



INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

DÊNIS ALÉSSIO SANA

GRANDES FELINOS NUMA PAISAGEM EM MUDANÇA: ECOLOGIA E
GENÉTICA NO ALTO RIO PARANÁ, MATA ATLÂNTICA, BRASIL

PORTO ALEGRE

2022

DÊNIS ALÉSSIO SANA

GRANDES FELINOS NUMA PAISAGEM EM MUDANÇA: ECOLOGIA E
GENÉTICA NO ALTO RIO PARANÁ, MATA ATLÂNTICA, BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal,
Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal

Área de concentração: Biologia e Comportamento Animal – Ecologia Animal

Orientador: Prof. Dr. Thales Renato Ochotorena de Freitas
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Coorientador: Prof. Dr. Eduardo Eizirik,
Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

PORTO ALEGRE

2022

DÊNIS ALÉSSIO SANA

GRANDES FELINOS NUMA PAISAGEM EM MUDANÇA: ECOLOGIA E
GENÉTICA NO ALTO RIO PARANÁ, MATA ATLÂNTICA, BRASIL

BANCA EXAMINADORA

Dra. Flávia Pereira Tirelli

PPGBAN - UFRGS

Dra. Tatiane Campos Trigo

Museu de Ciências Naturais – SEMA/RS

Dr. Márcio Borges Martins

PPGBAN - UFRGS

Aprovado em _____ de _____ de _____.

Agradecimentos

À minha família pelo apoio de sempre. Aos sobrinhos pelas alegrias.

Aos coautores que contribuíram para a realização dos artigos aqui apresentados, da coleta de dados às análises e revisões, especialmente à Caroline Sartor, Diego Dalmolin e Maria João Ramos Pereira, pelo inestimável auxílio.

À Maria João, que além de coautora, abriu as portas do BiMaLab (Laboratório de Evolução, Sistemática e Ecologia de Aves e Mamíferos), meu laboratório adotivo no departamento de Zoologia.

Ao Fernando Lima e Laury Cullen, pela parceria no Alto Paraná. Também ao Fernando por ter cedido dados próprios para um artigo.

À banca de acompanhamento: Murilo Guimarães e Maria João Ramos Pereira; à banca de qualificação: André L. Lusa, Flávia P. Tirelli e Rogério C. de Paula; e a banca de defesa do doutorado: Flávia P. Tirelli, Tatiane C. Trigo e Márcio B. Martins pela disponibilidade e sugestões.

Aos amigos André, Caroline, Diego, Flávia, Maria João e Murilo pelas sugestões e auxílio nas análises de dados. E à Taís Guimarães pela ajuda com ArcGis.

Aos amigos e colegas dos laboratórios de genética e do BiMaLab, com quem convivi enquanto possível.

Aos professores, pelos ensinamentos e pela resistência, mantendo a universidade pública como local de conhecimento e ciência, apesar de todo ataque sofrido pela estupidez e corte de verbas, de um governo que trabalha em prol da ignorância.

Ao orientador Thales R. O. de Freitas e coorientador Eduardo Eizirik pela disponibilidade, auxílio e todo apoio nos laboratórios de genética da Universidade Federal do Rio grande do Sul (UFRGS) e Pontifícia Universidade Católica (PUC-RS).

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UFRGS por todo apoio.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, pela bolsa de doutorado.

À Companhia Energética de São Paulo – CESP, pelo aporte financeiro nos trabalhos com grandes felinos no Alto Rio Paraná.

Ao Instituto de Meio Ambiente do Mato Grosso do Sul (IMASUL), pelo apoio no Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema.

Ao Instituto Pró-Carnívoros e aos amigos Rose e Ronaldo Morato, pela oportunidade de trabalhar no Alto Rio Paraná. Aos vários parceiros de campo, biólogos, veterinários e mateiros com quem tive o prazer de trabalhar por 12 anos nas várzeas Rio Paraná. Em especial Carlos Platero, conhecedor dos bichos e companheiro nas capturas das onças.

Ao saudoso pesquisador Peter G. Crawshaw Jr (*in memorian*), pioneiro nas pesquisas com grandes felinos no Brasil, inclusive nos trabalhos no Alto Rio Paraná, tendo me convidado para lá trabalhar. A quem devo muito e que infelizmente nos deixou em abril de 2021, em virtude da covid-19.

Enfim, todos que de alguma forma auxiliaram nesta trajetória considerem meus agradecimentos, mesmo os que aqui não são citados.

Sumário

Resumo e palavras-chave.....	7
Abstract and keywords.....	9
Estrutura da tese.....	11
Capítulo I.....	13
Introdução geral	
Capítulo II.....	21
Medium and large size mammal beta diversity in an anthropogenic landscape mosaic in the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion	
Capítulo III.....	55
A tale of coexistence: big cats and their prey in the Upper Paraná River, Brazil	
Capítulo IV.....	99
Genetic diversity and population structure of sympatric top predators: jaguars (<i>Panthera onca</i>) and pumas (<i>Puma concolor</i>) in a transformed landscape in Upper Paraná River - Atlantic Forest, Brazil	
Capítulo V.....	141
Conclusões gerais	

Resumo

Esta tese teve como objetivo identificar padrões ecológicos e genéticos da onça-pintada (*Panthera onca*) e da onça-parda (*Puma concolor*) que favorecem a ocorrência destas espécies em simpatria, de forma a contribuir para a manutenção de suas populações no Alto Rio Paraná, dentro da ecorregião Floresta Atlântica do Alto Paraná, Brasil. No estudo da comunidade de mamíferos, incluindo-se os grandes felinos, foi avaliada a beta-diversidade considerando os elementos da paisagem no Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema, Mato Grosso do Sul e no Pontal do Paranapanema, São Paulo. O segundo estudo abordou interações interespecíficas das populações de predadores e presas no Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema, com análises de atividade e modelos de ocupação de coocorrência. Estes dois trabalhos basearam-se em dados de armadilhamento fotográfico. Um terceiro estudo utilizando amostras biológicas das duas espécies de predadores do Alto Rio Paraná abordou a diversidade e estrutura genética comparativamente. No primeiro estudo, a várzea, mais associada ao Parque do Ivinhema, foi o principal elemento da paisagem correlacionado tanto com a beta-diversidade taxonômica quanto funcional e seu componente de substituição de espécies, ressaltando a importância deste hábitat para a manutenção da biodiversidade na região. A floresta também desempenha importante papel, estando correlacionada com a diversidade funcional. Os fragmentos florestais na região do Pontal possibilitam a presença de predadores e presas em área transformada pela agropecuária. No segundo estudo não foi encontrado um efeito evidente de dominância dos predadores afetando a detecção ou a ocorrência das presas nos modelos de coocorrência. Além disso, não foi encontrada uma relação direta entre a atividade dos predadores e a de suas presas preferenciais. Resultados encontrados possivelmente pelo “trade-off” entre perseguição e fuga. Também não foi identificada segregação temporal entre os grandes felinos que

apresentaram alta sobreposição de atividade, não existindo evidência de dominância espacial da onça-pintada sobre a onça-parda. Contudo, existe evidência de segregação espaço-temporal fina, evitando encontros entre predadores, ou seja, onça-pintada e onça-parda, embora utilizando os mesmo locais e semelhantes horários do dia, não ocorrem no mesmo local ao mesmo tempo. A falta de segregação nas análises de coocorrência pode ter relação com a escala avaliada ou com a concentração de fauna no Parque do Ivinhema, já que o entorno fora da várzea, está transformado em pastagem e lavoura. Portanto o Parque do Ivinhema é de extrema importância para a manutenção de toda a comunidade de mamíferos de médio e grande porte, incluindo os grandes felinos e suas presas. Finalmente, e conforme o esperado, a população de onça-parda encontra-se em melhores condições genéticas de conservação que a onça-pintada na área do Alto Rio Paraná, mostrando uma maior diversidade genética, maior população efetiva e sem indicação de isolamento, devido provavelmente à sua resiliência ecológica, ocupando áreas mais degradadas do que a onça-pintada e possibilitando maior fluxo gênico entre as áreas amostradas. Reiteramos que as alterações de origem antrópica na paisagem afetaram a população local da onça-pintada, mas poderão afetar também a onça-parda de forma menos conspícua e em longo prazo. Esta tese reforça a importância da várzea para a diversidade de mamíferos. A ampliação na proteção deste habitat, além da restauração da paisagem, reconectando áreas mais preservadas como as unidades de conservação da região, é primordial para a manutenção dos grandes felinos e suas presas ao longo do tempo no Alto Rio Paraná.

Palavras-chave: beta-diversidade, diversidade genética, estrutura genética, Mammalia, Mata Atlântica, modelo de coocorrência, *Panthera onca*, padrão de atividade, *Puma concolor*.

Abstract

This thesis aimed to identify ecological and genetic patterns of the jaguar (*Panthera onca*) and the puma (*Puma concolor*), which support the occurrence of both species, to contribute to the maintenance of their populations in the Upper Paraná River, within the Upper Parana Atlantic Forest ecoregion, Brazil. In the study of the mammal community, including the big cats, beta diversity was evaluated considering the landscape elements in the Várzeas do Rio Ivinhema State Park, Mato Grosso do Sul and in Pontal do Paranapanema, São Paulo. The second study addressed interspecific interactions between predator and prey populations in the Várzeas do Rio Ivinhema State Park, conducting activity analyses and co-occurrence occupation models. These two studies were based on camera trapping data. A third study, using biological samples of the two predator species from the Upper Paraná River, evaluated the diversity and genetic structure of the two big cats comparatively. In the first study, the floodplain, most associated with Ivinhema Park, was the main landscape element correlated with both taxonomic and functional beta diversity and the species turnover component, highlighting the importance of this habitat for the maintenance of the biodiversity in the region. Forests also play an important role, correlating with functional diversity. Forest fragments in the Pontal region enable the presence of predators and prey in an area severely transformed by agriculture. In the second study, co-occurrence models were developed, and no evident predator dominance effect affecting the detection or occurrence of prey was found. In addition, no direct relationship was found between predator and prey activity, possibly due to a trade-off between chase and escape. There was also no temporal segregation between the big cats, revealed by high activity overlap, also with no evidence of spatial dominance of the jaguar over the puma. However, there is evidence of fine spatio-temporal segregation, preventing encounters

between predators, i.e., jaguar and puma, although using the same sites and being active at similar time do not occur in the same place at the same time. The non-detection of segregation in the co-occurrence analyses may be related to the spatial scale evaluated or to a pattern of fauna concentration in Parque do Ivinhema, as the areas surrounding the floodplain are modified into pasture and farming. Therefore, Ivinhema Park is extremely important for the maintenance of the entire community of medium and large mammals, including the large predators and their prey. Finally, and as expected, the puma population is in better genetic conservation condition than that of the jaguar in the Upper Paraná River area, showing higher genetic diversity, greater effective population size and no indication of isolation, probably due to greater ecological resilience, occupying more degraded areas than the jaguar and enabling increased gene flow between the sampled areas. We reiterate that anthropogenic changes in the landscape affected the local population of the jaguar, but may also affect the puma more silently and in the long-run. This thesis reinforces the importance of the floodplain for the diversity of mammals. Expanding the protection of the floodplain and restoring the landscape, reconnecting more preserved areas with the region's conservation units, is essential for the maintenance of big cats and their prey over time in the Upper Paraná River.

Keywords: activity patterns, Atlantic Forest, beta-diversity, co-occurrence model, genetic diversity, genetic structure, Mammalia, *Panthera onca*, *Puma concolor*

Estrutura da Tese

Esta tese encontra-se organizada em cinco capítulos: uma introdução geral, três capítulos no formato de artigos científicos e um capítulo final de conclusões gerais. Os artigos encontram-se formatados de acordo com as regras dos periódicos respectivos a que foram ou serão submetidos; para facilitar a leitura, figuras e tabelas são apresentadas ao longo dos textos. Algumas opções de apresentação de diferentes seções foram mantidas iguais entre capítulos, em respeito à consistência do documento da tese como um todo.



Onça-pintada (*Panthera onca*), Alto Rio Paraná. Autoria: Dênis A. Sana

Capítulo I

Introdução Geral

Os dois maiores felinos (Felidae; Carnivora) das Américas, a onça-pintada (*Panthera onca*) e a onça-parda (*Puma concolor*) têm larga distribuição no continente, sendo simpátricos ainda em muitos locais, apesar da degradação ambiental e do conflito com o ser humano. Globalmente, a onça-pintada está na categoria de quase ameaçada (NT) (Quigley 2017) na lista vermelha da IUCN, enquanto que a onça-parda consta como menos preocupante (LC) (Nielsen et al. 2015). No Brasil as duas espécies estão classificadas como vulneráveis (VU), porém a onça-pintada está em perigo (EN) no Cerrado e criticamente ameaçada (CR) na Caatinga e na Mata Atlântica, enquanto que a onça-parda está em perigo (EN) na Caatinga, pela avaliação do ICMBio/MMA (2018) seguindo os critérios da IUCN.

A distribuição geográfica da onça-parda, estendendo-se de sul a norte no continente americano a torna o mamífero terrestre com a maior extensão em distribuição nas Américas, enquanto que a onça-pintada, com uma distribuição original um pouco mais restrita, dos Estados Unidos à Argentina, já teve sua área reduzida em cerca de 50% (Sanderson et al. 2002). Áreas extensas mantendo ainda suas características prístinas, como na Amazônia e no Pantanal, resguardam ainda grandes populações destes felinos. Porém, no restante do Brasil onde a degradação ambiental foi ou é grande, como na Caatinga, no Cerrado e na Mata Atlântica, muitas populações estão ameaçadas, em declínio, ou extintas (ICMBio/MMA, 2018).

A Mata Atlântica, apresenta apenas 28% de remanescente de cobertura florestal (Rezende et al. 2018), e encontra-se altamente fragmentada. De fato, cerca de 80% dos fragmentos deste domínio têm tamanho menor do que 50 ha (Ribeiro et al. 2009). Esta

realidade já não comporta populações destes dois grandes predadores na maior parte do bioma, pois necessitam de amplas áreas de vida e alta disponibilidade de presas (Sunquist & Sunquist 2002). Com efeito, muitos outros mamíferos de médio e grande porte se encontram em situação semelhante (Bogoni et al. 2018). Na ecorregião Florestas do Alto Paraná a situação é ainda mais preocupante: apenas 2,7% da área original persiste em território brasileiro, estando a maior parte em unidades de conservação (Di Bitetti et al. 2003). O enchimento do reservatório da hidrelétrica de Porto Primavera (1998 e 2001) suprimiu ainda uma área de 2.250 km² no Alto Rio Paraná, sendo grande parte de várzea ainda preservada. Apesar disso, a ecorregião inteira estendendo-se até o Paraguai e Argentina abriga mais da metade da população de onças-pintadas de toda a Mata Atlântica, estimada entre 150 e 300 indivíduos (Paviolo et al. 2016). Da mesma forma, esta região é de grande importância para a onça-parda, onde ocorre com frequência e parece existir uma maior disponibilidade de habitat adequado, quando em comparação com a onça-pintada. Efetivamente, enquanto a onça-pintada é dependente de florestas e várzeas contínuas (Cullen et al. 2013; Sana 2013) a onça-parda, aparentemente mais resiliente às modificações ambientais, ocupa também ambientes sub-ótimos e paisagens mais degradadas (De Angelo et al. 2011a).

O avanço das pesquisas com carnívoros, principalmente na região Neotropical, tem trazido muitas informações para a conservação destas espécies. O conhecimento sobre a onça-pintada evoluiu muito no Brasil, porém mesmo sendo mais comum do que esta, a onça-parda comparativamente é ainda pouco estudada, ao contrário do que acontece na América do Norte em decorrência de ser o maior felino presente na maior parte desta região (LaBarge et al. 2022). Além disso, trabalhos realizados com as duas espécies em áreas de simpatria são ainda mais escassos.

Por 12 anos dediquei-me aos estudos destas espécies de predadores na ecorregião Florestas do Alto Paraná, mais especificamente no Alto Rio Paraná, nas divisas dos estados de Mato Grosso do Sul, São Paulo e Paraná, porção norte da ecorregião. Os trabalhos foram realizados ao abrigo do Instituto Pró-Carnívoros – IPC, com financiamento da Companhia Energética de São Paulo – CESP, como medida compensatória pelo enchimento da Usina Hidrelétrica (UHE) de Porto Primavera (Sérgio Motta) de responsabilidade desta empresa. Porém, foram estabelecidas colaborações com diversos pesquisadores e instituições para a pesquisa e conservação destas espécies de grandes felinos, em nível regional e global. Inúmeras publicações e teses foram geradas destas parcerias, sendo a maioria com a onça-pintada (e.g. Cullen 2006, Haag 2009, Haag et al. 2010, De Ângelo et al. 2011 b, Sana 2013, Matte et al. 2013, Paviolo et al. 2016). Naturalistas e cientistas, como Carolus Linnaeus (1707-1778), há séculos se interessam pela distribuição das espécies no espaço e no tempo, avaliando questões geográficas, ecológicas e evolutivas, do planeta e das espécies. No meu mestrado estudei aspectos ecológicos de preferência de habitat e efeito de alteração ambiental na distribuição das onças-pintadas no Alto Rio Paraná. Nesta tese de doutorado dou continuidade aos trabalhos na região, mas enfoco comparativamente as duas espécies de predadores. Mesmo sendo importantes os trabalhos de meta-análise, identificando padrões das espécies em grandes áreas ou toda a distribuição de uma espécie, aspectos locais devem ser investigados, pois pode haver particularidades distintas e importantes para a conservação local e regional destas espécies. Por exemplo, ambientes abertos de várzea na Mata Atlântica do Alto Paraná são tão importantes quanto ambientes florestais para a conservação da onça-pintada (Cullen et al. 2012; Sana 2013). Atualmente, tanto o conhecimento dos fatores que permitem a ocorrência

das espécies, quanto dos que as levam ao declínio populacional e extinção são cada vez mais importantes para as ações de conservação das espécies (e.g. ICMBio/MMA 2018).

Esta tese está estruturada em cinco capítulos principais: uma introdução geral, três capítulos em formato de artigo científico e uma conclusão geral. O segundo e o terceiro capítulos da tese são artigos que retratam abordagens ecológicas, a partir de dados obtidos com armadilhas fotográficas, em escala local e regional. No capítulo dois os grandes felinos estão inseridos em uma análise da comunidade de mamíferos, com predadores e presas de médio e grande porte. A beta-diversidade taxonômica e funcional é relacionada com a cobertura e uso do solo. Nesse trabalho foi avaliado se os ambientes distintos e os níveis de degradação das parcelas escolhidas afetam a beta-diversidade, identificando seus componentes de substituição ou aninhamento. Tal conhecimento é crucial, já que mudanças ambientais podem resultar na remoção de espécies pouco adaptadas ao novo ambiente, permitindo a colonização por espécies melhor adaptadas (Mouillot 2013). Entender estas alterações, portanto, é importante para o planejamento da conservação de áreas e das espécies.

Vários mecanismos permitem a coexistência de espécies de predadores de topo (Carnivora) e a sua manutenção frente à degradação ambiental é um importante componente da conservação e seu planejamento, visto o papel que estas espécies desempenham nos ecossistemas (Terborgh & Estes 2010). Portanto, no terceiro capítulo as relações interespecíficas entre predadores e entre predadores e suas presas são avaliadas a partir da análise populacional espacial de coocorrência, além da análise temporal e espaciotemporal.

No quarto capítulo são avaliadas a variabilidade genética e a estrutura espacial das populações de grandes felinos, com base em amostras coletadas das duas espécies na região do Alto Rio Paraná. Nas análises da onça-pintada são utilizados dados gerados

anteriormente para a espécie (Haag et al. 2010), porém com enfoque mais restrito, limitado às três áreas principais de coleta do Alto Rio Paraná: a área de influência do reservatório da UHE Porto Primavera e os parques estaduais do Morro do Diabo em São Paulo e das Várzeas do Rio Ivinhema no Mato Grosso do Sul. Neste trabalho são gerados os dados para a onça-parda, possibilitando comparações interespecíficas das características genéticas destas espécies.

Portanto, os resultados obtidos nesta tese permitem identificar padrões ou particularidades das espécies de grandes felinos, que poderão auxiliar na manutenção de suas populações no Alto Rio Paraná, avaliando-se efeitos genéticos e ecológicos locais, interações intra e interespecíficas, além de aspectos da paisagem.

Referências

- Bogoni, J.A., Pires, J.S.R., Graipel, M.E., Peroni, N., Peres, C.A. (2018). Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammal fauna? *PLoS ONE* 13, e0204515.
- Cullen, Jr. L. (2006). Jaguars as landscape detectives for the conservation of Atlantic Forests in Brazil. *PhD thesis*, University of Kent, Canterbury, UK.
- Cullen, L., Sana, D.A., Lima, F., de Abreu, K.C., & Uezu, A. (2013). Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia* 30(4) 379–387.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Di Bitetti, M. (2011) a. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* 17(3) 422–436.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Rode, D., Cullen, L., Sana, D. A., de Abreu, K. C., da Silva, M. X., Bertrand, A. Haag, T., Lima, F., Rinaldi, A.R., Fernández, S., Ramírez, F.,

- Velázquez, M., Corio, C., Hasson, E. and Di Bitetti, M. (2011) b. Participatory networks for large-scale monitoring of large carnivores: pumas and jaguars of the Upper Parana Atlantic Forest. *Fauna & Flora International Oryx* 45(4) 534–545.
- Di Bitetti, M.S., Placci, G., Dietz, L.A. (2003). A Biodiversity Vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion: Designing a Biodiversity Conservation Landscape and Setting Priorities for Conservation Action. World Wildlife Fund, Washington D.C.
- Haag T. (2009). Genética da Conservação e Ecologia Molecular de onças-pintadas (*Panthera onca*, Felidae). *PhD Thesis*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, BR.
- Haag, T., Santos, A.S., Sana, D.A., Morato, R.G., Cullen Jr., L., Crawshaw, P.G., De Angelo, C., Di Bitetti, M.S., Salzano, F.M., Eizirik, E. (2010). The effect of habitat fragmentation on the genetic structure of a top predator: loss of diversity and high differentiation among remnant populations of Atlantic Forest jaguars (*Panthera onca*). *Molecular Ecology* 19, 4906–4921.
- ICMBio/MMA (2018). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Vol. II – Mamíferos /1ª ed. Brasília, DF.
- LaBarge, L., Evans, M., Miller, J., Cannataro, G., Hunt, C., Elbroch, L. M. (2022). Pumas *Puma concolor* as ecological brokers: a review of their biotic relationships. *Mammal Review* 10.1111/mam.12281.
- Matte, E., Castilho, C.S., Miotto, R.A., Sana, D.A., Johnson, W.E., O'Brien, S.J., Freitas, T.R.O. and Eizirik, E. (2013). Molecular evidence for a recent demographic expansion in the puma (*Puma concolor*) (Mammalia, Felidae). *Genetics and Molecular Biology* 36 (4) 586-597.

- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 167–177.
- Nielsen, C., Thompson, D., Kelly, M., Lopez-González, C.A. (2015). *Puma concolor* (errata version published in 2016). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2015: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T18868A50663436.en>. Accessed on 25 January 2022.
- Paviolo, A., De Angelo, C., Ferraz, K. M. P. M. B., Morato, R. G., Martinez Pardo, J., Srbek-Araujo, A. C., Beisiegel, B.M., Lima, F., Sana, D.A., Silva, M.X., Velazquez, M.C., Cullen Jr, L., Crawshaw Jr, P.G., Jorge, M.L.S.P., Galetti Jr, P.M., Di Bitetti, M.S., De Paula, R.C., Eizirik, E., Aide, T.M., Cruz, P., Perilli, M.L.L., Souza, A.S.M.C., Quiroga, V., Nakano, E., Pinto, F.R., ... Azevedo, F. (2016). A biodiversity hotspot losing its top predator: The challenge of jaguar conservation in the Atlantic Forest of South America. *Scientific Reports* 6(October) 1–16.
- Quigley, H., Foster, R., Petracca, L., Payan, E., Salom, R., Harmsen, B. (2017). *Panthera onca* (errata version published in 2018). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T15953A50658693.en>. Accessed on 25 January 2022.
- Rezende, C.L., Scarano, F.R., Assad, E.D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, M., Fonseca, G.A., Mittermeier, R.A. (2018). From hotspot to hopespot: an opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(4) 208-214.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141-1153.

- Sana, D. A. (2013). Efeitos de barragem de hidrelétrica sobre áreas de uso e adequabilidade de habitat de onças-pintadas (*Panthera onca*) (Carnivora: Felidae) nas várzeas do Alto Rio Paraná, Mata Atlântica. *Msc dissertation*, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, BR.
- Sanderson, E. W., Redford, K. H., Chetkiewicz, C. L. B., Medellin, R. A., Rabinowitz, A. R., Robinson, J. G., & Taber, A. B. (2002). Planning to save a species: The jaguar as a model. *Conservation Biology* 16(1) 58–72.
- Sunquist, M., Sunquist, F. (2002). *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press, Chicago.
- Terborgh, J., and Estes, J. A. (2010). *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature*. (John Terborgh & J. A. Estes, Eds.) Island Press, Washington.

Capítulo II

Medium and large size mammal beta diversity in an anthropogenic landscape mosaic in the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion

Dênis A. Sana, Diego A. Dalmolin, Fernando Lima, Laury Cullen Junior,
Maria João Ramos Pereira, Thales R. O. de Freitas

Artigo a ser submetido a: Perspectives in Ecology and Conservation

Medium and large size mammal beta diversity in an anthropogenic landscape mosaic in the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion

Dênis A. Sana^{1,2}, Diego A. Dalmolin^{3,4}, Fernando Lima⁵, Laury Cullen Junior⁵,
Maria João Ramos Pereira^{1,3,4,6}, Thales R. O. de Freitas^{1,4,7}

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

²IPC - Instituto para a Conservação dos Carnívoros Neotropicais - Pró-Carnívoros,
Atibaia, Brazil

³Bird and Mammal Evolution, Systematics and Ecology Lab, Departamento de
Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto
Alegre, Brazil

⁴Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade
Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

⁵IPÊ – Instituto de Pesquisas Ecológicas, Nazaré Paulista, Brazil

⁶CESAM – Centre for Environmental and Marine Studies, Universidade de Aveiro,
Aveiro, Portugal

⁷Laboratório de Citogenética e Evolução, Departamento de Genética, Instituto de
Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

Correspondence

Dênis A. Sana, de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências,
UFRGS / Avenida Bento Gonçalves 9500, Prédio 43435 / 91501-970 Porto Alegre,
Brasil. Email: denis.sana@uol.com.br

Abstract

The most important cause of biodiversity loss is the destruction of native habitats by land-use change. In the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion in Brazil, the original coverage occupies only 2.7%. Despite the native forest reduction, Paraná River floodplains cover extensive areas, key for maintaining of mammal assemblages. Mammals are fundamental for the maintenance of ecosystems, playing numerous ecological roles. However, they are strongly affected by anthropogenic landscape changes, with at least a quarter of the world's species threatened with extinction. We evaluated the relationship between environmental predictors and the patterns of taxonomic and functional beta diversity and their components – turnover and nestedness - of medium- and large-size mammals. We analyze camera-trap data from two sites with distinct levels of anthropogenic landscape change in the Upper Paraná Atlantic Forest eco-region. We expected a marked response of functional beta diversity because it may provide disturbance signals on the assemblages earlier than taxonomic beta diversity. Also, we expected environmental filters to mediate taxonomic and functional turnover and a clear pattern of a nestedness resulting from the loss of species from less modified areas to those more modified by anthropogenic uses. The variation in total and in the turnover component of taxonomic beta diversity was effectively explained by landscape descriptors; the percentage of variation explained for functional beta diversity was much lower. The percentage of the floodplain was markedly correlated with taxonomic and functional beta diversity, demonstrating the importance of this habitat towards the turnover of species and the maintenance of mammal diversity in Upper Paraná Atlantic Forest.

Keywords: ecological functions, functional traits, Mammalia, rainforest

Funding

This work uses data collected in the project “Ecologia, Conservação e Manejo de Grandes Felinos no Alto Rio Paraná” hosted by Instituto Pró-carnívoros – IPC. This project received financial support from CESP – Companhia Energética de São Paulo. Dênis A. Sana was funded by a PhD scholarship from the National Council of Technological and Scientific Development (CNPq) [grant number 141852/2017-8] - Brazil. Maria João Ramos Pereira, was supported by CNPq productivity grants. Thales R. O. de Freitas was supported by CNPq productivity grants and Fundação de Amparo a Pesquisa do Rio Grande do Sul (FAPERGS).

Acknowledgements

We thank the Secretaria de Estado do Meio Ambiente do Mato Grosso do Sul (SEMA-MS) for the support during the field work in Várzeas do Rio Ivinhema State Park.

Declaration of interests

None

Declaration of Competing Interest

The authors report no declarations of interest

References

- Agostinho, A. & Zalewski M., 1996. A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação. EDUEM, Maringá.
- Almeida-Neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P., Oliveira-Filho, A., 2008. Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic Forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 503–513.

- Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L.R., Pearse, W.D., Bueno, A.A., Bruscin, R.T., Condez, T.H., Dixo, M., Igari, A.T., Martensen, A.C. & Metzger, J.P., 2014. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* 345, 1041–1045.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143.
- Beschta, R.L., Ripple, W.J., 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States, *Biol. Conserv.* 142, 2401-2414.
- Blanchet F G, Legendre P, Borcard D., 2008. Forward Selection of Explanatory Variables. *Ecology*, 89, 2623–2632.
- Bogoni, J.A., Graipel, M.E., Oliveira-Santos, L.G.R., Cherem, J.J., Giehl, E.L.H., Peroni, N., 2017. What would be the diversity patterns of medium- to large-bodied mammals if the fragmented Atlantic Forest was a large metacommunity? *Biol. Conserv.* 211, 85-94.
- Bogoni, J.A., Pires, J.S.R., Graipel, M.E., Peroni, N., Peres, C.A., 2018. Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammal fauna? *PLoS ONE* 13, e0204515.
- Bolze, G., Tirelli, F., Horn, P., Almeida, L., Figueiró H., Kessler, A., Eizirik, E., Ramos, P. M. J., 2019. Registro de interação antagonista entre *Leopardus pardalis* e *Cerdocyon thous* no limite sul da Mata Atlântica. *Bol. Soc. Bras. Mastozool.* 85, 110-113.
- Brashares, J., Prugh, L.R., Stoner, C.J., Epps, C.W. in Terborgh, J., Estes, J.A. (Eds.), 2010. *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature.* Island, Washington D.C. pp. 221–240.

- Cardoso P., Rigal F., Carvalho J.C., Fortelius M., 2018. BAT: Biodiversity Assessment Tools. R package version 1.6.0. Available <http://CRAN.R-project.org/package/BAT>.
- Crooks, K.R., Soule, M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400, 563-566.
- Dalmolin, D.A., Tozetti, A.M., Ramos Pereira, M.J., 2019. Taxonomic and functional anuran beta diversity of a subtropical metacommunity respond differentially to environmental and spatial predictors. *PLoS ONE* 14, e0214902.
- Di Bitetti, M.S., Placci, G., Dietz, L.A., 2003. A Biodiversity Vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion: Designing a Biodiversity Conservation Landscape and Setting Priorities for Conservation Action. World Wildlife Fund, Washington DC
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J., Collen, B., 2014. Defaunation in the anthropocene. *Science* 345, 401–406.
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth, *333(6040)*, 301–306.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 81, 117–42.
- Galetti, M., Gicomini, H.C., Bueno, R.S., Bernardo, C.S.S., Marques, R.M., Bonvenderp, R.S., Steffler, C.E., Rubim, P., Gobbo, S.K., Donatti, C.I., Begotti, R.A., Meirelles, F., Nobre, R.A., Chiarello, A.G. & Peres, C.A., 2009. Priority areas for the conservation of Atlantic Forest large mammals. *Biol. Conserv.* 142, 1229–1241.
- Galetti M., Bovenderp, R.S., Guevara, R., 2015. Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Glob. Ecol. Conserv.* 3, 824–830.

- Graves, V., Tirelli, F., Horn, P., Resende, L., Bolze, G., Dutra, J., Fonseca, C., Ramos Pereira, M.J., 2021. Impact of anthropogenic factors on occupancy and abundance of carnivorans in the Austral Atlantic forest. *J. Nat. Conserv.* 59, 125951.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C., Settele, J., 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodivers. Conserv.* 13, 207–251.
- IUCN – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021–2. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed on 15 Octobre 2021.
- Kurten, E.L., 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biol. Conserv.* 163, 22–32.
- Legendre P., Anderson M.J., 1999. Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* 69, 1–24.
- Legendre P., Legendre L.F., 2012. Numerical ecology. Elsevier, Oxford.
- Magioli, M., Ribeiro, M.C., Ferraz, K.M.P.M.B., Rodrigues, M.G. 2015. Thresholds in the relationship between functional diversity and patch size for mammals in the Brazilian Atlantic Forest. *Anim. Conserv.* 18, 499–511.
- Magioli, M., Ferraz, K.M.P.M.B., Setz, E.Z.F., Percequillo, A.R., Rondon, M.V.S., Kuhnen, V.V., Canhoto, M.C.S., Santos, K.E.A., Kanda, C.K., Fregonezi, G.L., Prado, H.A., Ferreira, M.K., Ribeiro, M.C., Villela, P.M.S., Coutinho, L.L., Rodrigues, M.G., 2016. Connectivity maintain mammal assemblages functional diversity within agricultural and fragmented landscapes. *Eur. J. Wildl. Res.* 62, 431–446.
- Magioli, M., Ferraz, K.M.P.M.d.B., Chiarello, A.G., Galetti, M., Setz, E.Z.F., Paglia,

- A.P., Abrego, N., Ribeiro, M.C., Ovaskainen, O., 2021. Land-use changes lead to functional loss of terrestrial mammals in a Neotropical rainforest. *Perspect. Ecol. Conserv.* 19, 161-170.
- Michalski, F., Peres, C.A., 2007. Disturbance-mediated mammal persistence and abundance–area relationships in Amazonian Forest fragments. *Conserv. Biol.* 21, 1626–1640.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Ville´ger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520,45-50.
- Newbold, T., Bentley, L.F., Hill, S.L.L., Edgar, M.J., Horton, M., Su G., Şekercioğlu Ç. H., Collen, B., Purvis, A., 2020. Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. *Funct Ecol.* 34, 684– 693.
- Oliveira, B.F., Machac, A., Costa, G.C., Brooks, T.M., Davidson, A.D., Rondinini, C., Graham, C.H., 2016. Species and functional diversity accumulate differently in mammals. *Global Ecol. Biogeogr.* 25,1119-1130.
- Ostfeld, R.S., Holt R.D., 2004. Are predators good for your health? Evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reservoirs. *Front. Ecol. Environ.* 2, 13–20.
- Peres, C.A., 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conserv. Biol.* 15, 1490–1505.
- Regolin, A.L., Ribeiro, M.C., Martello, F., Melo, G.L., Sponchiado, J., Campanha, L.F.C., Sugai, L.S.M., Silva, T.S.F., Cáceres, N.C., 2020. Spatial heterogeneity and

- habitat configuration overcome habitat composition influences on alpha and beta mammal diversity. *Biotropica*, 52, 969-980.
- Rezende, C.L., Scarano, F.R., Assad, E.D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, M., Fonseca, G.A., Mittermeier, R.A., 2018. From hotspot to hopespot: an opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(4) 208-214.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141-1153.
- Ripple, W.J., Newsome, T.M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K.T., Galetti, M., Hayward, M.W., Kerley, G.I.H., Levi, T., Lindsey, P.A., Macdonald, D.W., Malhi, Y., Painter, L.E., Sandom, C.J., Terborgh J., Van Valkenburgh B., 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Sci. Adv.* 1, e1400103.
- Schipper, J., Chanson, J.S., [...] Young, B.E., 2008. The status of the world's land and marine mammals: Diversity, threat, and knowledge. *Science* 322, 225–230.
- Sunquist, M., Sunquist, F., 2002. *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press, Chicago.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D., Balbas, L., 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294, 1923-1926.
- Tucker, M.A., Böhning-Gaese, K., [...] Mueller, T., 2018. Moving in the anthropocene: global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*. 359, 466–469.
- Turner, I.M., 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of evidence. *J. Appl. Ecol.* 33, 200–209.

- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30, 279–338.
- Vetter, D., Hansbauer, M.M., Végvári, Z., Storch, I., 2010. Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: a quantitative review. *Ecography* 34, 1–8.
- Villegger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20, 1512–1522.
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.



Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema, Planície de inundação do Alto Rio Paraná.
Fotos: Adriano Gambarini



Capítulo III

A tale of coexistence:

big cats and their prey in the Upper Paraná River, Brazil

Dênis A. Sana, Maria João Ramos Pereira, Fernando Lima, Laury Cullen Jr.,

Eduardo Eizirik, Thales R. O. de Freitas

Artigo submetido a: Biotropica

A tale of coexistence: big cats and their prey in the Upper Paraná River, Brazil

Dênis A. Sana^{1,2}, Maria João Ramos Pereira^{3,4}, Fernando Lima⁵, Laury Cullen Jr.⁵, Eduardo Eizirik^{2,6}, Thales R. O. de Freitas^{1,7}.

¹Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

²IPC - Instituto para a Conservação dos Carnívoros Neotropicais - Pró-Carnívoros, Atibaia, Brazil

³Bird and Mammal Evolution, Systematics and Ecology Lab, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

⁴CESAM – Centre for Environmental and Marine Studies, Universidade de Aveiro, Aveiro, Portugal

⁵IPÊ – Instituto de Pesquisas Ecológicas, Nazaré Paulista, Brazil

⁶Laboratório de Biologia Genômica e Molecular, Escola de Ciências da Saúde e da Vida, PUCRS, Porto Alegre, Brazil

⁷Laboratório de Citogenética e Evolução, Departamento de Genética, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

Correspondence

Dênis A. Sana, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UFRGS / Avenida Bento Gonçalves 9500, Prédio 43435 / 91501-970 Porto Alegre, Brasil

Email: denis.sana@uol.com.br

Received: _____; Revised: _____; Accepted: _____.

Abstract

Sympatric species from the same guild can vary in the use of resources, space or time, which enables their coexistence. Jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) are sympatric top predators throughout the former's distribution. Different areas along that range show variable spatial and temporal interaction patterns between these two predators and between each of them and their prey. Here, we evaluated co-occurrence patterns between jaguars and pumas and between each predator and eight potential prey species. The data were collected using 3,480 camera trap days in three sampling periods – 2005 and 2006 (dry season) and 2008 (rainy season) – in Várzeas do Rio Ivinhema State Park, Atlantic Forest, Brazil. There were no significant seasonal differences in the species' activity patterns. The temporal activity of both predators overlapped extensively, though jaguars were mostly nocturnal and pumas were cathemeral. There was high activity overlap between predator and prey species, with six species being predominantly nocturnal and four mainly diurnal. Expected time-to-encounter between the two predators was significantly lower than the observed time-to-encounter at the same site, showing spatiotemporal segregation between jaguars and pumas. Co-occurrence models did not reveal any evidence of dominance by the jaguar over the puma, or by the predators over their potential prey, with all species showing a high probability of occupancy in the area. Without significant temporal and spatial segregation, prey availability and the fine-scale spatiotemporal segregation found between the two predators probably enable the maintenance of their coexistence in sympatry.

Abstract in Portuguese is available with online material.

Keywords

activity pattern, Atlantic Forest, camera trapping, co-occurrence model, *Panthera onca*, predator sympatry, predator-prey interaction, *Puma concolor*.

Resumo

Espécies simpátricas e da mesma guilda podem apresentar variações no uso dos recursos, do espaço ou do tempo, possibilitando sua coexistência. Onças-pintadas (*Panthera onca*) e onças-pardas (*Puma concolor*) são simpátricas onde ainda há ocorrência da primeira. Em diferentes áreas estas espécies apresentam interações espaciais e temporais que variam entre si e com suas presas. Avaliamos estes padrões e a coocorrência entre os dois predadores e entre estes e oito presas potenciais. Os dados foram coletados usando 3,480 armadilhas fotográficas/dia em três períodos amostrais – 2005 e 2006 (estação seca) e 2008 (estação chuvosa) no Parque Estadual Várzeas do Rio Ivinhema, Mata Atlântica, Brasil. Não foram encontradas diferenças sazonais nos padrões de atividade das espécies. A atividade dos dois predadores apresentou alta sobreposição, embora onças-pintadas sejam predominantemente noturnas e onças-pardas estejam ativas ao longo das 24h do dia. Houve também alta sobreposição temporal entre predadores e presas, com seis espécies predominantemente noturnas e quatro predominantemente diurnas. O intervalo de tempo esperado entre encontros dos dois predadores no mesmo local foi significativamente inferior ao intervalo de tempo observado, demonstrando a existência de segregação espaciotemporal. Os modelos de coocorrência não revelaram qualquer evidência de dominância da onça-pintada sobre a onça-parda, ou de qualquer um dos predadores sobre suas presas potenciais, com todas as espécies apresentando elevada probabilidade de ocupação de sítios na região.

Sem segregação temporal ou espacial significativas entre onça-pintada e onça-parda, a disponibilidade de presas e a segregação espaciotemporal entre os predadores em fina escala, parecem possibilitar a manutenção de sua coexistência em simpatria.

Palavras-chave

armadilhas fotográficas, interação predador-presa, Mata Atlântica, modelo de coocorrência, padrão de atividade, *Panthera onca*, *Puma concolor*, simpatria entre predadores.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Secretaria de Estado do Meio Ambiente do Mato Grosso do Sul (SEMA-MS) for the support during the field work in Várzeas do Rio Ivinhema State Park. This work uses data collected in the project “Ecologia, Conservação e Manejo de Grandes Felinos no Alto Rio Paraná” hosted by Instituto Pró-carnívoros – IPC. This project received financial support from CESP – Companhia Energética de São Paulo. Dênis A. Sana was funded by a PhD scholarship from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) – Brazil. Maria João Ramos Pereira, Eduardo Eizirik were supported by CNPq productivity grants. Thales R. O. de Freitas was supported by CNPq productivity grants and Fundação de Amparo a Pesquisa do Rio Grande do Sul (FAPERGS). Special thanks to André Luís Luza, Flávia Tirelli and Murilo Guimarães for their contributions.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

Data available in the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/>

ORCID

Dênis A. Sana <https://orcid.org/0000-0002-1045-1732>

Maria João Ramos Pereira <https://orcid.org/0000-0002-9365-5166>

Fernando Lima <https://orcid.org/0000-0002-8644-9647>

Laury Cullen Jr. <https://orcid.org/0000-0001-5484-9470>

Eduardo Eizirik <https://orcid.org/0000-0002-9658-0999>

Thales R. O. de Freitas <https://orcid.org/0000-0002-1019-9303>

REFERENCES

- Agostinho, A., & Zalewski, M. (1996). *A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação*. Maringá: EDUEM.
- Ávila-nájera, D. M., Chávez, C., Pérez-elizalde, S., Palacios-pérez, J., & Tigar, B. (2020). Coexistence of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*puma concolor*) in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation*, 43(1), 55–66. <https://doi.org/10.32800/abc.2020.43.0055>
- Azevedo, F. C. C. de. (2008). Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguaçu National Park area, south Brazil. *Biotropica*, 40(4), 494–500. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00404.x>
- Balbuena-Serrano, Zarco-González, M. M., Monroy-Vilchis, O., G. Morato, R., & C. De Paula, R. (2020). Hotspots of livestock depredation by pumas and jaguars in Brazil: a biome-scale analysis. *Animal Conservation*, 1–13. <https://doi.org/10.1111/acv.12619>
- Beisiegel, B. M., Sana, D., & Moraes, E. J. (2012). The jaguar in the Atlantic Forest.

- Cat News*, S.I. 7, 14–18.
- Campos, J. B., & Souza, M. C. (1997). Vegetação. In A. E. A. de M. Vazzoler, A. A. Agostinho, & N. S. Hahn (Eds.), *A Planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Vol1* (pp. 331–342). Maringá: EDUEM.
- Crawshaw, P. G., & Quigley, H. B. (1991). Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology*, 223(3), 357–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04770.x>
- Cullen, L., Sana, D. A., Lima, F., de Abreu, K. C., & Uezu, A. (2013). Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia*, 30(4), 379–387. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702013000400003>
- De Angelo, C., Paviolo, A., & Di Bitetti, M. (2011). Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions*, 17(3), 422–436. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00746.x>
- De la Torre, J. A., Núñez, J. M., & Medellín, R. A. (2017). Spatial requirements of jaguars and pumas in Southern Mexico. *Mammalian Biology*, 84, 52–60. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.01.006>
- Di Bitetti, M. S., Placci, G., & Dietz, L. A. (2003). *A Biodiversity Vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion : Designing a Biodiversity Conservation Landscape and Setting Priorities for Conservation Action*. Washington, D. C.: World Wildlife Fund.
- Dias, D. de M., de Campos, C. B., & Guimarães Rodrigues, F. H. (2018). Behavioural ecology in a predator-prey system. *Mammalian Biology*, 92, 30–36.

<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.04.005>

- Donadio, E., & Buskirk, S. W. (2006). Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. *American Naturalist*, *167*(4), 524–536. <https://doi.org/10.1086/501033>
- Durant, S. M. (1998). Competition refuges and coexistence: An example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology*, *67*(3), 370–386.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00202.x>
- Eccard, J. A., Pusenius, J., Sundell, J., Halle, S., & Ylönen, H. (2008). Foraging patterns of voles at heterogeneous avian and uniform mustelid predation risk. *Oecologia*, *157*(4), 725–734. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1100-4>
- Emmons, L. H. (1987). Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *20*(4), 271–283.
<https://doi.org/10.1007/BF00292180>
- Foster, R. J., Harmsen, B. J., Valdes, B., Pomilla, C., & Doncaster, C. P. (2010). Food habits of sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance. *Journal of Zoology*, *280*(3), 309–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00663.x>
- Foster, V. C., Sarmiento, P., Sollmann, R., Tôrres, N., Jácomo, A. T. A., Negrões, N., ... Silveira, L. (2013). Jaguar and Puma activity patterns and predator-prey interactions in four brazilian biomes. *Biotropica*, *45*(3), 373–379.
<https://doi.org/10.1111/btp.12021>
- Gutiérrez-González, C. E., & López-González, C. A. (2017). Jaguar interactions with pumas and prey at the northern edge of jaguars' range. *PeerJ*, *5*, e2886.
<https://doi.org/10.7717/peerj.2886>
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. T., & Doncaster, C. P. (2009). Spatial and Temporal Interactions of Sympatric Jaguars (*Panthera onca*) and

- Pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical Forest . *Journal of Mammalogy*, 90(3), 612–620. <https://doi.org/10.1644/08-mamm-a-140r.1>
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. T., & Doncaster, C. P. (2011). Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76(3), 320–324. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.08.007>
- Hayward, M. W., Kamler, J. F., Montgomery, R. A., Newlove, A., Rostro-garcía, S., Sales, L. P., & Valkenburgh, B. Van. (2016). Prey Preferences of the Jaguar *Panthera onca* Reflect the Post-Pleistocene Demise of Large Prey, 3(January), 1–19. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00148>
- Jenny, D., & Zuberbühler, K. (2005). Hunting behaviour in West African forest leopards. *African Journal of Ecology*, 43(3), 197–200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2005.00565.x>
- Karanth, K. U., Srivathsa, A., Vasudev, D., Puri, M., Parameshwaran, R., & Kumar, N. S. (2017). Spatio-temporal interactions facilitate large carnivore sympatry across a resource gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1848), 20161860. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1860>
- Karanth, K. U., & Sunquist, M. E. (2000). Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology*, 250(2), 255–265. <https://doi.org/10.1017/S0952836900002119>
- Kellner, K. (2014). jagsUI: Run JAGS (specifically, libjags) from R; an alternative user interface for rjags. R package version 1.1.
- Lamichhane, B. R., Leirs, H., Persoon, G. A., Subedi, N., Dhakal, M., Oli, B. N., ... de Longh, H. H. (2019). Factors associated with co-occurrence of large carnivores in a human-dominated landscape. *Biodiversity and Conservation*, 28(6), 1473–1491.

<https://doi.org/10.1007/s10531-019-01737-4>

- Linnell, J. D. C., & Strand, O. (2000). Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions*, 6(4), 169–176. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00069.x>
- Mendes Pontes, A. R., & Chivers, D. J. (2007). Peccary movements as determinants of the movements of large cats in Brazilian Amazonia. *Journal of Zoology*, 273(3), 257–265. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00323.x>
- Meredith, M., & Ridout, M. S. (2021). Overview of the overlap package. *R Project*, 1–9.
- Morato, R. G., Thompson, J. J., Paviolo, A., de La Torre, J. A., Lima, F., McBride, R. T., ... Ribeiro, M. C. (2018). Jaguar movement database: a GPS-based movement dataset of an apex predator in the Neotropics. *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2379>
- Nunez, R., Miller, B., & Lindzey, F. (2000). Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology*, 252(3), 373–379. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb00632.x>
- Odden, M., Wegge, P., & Fredriksen, T. (2010). Do tigers displace leopards? If so, why? *Ecological Research*, 25(4), 875–881. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0723-1>
- Oliveira, T. G. de. (2002). Comparative Feeding Ecology of Jaguar and Puma in the Neotropics. In R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K. H. Redford, ... A. Taber (Eds.), *El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 265–288).
- Palomares, F., Fernández, N., Roques, S., Chávez, C., Silveira, L., Keller, C., & Adrados, B. (2016). Fine-scale habitat segregation between two ecologically similar top predators. *PLoS ONE*, 11(5).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155626>

Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J. M., & Delibes, M. (1996). Spatial Relationships Between Iberian Lynx and Other Carnivores in an Area of South-Western Spain.

The Journal of Applied Ecology, 33(1), 5. <https://doi.org/10.2307/2405010>

Paviolo, A., De Angelo, C., Ferraz, K. M. P. M. B., Morato, R. G., Martinez Pardo, J.,

Srbek-Araujo, A. C., ... Azevedo, F. (2016). A biodiversity hotspot losing its top

predator: The challenge of jaguar conservation in the Atlantic Forest of South

America. *Scientific Reports*, 6(October), 1–16. <https://doi.org/10.1038/srep37147>

Paviolo, A., Di Blanco, Y., De Angelo, C., & Di Bitetti, M. (2009). Protection Affects

the Abundance and Activity. *Journal of Mammalogy*, 90(4), 926–934.

<https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-128.1>

Perilli, M. L. L., Lima, F., Rodrigues, F. H. G., & Cavalcanti, S. M. C. (2016). Can scat

analysis describe the feeding habits of big cats? A case study with jaguars

(*Panthera onca*) in Southern Pantanal, Brazil. *PLoS ONE*, 11(3), 1–12.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151814>

Porfirio, G., Sarmiento, P., Foster, V., & Fonseca, C. (2017). Activity patterns of jaguars

and pumas and their relationship to those of their potential prey in the Brazilian

Pantanal. *Mammalia*, 81(4), 401–404. [https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-](https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0175)

0175

R Development Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical

computing. Viena: The R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from

<http://www.r-project.org>

Ramesh, T., Kalle, R., Sankar, K., & Qureshi, Q. (2012). Spatio-temporal partitioning

among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal*

of Zoology, 287(4), 269–275. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00908.x>

- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... Wirsing, A. J. (2014). Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science*, *343*(6167), 1241484–1241484.
<https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Romero-Muñoz, A., Maffei, L., Cuéllar, E., & Noss, A. J. (2010). Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, *26*(3), 303–311. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000052>
- Sana, D. A., & Cullen, L. (2008). Puma concolor capricorniensis. In A. B. M. Machado, G. M. Drummond, & A. P. Paglia (Eds.), *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. 2v. (Biodiversidade ; 19)* (1st ed., p. 1420). Brasília - D. F.: Ministério do Meio Ambiente - MMA.
- Sanderson, E. W., Redford, K. H., Chetkiewicz, C. L. B., Medellin, R. A., Rabinowitz, A. R., Robinson, J. G., & Taber, A. B. (2002). Planning to save a species: The jaguar as a model. *Conservation Biology*, *16*(1), 58–72.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00352.x>
- Schuette, P., Wagner, A. P., Wagner, M. E., & Creel, S. (2013). Occupancy patterns and niche partitioning within a diverse carnivore community exposed to anthropogenic pressures. *Biological Conservation*, *158*, 301–312.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.008>
- Scognamillo, D., Maxit, I. E., Sunquist, M., & Polisar, J. (2003). Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology*, *259*(3), 269–279.
<https://doi.org/10.1017/S0952836902003230>
- Sollmann, R., Furtado, M. M., Hofer, H., Jácomo, A. T. A., Tôrres, N. M., & Silveira, L. (2012). Using occupancy models to investigate space partitioning between two

- sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology*, 77(1), 41–46. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.011>
- Sunarto, S., Kelly, M. J., Parakkasi, K., & Hutajulu, M. B. (2015). Cat coexistence in central Sumatra: Ecological characteristics, spatial and temporal overlap, and implications for management. *Journal of Zoology*, 296(2). <https://doi.org/10.1111/jzo.12218>
- Sunquist, M. E., & Sunquist, F. C. (1989). 10. Ecological Constraints on Predation by Large Felids. In *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* (pp. 283–301). Cornell University Press. <https://doi.org/10.7591/9781501745812-016>
- Sunquist, M., & Sunquist, F. (2002). *Wild Cats of the World. Wild Cats of the World*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226518237.001.0001>
- Taber, A. B., Novaro, A. J., Neris, N., & Colman, F. H. (1997). The food habits of sympatric jaguar and puma in the paraguayan chaco. *Biotropica*, 29(2), 204–213. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00025.x>
- Terborgh, J., & Estes, J. A. (2010). *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature*. (John Terborgh & J. A. Estes, Eds.), *Resonance*. Washington |: Island Press. <https://doi.org/10.1007/s12045-018-0730-z>
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P. V., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., ... Balbas, L. (2001). Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294(5548), 1923–1926. <https://doi.org/10.1126/science.1064397>
- Valeix, M., Loveridge, A. J., Davidson, Z., Madzikanda, H., Fritz, H., & Macdonald, D. W. (2010). How key habitat features influence large terrestrial carnivore movements: Waterholes and African lions in a semi-arid savanna of north-western Zimbabwe. *Landscape Ecology*, 25(3), 337–351. <https://doi.org/10.1007/s10980->

009-9425-x

Waddle, J. H., Dorazio, R. M., Walls, S. C., Rice, K. G., Beauchamp, J., Schuman, M. J., & Mazzotti, F. J. (2010). A new parameterization for estimating co-occurrence of interacting species. *Ecological Applications*, 20(5), 1467–1475.
<https://doi.org/10.1890/09-0850.1>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found on line in the Supporting Information section.



Puma, *Puma concolor* Alto Rio Paraná. Autoria: Dênis A. Sana

Capítulo IV

**Genetic diversity and population structure of sympatric top predators:
jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a transformed
landscape in Upper Paraná River - Atlantic Forest, Brazil**

Dênis A. Sana, Caroline C. Sartor, Ronaldo Gonçalves Morato, Laury Cullen Junior,
Eduardo Eizirik, Thales R. O. de Freitas

Artigo a ser submetido a: Journal of Heredity

Genetic diversity and population structure of sympatric top predators: jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a transformed landscape in the Upper Paraná River, Atlantic Forest, Brazil

Dênis A. Sana^{1,2}, Caroline C. Sartor³, Ronaldo G. Morato⁴, Laury Cullen Junior⁵, Eduardo Eizirik^{2,3}, Thales R. O. de Freitas^{1,6,7}

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

²IPC - Instituto para a Conservação dos Carnívoros Neotropicais - Pró-Carnívoros, Atibaia, Brazil

³Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Escola de Ciências da Saúde e da Vida, Laboratório de Biologia Genômica e Molecular, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

⁴Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Mamíferos Carnívoros, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Atibaia, São Paulo, Brazil

⁵IPÊ – Instituto de Pesquisas Ecológicas, Nazaré Paulista, Brazil

⁶Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

⁷Laboratório de Citogenética e Evolução, Departamento de Genética, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

Correspondence

Dênis A. Sana, de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, UFRGS / Avenida Bento Gonçalves 9500, Prédio 43435 / 91501-970 Porto Alegre, Brasil. Email: denis.sana@uol.com.br

Abstract

The two largest neotropical cats, the jaguar (*Panthera onca*) and the puma (*Puma concolor*), show some flexibility in adapting to human-driven landscape changes, but are still susceptible to native habitat loss and fragmentation. Populations of the two species require large suitable areas to persist, but both species have suffered a drastic reduction in their range due to habitat loss. Population reduction and concomitant isolation may then lead to a decrease in genetic diversity and inbreeding depression. This work, we compare the genetic diversity and structure of jaguar and puma populations in the Upper Paraná River, northern of the Upper Paraná Atlantic Forest Ecoregion. We used 12 microsatellite loci to assess the effect of fragmentation in the two species comparatively, in terms of population structure, effective population size, genetic diversity, and spatial autocorrelation. Analyzing 41 samples of jaguar and 26 of puma we found moderate to high levels of genetic variation. Due to the higher ecological resilience of the puma to changes in the landscape, our results show a better conservation status for this species than for the jaguar, as we expected. The jaguar requires environmental restoration for its persistence in this important area for the species within the Atlantic Forest, which will also contribute towards the long-term permanence of the puma.

Keywords: Carnivora, conservation genetics, habitat fragmentation, spatial autocorrelation.

Acknowledgments

We thank the Secretaria de Estado do Meio Ambiente do Mato Grosso do Sul (SEMA-MS) for the support during the field work in Várzeas do Rio Ivinhema State Park. This work uses data collected in the project “Ecologia, Conservação e Manejo de Grandes Felinos no Alto Rio Paraná” hosted by Instituto Pró-carnívoros – IPC. This project received financial support from CESP – Companhia Energética de São Paulo. Dênis A. Sana was funded by a PhD scholarship from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) – Brazil. Eduardo Eizirik was supported by CNPq productivity grants. Thales R. O. de Freitas was supported by CNPq productivity grants and Fundação de Amparo a Pesquisa do Rio Grande do Sul (FAPERGS).

References

- Anderson, C.R., Lindzey, F.G., McDonald, D.B., 2004. Genetic structure of cougar populations across the Wyoming Basin: metapopulations or megapopulation. *J. Mammal.* 85, 1207–1214.
- Biek, R., Akamine, N., Schwartz, M.K., Ruth, T.K., Murphy, K.M., Poss, M., 2006. Genetic consequences of sexbiased dispersal in a solitary carnivore: Yellowstone cougars. *Biology letters* 2(2), 312–315.
- Bogoni, J.A., Pires, J.S.R., Graipel, M.E., Peroni, N., Peres, C.A., 2018. Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammal fauna? *PLoS ONE* 13, e0204515.
- Corander, J., Walmann, P., Sillanpaa, M.J., 2003. Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics*, 163, 367–374.

- Croteau, E.K., Heist, E.J., Nielsen, C.K., 2010. Fine-scale population structure and sex-biased dispersal in bobcats (*Lynx rufus*) from southern Illinois. *Can. J. Zool.* 88, 536–545.
- Fattebert, J., Balme, G., Dickerson, T., Slotow, R., Hunter, L., 2015. Density-dependent natal dispersal patterns in a leopard population recovering from over-harvest. *PLoS One* 10, e0122355.
- Cullen Jr, L. (2006) Jaguars as landscape detectives for the conservation of Atlantic Forests in Brazil. PhD thesis, University of Kent, Canterbury, UK.
- Cullen Jr, L., Abreu, K.C., Sana, D.A., Nava, A.F.D., 2005. Jaguars as landscape detectives for the Upper Paraná River Corridor, Brazil. *Natureza & Conservação* 3, 147–161.
- Cullen Jr, L., Sana, D.A., Lima, F., Abreu, K.C., Uezu, A., 2013. Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the Upper Paraná River, Brazil. *Zoologia* 30, 379–387.
- Culver, M., Johnson, I., Pecon-Slattery, J., O'Brien, S.J., 2000. Genomic ancestry of the American puma (*Puma concolor*). *J. Hered.* 91, 186–197.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Di Bitetti, M., 2011. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions*, 17(3), 422–436.
- De la Torre, J.A., González-Maya, J.F., Zarza, H., Ceballos, G., Medellín, R.A., 2018. The jaguar's spots are darker than they appear: assessing the global conservation status of the jaguar *Panthera onca*. *Oryx* 52, 300–315.
- Di Bitetti, M. S., Placci, G., Dietz, L. A., 2003. A Biodiversity Vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion : Designing a Biodiversity Conservation Landscape and Setting Priorities for Conservation Action. World Wildlife Fund. Washington D C

- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J., Collen, B., 2014. Defaunation in the anthropocene. *Science* 345, 401–406.
- Earl, D.A., vonHoldt, B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* 4, 359–361.
- Eizirik, E., Kim, J., Menotti-Raymond, M., Crawshaw Jr., P.G., O'Brien, S.J., Johnson, W. E., 2001. Phylogeography, population history e conservation of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Mol. Ecol.* 10, 65–79.
- England, P.R., Cornuet, J-M., Berthier, P., Tallmon, D.A., Luikart, G., 2006. Estimating effective population size from linkage disequilibrium: severe bias using small samples. *Conserv. Genet.* 7, 303–308.
- Ernest, H.B., Boyce, W.M., Bleich, V.C., May, B., Stiver, S.J., Torres, S.G., 2003. Genetic structure of mountain lion (*Puma concolor*) populations in California. *Conserv. Genet.* 4, 353–366.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J., 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* 14(8), 2611–2620.
- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S., 2006. ARLEQUIN: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis, Version 3.1. Bern (Switzerland): Computational and Molecular Population Genetics Lab (CMPG), Institute of Zoology, University of Berne p. 145.
- Frankham, R., 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genet. Res.* 66, 95–107.
- Franklin, I.R., Frankham, R., 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Anim. Conserv.* 1, 69–73.

- Goudet, J., 2002. FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Lausanne (Switzerland): Institute of Ecology.
- Graves, V., Tirelli, F., Horn, P., Resende, L., Bolze, G., Dutra, J., Fonseca, C., Ramos Pereira, M.J., 2021. Impact of anthropogenic factors on occupancy and abundance of carnivorans in the Austral Atlantic forest. *J. Nat. Conserv.* 59, 125951.
- Guo, S.W., Thompson E.A., 1992. Performing the exact test of Hardy–Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics.* 48, 361–372.
- Haag, T., Santos, A.S., Sana, D.A., Morato, R.G., Cullen Jr., L., Crawshaw, P.G., De Angelo, C., Di Bitetti, M.S., Salzano, F.M., Eizirik, E., 2010. The effect of habitat fragmentation on the genetic structure of a top predator: loss of diversity and high differentiation among remnant populations of Atlantic Forest jaguars (*Panthera onca*). *Mol. Ecol.* 19, 4906–4921.
- Handley, L.J.L., Perrin, N., 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Mol. ecol.* 16, 1559-1578.
- Johnson, W.E., Onorato, D.P., Roelke, M.E., Land, E.D., Cunningham, M., Belden, R.C., McBride, R., Jansen D., Lotz, M., Shindle D., Howard, J., Wildt, D.E., Penfold, L.M., Hostetler, J.A., Oli, M.K., O’Brien, S.J., 2010. Genetic restoration of the Florida panther. *Science* 329, 1641–1645.
- Kantek, D.L., Trinca, C.S., Tortato, F.R., Devlin, A.L., de Azevedo, F.C., Cavalcanti, S.M., Silveira, L., Miyazaki, S.S., Junior, P.G., May-Junior, J.A., Fragoso, C.E., Sartorello, L., Rampim, L., Habersfeld, M., de Araújo, G.R., Morato, R.G., & Eizirik, E., 2021. Jaguars from the Brazilian Pantanal: Low genetic structure, male-biased dispersal, and implications for long-term conservation. *Biol. Cons.* 259, 109153.
- Logan, K.A., Swenor, L.L., 2001. Desert Puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore. Island Press, Washington DC

- Lorenzana, G., Heidtmann, L., Haag, T., Ramalho, E., Dias, G., Hrbek, T., Farias, I., Eizirik, E., 2020. Large-scale assessment of genetic diversity and population connectivity of Amazonian jaguars (*Panthera onca*) provides a baseline for their conservation and monitoring in fragmented landscapes. *Biol. Cons.* 242, 108417.
- Loxterman, J.L., 2011. Fine scale population genetic structure of pumas in the Intermountain West. *Conserv Genet* 12, 1049–1059.
- Luikart, G., Ryman, N., Tallmon, D.A., Schwartz, M.K., Allendorf, F.W., 2010. Estimation of census and effective population sizes: the increasing usefulness of DNA-based approaches. *Conserv. Genet.* 11, 355–373.
- McRae, B.H., Beier, P., Dewald, L.E., Huynh, Y., Keim, P., 2005. Habitat barriers limit gene flow and illuminate historical events in a wide-ranging carnivore, the American puma. *Mol. Ecol.* 14, 1965–1977.
- Menotti-Raymond, M., David, V.A., Lyons, L.A., Schaffer, A.A., Tomlin, J.F., Hutton, M. K., O'Brien, S.J., 1999. A genetic linkage map of microsatellites in the domestic cat (*Felis catus*). *Genomics* 57, 9–23.
- Miller, B., Rabinowitz, A., 2002. Por qué conservar al jaguar? In: Medellín RA, Equihua C, Chetkiewicz CL, Crawshaw PG Jr, Rabinowitz A, Redford KH, Robinson JG, Sanderson EW, Taber AB, editors. *El Jaguar en el nuevo milenio*. México: Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society. p. 303–315.
- Miotto, R.A., Cervini, M., Figueiredo, M.G., Begotti, R.A., Galetti Jr. P.M., 2011. Genetic diversity and population structure of pumas (*Puma concolor*) in southeastern Brazil: implications for conservation in a human-dominated landscape. *Conserv. Genet.* 12, 1447–1455.

- Morato, R. G., Connette, G. M., Stabach, J. A., de Paula, R. C., Ferraz, K. M. P. M., Kantek, D. L. Z., ... Leimgruber, P., 2018. Resource selection in an apex predator and variation in response to local landscape characteristics. *Biol. Cons.* 228, 233–240.
- Morton, N.E., Zhang, W., Taillon-Miller, P., Ennis, S., Kwok, P.Y., Collins, A., 2001. The optimal measure of allelic association. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 98(9), 5217–5221.
- Mossman, C.A., Waser, P.M., 1999. Genetic detection of sex-biased dispersal. *Mol. Ecol.* 8, 1063–1067.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45-50.
- Newbold, T., Bentley, L.F., Hill, S.L.L., Edgar, M.J., Horton, M., Su G., Şekercioğlu Ç. H., Collen, B., Purvis, A., 2020. Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. *Funct Ecol.* 34, 684– 693.
- Paviolo, A., De Angelo, C., Ferraz, K. M. P. M. B., Morato, R. G., Martinez Pardo, J., Srbek-Araujo, A. C., Beisiegel, B.M., Lima, F., Sana, D.A., Silva, M.X., Velazquez, M.C., Cullen Jr, L., Crawshaw Jr, P.G., Jorge, M.L.S.P., Galetti Jr, P.M., Di Bitetti, M.S., De Paula, R.C., Eizirik, E., Aide, T.M., Cruz, P., Perilli, M.L.L., Souza, A.S.M.C., Quiroga, V., Nakano, E., Pinto, F.R., ... Azevedo, F., 2016. A biodiversity hotspot losing its top predator: The challenge of jaguar conservation in the Atlantic Forest of South America. *Scientific Reports*, 6(October), 1–16.
- Peakall, R., Smouse, P.E., 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinform.* 28, 2537–2539.

- Perrin, N. and Mazalov, V., 2000. Local competition, inbreeding and the evolution of sex-biased dispersal. *Am. Nat.* 154, 115–127.
- Petit, R.J., Mousadik, E.L., Pons, O., 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Cons. Biol.*, 12, 844–855.
- Pierce, B.M., Bleich, V.C., Wehausen, J.D., Bowyer, R.T., 1999. Migratory patterns of mountain lions: implications for social regulation and conservation. *J. Mammal.* 80, 986–992.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155, 945–959.
- Rezende, C.L., Scarano, F.R., Assad, E.D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, M., Fonseca, G.A., Mittermeier, R.A., 2018. From hotspot to hopespot: an opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(4) 208-214.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141-1153.
- Rice, W.R., 1989. Analyzing table of statistical tests. *Evolution*, 43, 223–225.
- Roques, S., Sollmann, R., Jacomo, A., Torres, N., Silveira, L., Chavez, C., Keller, C., do Prado, D.M., Torres, P.C., dos Santos, C.J., da Luz, X.B.G., Magnusson, W.E., Godoy, J.A., Ceballos, G., Palomares, F., 2016. Effects of habitat degradation on the population genetics and conservation of the jaguar. *Cons. Gen.* 17, 125–139.
- Ruiz-Garcia, M., 2001. Diversidad genética como herramienta de zonificación ambiental: estudios moleculares (microsatélites) en el caso de primates y félidos neotropicales comportan una nueva perspectiva. In: Libro de memorias Defler TR, Palacios PA (Eds.) Zonificación Ambiental para el Ordenamiento territorial. Instituto

- Amazónico de Investigaciones Imani & Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Bogota.
- Saiki, R.K., Scharf, S., Faloona, F., Mullis, K.B., Horn, G.T., Erlich, H.A., Arnheim N., 1985. Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science* 230,1350–1354.
- Sambrook, J., Fritsch, E.F., Maniatis, T., 1989. *Molecular cloning*. 2nd edn. New York (NY): Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Samelius, G., Andrén, H., Liberg, O., Linnell, J.D.C., Odden, J., Ahlqvist, P., Segerström, P., Sköold, K., 2011. Spatial and temporal variation in natal dispersal by Eurasian lynx in Scandinavia. *J. Zool.* 286, 120–130.
- Sana, D.A., 2013. Efeitos de barragem de hidrelétrica sobre áreas de uso e adequabilidade de habitat de onças-pintadas (*Panthera onca*) (Carnivora: Felidae) nas várzeas do Alto Rio Paraná, Mata Atlântica. Msc dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, BR.
- Saranholi, B.H., Chávez-Congrains, K., Galetti Jr, P. M., 2017. Evidence of recent fine-scale population in South American *Puma concolor*. *Diversity* 9(4), 44-54.
- Scognamillo, D. M., Maxit, I. E., Sunquist, M., Polisar, J., 2003. Coexistence of Jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology London*, 259, 269–279.
- Sinclair, E.A., Swenson, E.L., Wolfe, M.L., Choate, D., Wolf, M., Crandall, K.A., 2001. Gene flow estimates in Utah's cougars imply management beyond Utah. *Anim. Cons.* 4, 257–264.
- Slatkin, M., 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47, 264-279.

- Slatkin, M., 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139, 457-462.
- Srbek-Araujo, A. C., Haag, T., Chiarello, A. G., Salzano, F. M., & Eizirik, E., 2018. Worrysome isolation: noninvasive genetic analyses shed light on the critical status of a remnant jaguar population. *J. Mammal.* 99(2), 397-407.
- Trigo TC, Freitas TR, Kunzler G, Cardoso L, Silva JC, Johnson WE, O'Brien SJ, Bonatto SL, Eizirik E. 2008. Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus *Leopardus*, and evidence for an introgressive hybrid zone between *L. geoffroyi* and *L. tigrinus* in southern Brazil. *Mol Ecol.* 17:4317–4333.
- Valdez, F.P., Haag, T., Azevedo, F.C.C., Silveira, L., Cavalcanti, S.M.C., Salzano, F.M., Eizirik, E., 2015. Population genetics of jaguars (*Panthera onca*) in the Brazilian Pantanal: molecular evidence for demographic connectivity on a regional scale. *J. Hered.* 106, 503–511.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P., 2004. MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes.* 4, 535–538.
- Waples, R.S., 2005. Genetic estimates of contemporary effective population size: to what time periods do the estimates apply? *Mol Ecol* 14, 3335–3352.
- Waples, R.S., 2006. A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conserv. Genet.* 7, 167–184.
- Waples, R.S., Do, C., 2008. LDNE: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Mol. Ecol. Resour.* 8, 753–756.
- Waser, P.M., Jones, W.T., 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *Q. Rev. Biol.* 58, 355–390.

- Weir, B.S., Cockerham, C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358–1370.
- Zanin, M., Adrados, B., Borrajo, N.G., Roques, S., Brito, D., Chávez, C., Rubio, Y., Palomares, F., 2016. Gene flow and genetic structure of the puma and jaguar in Mexico. *Eur. J. Wildl. Res.* 62, 461–469.
- Zimmermann, F., Breitenmoser-Würsten, C., Breitenmoser, U., 2005. Natal dispersal of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Switzerland. *J. Zool.* 267, 381–395.

Capítulo V

Conclusões gerais

Os estudos ecológicos apresentados nesta tese, das relações interespecíficas e também da comunidade de mamíferos com o ambiente, trazem novos conhecimentos a respeito da ocorrência de onça-parda e onça-pintada no Alto Rio Paraná, podendo contribuir com a conservação destas espécies na ecorregião. Da mesma forma o estudo da diversidade e estrutura genética das onças-pardas, comparativamente à onça-pintada, mostra o status destas espécies na área.

Os resultados alcançados nas análises de beta-diversidade reforçam a importância das várzeas, não só para a onça-pintada como já era conhecido, mas para a comunidade de mamíferos da região como um todo. A várzea foi o principal elemento da paisagem correlacionado tanto com a diversidade taxonômica quanto com a diversidade funcional, importante para a manutenção da biodiversidade local tanto de presas quanto de predadores. O Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema, no Mato Grosso do Sul, apresentou um maior número de espécies, tendo grande parte de sua área ocupada por várzeas ainda preservadas. Já o Pontal do Paranapanema em São Paulo é constituído por fragmentos florestais, em meio a uma paisagem bastante modificada e dominada por pastagens. A porcentagem de floresta também tem importante papel na manutenção da diversidade, sendo marcadamente correlacionada com a diversidade funcional, particularmente na região do Pontal. Mesmo estando em uma matriz bastante alterada pelo uso do solo os fragmentos florestais possibilitam a presença de grandes mamíferos e predadores nesta área. Os resultados reforçam que os planos de conservação para a região passam pela manutenção das áreas naturais, mas também pela ampliação da área de várzea protegida, como as áreas adjacentes ao sul e ao norte do

Parque do Ivinhema. Com o mesmo objetivo, a restauração da paisagem com reflorestamento, reconectando áreas núcleo para a conservação como as áreas protegidas da região e ampliando os fragmentos florestais, auxiliaria na conservação da fauna de mamíferos de médio e grande porte no Alto Rio Paraná.

O estudo com análises de interações das populações de presas e predadores foi realizado somente com dados do Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema. Não foi encontrada uma relação de atividade direta entre os predadores e suas presas preferenciais, apesar da sobreposição de atividade entre eles, possivelmente pelo comportamento das presas evitarem os predadores. Além disso, não foi encontrado um efeito de dominância dos predadores afetando a detecção ou ocorrência das presas. Também não foi identificada segregação temporal entre os grandes felinos que apresentaram alta sobreposição de atividade e não houve indicação de dominância espacial da onça-pintada sobre a parda. Apenas na análise espaço-temporal mais fina, foi encontrado um comportamento evitando encontros entre predadores, apesar de ocuparem as mesmas áreas. A falta de segregação entre predadores e também entre predadores e presas nas análises de coocorrência pode estar relacionada à escala avaliada, mas também ao uso do Parque do Ivinhema como um refúgio, concentrando a fauna, já que o entorno fora das várzeas está transformado em pastagem e lavoura. Portanto, o Parque do Ivinhema é de extrema importância para as espécies de mamíferos de médio e grande porte, ocorrendo ainda predadores de topo e grande disponibilidade de presas. O monitoramento da fauna deveria ser mantido na área do Parque e entorno, comparando-se com o presente estudo, acompanhando as populações de mamíferos ao longo prazo.

Como esperávamos, a população de onça-parda encontra-se em melhores condições de conservação do que a de onça-pintada na região do Alto Rio Paraná,

apresentando maior diversidade genética, maior população efetiva e sem indicação de isolamento, devido provavelmente à sua maior resiliência ecológica, sendo capaz de ocupar áreas mais degradadas do que a onça-pintada. Análises futuras com a inclusão de amostras de áreas adjacentes dentro da ecorregião Floresta Atlântica do Alto Paraná poderão revelar se as condições genéticas são confirmadas regionalmente. No entanto, o crescente impacto antrópico, alterando a paisagem da região, pode ainda afetar essa população, do mesmo modo que tem afetado a população de onça-pintada. Portanto, o monitoramento genético, como o da diversidade e da população efetiva, são ferramentas importantes para os planos de conservação de ambas as espécies de predadores no Alto Rio Paraná. Após 20 anos do enchimento do reservatório de Porto Primavera, suprimindo uma grande área (2.250 km²) de várzea preservada, seria importante reavaliar essas populações. A área de amostragem de Porto Primavera foi perdida quase na totalidade, perdendo-se também parte da população local de onças-pintadas e uma grande área adequada para as duas espécies. Reiteramos que a restauração ambiental é necessária para a conservação da onça-pintada em longo prazo, sendo fundamental reconectar as principais áreas para a espécie. Medidas de conservação como a restauração da paisagem certamente favorecerão também a onça-parda e outras espécies de médios e grandes mamíferos ainda presentes na região.

Os trabalhos realizados no âmbito desta tese abrem possibilidades para novas abordagens e comparações, buscando-se compreender melhor as interações ecológicas entre as espécies e destas com o ambiente. Além disso, a ampliação da amostragem de onças-pardas para estudos genéticos faz-se necessária, para ser avaliado se os padrões encontrados aplicam-se a toda ecorregião ou se já há algum efeito de isolamento e estruturação da população, tal como encontrado para onça-pintada. Comparações com novas amostragens também seriam importantes para avaliar a necessidade do manejo de

indivíduos de onça-pintada entre estas áreas. Em conclusão, o monitoramento das populações, a comparação com outras áreas e a ampliação da amostragem para as áreas adjacentes, podem trazer mais embasamento para auxiliar nas medidas de conservação dos grandes felinos no Alto Rio Paraná.