KJ. Extinction and the loss of functional diversity. *Proc Biol Sci.* 2002;269: 1721–7. doi:10.1098/rspb.2002.2073
 18. Hooper DU, Solan M, Symstad AJ, Diaz S, Gessner MO, Buchmann N, et al. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P, editors. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Syntheses and Perspectives.* New York: Oxford University Press; 2002. pp. 195–208.
 19. Ceballos G, Ehrlich PR, Crepet WL, Nixon KC, Anther T, Museum PB. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science (80-).* 2002;296: 904–907. doi:10.1126/science.1069349
 20. Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsoon J, Grime JP, Hector A, et al. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science (80-).* 2001;294: 804–808.
 21. Olden JD, Poff NL, Bestgen KR. Trait synergisms and the rarity, extirpation, and extinction risk of desert fishes. *Ecology.* 2008;89: 847–856. doi:10.1890/06-1864.1
 22. Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett.* 2002;5: 402–411. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
 23. Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett.* 2006;9: 741–58. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
 24. Song Y, Wang P, Li G, Zhou D. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecol Sin. Ecological Society of China.;* 2014;34: 85–91. doi:10.1016/j.chnaes.2014.01.001

25. McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol.* 2006;21: 178–85. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002
26. Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos.* 2007;116: 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
27. Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol Lett.* 2009;12: 22–33. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
28. Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB. Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. *Oikos.* 2005;111: 112–118. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
29. Tilman D. Functional diversity. In: Levin SA, editor. *Encyclopedia of Biodiversity.* New Jersey: Academic Press; 2001. pp. 109–120. doi:10.1016/B0-12-226865-2/00132-2
30. Mouchet M a., Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct Ecol.* 2010;24: 867–876. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
31. Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2007;104: 20684–9. doi:10.1073/pnas.0704716104
32. Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos.* Turrialba, Costa Rica; 2011.
33. Pla L, Casanoves F, Di Rienzo J. Functional Groups. *Quantifying Functional Biodiversity.* Dordrecht: Springer Netherlands; 2012. pp. 9–26. doi:10.1007/978-94-007-2648-2
34. Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol Lett.* 2009;12: 22–33. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
35. Magioli M, Ribeiro MC, Ferraz KMPMB, Rodrigues MG. Thresholds in the relationship between functional diversity and patch size for mammals in the Brazilian Atlantic Forest. *Anim Conserv.* 2015;18: 499–511. doi:10.1111/acv.12201
36. Baraloto C, Hérault B, Paine CET, Massot H, Blanc L, Bonal D, et al. Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree community to selective logging. *J Appl Ecol.* 2012;49: 861–870. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02164.x
37. Petchey OL, Hector A, Gaston KJ. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology.* 2004;85: 847–857. doi:10.1890/03-0226
38. Villéger S, Mason H, Mouillot D. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology Author (s): Sébastien Villéger , Norman W . H . Mason , David Mouillot Published by : Ecological Society of America content in a trusted digital archive. *Ecology.* 2008;89: 2290–2301.
39. Chillo V, Ojeda RA. Mammal functional diversity loss under human-induced

- disturbances in arid lands. *J Arid Environ.* Elsevier Ltd; 2012;87: 95–102. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.06.016
40. Belmaker J, Jetz W. Spatial scaling of functional structure in bird and mammal assemblages. *Am Nat.* 2013;181: 464–78. doi:10.1086/669906
 41. Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, et al. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers Conserv.* 2010;19: 2921–2947. doi:10.1007/s10531-010-9798-9
 42. Baiser B, Lockwood JL. The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Glob Ecol Biogeogr.* 2011;20: 134–144. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00583.x
 43. Püttker T, Pardini R, Meyer-Lucht Y, Sommer S. Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecol.* 2008;8: 9. doi:10.1186/1472-6785-8-9
 44. Allmen C Von, Morellato LPC, Pizo M a. Seed predation under high seed density condition: the palm *Euterpe edulis* in the Brazilian Atlantic Forest. *J Trop Ecol.* 2004;20: 471–474. doi:10.1017/S0266467404001348
 45. Lessa LG, da Costa FN. Diet and seed dispersal by five marsupials (*Didelphimorphia: Didelphidae*) in a Brazilian cerrado reserve. *Mamm Biol.* Elsevier; 2010;75: 10–16. doi:10.1016/j.mambio.2008.11.002
 46. Churchfield S, Barrière P, Hutterer R, Colyn M. First results on the feeding ecology of sympatric shrews (*Insectivora: Soricidae*) in the Tai National Park, Ivory Coast. *Acta Theriol (Warsz).* 2004;49: 1–15. doi:10.1007/BF03192504
 47. Lessa LG, Geise L. Hábitos Alimentares De Masupiais Didelfídeos Brasileiros: Análise Do Estado De Conhecimento Atual. *Oecologia Aust.* 2010;14: 901–910. doi:10.4257/oeco.2010.1404.07
 48. Emmons LH, Feer F. *Neotropical Rainforest Mammals: A field guide.* Chicago: The University of Chicago Press; 1997.
 49. DeWan AA. The Ecological effects of carnivores on small mammals and seed predation in the Albany Pine Bush. University at Albany. 2002.
 50. Del D, Magallánico B, Magallanicus B. Dieta del búho magallánico (. 2006; 27–38.
 51. Mukherjee S, Goyal SP, Johnsingh a. JT, Leite Pitman MRP. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *J Zool.* 2004;262: 405–411. doi:10.1017/S0952836903004783
 52. Thomas WMW, Garrison J. Plant endemism in two forests in southern Bahia , Brazil. 1998;322: 311–322.
 53. Faria D, Laps RR, Baumgarten J, Cetra M. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv.* 2006;15: 587–612. doi:10.1007/s10531-005-2089-1
 54. Araujo M, Keith A, Rocha R, Mesquita CAB. A mata atlântica do sul da bahia. *Série Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica.* São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica; 1998.

55. Thomas WMW. Natural Vegetation Types in Southern Bahia. Corredor de Biodiversidade da Mata Atlântica do Sul da Bahia. Instituto de Estudos Sócio-Ambientais do Sul da Bahia e Conservation International do Brasil; 2003. pp. 1–4.
56. McGarigal K, Cushman SA. Comparative Evaluation of Experimental Approaches To the. *Ecol Appl*. 2002;12: 335–345.
57. Sikes RS, Gannon WL. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J Mammal*. 2011;92: 235–253. doi:10.1644/10-MAMM-F-355.1
58. Weiher E. A Primer of Trait and Functional Diversity. In: Magurran AE, McGill BJ, editors. *Biological Diversity Frontiers in Measurement and Assessment*. New York: Oxford University Press; 2011. pp. 175–193.
59. Mason NWH, de Bello F, Mouillot D, Pavoine S, Dray S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. Zobel M, editor. *J Veg Sci*. 2013;24: 794–806. doi:10.1111/jvs.12013
60. Safi K, Cianciaruso M V, Loyola RD, Brito D, Armour-Marshall K, Diniz-Filho JAF. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2011;366: 2536–44. doi:10.1098/rstb.2011.0024
61. González-Maya JF, Viquez-R LR, Arias-Alzate A, Belant JL, Ceballos G. Spatial patterns of species richness and functional diversity in Costa Rican terrestrial mammals: implications for conservation. *Divers Distrib*. 2016;22: 43–56. doi:10.1111/ddi.12373
62. Pavoine S. Clarifying and developing analyses of biodiversity: towards a generalisation of current approaches. *Methods Ecol Evol*. 2012;3: 509–518. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00181.x
63. Casanoves F, Pla L, Di Rienzo J a., Díaz S. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods Ecol Evol*. 2011;2: 233–237. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x
64. Anderson DR, Burnham KP, White GC. Comparison of Akaike information criterion and consistent Akaike information criterion for model selection and statistical inference from capture ± recapture studies. *J Appl Stat*. 1998;25: 263–283. doi:10.1080/02664769823250
65. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Internet]. Viena, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2013. Available: <http://www.r-project.org/>.
66. Venables WN, Ripley BD. *Modern Applied Statistics with S* [Internet]. Fourth Edi. New York; 2002. Available: <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>
67. Wood S. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J R Stat Soc*. 2004;62: 413;428.
68. Muggeo VMR. Segmented: An R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. *R news*. 2008;8: 20–25. doi:10.1192/bjp.195.1.A6
69. Paglia AP, Fonseca GAB da, Rylands AB, Herrmann G, Aguiar LMS, Chiarello AG, et al. Annotated checklist of Brazilian mammals 2° Edição. *Occas Pap Conserv Biol*. 2012;6: 1–76. Available:

http://www.conservation.org/global/brasil/publicacoes/Documents/annotated_checklist_of_brazilian_mammals_2nd_edition.pdf

70. Díaz S, Purvis A, Cornelissen JHC, Mace GM, Donoghue MJ, Ewers RM, et al. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecol Evol.* 2013;3: 2958–2975. doi:10.1002/ece3.601
71. Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S. Functional and phylogenetic diversity as predictor of biodiversity-ecosystem-function relationship. *Ecology.* 2011;92: 1573–1581.
72. Rocha-Santos L, Pessoa MS, Cassano CR, Talora DC, Orihuela RLL, Mariano-Neto E, et al. The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biol Conserv.* Elsevier B.V.; 2016;196: 1–9. doi:10.1016/j.biocon.2016.01.028
73. Chown SL. Trait-based approaches to conservation physiology: forecasting environmental change risks from the bottom up. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2012;367: 1615–27. doi:10.1098/rstb.2011.0422
74. de Bello F, Carmona CP, Mason NWH, Sebastià M-T, Lepš J. Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? Zobel M, editor. *J Veg Sci.* 2013;24: 807–819. doi:10.1111/jvs.12008
75. Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C. A user's guide to functional diversity indices. *Ecol Monogr.* 2010;80: 469–484. doi:10.1890/08-2225.1
76. Petchey OL, Gaston KJ. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos.* 2007;116: 1422–1426. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15894.x
77. Canale GR, Peres CA, Guidorizzi CE, Gatto CAF, Kierulff MCM. Pervasive defaunation of forest remnants in a tropical biodiversity hotspot. *PLoS One.* 2012;7. doi:10.1371/journal.pone.0041671
78. Magioli M, Ferraz KMPM de, Setz EZF, Percequillo AR, Rondon MV de SS, Kuhnen VV, et al. Connectivity maintain mammal assemblages functional diversity within agricultural and fragmented landscapes. *Eur J Wildl Res. European Journal of Wildlife Research;* 2016; doi:10.1007/s10344-016-1017-x
79. Tischendorf L, Fahrig L. Tischendorf_etal., 2000_How should we measure landscape connectivity.pdf. 2000; 633–641.
80. Mortelliti A, Amori G, Capizzi D, Cervone C, Fagiani S, Pollini B, et al. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *J Appl Ecol.* 2011;48: 153–162. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01918.x

Anexo 1

Lista das espécies de pequenos mamíferos registradas nos 11 sítios amostrais na mata atlântica do sul da Bahia, Brasil. A cobertura florestal varia de 9% a 83%. S= Número de espécies. N= Número de indivíduos.

Species	Forest Cover (%)											Total
	9	10	15	37	42	43	51	53	64	70	83	
Didelphimorphia	20	4	15	9	13	26	10	4	19	7	23	150
<i>Didelphis aurita</i>	9		1	2			3				2	17
<i>Gracilinanus agilis</i>	2									2		4
<i>Marmosa demerarae</i>				1	3	6	1		4		7	22
<i>Marmosa murina</i>		4	14	6	9	18	4	3	7	4	10	79
<i>Marmosops incanus</i>	9											9
<i>Monodelphis americana</i>					1	2	2	1	8	1	4	19
Rodentia	9	5	2	19	36	28	7	37	45	18	16	222
<i>Akodon cursor</i>		1						1		3	2	7
<i>Blarinomys breviceps</i>							1				1	2
<i>Calomys sp.</i>	2											2
<i>Cerradomys sp.</i>		2								1		3
<i>Euryoryzomys russatus</i>						2						2
<i>Guerlinguetus ingrami</i>			1					3				4
<i>Hylaeamys laticeps</i>		2		16	21	24	2	28	39	13	2	147
<i>Necromys lasiurus</i>	1			1								2
<i>Nectomys squamipes</i>							1				1	2
<i>Oecomys catherinae</i>					1		1	1			2	5
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	3				2	1	1		4		3	14
<i>Rhipidomys mastacalis</i>	3		1	1	6	1		2			2	16
<i>Thaptomys nigrita</i>				1	6		1	2	2	1	3	16
S	7	4	4	7	8	7	10	8	6	7	12	19
N	29	9	17	28	49	54	17	41	64	25	39	372

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A utilização de traços funcionais nos estudos mastozoológicos é ainda incipiente. A principal limitação para o desenvolvimento de pesquisas, baseadas em traços funcionais, está na falta de definição de traços funcionais facilmente medíveis que representem a funcionalidade das espécies e que respondam às variações ambientais. Neste sentido, os traços propostos poderão servir de base para o desenvolvimento de novas pesquisas focadas a entender a relação da mastofauna com a funcionalidade dos ecossistemas e sua resposta a variações ambientais.

Os resultados do presente estudo mostram como a perda de cobertura florestal afeta a abundância, riqueza e estrutura das assembleias dos pequenos mamíferos da Mata Atlântica. Como esperado, a abundância e riqueza de espécies especialistas de floresta diminuí em função da perda de cobertura florestal, porém a esta relação foi linear para a riqueza. Por outro lado, a abundância mostrou um limiar de 42,8% de floresta remanescente por baixo da qual o número de indivíduos diminuí abruptamente. Para as espécies generalistas não encontramos relação entre a perda de cobertura florestal e quantidade de espécies. No entanto, identificamos um limiar de 10,4% por baixo do qual houve incremento na abundância. O aparecimento de espécies características de áreas abertas nas áreas com baixa porcentagem de cobertura florestal poderia explicar o limiar encontrado. No entanto, este resultado pode estar influenciado pela alta abundância de *D. aurita* nesses sítios, influenciando no ajuste dos modelos.

Ao considerar a estrutura das assembleias, encontrou-se que as espécies comuns (¹D), dentro do grupo de especialistas de floresta, se relacionam linearmente com a perda de cobertura floresta. Por outro lado, as espécies comuns dentro do grupo das generalistas não mostraram relação com a perda de cobertura florestal, e influenciam o efeito quando consideramos o total de espécies (especialistas e generalistas). Quando mais ênfase foi dado às espécies mais abundantes (dominantes), detectamos que não há uma resposta à perda de cobertura florestal independente dos requerimentos de habitat das espécies.

Os resultados sugerem que a perda de cobertura florestal modifica a estrutura das assembleias de pequenos mamíferos como consequência da perda de espécies especialistas de floresta. No entanto, o efeito diminuí ou está ausente quando restam as

espécies mais abundantes, as quais podem estar respondendo a fatores locais dos fragmentos e não necessariamente à quantidade de habitat remanescente na paisagem.

Estas variações na estrutura das assembleias de pequenos mamíferos podem ter efeitos negativos na funcionalidade dos ecossistemas, como resultado da perda de espécies especialistas e o aumento de generalista. Deste modo, processos como a predação e dispersão de sementes podem ser afetados. Isto pode levar a mudanças nas comunidades de plantas, como resultado de mudanças nas taxas de predação de sementes e da herbivoria de maneira geral. Isto destaca a importância de considerar a funcionalidade dos organismos ao se avaliar os efeitos das alterações antrópicas.

Ao considerar a diversidade funcional dos pequenos mamíferos, encontramos que a perda de cobertura florestal diminui o espaço funcional em resposta ao desaparecimento de traços importantes dentro das assembleias. Neste caso, foi evidente a perda de espécies frutívoras e granívoras com a perda de habitat. No entanto, apesar da redução no espaço funcional pode existir um efeito compensatório dentro das assembleias. Isto foi evidenciado pela uniformidade nos traços funcionais e as abundâncias ao longo do gradiente de cobertura florestal. Por outro lado, a distribuição dos traços dentro do espaço funcional mostra que existe uma diferenciação funcional das espécies, o que permite reduzir a competição entre elas. Porém, também reduz a resistência e resiliência da comunidade como resultado de uma menor redundância ecológica.

Os resultados mostram como a perda de cobertura florestal afeta negativamente as assembleias de pequenos mamíferos da Mata Atlântica como resultado da perda de espécies especialistas seus traços associados. Embora as espécies generalistas não diminuam com a perda de cobertura florestal, é possível que haja uma redução na funcionalidade do ecossistema como consequência da redução do espaço funcional. Isso pode deixar os ambientes mais sensíveis a processos estocásticos pela alta divergência funcional entre as espécies remanescentes dentro de este espaço reduzido.

Com base nos resultados, recomenda-se a utilização de medidas de diversidade funcional para avaliar os efeitos das alterações antrópicas, uma vez que proporcionam informação relevante para entender como se estruturam as comunidades e aportam informação necessária para a postulação de ações para o manejo e conservação de espécies e ecossistemas.