

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Tese de Doutorado

Do barro ao bamburro: relações entre a paisagem e a distribuição
local de mamíferos e aves no Pantanal, Brasil

Igor Pfeifer Coelho

Porto Alegre, agosto de 2016

Do barro ao bamburro: relações entre a paisagem e a distribuição
local de mamíferos e aves no Pantanal, Brasil

Igor Pfeifer Coelho

Tese de Doutorado apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto
de Biociências da Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Doutor em
Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Flamarion B. de Oliveira

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Andreas Kindel

Prof. Dr. Fernando Gertum Becker

Prof. Dr. Gonçalo Ferraz

Porto Alegre, agosto de 2016

“Aqui, no Pântano, o processo é lento, meu amigo...”

AGRADECIMENTOS

Um doutorado é tempo muito especial de aprendizagem, e gostaria de agradecer a todos que participaram desse tempo. Quem tornou esse tempo possível foi a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, através de uma bolsa de doutorado e de uma bolsa de doutorado sanduíche. À CAPES, e à sociedade brasileira que a mantém, minha gratidão.

À minha família, com quem aprendo desde sempre, incluindo as lições de vida em matilha.

Ao Luiz Flamarion Barbosa de Oliveira por compartilhar as curiosidades desse mundo, seja entre um mate e outro, no lombo dos cavalos ou nas telas de computador. E pela criação do conceito de “atomização” da biodiversidade brasileira, que continua seguindo para a China em forma de átomos misturados à soja e gado.

À Lenore Fahrig, que consegue deixar o difícil tão fácil de entender. Por compartilhar o gosto pelas quatro estações, e, claro, pelo bolo de chocolate em casca de laranja feito na fogueira.

Ao Leopoldo Garcia Brandão (*in memoriam*) por todo empenho em criar e cuidar da RPPN Sesc Pantanal, lugar muito especial nesse país.

A Waldir Valutki, Cristina Cuiabália, Sílvia Kataoka, e todos os funcionários do Sesc Pantanal.

Aos amigos guardas-parque, brigadistas e funcionários da RPPN Sesc Pantanal, e aos outros pantaneiros do entorno da RPPN, com quem aprendo sobre o “Pântano” há tempos.

Ao Gabriel Chanco Hofmann, Vinícius Boneco Bastazini e José Pepe Cordeiro, parceiros nos projetos no Pantanal.

A Fernanda Teixeira, Diogo Gräbin, Ezequiel Pedó, Isadora Esperandio e Nílber Silva pela ajuda e diversão em campo.

Ao Paulo de Tarso Zuquim Antas, pelo aprendizado sobre as aves pantaneiras e pela identificação de muitas delas para este trabalho.

A Júlia Beduski e Ramonna Oliveira pelo auxílio na triagem das muitas fotos de armadilhas fotográficas.

Ao Núcleo de Ecologia de Rodovias e Ferrovias da UFRGS e seus habitantes, Nerfs ou não, pelas brincadeiras todas.

Aos amigos de “antes tarde do que mais tarde” Juan Rodriguez e Ismael Brack pelas muitas discussões hierárquicas no fim dos tempos.

Ao PPG em Ecologia da UFRGS e a todos os professores, funcionários e colegas do Departamento de Ecologia UFRGS, pelo aprendizado e maravilhoso convívio nesse tempo.

Ao Andreas Kindel, o “Mutema”, que segue com o lampião sempre aceso.

A Gonçalo Ferraz e Marc Kéry pelo inesgotável empenho em ensinar sobre populações e modelos hierárquicos.

Aos colegas, e seus familiares, do Laboratório de Geomática e Ecologia de Paisagem na Universidade Carleton, pelas discussões de sexta, acampamentos e voltas de esqui.

A Angela Lausch e Peter Selsam pelo aprendizado em SIG e suas hiperespectralidades, e pelo suporte com a classificação de imagens.

Ao “Pântano”. Por se manter um lugar onde a vida acontece.

RESUMO

A relação entre a paisagem e a distribuição da ocorrência e abundância das espécies no espaço é uma das questões centrais em ecologia, com importantes aplicações diretas em tempos de intenso uso da terra e mudanças climáticas por atividades humanas. Contudo, para inferirmos sobre essas relações, temos que descrever a paisagem da forma mais próxima possível de como as espécies realmente a percebem. Uma paisagem pode ser descrita em diferentes níveis hierárquicos de organização do ambiente (*e.g.* quantidade de um mineral no solo, número de plantas em uma parcela, área de cobertura de floresta...), e cada nível pode ser descrito em diferentes escalas (resolução e extensão de descrição). Os níveis e escalas com maior poder de previsão da ocorrência/abundância de uma espécie são chamados de nível de efeito e escala (extensão) de efeito. Nesta tese, utilizo armadilhas fotográficas e modelos hierárquicos para avaliar relações entre a paisagem e espécies de mamíferos e aves. Meus objetivos são: (1) avaliar se existe relação entre nível e extensão de efeito para prever a abundância de espécies e a área de vida ou massa das mesmas; (2) investigar características do solo que possam ser determinantes da distribuição de mamíferos e aves que consumem solo (geofagia); e (3) a partir de relações espécie-paisagem, estimar a distribuição da densidade de uma espécie, o veado-catingueiro, para diferentes datas. Não há suporte para que a área de vida ou a massa de uma espécie sejam relevantes para o nível ou extensão em que uma paisagem deva ser descrita a fim de prever a abundância de uma espécie. Isso implica na importância de se avaliar diferentes níveis e extensões de uma paisagem quando na busca por relações espécie-paisagem. Fatores locais, como a argila ou minerais do solo, podem ser importantes para algumas espécies. Descobri que o veado-mateiro e o caititu selecionam solos para consumo com base na quantidade e tipo de argila. O caititu também seleciona solos com base na concentração de microminerais, assim como a juriti-azul, a arara-azul-grande, o mutum, o aracuã e a pombagalega. Uma descrição da paisagem em nível de composição do solo pode ser relevante para avaliar a distribuição destas e outras espécies. Relações espécie-paisagem podem ser usadas para prever a abundância de espécies no espaço. Estimei a densidade do veado-catingueiro em 1992 (2,07 ind/km²) e em 2011 (7,31 ind/km²), para uma região de pecuária extensiva no nordeste do Pantanal onde foi criada uma reserva em 1997. A densidade desta espécie aumentou 3,5 vezes entre 1992 e 2011, com o fim da pecuária no local. Investigações multinível e multiescala de relações espécie-paisagem ainda são incipientes, embora importantes aplicações destas relações já venham sendo feitas há décadas.

Palavras-chave: barreiros, modelos de distribuição de espécies, seleção de habitat

ABSTRACT

The relationship between the landscape and the distribution of species' occurrence and abundance is one of the main questions in ecology, with important applications for the current period of intense land use and climate change. However, to infer about these relationships, we have to describe the landscape as closely as possible to how species actually realize it. We can describe landscapes at different hierarchical levels of the environment (e.g. mineral amount in soil, number of plants in a plot, forest cover area...), and each level can be described at different scales (resolution and extent). The best levels and scales to predict species' occurrence/abundance are known as level of effect and scale (extent) of effect. In this PhD thesis, I use camera traps and hierarchical models to assess relationships between the landscape and mammals or birds. My goals are: (1) to evaluate possible relationships between the level and extent of effect to predict species' abundance and species' home range or mass; (2) to investigate soil features important to the distribution of mammals and birds engaged on geophagy (soil consumption); and (3) from species-landscape relations, to estimate the density of a species, the Gray Brocket in space for different dates. There is no support for species' home range or mass as relevant traits related to the level and scale that a landscape should be described in order to predict species' abundance. This highlights the importance of evaluating different levels and scales of a landscape when searching for species-landscape relationships. Local factors such as clay or minerals may be important for some species. I found that the Red Brocket and Collared Peccary select soils for consumption based on clay amount and type. The Collared Peccary also selects soil based on the concentration of trace minerals, as well as Blue Ground-dove, Hyacinth Macaw, Bare-faced Curassow, Chaco Chachalaca, and Pale-vented Pigeon. Describing the landscape at soil composition level may be important to evaluate the distribution of these and another species. Species-landscape relationships can be used to predict the abundance of species in space at different dates. I estimated the density of the Gray Brocket in 1992 (2.07 ind/km²) and 2011 (7.31 ind/km²), in a livestock region in northeastern Brazilian Pantanal where a reserve was established in 1997. Gray Brocket density increased 3.5 times between 1992 and 2011, after livestock ban. Multi-level and multi-scale approaches to investigate species-landscape relationships are still emerging, though important applications of such relationships have been done for decades.

Key words: natural licks, geophagy, species distribution models, habitat selection

Sumário

Lista de Figuras	2
Lista de Tabelas.....	3
Apreentação	5
Artigo 1	9
NÍVEL E ESCALA DE EFEITO DA PAISAGEM DEPENDEM DA ÁREA DE VIDA OU DO TAMANHO DE UMA ESPÉCIE?	
Resumo	10
Introdução.....	11
Métodos.....	12
Resultados.....	19
Discussão.....	23
Referências.....	26
Material Suplementar	29
Artigo 2	31
USO DE BARREIROS PELA FAUNA NO PANTANAL DO BRASIL: POR QUE CONSUMIR SOLO?	
Resumo	32
Introdução.....	33
Métodos.....	35
Resultados.....	40
Discussão.....	47
Agradecimentos	49
Literatura citada.....	50
Material suplementar	52
Artigo 3	54
ESTIMATIVAS DA ABUNDÂNCIA DO VEADO-CATINGUEIRO ANTES E DEPOIS DA CRIAÇÃO DE UMA RESERVA NO PANTANAL	
Considerações finais	64
Referências bibliográficas	66

Lista de Figuras

Artigo 1

Fig. 1 Relação entre a importância de variáveis no nível classes de cobertura para a predição da abundância de cada espécie (n = 19) e a área de vida e a massa destas espécies.....**22**

Fig. S1 Área de estudo na RPPN Sesc Pantanal. Representação da menor extensão medida no nível classes de cobertura (1,17 ha, similar à menor área de vida entre as espécies avaliadas), da maior área de vida entre as espécies (9300 ha) e da maior extensão medida (31,726 ha).....**30**

Artigo 2

FIGURA S1. Fotografias das espécies em barreiros no Pantanal do Brasil, estação seca de 2012.....**52**

Artigo 3

FIG. 1 Mapas temáticos para a RPPN Sesc Pantanal nos anos de 1992 e 2011. Sítios amostrais (n = 210) avaliados com armadilhas fotográficas entre 2010 e 2012.....**57**

FIG. 2 Estimativas da distribuição da abundância de veados-catingueiros (esquerda) e do erro padrão da estimativa (direita) na RPPN Sesc Pantanal, para os anos de 1992 e 2011. A RPPN foi criada em 1997.....**61**

Considerações Finais

Figura 1. Hipóteses sobre a variação na densidade de espécies associadas a áreas abertas ou não dada a mudança da paisagem no nordeste do Pantanal de 1984 a 2015.....**65**

Lista de Tabelas

Artigo 1

Tabela 1 Espécies de aves e mamíferos cursoriais avaliadas neste estudo, com suas respectivas áreas de vida e massa. Importância (AIC_w) de variáveis de composição da paisagem no nível de ambiente local e de classes de cobertura para a abundância de cada espécie.....15

Tabela 2 Variáveis de composição da paisagem medidas em dois níveis de descrição e diferentes extensões.....17

Tabela 3 Extensão de efeito (ha) para cada espécie e cada variável preditiva, em dois níveis de descrição da paisagem: classes de cobertura (Sava a Alag, 1,17 a 31726,5 há; em cinza) e ambiente local (CobDoss a ObstH, 0,01 ou 0,05 ha).....20

Tabela 4 Correlação (r de Pearson (P)) entre o tamanho da extensão de efeito e a área de vida e a massa de espécies, para cada variável de composição da paisagem (nível classes de cobertura em cinza e nível ambiente local em branco). Valores significativos em negrito. 2 – relação quadrática; log – relação logarítmica.....21

Tabela S1 Referências bibliográficas para a área de vida e massa das espécies.....29

Tabela S2 Modelos de abundância para 19 espécies considerando registros em 210 sítios amostrais no Pantanal do Brasil. Um modelo para cada variável de composição da paisagem, preditiva da abundância (λ). Para algumas espécies, foi considerada relevante a influência do volume de água na disponibilidade temporal (ϕ) dos indivíduos, e da obstrução da câmera na probabilidade de detecção (p). Ver Tabela 2 para acrônimos das variáveis preditivas, que aqui são seguidos pelo raio da extensão em que foram medidas, ou por 5 quando medidas em cinco parcelas de vegetação.....29

Artigo 2

TABELA 1. Espécies geófagas registradas em barreiros no Pantanal do Brasil. B – Número de barreiros com registro da espécie. Bg – Número de barreiros com geofagia registrada. Dieta – porcentagem de sementes/folhas na dieta. Probabilidade de ocorrência (ψ) e detecção (p) em barreiros estimadas por modelos de ocupação simples. Probabilidade de ocorrência nos barreiros (ψ), probabilidade de geofagia nos barreiros (R), probabilidade de detectar a espécie não consumindo solo (p_1), probabilidade de detectar a espécie consumindo solo (p_2), e probabilidade de corretamente identificar geofagia (δ) estimadas por modelos de ocupação multiestado. Suporte para a hipótese de detoxificação da dieta (Detox) ou de nutrição mineral baseada em inferência multimodelos. Erro padrão entre parênteses (SE).....42

TABELA 2. Tamanho do efeito (betas) e precisão (erro padrão em parênteses) de variáveis preditivas sobre probabilidade da espécie consumir solo (R). Características do solo relacionadas à detoxificação da dieta (% de argila, CTC da argila, CTC do solo) ou à nutrição mineral (concentrações de Na, Fe, Ca, Mn, Zn, e K). Barras indicam a importância da variável (soma de AIC_w). Barras pretas indicam variáveis com modelos mais plausíveis do que o modelo “nulo”, barras cinzas caso contrário.....44

TABELA S1. Área de 19 barreiros no Pantanal do Brasil. Variáveis preditivas da ocorrência e geofagia de espécies nestes locais. P&C é o tempo médio (min por dia) que potenciais predadores e competidores

(seis grupos de espécies) passam em cada barreiro. Concentrações dos minerais em mg/L. CTC da argila e do solo em cmolc/kg. CV – Coeficiente de variação.....52

TABELA S2. Modelos de ocupação simples para 21 espécies em 19 barreiros no Pantanal do Brasil. As variáveis preditivas da ocorrência (ψ) são barreiros perto do rio, barreiros antigos, barreiros de fácil acesso e uso dos barreiros por potenciais competidores/predadores (P&C). A obstrução da câmara é variável preditiva da probabilidade de detecção (p).....52

TABELA S3. Modelos de ocupação multiestado para 21 espécies geófagas em 19 barreiros no Pantanal do Brasil. Variáveis preditivas para ocorrência (ψ) são barreiros perto do rio, barreiros antigos e barreiros de fácil acesso. Variáveis preditivas para a geofagia são concentração de minerais (Na, Ca, Mn, Zn, Fe e K), % de argila, capacidade de troca catiônica do solo (CTC), capacidade de troca catiônica da argila (CTC Argila) e presença de esmectita. A obstrução da câmara é variável preditiva da probabilidade de detecção de espécies não consumindo solo (p_1) e consumindo solo (p_2).....52

TABELA S4. Tamanho do efeito (betas) e precisão (erro padrão em parênteses) de variáveis preditivas (proximidade do rio, idade, acessibilidade e uso por competidores/predadores) sobre a probabilidade de ocorrência das espécies nos barreiros (ψ), e da obstrução da câmara sobre a detecção (p). Barras indicam a importância da variável (soma de AIC_w). Barras pretas indicam variáveis com modelos mais plausíveis do que o modelo “nulo”, barras cinzas caso contrário. Sinais positivos e negativos pretos indicam direção da relação de acordo com a hipótese biológica, cinza caso contrário. NA – parâmetro não pode ser estimado.....53

TABELA S5. Correlações (r de Pearson) entre as variáveis preditivas da ocorrência e geofagia de espécies em barreiros. Valores significativos em negrito e células amarelas. P&C - tempo médio (min por dia) que potenciais predadores e competidores (seis grupos de espécies) passam em cada barreiro.....53

Artigo 3

TABELA 1 Parâmetros estimados para o modelo com menor AIC.....59

TABELA 2 Estimativas de densidade e tamanho populacional (com limites de confiança) para o veado-catingueiro na RPPN Sesc Pantanal, nos anos de 1992 e 2011.....60

Apresentação

- Beija-frôôôô!! Argodããoo!! Redôôôndo!! Vaaamooo Redôôôndo! ÊÊh!! Êh!

João gritava com seus bois entre uma e outra lapada suave de relho. O carro-de-boi tinha laterais de paus finos e frestas largas entre as tábuas da carroceria velha. As rodas saíam da água mais tortas a cada volta. Parecia que nem podia com a gente, parecia que ia se esfarelar naquela água. Mas aqui, no Pântano, ele aguenta. Ainda carregava dois botijões de 100 kg de combustível, a moto resgatada do atoleiro e quatro pessoas. Desde o antigamente que o carro-de-boi aguenta. A cada cheia, a água traz de volta o antigamente.

Mas isso não era uma cheia. Era um julho. A cheia foi das mais fracas, que nem tinha molhado o campo. O Cuiabá encheu o bamburro¹, o cambarazal², mas não chegou no campo. Só que o Pântano sempre tem alguma surpresa. Repique. Foi uma chuva de junho, dessas que pouca gente já viu. Encheu. E enganou a mim e aos outros jacarés. Eu, pensei que ia cruzar aquele mundo de moto. Eles, pensaram que era hora de botar ovos. Ambos reaprenderam a esperar a pressa passar.

Estava voltando, para tentar resolver curiosidades mal resolvidas. Essa tese de doutorado começou faz tempo, junto com a curiosidade de saber onde estão os bichos na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Sesc Pantanal. Mais particularmente, os de pelo, médios e grandes, que ainda se enxergam com facilidade no Pantanal. Mas muitos outros também.

Por que parece que vemos tão poucas antas no bamburro e no cambarazal? Sentem falta dos acuris³? Seria por causa do capim-navalha, que incomoda até o couro mais grosso? Será que apenas não as vemos? O tabocal⁴ fechado é tão difícil de atravessar que nem os outros bichos gostam? É uma “Terra de Ninguém” mesmo, além das abelhas? Existem mesmo mais onças-pintadas na região das baías, onde vemos mais pegadas? Os tamanduás-bandeira não entram na mata densa do São Lourenço? E as pacas, não saem de lá??

¹ Uma área arbustiva, na maioria das vezes espinhuda, que alaga bastante. Quente e sem sombra.

² Mata alta de quase que uma planta só: o cambará. O sub-bosque muitas vezes tem tanto capim-navalha que corta até o facão. Bom de mergulho na cheia. Bom de flores amarelas na seca.

³ Palmeira baixa, com cachos de cocos que todo mundo gosta. Ou gostam das larvas de besouro sabor coco?

⁴ Mundo das tabocas (taquaras). Por vezes só elas mesmo, noutras como sub-bosque de árvores esparsas. Melhor se perder em outros lugares.

Com o tempo, a gente até adivinha melhor onde eles estão. O pessoal já sabia, mas eu não imaginava que tinha tanto bicho nos barreiros, atrás de morder terra. Se você for no barreiro dos Morcegos, vai ver queixadas. Eles passam quase duas horas por dia lá, em média. No barreiro do Clementino, em um único dia, desfilaram oito indivíduos diferentes de antas adultas, e mais um filhote que foi aprender onde o barro é bom. As barrancas do São Lourenço parecem uma rinha de briga quando as jacutingas e os jacús-goela se misturam para bicar a terra. Mas por que comer terra? Por que preferem uns barreiros do que outros?

Antes da RPPN, num antigamente recente, o gado andava por quase tudo. Muitas famílias moravam lá, antes das fazendas começarem a ser divididas e ficarem economicamente inviáveis (Brandão et al., 2008). No fim da década de 1980, uma crise geral da pecuária pantaneira foi paralisando ainda mais essa atividade na região da futura RPPN. Em 1997, as primeiras terras para a reserva foram compradas. Com a diminuição e posterior exclusão do gado, a paisagem vem mudando (Oliveira et al., 2013). Mas e o que vem acontecendo com os bichos?

Bom, parece inegável que espécies de áreas mais abertas, como o veado-campeiro, o lobo-guará, as emas e seriemas estão diminuindo. Em 2003-2004, haviam projetos com os lobos e os campeiros. Em 2012, só se sabia de uma fêmea de campeiro pela região, eles que outrora pastavam na mangueira do Posto São Luís pela manhã. Os gritos dos guarás diminuíram, mesmo nas noites mais claras de Lua grande.

Mas também parece inegável que as densidades de muitas outras espécies vêm aumentando. Bandos de queixadas estão cada vez mais aparentes, por vezes até tentando derrubar as cercas, que não combinam com aquele lugar. As antas parecem ser tantas que, se formos dar nomes, a criatividade cansa. Nunca antes se ouviu, viu (pintas, pegadas ou fezes) ou sentiu o cheiro, de tantas pintadas na parte mais central da RPPN. Os jacús-goela, uma espécie ameaçada de extinção, não seriam apenas galinhas no pátio?? Por vezes mais de 100 em *reunião*.

Será que tudo isso é só impressão? Como trazer alguma evidência mais sólida para resolver essas questões?

Essa tese trata parte dessas e outras curiosidades. Para isso, usamos (tem mais mãos e curiosos nessa tese) duas ferramentas: armadilhas fotográficas e modelos hierárquicos. Como diria Ojuara: “A beleza e a feiúra tão junta em toda párti: Há beleza inté na mórti, e feiúra inté na árti” (Castro & Góes, 2007). Armadilhas fotográficas são pura diversão e arte. Como muitos

bichos nos evitam, são uma das poucas formas de assegurar a ocorrência de algumas espécies (O'Connell et al., 2011). Mas, se não associadas a um bom método de análise (Sollman et al., 2013) podem ficar apenas como fotos bonitas (no nosso caso, umas 300.000). Os modelos hierárquicos (Kéry & Royle, 2016), à primeira vista, têm a feiúra do incompreensível. Mas, para quem olhar mais de perto, guardam a beleza de expressar claramente as ligações entre os dados que coletamos e o que de fato estamos atrás de saber. Ao colocar uma armadilha em um canto, para saber quais e quantos bichos passam ali, já se fez um modelo hierárquico. Agora, basta escrever na língua dos números.

Em um primeiro artigo, avaliamos características do ambiente que podem ser importantes para a distribuição da abundância de 19 espécies (mamíferos e aves) na RPPN. O ambiente é conceito que por vezes é sinônimo de paisagem, por vezes é apenas a melhor descrição do que os nossos olhos (ou satélites) podem fazer do que realmente é uma paisagem para um determinado organismo (Fahrig, 2005). Uma paisagem depende da perspectiva de quem a descreve. As espécies usam suas capacidades sensoriais para discretizar o ambiente heterogêneo ao seu redor. Por vezes, essa caracterização pode ser bem diferente do que nossos olhos de macaco dizem. Tentar descrever da forma como pensamos ser o mais próximo de como as outras espécies o fazem, é o melhor que podemos tentar. Há uma ideia de que espécies com maior área de vida ou com maior tamanho corporal (massa), por possuírem maior mobilidade, selecionam a paisagem em níveis (formas) de descrição mais “elevados” (*e.g.* as manchas de floresta na região são um nível mais elevado do ambiente do que as árvores dentro destas manchas). Da mesma forma, há uma ideia de que, dentro de um dado nível de descrição, estas espécies com maior mobilidade selecionam a paisagem em áreas (extensão) maiores. Nesse artigo, descrevemos a paisagem de duas formas (*i.e.* em dois níveis): medindo o ambiente em campo (*e.g.* contando as plantas em uma parcela ou vendo se o lugar é um barreiro ou um tanque⁵) e em classes de cobertura da terra (um mapa temático das formações vegetais). Medimos cada nível do ambiente em diferentes áreas (extensões) ao redor dos locais onde registramos as espécies animais. Avaliamos qual nível do ambiente (ambiente local medido em campo ou classes de cobertura da terra) importa mais para prever a distribuição de cada espécie na RPPN, e testamos se espécies com maior área de vida ou tamanho estão mais relacionadas ao nível classes de cobertura, o nível mais elevado. Também avaliamos dentro de cada nível qual a área a se medir a paisagem que implica em uma melhor predição da distribuição de cada

⁵ Açudes criados para dar água ao gado. Por vezes, na seca, a única água disponível em um raio de 10 km ou mais.

espécie (chamada extensão de efeito). Relacionamos a extensão de efeito com a área de vida e tamanho das espécies. Sabendo a área de vida ou tamanho de uma espécie, seria possível saber de antemão em qual nível e extensão devemos descrever a paisagem para prever a distribuição da abundância de uma espécie?

Como já prevíamos, e muitos já sabem, pois barreiros são lugares de caça por populações tradicionais, o fato de uma área ser um barreiro é importante para algumas espécies (para antas por exemplo, ver Artigo 1). Mas o que de fato as espécies procuram no barro que comem? Sódio? Argila? Ferro? Isso é o que aborda o Artigo 2. Se soubermos, por exemplo, que as antas procuram barreiros ricos em sódio, descrever a paisagem em termos de um mapa da quantidade de sódio no solo (associado a alguma probabilidade deste solo estar disponível para consumo) poderia ajudar a prever onde existem mais antas?

As relações entre as espécies e a paisagem são um mundo ainda por descobrir. Mas são informações de suma importância nessa era em que as atividades humanas modificam tão rapidamente o ambiente (Tschardt et al., 2012). Com uma boa informação sobre o que na paisagem determina a distribuição da abundância de uma dada espécie, podemos, por exemplo, estimar os efeitos dessas mudanças sobre tamanhos populacionais. No Artigo 3, utilizamos estas relações para estimar a densidade de veados-catingueiros na RPPN, para os anos de 2011 e de 1992. No Artigo 1, vimos que a abundância dos catingueiros é mais explicada por classes de cobertura, e, agora, usamos essa informação para projetar sua abundância no espaço. Haveria menos catingueiros nos tempos de fazendas?

A ciência anda atrás da verdade (Martin, 2000), mas as motivações e preconceitos de cada um guiam suas descobertas. E eu, queria saber onde os bichos estão.

Artigo 1

NÍVEL E ESCALA DE EFEITO DA PAISAGEM DEPENDEM DA ÁREA DE VIDA OU DO TAMANHO DE UMA ESPÉCIE?

*Artigo seguindo formato do periódico *Landscape Ecology*

Resumo

Contexto Estudos de seleção de habitat relacionam características da paisagem com respostas biológicas, como a ocorrência e abundância de uma espécie. Contudo, é importante saber qual é a descrição da paisagem mais apropriada para investigar esta relação, ou seja, qual o nível hierárquico (*e.g.* folhas, árvores, mancha) e qual a escala espacial (extensão) mais associados a uma resposta biológica (chamados nível e extensão de efeito). A maioria dos estudos não faz esta avaliação, escolhendo *a priori* um nível e/ou escala supostamente importantes para descrever a paisagem, muitas vezes com base na ideia de que espécies com maior área de vida ou maior massa selecionam a paisagem em níveis mais elevados e escalas mais amplas.

Objetivos Testar as predições de que um nível mais elevado (*i.e.* classes de cobertura) é mais importante do que um nível inferior (*i.e.* ambiente local) para prever a abundância de espécies com maior área de vida ou maior massa; e de que a extensão de efeito é maior para espécies com maior área de vida ou maior massa.

Métodos Usamos modelos hierárquicos para avaliar importância de variáveis de composição da paisagem na predição da abundância de 19 espécies de mamíferos e aves. Medimos a paisagem em dois níveis de descrição e diferentes extensões: ambiente local (11 variáveis, 2 extensões: 0,01 e 0,05 ha) e classes de cobertura (9 variáveis, 111 extensões: de 1,17 a 31.726,5 ha). Avaliamos as relações entre a importância do nível classes de cobertura (AIC_w) e a área de vida e massa das espécies; e entre o tamanho da extensão mais importante e a área de vida e massa das espécies para cada variável.

Resultados Não encontramos relações significativas entre o nível de efeito e a área de vida ou massa, e nem entre a extensão de efeito e a área de vida. Encontramos relações positivas entre a extensão de efeito e a massa apenas para três de 20 variáveis.

Conclusões Não há suporte para que estudos de seleção de habitat (com enfoque em abundância) utilizem a área de vida ou massa das espécies como argumento para a escolha *a priori* do nível e extensão de descrição da paisagem a ser utilizado. Abordagens multinível e multiescala são fundamentais para estudos de seleção de habitat.

Palavras-chave: armadilhas fotográficas, modelos *N-mixture*, seleção de habitat, *unmarked*

Introdução

Organismos usam recursos e condições ambientais de maneira desproporcional no espaço e no tempo, preferindo as condições favoráveis, ou evitando as desfavoráveis. Essas decisões dos indivíduos (seleção de habitat) têm consequências nos tamanhos populacionais e na estrutura de comunidades, e, a partir disso, em padrões macroevolutivos de especiação (Morris 2003). Indivíduos de diferentes espécies selecionam seu habitat em diferentes níveis e escalas do espaço e do tempo, de acordo com sua percepção do ambiente (Wiens 1989; Levin 1992). Isso implica em abordagens multinível e multiescala no espaço e no tempo para um melhor entendimento e predição das relações espécie-habitat (Mayor et al. 2009; Jackson & Fahrig 2015; McGarigal et al. 2016a). Considerando o espaço, uma dada área pode ser descrita em diferentes níveis hierárquicos de organização do ambiente, como folhas - árvores – florestas – ecorregiões - biomas (Mayor et al. 2009; McGarigal et al. 2016b; mas veja King 2005 para uma crítica ao uso do termo “nível”). Já as diferentes escalas em que um ambiente pode ser descrito no espaço são variações no grão (menor unidade de observação; resolução) e/ou extensão (tamanho da área medida) desta descrição (Wheatley & Johnson 2009).

Estudos multinível e/ou multiescala (“multi”) no espaço avaliam a relação de respostas biológicas em um dado local (*e.g.* ocorrência, abundância, fecundidade, diversidade genética) com variáveis do ambiente das áreas adjacentes (a paisagem) medidas em diferentes níveis de descrição e/ou escalas (grão e/ou extensão). O objetivo destes estudos é descrever quais níveis, grãos ou extensões são mais relevantes para uma determinada relação espécie-paisagem. Os níveis, grãos ou extensões “mais relevantes” são identificados como aqueles onde as relações são mais fortes (*e.g.* maior coeficiente de correlação) ou mais plausíveis (*e.g.* menor critério de informação, como AIC ou BIC), denominados “ótimos” ou “de efeito” (Jackson & Fahrig 2015; McGarigal et al. 2016b).

Embora abordagens “multi” sejam reconhecidamente necessárias, apenas 20% dos estudos que avaliaram seleção de habitat entre 2009 e 2014 utilizaram algum tipo dessas abordagens (McGarigal et al. 2016b). Ainda, a grande maioria destes estudos “multi” utiliza poucas escalas, com baixa variação, e escolhidas sem uma conexão biológica com o sistema de estudo (Wheatley & Johnson 2009; Jackson & Fahrig 2015). Não utilizar os níveis/escalas mais importantes em estudos espécie-habitat pode trazer conclusões equivocadas sobre estas relações e ter graves consequências quando estas conclusões são aplicadas em ações de manejo e conservação. A falta de estudos “multi” e a inadequada estimativa dos níveis/escalas mais

importantes fazem também com que seja difícil testar o que determina estes níveis/escalas mais relevantes. Miguet et al. (2016) fornecem a base teórica e de raciocínio para testar a evidência de que fatores podem determinar a extensão mais importante (“escala de efeito” para estes autores): atributos das espécies (*e.g.* área de vida, massa), variáveis da paisagem consideradas, respostas biológicas consideradas, efeitos indiretos da paisagem e/ou contexto regional das espécies e/ou paisagens estudadas.

Nosso objetivo é testar duas das previsões de Miguet et al. (2016) para as relações entre extensão de efeito e a área de vida ou a massa das espécies. Também usamos as mesmas previsões para as relações entre o nível de efeito e estes mesmos atributos das espécies. Aqui, utilizamos os termos “nível de efeito” e “extensão de efeito” para definir os níveis e extensões identificados como mais importantes entre os que medimos (menor Critério de Informação de Akaike, AIC). Avaliamos a relação da composição da paisagem com a abundância local de 19 espécies de mamíferos e aves. A composição foi medida em dois níveis diferentes de descrição da paisagem: no nível “ambiente local”, medimos em campo 11 variáveis em parcelas de vegetação, e no nível “classes de cobertura”, medimos 9 variáveis em um mapa temático da região. Medimos as variáveis que representam cada nível em duas extensões para ambiente local e 111 extensões para classes de cobertura.

Avaliamos as hipóteses de que o nível de efeito e a extensão de efeito podem ser explicados pela área de vida ou pela massa das espécies. Dado que espécies com maior movimentação local interagem com as condições ambientais em áreas mais amplas (Miguet et al. 2016), testamos duas previsões: (P1) o nível de classes de cobertura é mais importante para descrever a abundância de espécies com maior área de vida, e (P2) a extensão de efeito é maior para espécies com maior área de vida. Como espécies com maior massa possuem maior movimentação local e/ou de dispersão (Miguet et al. 2016), testamos outras duas previsões: (P3) o nível de classes de cobertura é mais importante para descrever a abundância de espécies com maior massa, e (P4) a extensão de efeito é maior para espécies de maior massa.

Métodos

Área de Estudo

Realizamos este estudo na Reserva Particular do Patrimônio Natural Sesc-Pantanal (RPPN), uma área de 107.000 ha entre os rios Cuiabá e São Lourenço (16°42'13" S, 56°14'55" W). A RPPN foi criada em 1997, com a compra de antigas fazendas de pecuária, e a paisagem vem

mudando bastante com o fim desta atividade (Oliveira et al. 2013). As formações vegetais na região ainda incluem áreas de pastagem exótica, mas também campo nativo, campo com murundum (cerrado, savana), áreas arbustivas, matas alagáveis (com alta dominância por camarás, *Vochysia* sp., ou outras espécies tolerantes à água), tabocal (áreas dominadas por taquaras, *Guadua* sp., por vezes como sub-bosque de mata semidecidual), matas secas (dominadas por árvores decíduais ou semidecíduais) e matas sempre verdes. Estas duas últimas possuem grande presença da palmeira acuri, *Scheelea phalerata*, no sub-bosque. Os açudes criados para prover água ao gado (“tanques”, cerca de 55 na RPPN) e os locais onde animais consomem solo (“barreiros”, 25 conhecidos; Coelho *et al.*, Artigo 2 desta Tese) são áreas muito usadas por diversas espécies da fauna local. A temperatura média anual é de 26°C, e as chuvas se concentram entre novembro e março (1200 mm em média por ano; Hasenack et al. 2010). Normalmente, a estação da cheia ocorre de janeiro a abril, com a vazante das águas acumuladas entre abril e junho e o período de seca entre junho e setembro (quando as chuvas são raras e o fogo é comum).

Amostragem

Dados das espécies: armadilhas fotográficas

As espécies alvo deste estudo foram 17 mamíferos e duas aves terrestres e cursoriais (Tabela 1), com áreas de vida entre 0,87 ha (para o roedor *Thrichomys pachyurus*) e 9300 ha (*Puma concolor*), e massas entre 0,3 kg (*T. pachyurus*) e 169,4 kg (*Tapirus terrestris*). Para o valor de área de vida, consideramos as estimativas disponíveis de cada espécie (ou para o mesmo gênero) na região do Pantanal ou o mais próximo possível (Tabela S1). Utilizamos uma armadilha fotográfica Reconyx PC90HO (Reconyx, Holmen, WI, USA) em cada um de 210 sítios amostrais na RPPN (Fig. S1) para contar o número de indivíduos de cada espécie registrados em cada sítio e ocasião (dia) de amostragem. Embora as espécies sejam consideradas “não marcadas” (os indivíduos não possuem um caractere distintivo em relação a todos os demais da mesma espécie registrados), foi possível distinguir os diferentes indivíduos em uma mesma ocasião e sítio através de tamanho, forma e marcas no corpo.

Para a escolha dos sítios amostrais, buscamos representar categorias da paisagem no nível ambiente local (tanques, barreiros e lugares quaisquer) e no nível classes de cobertura (manchas das formações vegetais). Nosso desenho amostral se aproxima de uma amostragem aleatória estratificada, já que não consideramos expectativas da ocorrência das espécies na escolha dos

sítios dentro de cada categoria, havendo, no entanto, restrições de acesso a alguns locais. A distância mínima média entre um sítio amostral e outro foi de 1148 m (> 500 m para 86 % dos sítios). As câmeras permaneceram ativas entre 11 e 25 dias consecutivos em cada sítio (≥ 20 dias em 85 % dos sítios) durante as estações vazante/seca. Amostramos 112 sítios entre abril e setembro de 2010, e 61 entre abril e outubro de 2011. Dezoito tanques e 19 barreiros foram amostrados entre julho e agosto de 2012. Cada armadilha foi instalada a uma altura entre 30-50 cm. Foram programadas para operar com alta sensibilidade do sensor, registrar três fotos (um segundo entre cada) após um disparo do sensor e usar 15 segundos de espera para rearme após um disparo. A armadilha Reconyx PC90HO utiliza lentes Fresnel multizona e um sensor infravermelho passivo, que detecta a temperatura superficial de objetos e aciona a câmera após uma mudança rápida de temperatura (Welbourne et al. 2016). O tempo de disparo do sensor é de 0,21 segundos, com 21 m de alcance e ângulo de detecção de 40° . O flash infravermelho possui alcance entre 15 e 18 m (o que resulta em uma área de detecção triangular de 160 m^2 de dia e $82\text{-}118 \text{ m}^2$ de noite). A capacidade de registrarmos uma espécie (detecção) varia em função da quantidade de obstrução, por vegetação ou terreno, em frente à câmera em cada sítio amostral, seja pelo efeito na capacidade do sensor perceber a mudança de temperatura com a presença de um animal ou pela impossibilidade de identificação da espécie na fotografia. Definimos visualmente três classes de obstrução da câmera (baixa, média e grande) e testamos a influência desta variável na detecção das espécies em cada sítio (ver Análise dos Dados).

Dados da paisagem: parcelas de vegetação e classificação de imagens de satélite

Medimos 20 variáveis da composição da paisagem que supomos terem relações com a abundância local (19) ou disponibilidade temporal (1) das espécies estudadas. Estas variáveis representam densidade e tipo da vegetação/ambiente, podendo ter diferentes relações (positivas ou negativas) com a abundância local de cada uma das espécies, dependendo de sua importância como recurso (ou conjunto de recursos) ou na restrição à movimentação (e, em última instância, ocorrência). Destas, 11 variáveis são no nível ambiente local e 9 no nível classes de cobertura (Tabela 2).

Tabela 1 Espécies de aves e mamíferos avaliadas neste estudo, com suas respectivas áreas de vida e massa. Importância (AIC_w) de variáveis de composição da paisagem no nível de ambiente local e de classes de cobertura para a abundância de cada espécie

Espécie	Nome Comum	Área de Vida (ha)	Massa (kg)	Ambiente Local (AIC_w)	Classes de Cobertura (AIC_w)
Aves					
<i>Crypturellus undulatus</i>	jaó	15	0.5	0,94	0,06
<i>Cariama cristata</i>	seriema	19	1.4	0,01	0,99
Mamíferos					
<i>Trichomys pachyurus</i>	punaré	0,87	0.3	0,64	0,36
<i>Cuniculus paca</i>	paca	1,6	8.1	0,15	0,85
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	tapiti	4	0.9	0,67	0,33
<i>Dasypus novemcinctus</i>	tatu-galinha	7,3	3.9	0,18	0,82
<i>Euphractus sexcinctus</i>	tatu-peba	25	4.7	0,01	0,99
<i>Priodontes maximus</i>	tatu-canastra	1000	40.6	0,03	0,97
<i>Blastocerus dichotomus</i>	cervo-do-Pantanal	350	112.5	0,99	0,01
<i>Mazama americana</i>	veado-mateiro	52	20.5	0,32	0,68
<i>Mazama gouazoubira</i>	veado-catingueiro	77	16.6	0,01	0,99
<i>Tapirus terrestris</i>	anta	365	169.4	0,99	0,01
<i>Tamandua teradactyla</i>	tamanduá-mirim	100	5.5	0,2	0,8
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	tamanduá-bandeira	800	29.5	0,9	0,1
<i>Cerdocyon thous</i>	cachorro-do-mato	180	5.7	0,01	0,99
<i>Procyon cancrivorus</i>	mão-pelada	695	6.9	0,49	0,51
<i>Eira barbara</i>	irara	900	4.1	0,01	0,99
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	gato-mourisco	1020	6.8	0,31	0,69
<i>Puma concolor</i>	onça-parda	9300	53.9	0,79	0,21

No nível ambiente local, medimos cada variável em duas extensões: uma parcela de 100 m² (0,01 ha) centrada na armadilha fotográfica, e a média desta e mais quatro parcelas a 50 m de distância da armadilha nas direções cardeais (média em 500 m², ou 0,05 ha). As plantas com circunferência na altura do peito ≥ 5 cm foram medidas para contagem do número e área ocupada em cada parcela. Consideramos separadamente dois grupos de plantas pela sua grande presença em diferentes formações vegetais da RPPN e provável importância como recurso ou

restrição ao movimento dos animais: as tabocas (*Guadua* sp.) e as palmeiras (*Allagoptera* sp., *Acrocomia aculeata*, *Bactris* sp., *Copernicia alba*, mas principalmente o acuri, a palmeira mais abundante na RPPN). Medimos a obstrução horizontal (uma medida de densidade da vegetação) como a média da porcentagem de obstrução de um quadrado de 25 x 25 cm, considerando quatro direções a 5 m a partir do centro da parcela, para 0, 50, 100 e 150 cm de altura (supondo que diferentes alturas possam ser mais importantes para determinadas espécies). A cobertura do dossel foi estimada através do programa *Gap Light Analyser* v2.0 (Frazer et al. 1999), a partir de fotos hemisféricas obtidas com a câmera centrada na parcela e a 150 cm de altura. Medimos o volume de água em cada parcela para relacionar com a disponibilidade temporal (ver Análise dos Dados) de cada espécie, pois, mesmo restringindo as amostragens para vazante/seca, alguns locais ainda possuíam água acumulada, o que poderia restringir a presença de animais no período da amostragem.

Para descrever a composição da paisagem no nível classes de cobertura da terra, classificamos imagens do satélite Landsat 5 TM, obtidas no *U.S. Geological Survey* (USGS) *Earth Resources Observation and Science Center* (EROS), criando um mapa temático com oito classes (Tabela 2, Fig. S1). A classe Pastagem inclui áreas de campo baixo (exótico ou nativo), solos expostos e edificações. As demais classes de vegetação são aquelas descritas na Área de Estudo. Para distinguir as classes, utilizamos imagens de três datas de 2011 (auge da cheia, final da vazante e auge da seca), com o valor do índice de vegetação EVI (*Enhanced Vegetation Index*) para cada pixel de 30 x 30 m da região da RPPN, em um processo de classificação supervisionada com segmentação de imagem (Wegmann et al. 2016). Para a classificação, utilizamos o pacote *ILMImage* 2.4 (Kralisch et al. 2012) através do programa *QuantumGIS* 2.14 (QGIS Development Team 2015). Calculamos a porcentagem de cobertura de cada classe em 111 extensões diferentes (de 1,17 a 31.726,5 ha, com intervalos de 1,4 a 752,4 ha entre uma extensão e a seguinte maior) através do programa *Fragstats* v4 (McGarigal et al. 2012). As extensões são áreas circulares centradas nos sítios amostrais (raios de 60 a 10.050 m, intervalos de 30, 90 ou 120 m). A menor extensão avaliada corresponde a uma área próxima da menor área de vida entre as espécies (0,87 ha) e inferior à das demais espécies. A maior extensão é três vezes a maior área de vida (9300 ha) das espécies consideradas.

Análise dos Dados

Avaliamos a relação da abundância de cada uma das 19 espécies com as variáveis de composição da paisagem através de modelos hierárquicos (Kéry & Royle 2016), e a

importância relativa destas variáveis através de inferência multimodelos, considerando a soma dos pesos de AIC dos modelos em que as variáveis estão presentes (Burnham & Anderson 2002; Giam & Olden 2016).

Tabela 2 Variáveis de composição da paisagem medidas em dois níveis de descrição e diferentes extensões

Variável	Unidade	Acrônimo
Nível ambiente local (2 extensões: 100 e 500 m ²)		
Cobertura do dossel	%	CobDoss
Tipo de parcela	barreiro, tanque ou lugar qualquer	TipoPar
Volume de água	m ³	AguaVol
Presença de frutos não palmeiras	sim ou não	Fruto
Presença de frutos de palmeiras	sim ou não	FrutPalm
Número de plantas	contagem	NPlant
Número de palmeiras	contagem	NPalm
Número de tabocas	contagem	NTab
Área de plantas	m ²	APlant
Área de palmeiras	m ²	APalm
Obstrução horizontal	%	ObstH
Nível classes de cobertura (111 extensões: de 1,17 a 31.726,5 ha)		
Cobertura de Água	%	Agua
Cobertura de Savana	%	Sava
Cobertura de Pastagem	%	Past
Cobertura de Mata Seca	%	Seca
Cobertura de Mata Alagável	%	Alag
Cobertura de Mata Sempre Verde	%	Verd
Cobertura de Tabocal	%	Tabo
Cobertura de Arbustivo	%	Arbu
Tipo de Mancha	Agua, Sava, Past, Seca, Alag, Verd, Tabo ou Arbu	TipoMan

Como as espécies que avaliamos são não marcadas e sujeitas a emigração temporal (entram e saem de um sítio amostral, a área de detecção da armadilha fotográfica, durante o curso da amostragem), utilizamos um tipo de modelo da classe *N-mixture* (Kéry & Royle 2016) que estima a densidade de populações não marcadas considerando emigração temporal e detecção imperfeita (Chandler et al. 2011). Com este modelo, podemos estimar o número de indivíduos que poderiam usar um sítio de armadilha fotográfica durante o período de amostragem (“superpopulação”), a densidade da população, a probabilidade de que um indivíduo esteja presente no sítio durante o período de amostragem (“disponibilidade”, o complemento de emigração temporal) e a probabilidade de detecção (Chandler et al. 2011). Trata-se de um modelo com três níveis hierárquicos: a superpopulação de um dado sítio amostral (M_i) é considerada uma realização de uma distribuição Poisson com média λ ; a porção desta superpopulação presente em um sítio amostral em uma dada ocasião de amostragem (N_{it}) é considerada uma realização de uma distribuição Binomial que depende de M_i e da probabilidade de cada membro desta superpopulação estar presente no sítio amostral durante uma ocasião (disponibilidade, ϕ); a contagem de indivíduos diferentes em um sítio amostral em uma dada ocasião (registros das armadilhas fotográficas em um dia, y_{it}) é resultado de uma Binomial condicional a N_{it} e à probabilidade de detecção de um indivíduo dado que ele esteja disponível na dada ocasião (p). Embora com este modelo o pressuposto de fechamento geográfico da população seja relaxado, ainda estamos assumindo populações fechadas demograficamente neste período de dois anos de amostragem, ou seja, considerando que a mortalidade e recrutamento que podem ter ocorrido neste período não tiveram um grande efeito no tamanho das populações das espécies avaliadas. Utilizamos este modelo através do pacote *unmarked v0.11-0* (função *gpcount*; Fiske & Chandler 2011) do programa R v3.3.1 (R Core Team 2016), que usa máxima verossimilhança como abordagem estatística. Dividimos o período de amostragem (25 dias) em cinco períodos primários (“estações”) de cinco ocasiões de amostragem (dias) cada. Padronizamos as variáveis preditivas contínuas por transformação z. Não utilizamos a presença de frutas (Fruto) para a relação com a abundância de espécies exclusivamente carnívoras e insetívoras.

Em um primeiro passo, selecionamos para cada variável a extensão mais importante em termos de relação com a abundância de cada espécie, comparando o AIC entre grupos de dois modelos (duas extensões para as variáveis de ambiente local, exceto ObstH, com 8 modelos competidores, pois também comparamos as diferentes alturas) ou 111 modelos (111 extensões para as variáveis no nível classes de cobertura). Quando a diferença de AIC entre o modelo mais plausível e outro (s) foi menor do que dois, demos preferência à extensão que apresentava

maior coeficiente de variação. Em um segundo passo, avaliamos para cada espécie se a obstrução em frente à câmera (CamObs) é uma variável importante para a diminuição da detecção, comparando o AIC de um modelo com CamObs em p e um modelo “nulo” (sem nenhuma covariável). Da mesma forma, avaliamos a importância do volume de água na parcela da câmera ou parcelas ao redor para a diminuição da disponibilidade (ϕ) de cada espécie nos sítios amostrais. Por fim, para cada espécie, realizamos uma competição entre os modelos com cada uma das variáveis preditivas em sua extensão mais importante, e também incluindo um modelo “nulo” (entre 18 e 20 modelos competidores; Tabela S2).

Para testar as previsões de que o nível de classes de cobertura é mais importante para descrever a abundância de espécies com maior área de vida (P1) ou maior massa (P3), avaliamos as relações entre a soma de AIC_w para o grupo de variáveis “classes de cobertura” e a área de vida e massa das espécies ($n = 19$). E, para testar as previsões de que a extensão de efeito é maior para espécies com maior área de vida (P2) ou maior massa (P4), avaliamos as relações entre o tamanho da extensão mais importante de cada variável para cada espécie e a área de vida e massa das espécies ($n = 19$). Além da relação linear, também testamos possíveis relações quadráticas ($x = x^2$) e logarítmicas ($x = \log(x)$), dando preferência à relação com maior coeficiente de determinação (R^2). Utilizamos o coeficiente de correlação de Pearson para expressar o grau e direção das relações testadas.

Resultados

Identificamos a extensão de efeito para cada variável de composição da paisagem, nos dois níveis de descrição utilizados (Tabela 3). Para 12 das 19 espécies avaliadas, a descrição da paisagem no nível classes de cobertura foi mais importante do que no nível ambiente local para prever a abundância das mesmas (Tabela 1). Contudo, a importância do nível classes de cobertura (em relação ao nível ambiente local) não possui correlação positiva significativa com a área de vida nem com a massa das espécies (Fig. 1).

Não encontramos relações significativas entre o tamanho da extensão de efeito e a área de vida das espécies para nenhuma das variáveis testadas (Tabela 4). Entretanto, encontramos relações significativas entre a extensão de efeito e a massa das espécies (Tabela 4): a extensão de efeito das classes savana e mata alagável é maior para espécies de baixa e grande massa, e menor para espécies de massa intermediária; quanto maior a massa de uma espécie menor a extensão mais importante para a classe arbustivo; e quanto maior a massa de uma espécie, maior a extensão mais importante para a medida da presença de frutos de não palmeiras.

Tabela 3 Extensão de efeito (ha) para cada espécie e cada variável preditiva, em dois níveis de descrição da paisagem: classes de cobertura (Sava a Alag, 1,17 a 31726,5 há; em cinza) e ambiente local (CobDoss a ObstH, 0,01 ou 0,05 ha)

Espécie	Sava	Agua	Seca	Verd	Arbu	Tabo	Past	Alag	CobDoss	Fruto	FrutPalm	NPlant	NPalm	Ntaq	APlant	APalm	ObstH
<i>Trichomys pachyurus</i>	1,17	21377	1,17	1266	14058	764,7	764,7	1,17	0,05	0,01	0,05	0,01	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05
<i>Cuniculus paca</i>	47,6	1,17	81,09	28,5	1,17	7,29	10,17	18964	0,01	0,05	0,01	0,05	0,05	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	1,17	81,09	1266	2,61	55,17	20759	63,8	7,29	0,05	0,01	0,05	0,05	0,01	0,01	0,05	0,01	0,01
<i>Dasytus novemcinctus</i>	1,17	55,17	63,8	1,17	1,17	1,17	1,17	1,17	0,01	0,01	0,05	0,01	0,05	0,01	0,05	0,05	0,05
<i>Crypturellus undulatus</i>	1,17	1,17	764,7	1,17	12582	22639	13067	677,2	0,01	0,01	0,05	0,05	0,01	0,05	0,01	0,01	0,01
<i>Cariama cristata</i>	16694	6791,8	2551	521,01	28053	9466	452,25	1,17	0,05	NA	NA	0,01	0,05	0,01	0,05	0,05	0,05
<i>Euphractus sexcinctus</i>	1,17	3235	15084	1761	677,2	677,2	596,25	1,17	0,05	0,05	0,01	0,01	0,01	0,05	0,05	0,05	0,05
<i>Mazama americana</i>	10,17	1,17	950,13	2768	206,01	16694	14565	1,17	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,01	0,05	0,01	0,05
<i>Mazama gouazoubira</i>	7,29	28769	63,8	29494	6107	28,5	90,81	13,4	0,05	0,05	0,01	0,05	0,01	0,05	0,05	0,01	0,05
<i>Tamandua teradactyla</i>	1,17	4,41	521,01	1,17	1,17	113,13	13,4	1,17	0,01	NA	NA	0,05	0,01	0,05	0,05	0,05	0,05
<i>Cerdocyon thous</i>	677,2	2,61	1,17	1,17	1,17	10,17	7,29	1,17	0,05	0,01	0,01	0,05	0,05	0,05	0,05	0,01	0,05
<i>Blastocerus dichotomus</i>	81,09	2,61	1,17	1,17	2,61	10,17	1,17	1,17	0,01	NA	NA	0,01	0,01	0,05	0,01	0,01	0,05
<i>Tapirus terrestris</i>	28053	9055	1761	2,61	1946	7,29	1,17	22639	0,01	NA	NA	0,05	0,05	0,01	0,05	0,05	0,01
<i>Procyon cancrivorus</i>	596,25	1,17	1589	1,17	1,17	10,17	253,89	1,17	0,01	0,05	0,01	0,01	0,01	0,05	0,05	0,01	0,01
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	1,17	6445	4555	1,17	4,41	1,17	55,17	1,17	0,05	NA	NA	0,05	0,05	0,01	0,05	0,05	0,05
<i>Eira barbara</i>	1,17	4849	306,81	1,17	33,93	1,17	1,17	1,17	0,01	0,05	0,05	0,05	0,01	0,05	0,01	0,01	0,05
<i>Priodontes maximus</i>	4,41	23492	13067	23283	7,29	33,93	1,17	2,61	0,01	NA	NA	0,01	0,01	0,05	0,01	0,01	0,01
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	1,17	1,17	1,17	1,17	2,61	123,57	1,17	1,17	0,01	NA	NA	0,05	0,05	0,05	0,05	0,01	0,05
<i>Puma concolor</i>	1,17	1,17	1,17	1,17	1,17	2998	1,17	1,17	0,05	NA	NA	0,05	0,05	0,05	0,01	0,01	0,05

Tabela 4 Correlação (r de Pearson (P)) entre o tamanho da extensão de efeito e a área de vida e a massa de espécies, para cada variável de composição da paisagem (nível classes de cobertura em cinza e nível ambiente local em branco). Valores significativos em negrito. ^{^2} – relação quadrática; ^{log} – relação logarítmica

Variável	Área de Vida	Massa
Sava	-0,09 (0,7)	^{^2} 0,75 (< 0,001)
Agua	-0,13 (0,6)	0,07 (0,7)
Seca	-0,09 (0,7)	^{log} 0,13 (0,6)
Verd	-0,07 (0,7)	^{log} 0,23 (0,35)
Arbu	^{log} -0,39 (0,09)	^{log} -0,52 (0,02)
Tabo	^{log} -0,35 (0,14)	^{log} -0,44 (0,06)
Past	^{log} -0,18 (0,45)	-0,13 (0,6)
Alag	-0,1 (0,6)	^{^2} 0,66 (0,002)
CobDoss	^{^2} 0,24 (0,31)	-0,24 (0,31)
Fruto	0,4 (0,2)	^{log} 0,73 (0,01)
FrutPalm	^{log} -0,26 (0,4)	^{log} -0,53 (0,09)
NPlant	0,18 (0,4)	^{log} 0,12 (0,6)
NPalm	0,2 (0,4)	0,1 (0,68)
Ntaq	^{log} 0,36 (0,12)	-0,13 (0,58)
APlant	-0,3 (0,1)	-0,17 (0,48)
APalm	-0,2 (0,3)	^{^2} 0,19 (0,42)
ObstH	0,15 (0,5)	^{^2} -0,26 (0,28)

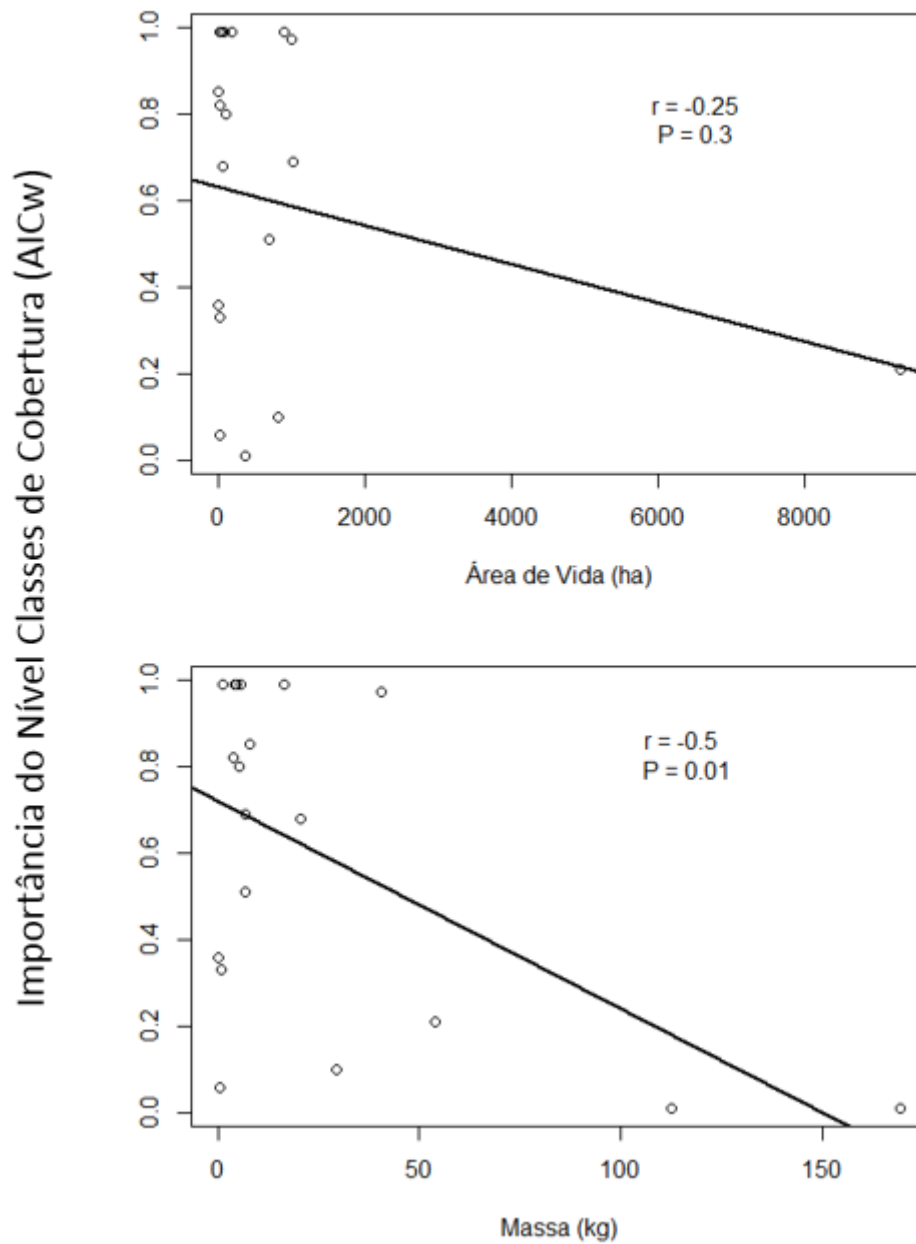


Fig. 1 Relação entre a importância de variáveis no nível classes de cobertura para a predição da abundância de cada espécie ($n = 19$) e a área de vida e a massa destas espécies

Discussão

Na era atual, o homem modifica o ambiente rapidamente, desde pequenas áreas até mudanças globais (Foley et al. 2005). A consequente perda, degradação, fragmentação e/ou divisão de habitats causam efeitos sobre populações, espécies e comunidades (Fisher & Lindenmayer 2007). Compreender como as características das paisagens afetam os padrões de biodiversidade e processos ecológicos em escalas locais e regionais é fundamental para a mitigação dos efeitos destas mudanças no ambiente (Tscharntke et al. 2012). Estudos de seleção de habitat, embora urgentes e fundamentais nestes tempos, são frequentemente realizados a partir de escolhas arbitrárias (de nível e escala) para a descrição do ambiente a ser relacionado com a resposta biológica de interesse (Mayor et al. 2009; Jackson & Fahrig 2015; McGarigal et al. 2016b). A ideia de que espécies com grandes áreas de vida ou massa respondem mais a um ambiente descrito em nível mais elevado e extensões mais amplas parece ser o argumento por trás da maioria das escolhas não arbitrárias. Neste estudo, avaliamos evidências para essa ideia quando a resposta biológica é a abundância, raramente avaliada em estudos multiescala ou multinível (apenas 7 de 173 estudos entre 2009 e 2014; McGarigal et al. 2016b).

Nível de efeito

Não temos conhecimento de uma revisão comparando estudos multinível do ambiente. Alguns estudos apontam para uma maior importância de variáveis em nível mais elevado (“paisagem”, “macro-habitat”) para prever a abundância de diferentes espécies, como observado para besouros (Setälä et al. 1995) e aves (Batáry et al. 2007). Outros, apontam para a importância similar dos níveis “local” e “de paisagem”, como no caso de salamandras (Lowe e Bolger 2002), anfíbios (Buskirk 2005) e abelhas (Kennedy et al. 2013). A abundância da maioria das espécies avaliadas no nosso estudo foi mais relacionada ao nível classes de cobertura do que ao nível ambiente local (12 em 19 espécies). Contudo, isto pode ser devido ao fato de que medimos o nível de ambiente local em apenas duas extensões, podendo não ter incluído as reais extensões de efeito neste nível.

Embora níveis mais elevados, como o de classes de cobertura, possam ser mais importantes para a maioria das espécies, não há como saber *a priori* para qual tipo de espécie este nível é mais importante. Não encontramos suporte para as predições de que o nível classes de cobertura é mais importante para descrever a abundância de espécies com maior área de vida (P1) nem

de maior massa (P3). Isso traz mais suporte a uma abordagem multinível do ambiente (ainda mais rara do que estudos multiescala; McGarigal et al. 2016b).

A atual facilidade de acesso a análises das imagens de satélite para praticamente todo o planeta (Horning et al. 2010; Wegmann et al. 2016), torna apelativa uma descrição do ambiente no nível de classes de cobertura (*i.e.* mapas temáticos ou modelo mancha matriz). De fato, medir variáveis em níveis mais baixos (como as plantas em parcelas, neste estudo) pode ser praticamente inviável em muitos casos. Contudo, novas abordagens (*e.g.* modelo de gradiente; Lausch et al. 2015) e tecnologias de sensoriamento remoto (*e.g.* imagens multi ou hiperespectrais; Wang et al. 2010; Pettorelli et al. 2016) são promissoras para medir diretamente variáveis em níveis mais baixos de descrição (Feilhauer et al., 2014), ou utilizar indicativos (proxies) da variação no espaço.

Extensão de efeito

Estudos de seleção de habitat têm sido realizados em poucas extensões, com pouca variação de tamanho entre essas e sem justificativa para sua escolha (Jackson & Fahrig 2015). Quando justificada, a escolha da(s) extensão(ões) de descrição da paisagem para a predição da ocorrência ou abundância de espécies, é baseada na mobilidade das espécies (*e.g.* área de vida ou distância de dispersão; Jackson & Fahrig 2015). Não encontramos suporte para a predição de que a extensão de efeito é maior para espécies de maior área de vida (P2). Nenhum dos outros nove estudos empíricos que testaram essa predição (oito com aves e um com mamíferos) encontrou suporte (Jackson & Fahrig 2015; Miguet et al. 2016). Embora não haja evidência para esta relação, estudos com uma maior variação de área de vida entre as espécies ainda são importantes para confirmar a falsidade desta afirmação.

A predição de que a extensão de efeito é maior para espécies com maior distância de dispersão (Miguet et al. 2016), possui suporte em estudos de simulação (Jackson & Fahrig 2012; Ricci et al. 2013), mas não em um estudo empírico (Tittler 2008). Este suporte é a base para a recomendação de Jackson & Fahrig (2015) de que estudos multiescala devam considerar extensões desde a área do território de um indivíduo até áreas maiores do que a distância de dispersão média da espécie. A massa é um atributo associado à mobilidade (área de vida e/ou distância de dispersão) de espécies e, por isso, normalmente utilizado para relação com a extensão de efeito. Contudo, esta relação ainda é duvidosa, tendo suporte em uma meta-análise para aves (Thornton and Fletcher 2014), mas com pouco suporte na revisão de Jackson & Fahrig (2015), que inclui outros grupos animais. No presente trabalho, encontramos uma

relação positiva da extensão de efeito com a massa apenas para uma variável (presença de frutas). Contudo, encontramos relações quadráticas positivas para duas variáveis (savanas e matas alagáveis). De maneira interessante, Fisher et al. (2011) também encontraram uma relação deste tipo para a ocorrência de mamíferos terrestres, com extensões de efeito maiores para espécies pequenas e grandes e menores para espécies de tamanho intermediário. Estes autores sugerem que grandes extensões de efeito para espécies de pequeno porte se devem a processos em nível populacional, e, com o aumento do tamanho da espécie, os processos em nível individual de seleção de habitat seriam mais importantes e determinariam a observada relação com extensões menores para espécies de médio porte e novamente grandes extensões para espécies de grande porte.

Conclusões

Não encontramos suporte para que estudos de seleção de habitat (em termos de abundância) utilizem a área de vida ou massa das espécies foco como argumento para a escolha *a priori* do nível e extensão de descrição da paisagem a ser utilizado. Abordagens multinível e multiescala são fundamentais para estudos de seleção de habitat, e não devem mais ser postergadas. Especialmente, quando o objetivo de um estudo de seleção de habitat é descobrir os reais fatores relevantes para a distribuição da abundância de uma espécie no espaço, é fundamental estruturar uma lista de hipóteses em diferentes níveis e escalas de descrição do ambiente, a partir do conhecimento da espécie e região em questão. Quando o objetivo do estudo é produzir uma previsão desta distribuição para a tomada de decisões de manejo e conservação, negligenciar, sem justificativa, variáveis do ambiente em outros níveis que não classes de cobertura ou medidas em diferentes escalas, pode ter importantes consequências. Ainda não sabemos quais consequências, mas a abordagem de Valor da Informação (Canessa et al. 2015) pode ser usada para estimar o efeito de possuir uma informação mais detalhada (por exemplo, sobre a distribuição de uma espécie) em termos da decisão de manejo em uma área. Esta abordagem pode nos dar um indicativo do quanto vale a pena, em termos de custos/resultados de uma dada ação de manejo, incluir diferentes níveis e escalas de descrição da paisagem em estudos de distribuição de espécies.

Referências

- Batáry P, Báldi A, Erdős S (2007) Grassland versus non-grassland bird abundance and diversity in managed grasslands: local, landscape and regional scale effects. *Biodiversity and Conservation* 16(4): 871-881
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer, London
- Buskirk JV (2005) Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86(7): 1936–1947
- Canessa S, Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JL, Southwell DM, Armstrong DP, Chadès I, Lacy RC, Converse SJ (2015) When do we need more data? A primer on calculating the value of information for applied ecologists. *Methods in Ecol and Evol* 6(10): 1219-1228
- Chandler RB, Royle JA, King DI (2011) Inference about density and temporary emigration in unmarked populations. *Ecology* 92:1429-1435
- Feilhauer H, Dahlke C, Doktor D, Lausch A, Schmidtlein S, Schulz G, Stenzel S (2014) Mapping the local variability of Natura 2000 habitats with remote sensing. *Applied Vegetation Science* 17(4): 765-779
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–280
- Fisher JT, Anholt B, Volpe JP (2011) Body mass explains characteristic scales of habitat selection in terrestrial mammals. *Ecology and Evolution* 1(4): 517–528
- Fiske I, Chandler RB (2011) unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software* 43(10):1-23
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global consequences of land use. *Science* 309: 570–574
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) Gap Light Analyzer (GLA) Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. User`s manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York
- Giam X, Olden JD (2016) Quantifying variable importance in a multimodel inference framework. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(4), 388–397
- Hasenack H, Cordeiro JLP, Hofmann GS (2010) O Clima na Reserva Particular do Patrimônio Natural Sesc Pantanal. *Conhecendo o Pantanal Volume 5*. Sesc, Departamento Nacional, Rio de Janeiro
- Horning N, Robinson JE, Sterling EJ, Turner W, Spector S (2010) Remote Sensing for Ecology and Conservation: A Handbook for Techniques. Oxford University Press

- Jackson HB, Fahrig L (2012) What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecol* 27:929–941
- Jackson HB, Fahrig L (2015) Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Glob Ecol Biogeogr* 24:52–63
- Kennedy CM, et al. (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters* 16(5): 584–599
- Kéry M, Royle JA (2016) *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS*. 1st Edition. Academic Press & Elsevier
- King AW (2005) Hierarchy theory and the landscape... level? Or, Words do matter. In: Wiens JA, Moss MR (eds) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge University Press
- Kralisch S, Böhm B, Böhm C, Busch C, Fink M, Fischer C, Schwartze C, Selsam P, Zander F, Flügel W (2012) ILMS – a Software Platform for Integrated Environmental Management. 2012 International Congress on Environmental Modelling and Software. Managing Resources of a Limited Planet, Sixth Biennial Meeting, Leipzig, Germany
- Lausch A, Blaschke T, Haase D, Herzog F, Syrbe R, Tischendorf R, Walz U (2015) Understanding and quantifying landscape structure – A review on relevant process characteristics, data models and landscape metrics. *Ecological Modelling* 295(10): 31–41
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73:1943–1967
- Lowe WH, Bolger DT (2002) Local and Landscape-Scale Predictors of Salamander Abundance in New Hampshire Headwater Streams. *Conservation Biology* 16(1): 183–193
- Mayor SJ, Schneider DC, Schaefer JA, Mahoney SP (2009) Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* 16:238–247
- McGarigal K, Cushman SA, Ene E (2012) FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McGarigal K, Zeller KA, Cushman SA (2016a) Multi-scale habitat selection modeling: introduction to the special issue. *Landscape Ecol* 31: 1157-1160
- McGarigal K, Wan HY, Zeller KA, Timm BC, Cushman SA (2016b) Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecol* 31: 1161-1175
- Miguet P, Jackson HB, Jackson ND, Martin AE, Fahrig L (2016) What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecol* 31:1177–1194
- Morris DW (2003) Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13

- Oliveira LFB, Cordeiro JLP, Hasenack H (2013) Padrões e tendências espaço-temporais na estrutura de uma paisagem antropizada no norte do Pantanal. In: Carlos A. Peres, Jos Barlow, Toby A. Gardner, Ima Célia Guimarães Vieira. (Org.). Conservação da Biodiversidade em Paisagens Antropizadas do Brasil. Editora UFPR, Curitiba p. 231-262
- Pettorelli et al. (2016) Framing the concept of satellite remote sensing essential biodiversity variables: challenges and future directions. *Remote Sens Ecol Conserv* <http://dx.doi.org/10.1002/rse2.15>
- QGIS Development Team (2015) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/>
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ricci B, Franck P, Valantin-Morison M, Bohan DA, Lavigne C (2013) Do species population parameters and landscape characteristics affect the relationship between local population abundance and surrounding habitat amount? *Ecol Complex* 15:62–70
- Setälä H, Marshall VG, Trofymow JA (1995) Influence of micro- and macro-habitat factors on collembolan communities in Douglas-fir stumps during forest succession. *Applied Soil Ecology* 2(4): 227-242
- Thornton DH, Fletcher RJ Jr (2014) Body size and spatial scales in avian response to landscapes: a meta-analysis. *Ecography* 37:454–463
- Tittler R (2008) Source-sink dynamics, dispersal, and landscape effects on North American songbirds. Ph.D. Thesis. Carleton University, Ottawa, Ontario, Canada
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Fründ J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH, Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
- Wang K, Franklin SE, Guo X, Cattet M (2010) Remote Sensing of Ecology, Biodiversity and Conservation: A Review from the Perspective of Remote Sensing Specialists. *Sensors* 10(11): 9647–9667
- Wegmann M, Leutner B, Dech S (2016) Remote Sensing and GIS for Ecologists: Using Open Source Software. Pelagic Publishing, UK
- Welbourne DJ, Claridge AW, Paull DJ, Lambert A (2016) How do passive infrared triggered camera traps operate and why does it matter? Breaking down common misconceptions. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 2(2): 77–83
- Wheatley M, Johnson C (2009) Factors limiting our understanding of ecological scale. *Ecol Complex* 6:150–159
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Funct Ecol* 3:385–397

Material Suplementar

Tabela S1 Referências bibliográficas para a área de vida e massa das espécies.

Tabela S2 Modelos de abundância para 19 espécies considerando registros em 210 sítios amostrais no Pantanal do Brasil. Um modelo para cada variável de composição da paisagem, preditiva da abundância (λ). Para algumas espécies, foi considerada relevante a influência do volume de água na disponibilidade temporal (ϕ) dos indivíduos, e da obstrução da câmera na probabilidade de detecção (p). Ver Tabela 2 para acrônimos das variáveis preditivas, que aqui são seguidos pelo raio da extensão em que foram medidas, ou por 5 quando medidas em cinco parcelas de vegetação.

Disponível em:

https://dl.dropboxusercontent.com/u/36985540/MatSuplementar_Artigo1.xlsx

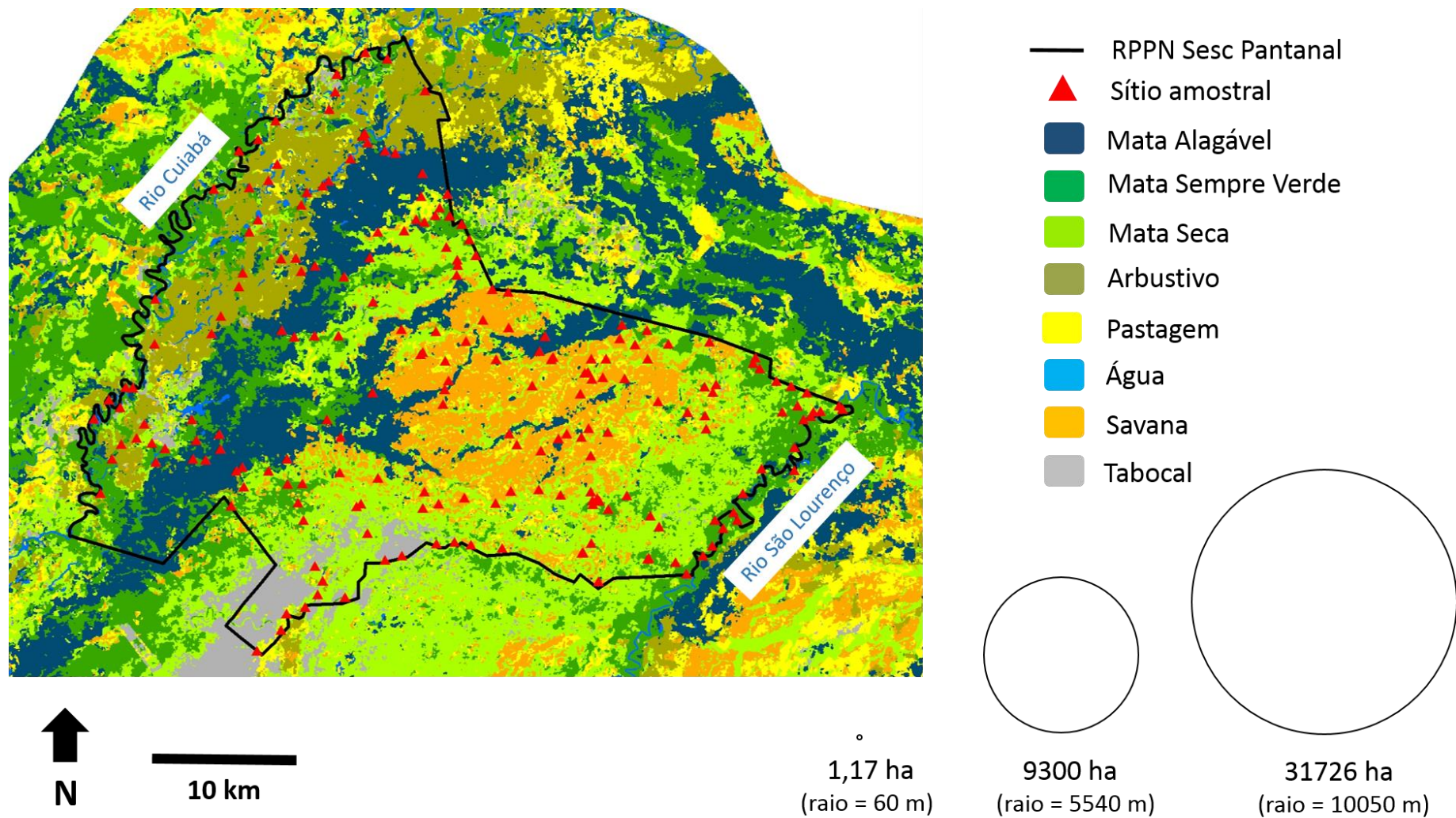


Fig. S1 Área de estudo na RPPN Sesc Pantanal. Representação da menor extensão medida no nível classes de cobertura (1,17 ha, similar à menor área de vida entre as espécies avaliadas), da maior área de vida entre as espécies (9300 ha) e da maior extensão medida (31,726 ha).

Artigo 2

USO DE BARREIROS PELA FAUNA NO PANTANAL DO BRASIL: POR QUE CONSUMIR SOLO?

*Artigo submetido para o periódico *Biotropica*

Igor Pfeifer Coelho¹, Mariane Chiapini^{2,3}, Jairo Calderari de Oliveira Junior^{2,4}, Pablo Vidal-Torrado², Tiago Osório Ferreira², Luiz Flamarion B. Oliveira^{1,5}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil

² Departamento de Solos e Nutrição de Plantas, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Av. Pádua Dias 11, 13418-900, Piracicaba, SP, Brasil

³ Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Av. Pádua Dias 11, 13418-900, Piracicaba, SP, Brasil

⁴ Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Estrada para Boa Esperança, 85660000, Dois Vizinhos, PR, Brasil

⁵ Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

RESUMO

A nutrição mineral e a detoxificação são as principais hipóteses para explicar o consumo de solo por animais. Ao consumir terra, animais podem ter suplementação mineral, especialmente de sódio. A dieta de herbívoros é rica em compostos tóxicos das plantas, que podem ser neutralizados pelo solo consumido. Através de armadilhas fotográficas, identificamos 27 espécies consumindo solo em 19 barreiros no Pantanal. Testamos estas duas hipóteses avaliando a relação entre a probabilidade de determinada espécie consumir solo e a concentração de minerais, a quantidade de argila, a capacidade de troca catiônica do solo e da porção argila, e a presença de esmectita. Também testamos se espécies com uma dieta mais rica em sementes e folhas têm maior probabilidade de consumir solo, e se selecionam o solo com base em sua capacidade de detoxificação, mas não encontramos suporte para estas relações. O veado-mateiro foi a única espécie com evidência em favor da hipótese de detoxificação, consumindo solos com maior quantidade de argila. O caititu selecionou solos ricos em manganês e com esmectita, indicando que ambas as hipóteses podem ser importantes e não excludentes. A hipótese da nutrição foi mais plausível para a juriti-azul, a arara-azul-grande, o mutum, o aracuã e a pomba-galega. Surpreendentemente, microminerais (Mn, Fe e Zn), e não o sódio, foram determinantes para o consumo de solo por estas seis espécies. Embora possam existir diferentes benefícios deste comportamento, a nutrição mineral parece ser o mais importante para a escolha de solos consumidos por essas espécies no Pantanal.

Palavras-chave: geofagia; modelo hierárquico multiestado; nutrição animal; microminerais

INTRODUÇÃO

Consumir solo (terra, lama e até mesmo rochas) é um comportamento chamado de geofagia, comum para muitas espécies de animais no mundo (Ayotte, Parker, & Gillingham, 2008; Krishnamani & Mahaney, 2000; Symes, Hughes, Mack, & Marsden, 2005), incluindo populações humanas (Reilly & Henry, 2000). Os animais cavam, lambem e mordem determinadas rochas (Panichev, Trepet, Chekryzhov, Loktionova, & Krupskaya, 2014), cupinzeiros (Baptista, Pinto, Conceic, Cruz, & Palmeirim, 2012), ninhos de joão-de-barro (Bicca-Marques & Calegare-Marques 1994), ou áreas com horizontes profundos do solo expostos, conhecidas como barreiros (Blake, Mosquera, & Salvador, 2013; Tobler, Carrillo-Percastegui, & Powell, 2009). Alguns animais também bebem a água acumulada em barreiros, como os morcegos (Bravo, Harms, Stevens, & Emmons, 2008). Muitos indivíduos de diferentes espécies visitam os barreiros frequentemente e este solo e a água consumidos podem ser considerados como um recurso-chave (Montenegro, 2004).

Os solos de barreiros são ricos em argila e/ou nutrientes minerais, podendo trazer vários benefícios como: detoxificação de compostos tóxicos ou não palatáveis presentes na dieta, suplementação de nutrientes minerais, combate à infecções de endoparasitos, alívio a desconfortos gastrointestinais como diarreia, e como antiácido no trato digestivo (Krishnamani & Mahaney, 2000; Wilson, 2003). Surpreendentemente, a terra ingerida também pode aumentar as propriedades farmacológicas (*e.g.* antimalárica) de plantas ingeridas (Klein, Fröhlich, & Krief, 2008), e pode ser uma fonte de antibióticos (*e.g.* *Penicillium* spp.) para os animais geófagos (Mahaney & Krishnamani, 2003). Embora seja provável que não exista uma única razão para o consumo de terra por uma espécie, as duas hipóteses mais citadas para a geofagia são a suplementação mineral e a detoxificação da dieta (Brightsmith, Taylor, & Phillips, 2008; Ghanem, Ruppert, Kunz, & Voigt, 2013; Gilardi, Duffey, Munn, & Tell, 1999; Holdø, Dudley, & McDowell, 2002; Houston, Elephants, & Farm, 2001).

A geofagia pode suprir os animais com macrominerais (*e.g.* sódio, potássio, cálcio; Wilson 2003) e microminerais (*e.g.* manganês, ferro, zinco; Mills & Milewski 2007, Mincher *et al.* 2007). Entretanto, o sódio é de longe o mineral mais citado com relação ao consumo de terra, sendo encontrado em altas concentrações nos solos de barreiros e em baixas quantidades na dieta dos animais (Bravo, Harms, & Emmons, 2012; Holdø *et al.*, 2002; Powell, Powell, Powell, & Brightsmith, 2009). Alguns itens alimentares da dieta de herbívoros (especialmente sementes, folhas e frutas imaturas) são ricos em compostos tóxicos ou repelentes (Mithöfer &

Boland, 2012). Os solos de barreiros podem neutralizar estes compostos, possibilitando que os animais consumam estas partes nutritivas das plantas (Diamond, Bishop, & Gilardi, 1999; Gilardi et al., 1999; Slamova, Trckova, Vondruskova, Zraly, & Pavlik, 2011). A quantidade de argila no solo, a capacidade de troca catiônica (CTC) do solo e da parte argilosa do solo, e o tipo de argila podem ser importantes para a capacidade geral de detoxificação de determinado solo. Argilas podem atrair e reter moléculas de toxinas e patógenos pela troca catiônica, e também pela propensão das moléculas de se prenderem nas camadas superficiais da argila ou penetrar na estrutura entre as camadas (Slamova et al., 2011; Williams & Hillier, 2014). Dependendo dos tipos de minerais que a constituem, a argila varia em área superficial e no tamanho e estrutura dos espaços entre as camadas (Slamova *et al.* 2011).

Embora muitos estudos tragam conclusões sobre as possíveis razões da geofagia comparando a composição do solo de barreiros com locais “não barreiros” em uma região, medir o uso de cada barreiro por cada espécie e relacionar este uso à composição do solo parece uma abordagem mais apropriada (Brightsmith et al., 2008; Holdø et al., 2002; Lavelle et al., 2014), pois determinados barreiros podem ser preferidos (ou rejeitados) por diferentes espécies. Contudo, para quantificar o uso de uma espécie em diferentes barreiros é importante considerar outros fatores que influenciam a ocorrência da espécie nestes locais, que não as características do solo. Um barreiro pode ter um “bom” solo para uma espécie, mas raramente ser visitado porque esta espécie ocorre em baixas densidades nas redondezas, ou o barreiro foi recentemente criado e ainda não encontrado pelos indivíduos que vivem no local, ou se localiza em um terreno de difícil acesso para esta espécie (Symes et al., 2005), ou é um local muito visitado por potenciais competidores e predadores (Blake et al., 2013). Também é importante investigar possíveis fatores associados à diferença de detecção das espécies entre os barreiros.

Nosso objetivo neste estudo é avaliar se a escolha de barreiros para o consumo de solo pelas espécies é mais relacionada à nutrição mineral ou à detoxificação da dieta, testando previsões associadas a cada uma destas duas hipóteses. Primeiro, usamos armadilhas fotográficas para identificar as espécies que consomem solo no nordeste do Pantanal do Brasil, e relacionar a ocorrência de cada espécie nos barreiros com sua densidade local, idade do barreiro, acessibilidade do barreiro e presença de potenciais competidores/predadores. Também testamos o efeito da obstrução em frente às câmeras (por vegetação ou terreno) na detecção de cada espécie. Depois, considerando os fatores associados à ocorrência e detecção das espécies nos barreiros, relacionamos a probabilidade de cada espécie consumir solo em barreiros com a concentração de minerais (Na, Fe, Ca, Mn, Zn e K) e com indicativos da capacidade de

detoxificação do solo (porcentagem de argila, capacidade de troca catiônica do solo e da argila e presença de esmectita). Considerando todas as espécies geófagas, testamos outras duas predições associadas à hipótese de detoxificação: a de que espécies com maior quantidade de sementes e folhas na dieta têm maior probabilidade de comer terra e selecionam barreiros mais de acordo com indicativos de detoxificação do que com a concentração de minerais.

MÉTODOS

Área de Estudo — Realizamos este estudo na Reserva Particular do Patrimônio Natural Sesc Pantanal (RPPN), nordeste do Pantanal do Brasil (16°42'13" S, 56°14'55" W). A RPPN foi criada em 1997 em uma região de antigas fazendas de pecuária, com 107.000 ha entre os rios Cuiabá e São Lourenço. Os tipos de vegetação na RPPN incluem cerrado, pastagens e campos nativos, e quatro tipos de florestas: sazonalmente alagada, sempre verde, mata seca e tabocal (taquaras). A temperatura média anual é de 26°C e a média de precipitação por ano é de 1200 mm concentrados entre novembro e março (Hasenack et al. 2010). O aumento do nível das águas dos rios Cuiabá e São Lourenço ocorre em outubro/novembro, com o auge da estação cheia entre janeiro e abril. A vazante das áreas alagadas vai de abril a julho, e durante o período de seca (julho a setembro) as chuvas são raras e os incêndios comuns.

Barreiros — Os barreiros na RPPN são criados por um algum evento que expõe horizontes do solo de interesse para os animais: queda de árvores, escavação das encostas dos rios pela água, buracos de tatus, pisoteio de áreas de baixada que acumulam água, ou reparos nas estradas de terra locais. Após a exposição desta camada de solo, o contínuo pisoteio e escavação para o consumo de terra (especialmente por porcos-do-mato e antas) pode aumentar o barreiro, formando uma grande clareira na mata. Por exemplo, o barreiro do Clementino (BAR03, conhecido pelos antigos moradores da região e usado pelo gado antes da criação da RPPN) tinha 1.154 m² em 2004 (Coelho, 2006). Quando o solo de interesse acaba, os barreiros são abandonados e a vegetação retorna ao local. De 2004 a 2012, três de oito barreiros observados foram abandonados, e a área do Clementino diminuiu para 231 m².

Seguindo informações de diferentes grupos de pesquisa, guardas-parque e moradores da região, encontramos não mais do que 25 barreiros em toda a RPPN. Para este estudo, selecionamos 19 barreiros com marcas recentes de mordidas ou bicadas, indicando que haviam sido pelo menos provados por algum animal antes de nossa amostragem. Avaliamos sete

barreiros nas barrancas do rio São Lourenço, três em buracos nas estradas ou pista de pouso, quatro em árvores caídas e cinco já como grandes clareiras na mata. Classificamos os barreiros de acordo com características que supomos ser de importância para a ocorrência de espécies (que não características do solo): densidade local das espécies, idade, acessibilidade e uso por potenciais competidores e predadores (Tabela S1). Considerando a distribuição e capacidade de locomoção, todas as espécies geófilas na RPPN (Tabela 1) podem ocorrer em qualquer um dos barreiros avaliados. Embora não tenhamos dados sobre a densidade das espécies nas áreas próximas aos barreiros, é de conhecimento comum que algumas possuem altas densidades nas áreas próximas aos rios (bugio-preto, paca, capivara, cujubi, jacutinga-de-garganta-azul e iguana; Antas 2004, Emmons & Feer 1997; obs. pess.). Consideramos os cinco barreiros “clareiras” como antigos, pois são conhecidos pelos moradores da região desde antes da criação da RPPN ou possuem vestígios de antigo uso por caçadores. Por outro lado, consideramos como barreiros novos aqueles situados nas estradas, em árvores caídas e nas barrancas do rio (estes últimos ficam submersos durante a estação de cheia e podem não mais existir na próxima seca). O conhecimento sobre a localização dos barreiros antigos pode passar de geração para geração entre outros animais, assim como ocorre com humanos (Fig. S1; ver antas e queixadas com filhotes nos barreiros). O acesso aos barreiros depende da locomoção de cada espécie, então consideramos os barrancos de rio como de difícil acesso para ungulados (exceto a anta, que usa rios e escala as barrancas com frequência), tapiti e cutia. Classificamos os barreiros distantes de vegetação florestal como difíceis para o bugio-preto. Todos os barreiros foram considerados de fácil acesso para todas as aves. Para cada espécie, listamos os potenciais predadores e competidores. Medimos o uso dos barreiros por predadores e competidores pela soma do tempo (min) em que foram registrados pelas câmeras, dividido pelo número de dias de amostragem em cada barreiro (Tabela S1).

Análises do solo — Em agosto de 2012, coletamos uma amostra de solo em cada barreiro, retirada do local para onde a câmera estava apontada e que continha marcas de mordidas ou bicadas. Secamos e peneiramos as amostras em malha com diâmetro de 2 mm para obter a terra fina seca ao ar (TFSA) e realizar as análises químicas e físicas (granulometria) de rotina (EMBRAPA, 2011). Determinamos a fração argila (< 0,002mm) pelo método do densímetro, a fração areia total por tamisação e silte (0,05 – 0,002mm) por diferença. Medimos a capacidade de troca catiônica (CTC) do solo e da fração argila em centimoles de carga por kg de solo (cmol_c/kg). Para determinar os tipos mineralógicos da argila nas amostras de solo, realizamos

difração por raio-X em métodos padrão (Jackson 1969). Usamos cinco tratamentos em lâminas orientadas: K^+ (25 °C), K^+ (300 °C), K^+ (500 °C), Mg^{2+} solvatação com etilenoglicol, e Mg^{2+} etilenoglicol (550°C). Identificamos os tipos de minerais por monocromador de grafite Rigaku Miniflex II usando radiação CuK α ($\lambda = 0,154$ nm) operando a 10 mA e 15 kV.

Para avaliar as características de solos geofágicos é fundamental quantificar a disponibilidade dos nutrientes minerais em condições que simulam o trato digestivo dos animais (Wilson 2003, Brightsmith *et al.* 2008). Para determinar as concentrações de Na, Fe, , Ca, Mn, Zn e K, adicionamos 1 g de solo na forma de terra fina seca ao ar e adicionamos 15 ml de uma solução ácida de HCl a pH 2,0. Agitamos durante 1 h a 38° C, depois centrifugamos as amostras e realizamos as leituras de concentração em mg/L através de espectroscopia de absorção atômica (Brightsmith *et al.*, 2008).

Amostragem das espécies — Durante julho e agosto de 2012, instalamos uma armadilha fotográfica Reconyx PC90HO (Reconyx, Holmen, WI, USA) em cada um de 19 barreiros na RPPN. As armadilhas foram colocadas a 30-40 cm de altura (exceto em três barreiros nas barrancas do rio, onde tivemos que fixá-las mais ao alto apontadas para baixo) e apontadas para a cavidade com mais marcas de consumo de solo, quando havia mais de uma no barreiro. Programamos as armadilhas para sensibilidade alta, obter três fotos por disparo do sensor (com 1 s de intervalo), e ficarem inativas por um período de 15 s após cada disparo. As características da Reconyx PC90HO relacionadas à capacidade de detectar animais são: 0,21 s de tempo de disparo do sensor, 0,9 s de recuperação do sensor, com 21 m de alcance e ângulo de detecção de 40°. O flash infravermelho possui alcance entre 15 e 18 m. A detecção de espécies é uma função da obstrução em frente à câmera em cada local, então definimos visualmente um índice de obstrução para cada barreiro, variando de um (sem obstrução) a quatro (muita obstrução). Amostramos cada barreiro por 23 a 31 dias consecutivos. Definimos um registro de uma espécie como as fotografias consecutivas em até 15 min de intervalo a partir da última fotografia. Classificamos cada registro em “geofagia” ou “não consumindo solo”.

Não há informações sobre a dieta na região da maioria das espécies deste estudo, e muito menos sobre a composição química das plantas consumidas para quantificarmos adequadamente as toxinas presentes nas respectivas dietas. Com isso, usamos a proporção da dieta composta por sementes, folhas, flores e casca, disponível na literatura (Wilman *et al.* 2014), como um indicativo da toxicidade para ser relacionado com a probabilidade de uma espécie consumir solo. Para a cujubi e a jacutinga-de-garganta-azul usamos os dados de dieta

da congênera *Aburria aburri*. As juritis (*Leptotila verreauxi* e *Leptotila rufaxilla*) possuem características ecológicas similares (Antas 2004) e são difíceis de difícil diferenciação por fotografias. Por isso, consideramos os registros de ambas estas espécies como *Leptotila* e usamos a média dos valores da percentagem de dieta. A dieta da iguana foi definida em 80 % de folhas e sementes com base em Rand *et al.* (1990) e Moura *et al.* (2015). O quati foi fotografado com a boca em solos molhados em dois barreiros e em solo seco de um por uma única vez. O consumo não intencional de solo é conhecido para os quatis, pois consomem invertebrados em solos encharcados. Contudo, Aguiar *et al.* (2011) sugeriram evidência para geofagia com base em um conteúdo estomacal. Assim, consideramos o quati para as análises, mas a geofagia deve ainda ser confirmada para esta espécie.

Análise dos dados — Usamos dois tipos de modelos hierárquicos de ocupação para estimar a probabilidade de ocorrência das espécies nos barreiros e a probabilidade das espécies consumirem solo nestes locais. Consideramos todas as espécies geófagas registradas consumindo solo em pelo menos dois barreiros (21 espécies; Tabela 1). Estimamos os parâmetros dos modelos através de máxima verossimilhança no programa Presence 9.0 (Hines 2006). Padronizamos todas as variáveis preditivas por transformação z. Para as subsequentes inferências multimodelos e estimativas por ponderação de modelos (Burnham & Anderson 2002, Symonds & Moussalli 2011), descartamos os modelos com falta de convergência das estimativas (dígitos significativos < 3) e não consideramos os valores negativos de erro padrão na matriz de variância-covariância.

Primeiro, usando modelos de ocupação simples para uma única estação (MacKenzie, 2006) e inferência multimodelos (Burnham & Anderson 2002, Symonds & Moussalli 2011), medimos quais variáveis poderiam ter efeito sobre a probabilidade de ocorrência (ψ) e a probabilidade de detecção (p) nos barreiros. Para cada espécie, criamos históricos de detecção (1) ou não detecção (0) em cada barreiro e ocasião de amostragem (dia). Testamos a densidade das espécies nas proximidades dos barreiros, a idade, acessibilidade e o uso por predadores/competidores como variáveis preditivas para a ocorrência, e a obstrução em frente à câmera para a detecção. Testamos todas as combinações de modelos possíveis com as variáveis preditivas para cada espécie, juntamente com um modelo “nulo” com nenhuma variável preditiva (entre 8 e 32 modelos competidores; Tabela S2). O modelo “nulo” assume que todos os barreiros possuem as mesmas probabilidades de ocorrência e detecção. Ordenamos os modelos de acordo com o peso do Critério de Informação de Akaike (AIC_w) e

calculamos a importância relativa (de 0 a 1) de cada variável preditiva pela soma do AIC_w dos modelos em que a variável em questão foi usada. A direção e magnitude do efeito de cada variável preditiva (com uma medida de precisão, erro padrão SE) foi determinada por ponderação de modelos, usando AIC_w normalizado (Burnham & Anderson 2002, Symonds & Moussalli 2011). Consideramos como variáveis preditivas importantes a serem usadas nas análises multiestado subsequentes aquelas em que: (1) um modelo com a dada variável como única preditiva é mais plausível do que o modelo “nulo” (diferença de $AIC > 2$); e (2) a direção do efeito corresponde à relação hipotetizada (*e.g.* se a presença de predadores/competidores faz com que seja menor a ocorrência da espécie nos barreiros). Também estimamos a ocorrência e detecção médias nos barreiros para cada espécie como a média das estimativas por ponderação de modelos para todos os barreiros.

Em seguida, usamos modelos de ocupação multiestado para uma única estação (MacKenzie, Nichols, Seamans, & Gutiérrez, 2009; Nichols, Hines, MacKenzie, Seamans, & Gutiérrez, 2007) para avaliar o efeito das características dos solos na probabilidade de geofagia uma espécie (R), ao mesmo tempo considerando variáveis que afetam a ocorrência (ψ) e detecção (p) nos barreiros. Através dos modelos multiestado, estimamos os seguintes parâmetros: ψ_i - probabilidade de ocorrência da espécie no barreiro i , seja para consumir solo ou não; R_i - probabilidade de que a espécie consuma solo no barreiro i , dado que ela ocorre no barreiro i ; $p1_{it}$ - probabilidade de detectar a espécie no barreiro i e no tempo t em qualquer atividade que não seja consumindo solo; $p2_{it}$ - probabilidade de detectar a espécie consumindo solo no barreiro i e no tempo t ; δ_{it} - probabilidade de corretamente identificar o consumo de solo pela espécie no barreiro i e no período t , dado a presença da espécie. Para cada espécie, criamos históricos de detecção com dois estados de presença possíveis: detecção consumindo solo (2), detecção não consumindo solo (1), ou não detecção (0) em cada barreiro e ocasião de amostragem (dia). Relacionamos a ocorrência e detecção com as variáveis preditivas selecionadas previamente como importantes, e testamos a relação entre a geofagia e variáveis preditivas de suplementação mineral (Na, Fe, Ca, Mn, Zn e K) e detoxificação da dieta (% de argila, CTC do solo, CTC da argila e presença de esmectita). Para cada espécie, fizemos modelos com todas as combinações possíveis de variáveis preditivas da ocorrência e detecção com cada variável preditiva da geofagia de cada vez, e adicionamos um modelo “nulo”, sem nenhuma variável preditiva da geofagia (entre dez e 41 modelos competidores; Tabela S3). Realizamos a mesma abordagem de inferência e ponderação de modelos usada anteriormente para os modelos de ocupação simples para determinar a importância relativa das variáveis

preditivas de geofagia, medir a direção e magnitude do efeito preditivo, e estimar a probabilidade média de geofagia e detecção para cada espécie considerando todos os barreiros.

Para comparar as hipóteses de detoxificação da dieta e nutrição mineral para cada espécie, somamos o AIC_w das variáveis preditivas que apresentaram efeito positivo na probabilidade de geofagia. Testamos as predições de que espécie com mais folhas e sementes na dieta possuem maior probabilidade de consumir solo e selecionam os barreiros com base nas variáveis de detoxificação da dieta. Para isso, correlacionamos (*r* de Pearson) a porcentagem de sementes/folhas na dieta com a probabilidade de geofagia das espécies, e com o peso de evidência para suporte da hipótese de detoxificação (soma do AIC_w das variáveis preditivas da detoxificação).

RESULTADOS

Características dos Solos — Os barreiros diferem quanto à composição do solo. A concentração de todos os minerais, a % de argila, o CTC do solo e o CTC da argila apresentaram valores médios a altos (> 15 %) do coeficiente de variação (Tabela S1). Identificamos três minerais constituinte das argilas dos barreiros: illita, caulinita (ambos presentes em todos os barreiros) e esmectita (presente em nove dos 19 barreiros e testada como uma variável preditiva da geofagia).

Ocorrência das espécies nos barreiros — Obtivemos um total de 4063 registros de 65 espécies visitando os barreiros, 32 aves, 29 mamíferos, três répteis e um anfíbio (Tabela S4, Fig. S1). Quase todos os registros (92 %) foram das 27 espécies geófagas, totalizando 96 % do tempo de uso de barreiros pelos animais (Tabela S4). As juritis (*Leptotila* sp., 757 registros), o jacu-goela (656) e a anta (464) foram as espécies mais registradas considerando todos os barreiros. O queixada (202,6 min/dia), o jacu-goela (161,8), as juritis (161,6) e a anta (130,9) passaram mais tempo em média nos barreiros. As espécies com maior probabilidade de ocorrência nos barreiros foram o jacu-goela ($\psi = 0,94$; SE = 0,09), a anta ($\psi = 0,94$; SE = 0,01), o mutum ($\psi = 0,81$; SE = 0,09) e as juritis ($\psi = 0,73$; SE = 0,17; Tabela 1). Identificamos variáveis importantes para a ocorrência (que não características do solo), e a obstrução em frente à câmara teve uma relação negativa importante com a detecção de nove espécies (Tabela S4).

Geofagia nos barreiros — Confirmamos a geofagia através de fotos e observações para 27 espécies (15 aves, 11 mamíferos e um réptil), 21 destas consumindo solo em mais de um barreiro (Tabela 1). Encontramos um maior suporte à hipótese de detoxificação do que à hipótese de nutrição mineral para quatro espécies (Tabelas 1 e 2). Entretanto, apenas para o veado-mateiro encontramos uma boa evidência (uma relação positiva mais plausível do que um modelo “nulo”) para a detoxificação, com a probabilidade de geofagia nos barreiros sendo altamente relacionada com a porcentagem de argila no solo (soma do $AIC_w = 0,63$). A hipótese de nutrição foi mais plausível para 11 espécies, com boa evidência para cinco espécies: a geofagia foi relacionada com o ferro para o aracuã (soma do $AIC_w = 0,91$), com o zinco para o mutum (soma do $AIC_w = 0,12$) e pomba-galega (soma do $AIC_w = 0,4$), com o manganês para a juriti-azul (soma do $AIC_w = 0,56$), e com o ferro (soma do $AIC_w = 0,18$) e zinco (soma do $AIC_w = 0,33$) para a arara-azul. A nutrição foi mais plausível para o caititu, mas ambas as hipóteses apresentaram boa evidência, já que a probabilidade de geofagia foi relacionada ao manganês (soma do $AIC_w = 0,32$) e à presença de esmectita (soma do $AIC_w = 0,28$). Para seis espécies nenhuma das hipóteses foi mais plausível (Tabela 1), e não encontramos boa evidência em favor de nenhuma das variáveis preditivas testadas para 14 das 21 espécies (Tabela 2).

As correlações entre a porcentagem de folhas/sementes na dieta e a probabilidade de geofagia das espécies ($r = 0,3$; $P = 0,18$), e entre a porcentagem de folhas/sementes e o peso da evidência em favor da hipótese de detoxificação ($r = 0,35$; $P = 0,12$) não foram significativas (veja Tabela 1 para os dados).

TABELA 1. Espécies geófagas registradas em barreiros no Pantanal do Brasil. B – Número de barreiros com registro da espécie. Bg – Número de barreiros com geofagia registrada. Dieta – porcentagem de sementes/folhas na dieta. Probabilidade de ocorrência (ψ) e detecção (p) em barreiros estimadas por modelos de ocupação simples. Probabilidade de ocorrência nos barreiros (ψ), probabilidade de geofagia nos barreiros (R), probabilidade de detectar a espécie não consumindo solo (p1), probabilidade de detectar a espécie consumindo solo (p2), e probabilidade de corretamente identificar geofagia (δ) estimadas por modelos de ocupação multiestado. Suporte para a hipótese de detoxificação da dieta (Detox) ou de nutrição mineral baseada em inferência multimodelos. Erro padrão entre parênteses (SE).

Nome Comum	B	Bg	Dieta	Modelos Simples		Modelos Multiestado						
				ψ	p	ψ	R	p1	p2	δ	Detox	Nutrição
jacu-goela	18	18	30	0,94(0,09)	0,43(0,18)	0,94(1,84)	0,99(1,99)	0,05(NA)	0,51(0,57)	0,79(1,28)	0,23	0,23
jacutinga-de- garganta -azul	11	9	0	0,47(0,48)	0,2(0,005)	0,47(2,06)	0,99(NA)	0,49(2,4)	0,2(0,02)	0,84(0,05)	0,31	0,23
capivara	8	8	90	0,42(0,49)	0,26(0,02)	0,42(1,58)	0,99(NA)	0,49(2,49)	0,27(0,03)	0,92(0,03)	0,24	0,24
tapiti	2	2	100	0,15(0,02)	0,22(0,17)	0,1(0,07)	0,98(0,04)	0,49(NA)	0,19(0,05)	0,54(0,15)	0,31	0,08
juritis	14	12	70	0,73(0,17)	0,53(0,02)	0,74(0,1)	0,92(0,03)	0,09(0,05)	0,57(0,02)	0,67(0,03)	0,05	0,1
cujubi	12	11	0	0,63(0,48)	0,41(0,04)	0,62(0,49)	0,9(0,03)	0,03(0,03)	0,46(0,02)	0,83(0,03)	0,24	0,4
anta	18	16	100	0,94(0,01)	0,39(0,17)	0,94(0,05)	0,89(0,28)	0,23(0,12)	0,41(0,16)	0,73(0,03)	0,007	0,004
jurití-azul	9	8	80	0,47(0,16)	0,34(0,05)	0,48(0,12)	0,88(0,19)	0,06(0,008)	0,36(0,03)	0,87(0,03)	0,1	0,75
bugio-preto	8	7	60	0,55(0,37)	0,04(0,0005)	0,59(0,3)	0,85(0,22)	0,02(0,03)	0,04(0,01)	0,99(NA)	0,01	0,01
aracuã	12	11	50	0,63(0,04)	0,41(0,04)	0,78(0,46)	0,74(0,42)	0,009(0,01)	0,45(0,0001)	0,82(0,03)	0	0,92
veado-mateiro	10	7	100	0,54(0,27)	0,1(0,004)	0,56(0,32)	0,71(0,25)	0,05(0,03)	0,13(0,02)	0,84(0,13)	0,64	0,016
caititu	9	8	60	0,47(0,5)	0,16(0,004)	0,53(0,39)	0,72(0,21)	0,02(0,02)	0,18(0,02)	0,97(0,02)	0,36	0,45
iguana	7	6	80	0,36(0,49)	0,59(0,31)	0,36(0,44)	0,69(0,26)	0,38(0,35)	0,63(0,31)	0,64(0,05)	0,08	0,23

NA – parâmetro não pode ser estimado.

TABELA 1. Continuação.

Nome Comum	B	Bg	Dieta	Modelos Simples		Modelos Multiestado						
				ψ	p	ψ	R	$p1$	$p2$	δ	Detox	Nutrição
cutia	13	11	50	0,69(0,27)	0,22(0,13)	0,81(0,2)	0,69(0,1)	0,01(0,01)	0,27(0,2)	0,69(2,94)	0,17	0,16
veado-catingueiro	4	4	70	0,22(0,13)	0,42(0,28)	0,33(0,29)	0,63(0,16)	0,49(NA)	0,14(0,03)	0,94(0,05)	0,08	0,08
quati ?	6	3	0	0,32(0,27)	0,1(0,007)	0,33(0,29)	0,63(0,17)	0,08(0,05)	0,12(0,03)	0,65(0,14)	0,05	0,2
paca	5	3	80	0,35(0,18)	0,07(0,09)	0,28(0,11)	0,6(0,06)	0,08(0,04)	0,14(0,04)	0,69(0,12)	0,08	0,29
queixada	11	7	50	0,58(0,45)	0,19(0,11)	0,63(0,49)	0,59(0,08)	0,04(0,01)	0,34(0,03)	0,97(0,02)	0,12	0,42
arara-azul	4	4	0	0,27(0,08)	0,1(0,1)	0,77(1,2)	0,47(0,23)	NA	0,1(0,1)	0,96(NA)	0,05	0,58
pomba-galega	2	2	30	0,2(0,09)	0,16(0,24)	0,45(0,54)	0,4(0,3)	NA	0,17(0,23)	1(NA)	0,01	0,49
mutum	13	4	20	0,81(0,09)	0,07(0,04)	0,93(0,13)	0,32(0,15)	0,03(0,01)	0,12(0,03)	0,27(0,11)	0,02	0,21
papagaio-verdadeiro	1	1	50									
curica	1	1	0									
periquito-rei	1	1	60									
periquito-de-encontro-amarelo	1	1	40									
rolinha-picui	1	1	100									
rolinha-roxa	1	1	90									

NA – parâmetro não pode ser estimado.

? – geofagia em quatis ainda precisa ser comprovada

TABELA 2. Tamanho do efeito (betas) e precisão (erro padrão em parênteses) de variáveis preditivas sobre probabilidade da espécie consumir solo (*R*). Características do solo relacionadas à detoxificação da dieta (% de argila, CTC da argila, CTC do solo) ou à nutrição mineral (concentrações de Na, Fe, Ca, Mn, Zn, e K). Barras indicam a importância da variável (soma de AIC_w). Barras pretas indicam variáveis com modelos mais plausíveis do que o modelo “nulo”, barras cinzas caso contrário.

Espécies	% Argila	CTC Argila	CTC Solo	Esmectita	Na	Fe	Ca	Mn	Zn	K
Mamíferos										
bugio-preto	-0,1(1,8)	-0,06(0,8)	-1,3(13)	1421(43)	1,2(7,9)	-17,2(NA)	-21,7(NA)	-12,6(NA)	-45,1(NA)	-258(20005)
tapiti	0,1(NA)	10,2(NA)	0,2(43,5)	20,1(10)	1,9(NA)	-21,2(NA)	-0,009(43,5)	-30(NA)	-13,6(NA)	-0,4(NA)
paca	-0,7(3,8)	86,9(NA)	-0,1(3,9)	-0,7(1,9)	-2,2(9,1)	0,7(4,3)	0,5(3,4)	0,6(4,4)	-0,6(5,6)	0,2(3,2)
cutia	-0,4(3,4)	1(3,6)	0,5(3,1)	-28(21)	1,5(5,2)	-1,8(7,5)	0,3(4,7)	-1,3(3,9)	-1,4(5,8)	-0,05(3,2)
capivara	26,9(NA)	-1,4(NA)	54,4(NA)	3,5(10)	17,2(NA)	-2(NA)	3,8(NA)	-4,1(NA)	-174(1792)	78,1(NA)
veado-mateiro	5,2(20,1)	0,3(2,8)	2,9(14,8)	-32(30)	77,3(153,2)	-0,6(2,7)	-1,6(5,7)	-0,6(3,1)	-651(43,5)	2,2(4,8)

NA – parâmetro não pode ser estimado.

TABELA 2. Continuação.

Espécies	% Argila	CTC Argila	CTC Solo	Esmectita	Na	Fe	Ca	Mn	Zn	K
veado-catingueiro	-0,7(NA)	-0,5(NA)	-1(NA)	9,8(43)	-1,1(43,6)	-3,5(43,5)	-6,2(43,5)	-6,3(43,5)	-7,7(728,1)	0,07(43,5)
caititu	-1,2(3,9)	3,3(20,8)	-0,1(3,3)	40(43)	-0,08(4,1)	1,2(6,1)	-0,4(4,5)	3957(2487)	1,4(9,5)	-2,4(10,8)
queixada	-0,3(2,7)	0,3(2,6)	-0,2(2,6)	0,5(5,3)	-0,7(3,4)	1,3(5,4)	-0,5(3,9)	1,6(6,3)	2,3(10,8)	-0,1(3)
anta	-0,8(3,8)	-0,3(3,2)	-1,5(5,1)	24,9()	1,6(6,4)	-2,8(12,6)	-354,5()	-1(2,8)	-0,3(2,7)	-6,2(25,9)
quati	0,1(4,4)	-0,7(5)	-0,6(5,6)	-1,5(8,1)	0,8(7,2)	2323(1102)	-0,8(5,8)	3(17,5)	-0,06(6,4)	-578(7358)
Aves	% Argila	CTC Argila	CTC Solo	Esmectita	Na	Fe	Ca	Mn	Zn	K
cujubi	-0,7(4,5)	1(5,2)	0,3(4,7)	22(NA)	-0,8(4,7)	3,6(19,1)	0,2(4,7)	4,6(48,8)	3,8(19,6)	-0,8(4,2)
jacutinga-de-garganta-azul	2,8(NA)	2,4(NA)	7,6(NA)	4,5(10)	162(NA)	-1,6(NA)	2,6(NA)	-0,2(NA)	-0,09(NA)	9,6(NA)
jacu-goela	0,4(NA)	-0,07(NA)	0,3(NA)	2,7(NA)	-0,6(NA)	-0,5(NA)	0,09(NA)	0,02(NA)	-0,2(NA)	0,8(NA)

NA – parâmetro não pode ser estimado.

TABELA 2. Continuação.

Espécies	% Argila	CTC Argila	CTC Solo	Esmectita	Na	Fe	Ca	Mn	Zn	K
aracuã	0,8(6,8)	-0,4(2,2)	-1035(63)	-22(7)	-0,7(2,3)	558,9(NA)	-0,3(2,1)	0,1(2,1)	0,9(3,9)	-1(5,1)
mutum	0,9(3,8)	-1,2(3,7)	-0,7(3,4)	-26(NA)	-1,5(4,3)	0,8(3,3)	0,2(2,5)	1(3,1)	3,5(7,9)	0,5(2,5)
pomba-galega	-134,2(NA)	-544,7(NA)	-1088(NA)	4,4(NA)	-56,7(NA)	3650(NA)	-265,2(NA)	1,4(11,2)	479,4(NA)	-598(NA)
juriti-azul	34,8(28,1)	-1,8(12,9)	0,8(9)	-26(32)	0,7(7,6)	0,3(5,4)	0,09(3,9)	2787(205,2)	4,3(21)	16,9(52,7)
juritis	-2(9,4)	0,006(4,2)	-1,5(5,6)	-24(NA)	-0,5(5,2)	0,1(4,7)	-0,7(3,4)	-0,3(3,3)	0,3(5,5)	-0,04(4,5)
arara-azul	-132(NA)	142(NA)	-4081(530)	6,2(10)	-310,8(NA)	4,7(13,1)	-1302(NA)	1,9(5,2)	6,3(20)	-584(NA)
Réptil										
iguana	5,4(135,1)	-6,9(39,7)	0,03(6,1)	-66(NA)	0,02(4,5)	1,6(21,6)	-0,03(3,5)	19,6(100,6)	1,8(11,9)	17,7(51,4)

NA – parâmetro não pode ser estimado.

DISCUSSÃO

Por que consumir solo nos barreiros? — Testamos predições das duas hipóteses mais comuns para explicar a geofagia, detoxificação da dieta e nutrição mineral, para 21 espécies geofágicas. Não encontramos evidência geral de suporte à detoxificação considerando todas as espécies, já que não houve correlação entre a toxicidade da dieta (medida pela porcentagem de folhas e sementes na dieta) e a probabilidade de consumo de solo pelas espécies. Ainda, não houve correlação entre a toxicidade da dieta e a importância das variáveis de detoxificação para a seleção de barreiros pelas espécies. O veado-mateiro foi a única espécie com forte evidência para a detoxificação apenas, selecionando solo para consumo de acordo com maiores porcentagens de argila. O caititu selecionou barreiros em função da presença de esmectita nas argilas e também de acordo com a quantidade de manganês, indicando que ambas as hipóteses podem ser importantes e não excludentes.

A capacidade de detoxificação do solo depende não apenas da quantidade de argila, mas também de cátions trocáveis, alta área superficial e/ou de camadas intermediárias da estrutura, onde as moléculas de toxina penetram (Slamova *et al.* 2011). Existem muitas possíveis toxinas na dieta dos animais que podem ser alvo de neutralização pela ingestão de solo (Mithöfer & Boland 2012), e a estrutura das moléculas destas toxinas também é importante para sua atração e aprisionamento pela argila. Com isso, alguns tipos de argila podem ter maior capacidade de detoxificação para determinadas toxinas. Argilas de esmectitas, por exemplo, neutralizam 25 vezes mais do que micas e caulinitas por causa da estrutura de suas camadas intermediárias (Brightsmith *et al.* 2008). Medir a capacidade de neutralização diretamente usando uma toxina modelo, como feito por Gilardi *et al.* (1999) e Brightsmith *et al.* (2008) usando a quinina, parece ser uma melhor abordagem do que usar outras variáveis indicadoras de detoxificação. Contudo, a escolha das toxinas modelo a serem testadas deve corresponder àquelas presentes na dieta local das espécies. Infelizmente, ainda não há conhecimento suficiente das dietas das espécies ou da composição química das plantas para a maioria das regiões.

Encontramos forte evidência para a hipótese de nutrição mineral para cinco espécies, todas aves: juriti-azul (geofagia provavelmente relacionada à concentração de manganês), aracuã (ferro), mutum (zinco), pomba-galega (zinco) e arara-azul (zinco e ferro). De forma não esperada, nenhum destes minerais é um macromineral: elementos que são necessários para componentes estruturais ou balanço osmótico, sendo acumulados em grandes quantidades no organismo (Barboza, Parker, & Hume, 2009). O macromineral sódio é a mais citada razão para

a geofagia na literatura (Bravo et al., 2012; Holdø et al., 2002; Powell et al., 2009). Manganês, ferro e zinco são microminerais: elementos necessários em pequenas quantidades pelos organismos, embora possam ter funções de catálise em enzimas e hormônios envolvidos em várias rotas bioquímicas e tecidos (Barboza et al., 2009). Entre as funções atribuídas aos microminerais estão a defesa oxidativa (Mn), o transporte de oxigênio (Fe), a respiração (Fe), a expressão gênica (Zn) e a oxidação (Zn). A falta de microminerais resulta em diversos sintomas, como prejuízo na absorção de oxigênio para atividade física (Fe) e infertilidade (Zn). As plantas normalmente contém concentrações mais baixas de microminerais do que os animais e, quando altas concentrações são encontradas em plantas, são frequentemente de formas menos disponíveis destes elementos (Barboza et al., 2009). Microminerais também podem ser tóxicos se em altas concentrações (Droual *et al.* 1991), mas deficiências regionais destes elementos são provavelmente mais comuns do que em populações de animais selvagens (Barboza et al., 2009).

Não encontramos forte evidência para detoxificação ou nutrição mineral para 13 espécies. Embora para algumas destas tenhamos encontrado possíveis relações interessantes, para nenhuma houve mais evidência do que modelos sem nenhuma variável preditiva para a geofagia. Por exemplo, o bugio-preto e a anta apresentaram uma relação positiva apenas com a quantidade de sódio e a presença de esmectita. Para o queixada, o solo com mais zinco e manganês parece ser importante e, de maneira interessante, o manganês foi consistentemente importante para a geofagia de uma espécie similar, o caititu.

Como podemos avaliar melhor a geofagia? — A fraca evidência para a maioria das espécies e a falta de convergência ou falha nas estimativas de precisão (SE) para alguns casos, podem ser decorrentes da pequena amostra de barreiros ($n = 19$), da alta correlação entre algumas variáveis preditivas (e.g. Ca, K e CTC do solo; Tabela S5), ou da variação insuficiente de variáveis preditivas (e.g. coeficiente de variação < 30 para Na e Fe; Tabela S1). Além disso, não incluímos outros possivelmente importantes macrominerais (Mg, S, Cl e P) e microminerais (Cu, I, Se, Co) nas análises. Outras hipóteses para a geofagia não consideradas neste estudo também podem ser importantes. Por exemplo, uma abordagem interessante e diferente para a investigação da geofagia é descrever os componentes microbiológicos do solo consumido e medir seus efeitos nos animais (Mahaney & Krishnamani, 2003).

Algumas espécies, como o jacu-goela e a anta, foram registradas consumindo solo em quase todos os barreiros, e outras tiveram baixa variação na probabilidade de geofagia entre os

barreiros (Tabela 1). Para estes casos, seriam necessários mais locais amostrados, para uma maior variação das características do solo a fim de encontrar uma possível relação. Em 14 anos de pesquisa na RPPN, conhecemos apenas 25 barreiros, uma evidência de que são raros na região. Contudo, durante este estudo, testamos uma abordagem que pode ser promissora para aumentar o número de barreiros avaliados: criar barreiros. Colocamos uma armadilha fotográfica apontada para uma pequena área de baixada no terreno da floresta, mas ainda coberta pela camada superficial do solo. Após 11 dias de amostragem, obtivemos registros de várias espécies, mas nenhum indicativo de comportamento relacionado à geofagia. Então, cavamos um pequeno buraco, expondo uma camada do solo rica em argila (30-40 cm de profundidade) e amostramos novamente com a armadilha fotográfica por mais 17 dias. Dois dias após, jacus-goela, juritis e queixadas começaram a consumir o solo da escavação, e o registro destas espécies aumentou nos dias seguintes. O mais interessante foi que cutias, antas e veados-mateiros pareciam investigar o buraco, mas ignoraram o solo, sem registro fotográfico de geofagia nem incremento no número de registros destas espécies. Com a amostragem antes e depois de diversos “barreiros” criados (só serão barreiros se o solo passar a ser consumido) seria possível aumentar a variação das variáveis preditivas relacionadas tanto com a ocorrência das espécies quanto com a probabilidade de consumir solo. Esta abordagem também pode trazer pistas sobre o que os animais detectam para selecionar determinados tipos de solo, já que determinados macrominerais e argila podem ser percebidos pelo gosto ou cheiro (ver Lavelle *et al.* 2014 e referências citadas).

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos funcionários do Sesc Pantanal, em especial a Leopoldo G. Brandão, Waldir Valutki, Cristina Cuiabália e a todos os guardas-parque. A Fernanda Z. Teixeira, Diogo M. Gräbin, e Isadora B. Esperandio pelo auxílio nos trabalhos de campo. A Paulo de T.Z. Antas pela identificação de espécies de aves. A Andreas Kindel, Gonçalo Ferraz e Maria João V.C.R. Pereira pelos comentários em uma versão prévia do artigo. I.P. Coelho e J.C. Oliveira Junior receberam bolsa de doutorado da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal em Nível Superior (CAPES) e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2011/11905-9), respectivamente. L. F. B. Oliveira teve suporte do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

LITERATURA CITADA

- ANTAS, P. T. Z. 2004. Pantanal – Guia de Aves. Espécies da Reserva Particular do Patrimônio Natural do Sesc Pantanal. Sesc, Rio de Janeiro. 246p.
- Aguiar, L. M., Moro-Rios, R. F., Silvestre, T., Silva-Pereira, J. E., Bilski, D. R., Passos, F. C., Sekiama, M., Rocha, V. J. 2011. Diet of brown-nosed coatis and crab-eating raccoons from a mosaic landscape with exotic plantations in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46(3): 153-161.
- Ayotte, J. B., Parker, K. L., & Gillingham, M. P. 2008. Use of Natural Licks by Four Species of Ungulates in Northern British Columbia. *Journal of Mammalogy* 89(4):1041–1050.
- Baptista, S. L., Pinto, P. V., Conceic, M., Cruz, C., & Palmeirim, J. M. 2012. Geophagy by African ungulates : the case of the critically endangered giant sable antelope of Angola (*Hippotragus niger variani*). *Afr. J. Ecol.* 51: 139–146.
- Barboza, P. S., Parker, K. L., & Hume, I. D. 2009. Integrative wildlife nutrition. *Choice Reviews Online* (Vol. 47) <http://doi.org/10.5860/CHOICE.47-1419>.
- Blake, J. G., Mosquera, D., & Salvador, J. 2013. Use of mineral licks by mammals and birds in hunted and non-hunted areas of Yasuní National Park, Ecuador. *Animal Conservation* 16(4): 430–437.
- Bravo, A., Harms, K. E., & Emmons, L. H. 2012. Keystone resource (*Ficus*) chemistry explains lick visitation by frugivorous bats. *Journal of Mammalogy* 93(4): 1099–1109.
- Bravo, A., Harms, K. E., Stevens, R. D., & Emmons, L. H. 2008. Collpas: Activity Hotspots for Frugivorous Bats (*Phyllostomidae*) in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 40(2), 203–210.
- Brightsmith, D. J., Taylor, J., & Phillips, T. D. 2008. The Roles of Soil Characteristics and Toxin Adsorption in Avian Geophagy. *Biotropica* 40(6), 766–774.
- Diamond, J., Bishop, K. D., & Gilardi, J. D. 1999. Geophagy in New Guinea birds. *Ibis* 141: 181–193.
- Ghanem, S. J., Ruppert, H., Kunz, T. H., & Voigt, C. C. 2013. Frugivorous bats drink nutrient- and clay-enriched water in the Amazon rain forest: support for a dual function of mineral-lick visits. *Journal of Tropical Ecology* 29(01): 1–10.
- Giam, X., & Olden, J. D. 2016. Quantifying variable importance in a multimodel inference framework. *Methods in Ecology and Evolution* 7(4): 388–397.
- Gilardi, J. D., Duffey, S. S., Munn, C. A., & Tell, L. A. 1999. Biochemical functions of geophagy in parrots : detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology* 25(4): 897–922
- Hasenack H, Cordeiro JLP, Hofmann GS (2010) O Clima na Reserva Particular do Patrimônio Natural Sesc Pantanal. *Conhecendo o Pantanal Volume 5*. Sesc, Departamento Nacional, Rio de Janeiro
- Holdø, R. M., Dudley, J. P., & McDowell, L. R. 2002. Geophagy in the african elephant in relation to availability of dietary sodium. *Journal of Mammalogy* 83(3): 652-664.
- Houston, D. C., Elephants, A., & Farm, G. 2001. Soil consumption by Elephants might help to minimize the toxic effects of plant secondary compounds in forest browse. *Mammal Review* 31(3): 249–254.

- Klein, N., Fröhlich, F., & Krief, S. 2008. Geophagy: soil consumption enhances the bioactivities of plants eaten by chimpanzees. *Die Naturwissenschaften* 95(4): 325–31.
- Krishnamani, R., & Mahaney, W. 2000. Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Animal Behaviour* 59(5): 899–915.
- Lavelle, M. J., Phillips, G. E., Fischer, J. W., Burke, P. W., Seward, N. W., Stahl, R. S., ... VerCauteren, K. C. 2014. Mineral licks: motivational factors for visitation and accompanying disease risk at communal use sites of elk and deer. *Environmental Geochemistry and Health* 36: 1049–1061.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Hines, J.E. & Bailey, L.L. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Elsevier, San Diego, California.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Seamans, M. E., & Gutiérrez, R. J. 2009. Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology* 90(3): 823–835.
- Mahaney, W. C., & Krishnamani, R. 2003. Understanding geophagy in animals: Standard procedures for sampling soils. *Journal of Chemical Ecology* 29(7): 1503–1523.
- Mills, A. & Milewski, A. 2007. Geophagy and nutrient supplementation in the Ngorongoro Conservation Area, Tanzania, with particular reference to selenium, cobalt and molybdenum. *Journal of Zoology* 271(1): 110–118.
- Mincher, B. J., Ball, R. D., Houghton, T. P., Mionczynski, J., & Hnilicka, P. A. 2007. Some aspects of geophagia in Wyoming bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *European Journal of Wildlife Research* 54(2): 193–198.
- Mithöfer, A. & Boland, W. 2012. *Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects*. *Annual Review of Plant Biology* 63(1): 431–450.
- Montenegro, O. 2004. Natural licks as keystone resources for wildlife and people in amazonia. Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., MacKenzie, D. I., Seamans, M. E., & Gutiérrez, R. J. 2007. Occupancy estimation and modeling with multiple states and state uncertainty. *Ecology* 88(6): 1395–1400.
- Panichev, A. M., Trepet, S. a, Chekryzhov, I. Y., Loktionova, O. a, & Krupskaya, V. V. 2014. Causes of Geophagy by Ungulate Animals in the Caucasus Mountains. *Achievements in the Life Sciences* 1(8): 35–42.
- Powell, L. L., Powell, T. U., Powell, G. V. N., & Brightsmith, D. J. 2009. Parrots take it with a Grain of salt: Available sodium content may drive collpa (Clay Lick) selection in Southeastern Peru. *Biotropica* 41(3): 279–282.
- Reilly, C., & Henry, J. 2000. Geophagia: why do humans consume soil? *Nutrition Bulletin* 25(2): 141–144.
- Slamova, R., Trckova, M., Vondruskova, H., Zraly, Z., & Pavlik, I. 2011. Clay minerals in animal nutrition. *Applied Clay Science* 51(4): 395–398.
- Symes, C. T., Hughes, J. C., Mack, a. L., & Marsden, S. J. 2005. Geophagy in birds of Crater Mountain Wildlife Management Area, Papua New Guinea. *Journal of Zoology* 268(1): 87–96.

- Symonds, M. R. E., & Moussalli, A. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(1): 13–21.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percegui, S. E., & Powell, G. 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 25(03): 261-270.
- Williams, L. B., & Hillier, S. 2014. Kaolins and health: from first grade to first aid. *Elements* 10(3): 207–211.
- Wilson, M. J. 2003. Clay mineralogical and related characteristics of geophagic materials. *Journal of Chemical Ecology* 29(7): 1525–1547.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabelas S1, S2, S3, S4 e S5 disponíveis em arquivo .xlsx:

https://dl.dropboxusercontent.com/u/36985540/MatSuplementar_Artigo2.xlsx

Figura S1 disponível como álbum de fotos:

<https://picasaweb.google.com/100121487223262977743/FotosBarreirosETanquesRPPNSES CPantanal>

TABELA S1. Área de 19 barreiros no Pantanal do Brasil. Variáveis preditivas da ocorrência e geofagia de espécies nestes locais. P&C é o tempo médio (min por dia) que potenciais predadores e competidores (seis grupos de espécies) passam em cada barreiro. Concentrações dos minerais em mg/L. CTC da argila e do solo em cmolc/kg. CV – Coeficiente de variação.

TABELA S2. Modelos de ocupação simples para 21 espécies em 19 barreiros no Pantanal do Brasil. As variáveis preditivas da ocorrência (psi) são barreiros perto do rio, barreiros antigos, barreiros de fácil acesso e uso dos barreiros por potenciais competidores/predadores (P&C). A obstrução da câmera é variável preditiva da probabilidade de detecção (p).

TABELA S3. Modelos de ocupação multiestado para 21 espécies geófagas em 19 barreiros no Pantanal do Brasil. Variáveis preditivas para ocorrência (psi) são barreiros perto do rio, barreiros antigos e barreiros de fácil acesso. Variáveis preditivas para a geofagia são concentração de minerais (Na, Ca, Mn, Zn, Fe e K), % de argila, capacidade de troca catiônica do solo (CTC), capacidade de troca catiônica da argila (CTC Argila) e presença de

esmectita. A obstrução da câmara é variável preditiva da probabilidade de detecção de espécies não consumindo solo (p1) e consumindo solo (p2).

TABELA S4. Tamanho do efeito (betas) e precisão (erro padrão em parênteses) de variáveis preditivas (proximidade do rio, idade, acessibilidade e uso por competidores/predadores) sobre a probabilidade de ocorrência das espécies nos barreiros (ψ), e da obstrução da câmara sobre a detecção (p). Barras indicam a importância da variável (soma de AIC_w). Barras pretas indicam variáveis com modelos mais plausíveis do que o modelo “nulo”, barras cinzas caso contrário. Sinais positivos e negativos pretos indicam direção da relação de acordo com a hipótese biológica, cinza caso contrário. NA – parâmetro não pode ser estimado.

TABELA S5. Correlações (r de Pearson) entre as variáveis preditivas da ocorrência e geografia de espécies em barreiros. Valores significativos em negrito e células amarelas. P&C - tempo médio (min por dia) que potenciais predadores e competidores (seis grupos de espécies) passam em cada barreiro.

FIGURA S1. Fotografias das espécies em barreiros no Pantanal do Brasil, estação seca de 2012.

Artigo 3

ESTIMATIVAS DA ABUNDÂNCIA DO VEADO-CATINGUEIRO ANTES E DEPOIS DA CRIAÇÃO DE UMA RESERVA NO PANTANAL

*Comunicação curta seguindo formato do periódico *Oryx*

O uso da terra por atividades humanas apresenta diversos efeitos negativos sobre a riqueza e abundância de espécies, em escalas locais e global (Newbold et al., 2015). Essa perda de biodiversidade tem graves consequências sobre serviços ecossistêmicos dos quais dependemos (Isbell et al., 2011). A criação de áreas protegidas é uma das principais estratégias adotadas para se tentar diminuir a conversão de terras (Watson et al., 2014). Na maioria dos casos, áreas protegidas são criadas em regiões ainda pouco afetadas pelas atividades humanas, com intuito de “proteger” estas áreas ainda “intocadas”. Entretanto, apenas “proteger” áreas “intocadas” pode não ser suficiente para diminuir ou recuperar essa perda de riqueza e abundância das espécies, muito menos para garantir acesso a serviços ecossistêmicos às diversas populações humanas no planeta. Redefinir os tipos de uso da terra, sua intensidade e localização de acordo com seus impactos pode ser uma estratégia mais eficiente para esse objetivo. E também considerar regiões com um histórico recente de atividades humanas para a criação de áreas protegidas.

Na planície alagável do Pantanal, fronteira do Brasil, Bolívia e Paraguai, o regime de inundações fez com que poucas atividades humanas pudessem ser estabelecidas. Ainda hoje, essas são quase que restritas à pecuária extensiva, pesca e turismo (Swartz, 2000), embora a agricultura irrigada esteja se expandindo cada vez mais (Harris et al., 2005). De fato, cerca de 80 % da área do Pantanal do Brasil (com 140.000 km²) são fazendas de pecuária extensiva, onde mais de 40 % das áreas de florestas e savanas já foram convertidas em pastagens, muitas com espécies exóticas (Seidl et al., 2001; Padovani et al., 2004). Uma das maiores áreas protegidas desta planície é a Reserva Particular do Patrimônio Natural Sesc Pantanal (RPPN), criada em 1997, em uma região de antigas fazendas de pecuária com cerca de 107.000 ha. Com a exclusão do gado, a paisagem vem mudando consideravelmente (Oliveira et al., 2013), com presumíveis efeitos sobre a abundância de espécies. Em 15 anos de atividades na RPPN, temos a percepção de que as populações de espécies de áreas mais abertas (*e.g.* seriema, veado-

campeiro, lobo-guará, ema) declinaram, mas também de que houve grande aumento populacional de várias outras espécies mais generalistas ou associadas a ambientes florestais (e.g. onça-pintada, anta, queixada, veado-mateiro, veado-catingueiro).

Neste estudo, nosso objetivo é avaliar se houve crescimento populacional de uma destas espécies generalistas, o veado-catingueiro (*Mazama gouazoubira*), a partir de estimativas populacionais para os anos de 1992 e 2011. Para isso, avaliamos a relação da distribuição espacial da abundância da espécie com variáveis da paisagem a partir de dados obtidos com armadilhas fotográficas nos anos de 2010, 2011 e 2012. Projetamos as relações encontradas nos locais amostrados para toda a região da RPPN, usando mapas temáticos de 1992 e 2011. Estimamos a densidade média e utilizamos este valor para determinar o tamanho das populações nesses dois períodos.

A RPPN se situa entre os rios Cuiabá e São Lourenço (16°42'13" S, 56°14'55" W). Atualmente, ainda existem algumas áreas de pastagens exóticas e campos nativos, mas predominam na paisagem outras formações vegetais (Fig. 1): campo com murundum (cerrado, savana), áreas arbustivas, matas alagáveis (com alta dominância por cambarás, *Vochysia* sp., ou outras espécies tolerantes à água), tabocal (áreas dominadas por taquaras, *Guadua* sp., por vezes como sub-bosque de mata semidecidual), matas secas (dominadas por árvores decíduais ou semidecíduais) e matas sempre verdes. A temperatura média anual é de 26°C, e as chuvas se concentram entre novembro e março (1200 mm em média por ano; Hasenack et al. 2010). Normalmente, a estação da cheia ocorre de janeiro a abril, com a vazantes das águas acumuladas entre abril e junho e o período de seca entre junho e setembro (quando as chuvas são raras e o fogo é comum).

O veado-catingueiro ocorre em áreas de florestas e savanas da América do Sul, ao sul da Amazônia até o Uruguai e norte da Argentina, parecendo ter menor ocorrência em áreas de mata mais densa e campos (Black-Décima et al., 2010). É uma espécie normalmente abundante, com densidades chegando a 12 indivíduos/km² no Chaco Boliviano (Noss et al., 2006). Estimativas no Pantanal apontam para densidades de 3,7 indivíduos/km² (Schaller 1983), e de 0,39 (na planície alagável), 3,16 (floresta) e 3,82 indivíduos/km² (cerrado; Desbiez et al., 2010).

Para avaliar a relação da abundância de veados-catingueiros com a paisagem regional, consideramos 210 sítios amostrais, onde contamos o número de indivíduos desta espécie registrados em cada sítio e ocasião (dia) de amostragem e medimos a composição da paisagem. Instalamos uma armadilha fotográfica Reconyx PC90HO (Reconyx, Holmen, WI, USA) em

cada um dos sítios (Fig. 1), buscando representar diferentes categorias da paisagem (Artigo 1 desta Tese). As câmeras permaneceram ativas entre 11 e 25 dias consecutivos em cada sítio (≥ 20 dias em 85 % dos mesmos) durante as estações vazante/seca. Amostramos 112 sítios entre abril e setembro de 2010, 61 entre abril e outubro de 2011, e 37 entre julho e agosto de 2012. Cada armadilha foi instalada a uma altura entre 30-50 cm. Foram programadas para operar com alta sensibilidade do sensor, registrar três fotos (um segundo entre cada) após um disparo do sensor e usar 15 segundos de espera para rearme após um disparo. O sensor infravermelho da armadilha Reconyx PC90HO tem alcance de 21 m e ângulo de detecção de 40°. O flash infravermelho possui alcance entre 15 e 18 m (o que resulta em uma área de detecção triangular de 160 m² de dia e 82-118 m² de noite).

Avaliamos a composição da paisagem nos sítios amostrais em dois níveis de descrição e diferentes extensões (Artigo 1 desta Tese). A abundância do veado-catingueiro foi mais associada à proporção das classes de cobertura medidas em um mapa temático (ver Tabela S1 do Artigo 1 desta Tese), e por isso utilizamos apenas estas variáveis no presente estudo. Consideramos cada variável na extensão identificada como de maior importância (Artigo 1 desta Tese). Classificamos imagens do satélite Landsat 5 TM, obtidas no *U.S. Geological Survey* (USGS) *Earth Resources Observation and Science Center* (EROS), criando um mapa temático com oito classes para os anos de 2011 e 1992 (Fig. 1). A classe Pastagem inclui áreas de campos baixos (exótico ou nativo), solos expostos e edificações. As demais classes de vegetação são aquelas descritas anteriormente. Para distinguir as classes, utilizamos imagens de três datas em cada ano (auge da cheia, final da vazante e auge da seca), com o valor do índice de vegetação EVI (*Enhanced Vegetation Index*) para cada pixel de 30 x 30 m da região da RPPN, em um processo de classificação supervisionada com segmentação de imagem (Wegmann et al. 2016). Para a classificação, utilizamos o pacote *ILMSImage 2.4* (Kralisch et al. 2012) através do programa *QuantumGIS 2.14* (QGIS Development Team 2015). Para os 210 sítios amostrais do mapa de 2011, calculamos a porcentagem de cobertura de cada classe em 111 extensões diferentes (áreas circulares com raios de 60 a 10.050 m, em intervalos de 30, 90 ou 120 m) através do programa *Fragstats v4* (McGarigal et al. 2012). A menor extensão avaliada (1,17 ha) corresponde a uma área menor do que a área de vida desta espécie (17 a 77 ha; Peres, 2015) e a maior extensão foi de 31.726,5 ha.

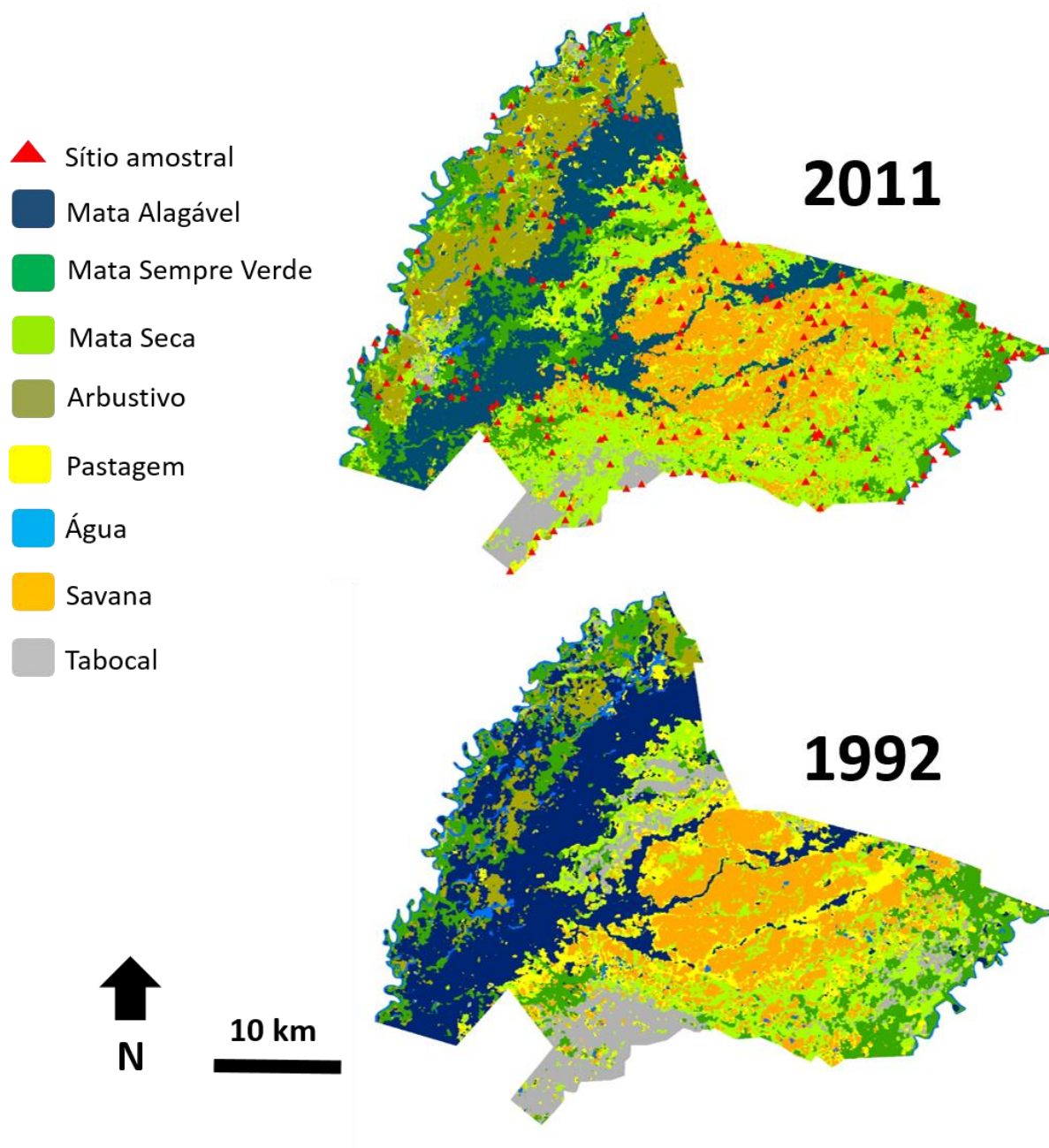


FIG. 1 Mapas temáticos para a RPPN Sesc Pantanal nos anos de 1992 e 2011. Sítios amostrais (n = 210) avaliados com armadilhas fotográficas entre 2010 e 2012.

Avaliamos a relação da abundância de veados-catingueiros com a proporção das classes de cobertura através de um modelo hierárquico que estima a densidade de populações não marcadas considerando emigração temporal e detecção imperfeita (Chandler et al. 2011). Com este modelo, podemos estimar o número de indivíduos que poderiam usar um sítio de armadilha fotográfica durante o período de amostragem (“superpopulação”), a densidade da população, a probabilidade de que um indivíduo esteja presente no sítio durante o período de amostragem (“disponibilidade”, o complemento de emigração temporal) e a probabilidade de detecção (Chandler et al. 2011). Trata-se de um modelo com três níveis hierárquicos: a superpopulação de um dado sítio amostral (M_i) é considerada uma realização de uma distribuição Poisson com média λ ; a porção desta superpopulação presente em um sítio amostral em uma dada ocasião de amostragem (N_{it}) é considerada uma realização de uma distribuição Binomial que depende de M_i e da probabilidade de cada membro desta superpopulação estar presente no sítio amostral durante uma ocasião (disponibilidade, ϕ); a contagem de indivíduos diferentes em um sítio amostral em uma dada ocasião (registros das armadilhas fotográficas em um dia, y_{it}) é resultado de uma Binomial condicional a N_{it} e à probabilidade de detecção de um indivíduo dado que ele esteja disponível na dada ocasião (p). Embora com este modelo o pressuposto de fechamento geográfico da população seja relaxado, ainda estamos assumindo populações fechadas demograficamente neste período de dois anos de amostragem, ou seja, considerando que a mortalidade e recrutamento que podem ter ocorrido neste período não tiveram um grande efeito no tamanho das populações das espécies avaliadas. Utilizamos este modelo através do pacote *unmarked v0.11-0* (função *gpcount*; Fiske & Chandler 2011) do programa R v3.3.1 (R Core Team 2016), que usa máxima verossimilhança como abordagem estatística. Dividimos o período de amostragem (25 dias) em 5 períodos primários (“estações”) de 5 ocasiões de amostragem (dias) cada. Padronizamos as variáveis preditivas por transformação z.

Comparamos modelos com diferentes combinações das variáveis preditivas da abundância (8 classes de cobertura) através de inferência multimodelos por AIC (Burnham & Anderson 2002). Mais de 150 modelos foram testados, incluindo um modelo “global” (com as 8 classes de cobertura) e um modelo “nulo”, (sem nenhuma covariável para abundância). O modelo com menor valor de AIC foi o que incluiu a proporção das classes Arbustivo (medida em uma extensão de 4410 m de raio), Tabocal (300 m), Mata Seca (450 m) e Savana (150 m) como variáveis preditivas da abundância de veados-catingueiros (Tabela 1).

TABELA 1 Parâmetros estimados para o modelo com menor AIC.

Variável	β	SE	z	P
Abundância				
Intercepto	-1,677	0,3596	-4,66	< 0,01
Arbustivo	-0,79	0,4799	-1,65	0,09
Mata Seca	0,492	0,1413	3,48	< 0,01
Savana	0,563	0,0948	5,94	< 0,01
Tabocal	-0,829	0,7819	-1,06	0,28
Disponibilidade				
Intercepto	0,772	1,044	0,739	0,46
Volume de água	-0,568	0,418	-1,359	0,174
Deteccão				
Intercepto	-2,42	0,318	-7,62	< 0,01

Calculamos a proporção de cada uma dessas classes, na definida extensão, para cada pixel dos mapas temáticos de 2011 e 1992 no programa ArcGIS (ESRI, 2011). No programa R v3.3.1 (R Core Team 2016), utilizamos o pacote *raster* (Hijmans, 2016) e a função *predict* do pacote *unmarked v0.11-0* (Fiske & Chandler 2011) para calcular o valor de abundância previsto para cada pixel considerando o modelo (Fig. 2). Estimamos a densidade média de veados-catingueiros para a RPPN em cada um dos anos multiplicando a abundância média (considerando todos os pixels do mapa) pela disponibilidade média (obtida para cada sítio amostral de armadilha fotográfica) e dividindo pela área efetivamente amostrada (o total das 210 áreas de deteção das armadilhas fotográficas). Da mesma forma, estimamos os limites de confiança da densidade, considerando a média dos limites inferiores e superiores para o conjunto de pixels de cada mapa. Multiplicando a densidade (indivíduos / km²) pela área total da RPPN (1070 km²), obtivemos estimativas do tamanho populacional para cada ano.

Estimamos que a população de veados-catingueiros na RPPN seja 3,5 vezes maior em 2011 do que em 1992 (Tabela 2). As áreas centrais da RPPN, onde predominam savanas e matas secas, apresentam as maiores densidades de veados-catingueiros (Fig. 2). A porção oeste da reserva é dominada por vegetação arbustiva e matas alagáveis de Cambará, com baixas densidades da espécie.

TABELA 2 Estimativas de densidade e tamanho populacional (com limites de confiança) para o veado-catingueiro na RPPN Sesc Pantanal, nos anos de 1992 e 2011.

	1992	2011
LCinf	0,53	3,84
Densidade	2,07	7,31
LCsup	10,27	16,41
LCinf	576	4109
População	2225	7823
LCsup	10989	17565

O pantanal é reconhecidamente uma região com grandes populações de diversas espécies. A pecuária extensiva, que existe na região há mais de 200 anos, é por vezes considerada uma atividade de baixo impacto na riqueza e abundância de espécies, sendo uma forma de uso da terra que permite associação com outras atividades (turismo) ou iniciativas de conservação (Hoogesteijn & Hoogesteijn, 2010). O grande incremento observado na população de veados-catingueiros, após a exclusão da pecuária na região da RPPN, pode indicar que as potenciais abundâncias no Pantanal sejam ainda maiores em áreas sem esta atividade. Considerar áreas com histórico recente de uso para criar áreas de proteção é a única opção em muitas regiões e pode ter um efeito importante na recuperação de populações.

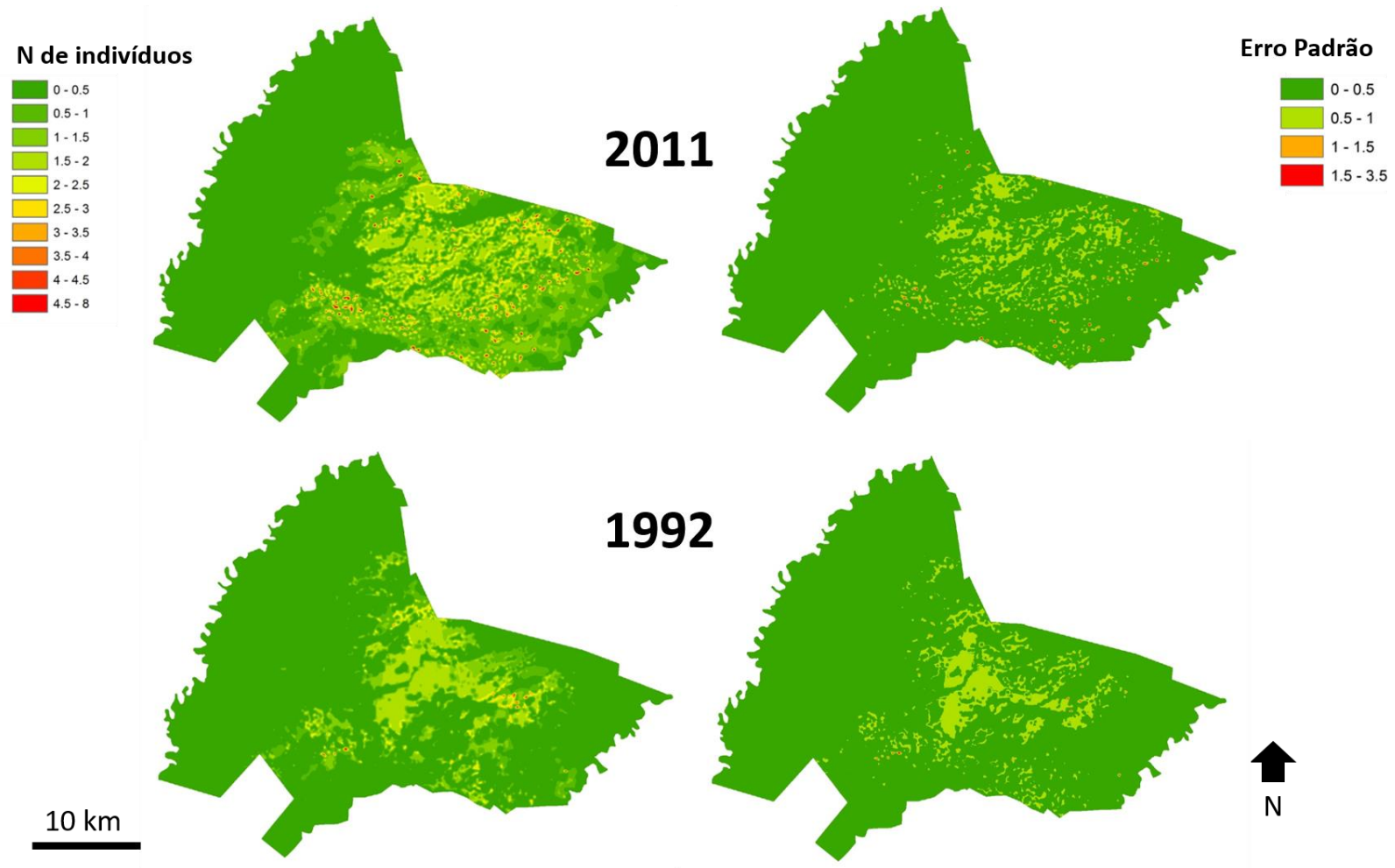


FIG. 2 Estimativas da distribuição da abundância de veados-catingueiros (esquerda) e do erro padrão da estimativa (direita) na RPPN Sesc Pantanal, para os anos de 1992 e 2011. A RPPN foi criada em 1997.

Referências

- BLACK-DÉCIMA ET AL. (2010) Brown Brocket Deer *Mazama gouazoubira* (Fischer 1814). In: Duarte, M.B. & González, S. (Eds) Neotropical Cervidology: Biology and Medicine of Latin American Deer. Jaboticabal, Brazil: Funep and Gland, Switzerland: IUCN. 393 pp.
- DESBIEZ, A.L.J., BODMER, R.E. & TOMAS, W.M. (2010) Mammalian densities in a neotropical wetland subject to extreme climatic events. *Biotropica*, 42: 372-378.
- ESRI (2011) ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- HARRIS, M.B., TOMAS, W.M., MOURÃO, G., SILVA, C.J., GUIMARÃES, E., SONODA, F., & FACHIM, E.. (2005). Safeguarding the Pantanal Wetlands: Threats and Conservation Initiatives. *Conservation Biology* 19(3): 714-720.
- HASENACK, H., CORDEIRO, J.L.P., HOFMANN, G.S. (2010) O Clima na Reserva Particular do Patrimônio Natural Sesc Pantanal. Conhecendo o Pantanal Volume 5. Sesc, Departamento Nacional, Rio de Janeiro
- HIJMANS, R.J. (2016) raster: Geographic Data Analysis and Modeling R package version 2.5-8. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hoogesteijn, A. & Hoogesteijn, R. (2010) Cattle ranching and biodiversity conservation as allies in south america's flooded savanas. *Great Plains Research* 20: 37-50.
- ISBELL, F. ET AL. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199–202.
- NEWBOLD, T. ET AL., (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45-50
- NOSS, A.J., SALIDAS, R.L.C. & CRESPO, J.A. (2006) Drive counts for grey brocket deer *Mazama gouazoubira* in the Bolivian Chaco. *Mammalia*, 70 (1/2): 64-69
- OLIVEIRA, L.F.B., CORDEIRO, J.L.P. & HASENACK, H. (2013) Padrões e tendências espaço-temporais na estrutura de uma paisagem antropizada no norte do Pantanal. In: Peres, C.A., Barlow, J., Gardner, T.A. & Vieira, I.C.G. (Org.). Conservação da Biodiversidade em Paisagens Antropizadas do Brasil. Editora UFPR, Curitiba p. 231-262.
- PADOVANI, C.R., CRUZ, M.L.L., PADOVANI, S.L.A.G. (2004) Desmatamento do Pantanal Brasileiro para o ano 2000. IV Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, Corumbá.
- PERES, P.H.F. (2015) Uso do espaço pelo veado-catingueiro (*Mazama gouazoubira*; Fisher, 1814): uma comparação entre colares GPS e DNA fecal. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Piracicaba. 10.11606/D.91.2015.tde-28092015-113818
- SCHALLER, G.B. (1983) Mammals and their biomass in a Brazilian ranch. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, 31: 1-36.
- SEIDL, A. F., SILVA J.S.V. & MORAES, A.S. (2001) Cattle ranching and deforestation in the Brazilian Pantanal. *Ecological economics* 36: 413-425.

- SWART, A.F. (2000) *The Pantanal: Understanding and preserving the world's largest wetland*. Paragon House. St. Paul, Minnesota.
- WATSON, J.E., DUDLEY, N., SEGAN, D.B. & HOCKINGS, M. (2014) The performance and potential of protected areas. *Nature* 515, 67–73

Considerações finais

Essa “tese” começou há tempos atrás, mas não tem aqui seu fim. Os resultados aqui apresentados são curiosidades um pouco menos mal resolvidas, e muitas outras novas.

No Artigo 1, ajudamos a desconstruir a ideia de que espécies com maior área de vida e massa selecionem a paisagem em níveis mais “elevados” e extensões mais amplas. Ao contrário do que poderíamos pensar, e do que muitos praticam sem justificativa (pelo menos operacional), níveis mais “baixos” do que classes de cobertura podem ser mais importantes para espécies de diferentes áreas de vida e tamanho. Da mesma forma, extensões de tamanho reduzido (bem menores do que a área de vida da espécie em questão) podem ser relevantes.

Uma maior variação de áreas de vida e massa (além de regiões de estudo) ainda é necessária para avaliar e rejeitar por completo esta ideia. Contudo, estudos multinível e multiescala são a única forma atual de tentar se aproximar o entendimento dos ótimos verdadeiros entre a descrição de uma paisagem e sua relação com a abundância de uma espécie. Como afirmam Miguet et al. (2016), a investigação sobre as escalas (e níveis) de descrição da paisagem de maior efeito sobre as respostas biológicas está em sua infância. Há muito o que se testar ainda (McGarigal et al. 2016). Por exemplo, a variação não só na extensão como no grão que define a escala de descrição de uma paisagem. Ainda, embora a composição pareça ser mais relevante (Fahrig 2003), considerar também a configuração da paisagem pode ser muito importante.

No Artigo 2, encontramos evidência de que a capacidade de detoxificação do solo é importante para a seleção de barreiros para duas espécies, o veado-mateiro e o caititu (que também seleciona barreiros em função da quantidade de manganês). Ao contrário do que a maioria dos estudos sobre geofagia sugerem, não encontramos relações entre o consumo de solo e o sódio, mas sim com os microminerais manganês, zinco e ferro, para algumas espécies. De fato, como sugerido no artigo, apenas um “experimento” mais amplo, com a criação de barreiros para um maior tamanho amostral pode nos aproximar melhor das respostas para o que as espécies procuram no barro.

Utilizando as relações entre a paisagem e a abundância de veados-catingueiros, no Artigo 3, estimamos a densidade dessa espécie em 2,07 indivíduos por km² para 1992, e em 7,31 indivíduos por km² para 2011. Confirmamos nossa ideia de que algumas espécies podem estar aumentando suas populações após a mudança da paisagem com o fim das atividades de

pecuária. Este foi um primeiro passo exploratório do método de análise. Como também temos dados de armadilhas fotográficas e da paisagem para a região de entorno da RPPN, nossa ideia foi usar esta abordagem para avaliar como se comportou a densidade de várias espécies ao longo do tempo (1984 a 2015), tanto dentro da RPPN, como nas áreas de entorno onde o uso da terra para pecuária ou pequenas propriedades rurais se manteve ao longo deste período. Supomos que espécies mais associadas a áreas abertas declinaram dentro da RPPN, mas não no seu redor, e que espécies generalistas ou mais associadas a ambientes florestais aumentaram sua densidade dentro da RPPN, mas não ao seu redor (Figura 1). Com isso, podemos ter um indicativo de qual é a contribuição (em termos de abundância de algumas espécies) da criação de um reserva como a RPPN em uma região do nordeste do Pantanal.

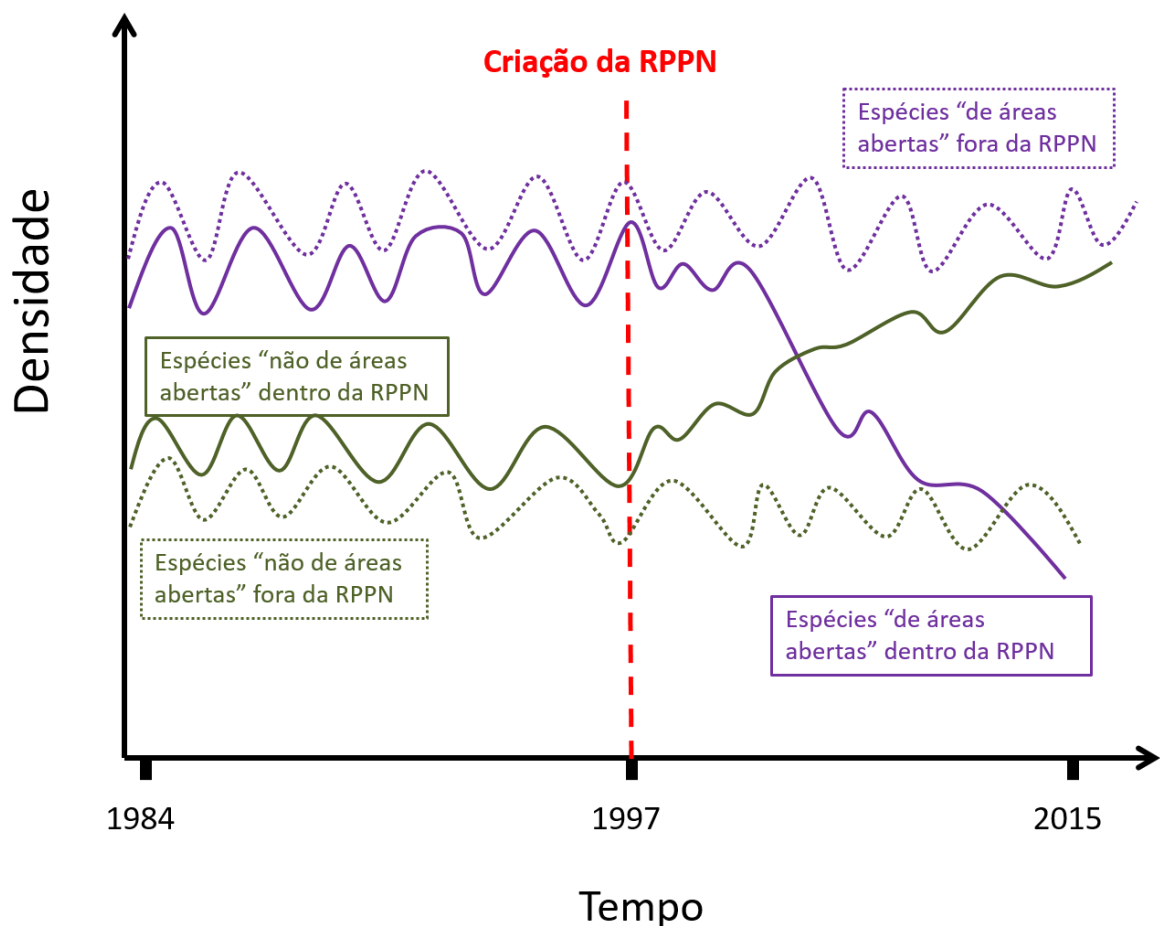


Figura 1. Hipóteses sobre a variação na densidade de espécies associadas a áreas abertas ou não, dada a mudança da paisagem no nordeste do Pantanal de 1984 a 2015.

Referências bibliográficas

- Brandão L.G., Antas P.T.Z., Oliveira L.F.B., Pádua M.T.J., Pereira N.C. & Valutky W.W. (2008) Plano de Manejo da Reserva Particular do Patrimônio Natural do SESC Pantanal. SESC, Depto Nacional, Rio de Janeiro.
- Castro N.L. & Góes M. (2007) O homem que desafiou o diabo. <http://www.br.warnerbros.com/ohomemquedesafiouodiabo/>
<https://www.youtube.com/watch?v=XTx4rDJTI1s>
- Fahrig L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig L. (2005) When is a landscape perspective importante? In: Wiens JA, Moss MR (eds) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge University Press
- Kéry M, Royle JA (2016) *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS*. 1st Edition. Academic Press & Elsevier
- McGarigal K, Wan HY, Zeller KA, Timm BC, Cushman SA (2016) Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecol* 31: 1161-1175
- Martin, R.M. (2000) *Scientific thinking*. Broadview Press. Canada.
- Miguet P, Jackson HB, Jackson ND, Martin AE, Fahrig L (2016) What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecol* 31:1177–1194
- O’Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer, New York
- Oliveira, L.F.B., Cordeiro, J.L.P. & Hasenack, H. (2013) Padrões e tendências espaço-temporais na estrutura de uma paisagem antropizada no norte do Pantanal. In: Peres, C.A., Barlow, J., Gardner, T.A. & Vieira, I.C.G. (Org.). *Conservação da Biodiversidade em Paisagens Antropizadas do Brasil*. Editora UFPR, Curitiba p. 231-262.
- Sollmann R., Mohamed A., Samejima H., Wilting A. (2013) Risky business or simple solution? Relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation* 159: 405-412.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Fründ J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Sodhi N, Steffan-Dewenter I, Thies C, van der Putten WH, Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x