

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

LUIZ HENRIQUE MEDEIROS BORGES

**O papel de mamíferos de médio e grande porte como modificadores do
habitat na Amazônia ocidental**

Belém
2019

LUIZ HENRIQUE MEDEIROS BORGES

O papel de mamíferos de médio e grande porte como modificadores do habitat na Amazônia ocidental

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas.

Orientador(a): Prof. Dr. Carlos Augusto Peres da Silva.

Co-orientadora: Prof^a Dr^a Ana Cristina Mendes-oliveira

Belém
2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

B732p Borges, Luiz Henrique Medeiros
 O papel dos mamíferos de médio e grande porte como
 modificadores do habitat na Amazônia ocidental / Luiz Henrique
 Medeiros Borges. — 2019.
 65 f. : il. color.

 Orientador(a): Prof. Dr. Carlos Augusto Peres
 Coorientação: Prof^a. Dra. Ana Cristina Mendes Oliveira
 Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
 Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará,
 Belém, 2019.

 1. Engenheiros do ecossistema. 2. Facilitação. 3. Tocas. 4.
 Herbivoria. 5. Pisoteio. I. Título.

CDD 574.52409811

LUIZ HENRIQUE MEDEIROS BORGES

**O papel de mamíferos terrestres como modificadores do habitat na
Amazônia ocidental**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

Dr^a Maria Aparecida Lopes
Universidade Federal do Pará (Presidente)

Dr^a Fernanda Michaslky
Universidade Federal do Amapá

Dr^o Arnaud Léonard Jean Dezbiez
Escola Superior de Conservação Ambiental e Sustentabilidade (ESALQ)

Dr^o Carlos Rodrigo Brocardo
Instituto Neotropical: Pesquisa e Conservação

Dr^o Armando Muniz Calouro
Universidade Federal do Acre

Dr^o Leonardo Carreira Trevelin
Instituto tecnológico Vale

Dr^a Marcela Guimarães Moreira Lima
Universidade Federal do Pará

Aprovado em: 13 de dezembro de 2019

Local de defesa: SAT 1 do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pará.

Dedico este trabalho a Maria Francimar e José Martins (meus pais), Rawanna Nascimento (minha esposa), minha base e minha fortaleza, e ao meu avô materno Manoel Rodrigues (Manoel Paca -*In memoriam*), que tanto me incentivou indiretamente pelo seu modo de vida tradicional como seringueiro.

AGRADECIMENTO(S)

A Deus em primeiro lugar, por permitir dias de luta e vitórias, mas principalmente pelos dias de derrota que me tornaram mais firme ao longo de toda a batalha.

Aos meus Pais pois me proporcionaram toda a educação que era necessário para realização da minha carreira científica, e poder ter um filho com doutoramento, embora as circunstâncias fossem contrárias. Por todo esforço e suor derramado, empenho, sacrifício feito, nenhum feito, prêmio ou conquista seriam suficientes para retribuir tudo o que fizeram por min.

À minha companheira, amiga, confidente, parceira e amada Rawanna. Que suportou a distância durante as idas e vindas de campo quase ininterruptas, que queimou os dedos me ajudando a construir os modelos de plântulas. Que suportou meus momentos extremos de euforia, raiva e tristeza. Que me deu forças, e principalmente compartilhou os dias difíceis.

Ao meu orientador Carlos Augusto Peres, pela oportunidade, convite e orientação, e a Dr^a Ana Cristina Mendes-Oliveira pela co-orientação, por me receber em seu grupo de discentes, dar suporte com equipamento, apoio durante amostragem, e auxílio na escrita e revisão de todo a tese. Além do sempre estímulo a acreditar que tudo daria certo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento ao Pessoa Superior CAPES, pela bolsa concedida, mesmo em meio ao momento de instabilidade econômica do país.

À coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, em nome dos coordenadores e secretários, sempre dispostos a sanar dúvidas, efetuar matrículas, dar andamento em todos os processos inerentes a pós-graduação, muitas vezes ignorados.

À Secretaria de Meio Ambiente do Estado do Acre, ao Instituto Chico Mendes da Biodiversidade, por estrutura cedida para realização da logística e dos campos, agradeço através dos Gestores de Unidades de Conservação, Jesus Rodrigues Domingos de Souza, Thiago Jurua Damo Ranzi e Samuel Nienow, por todo suporte dado. Agradeço ao ICMBio pelas licenças de coleta para as três UCs.

Agradeço a empresa AMATA, pelo apoio logístico, e suporte dos funcionários em especial Luizinho, Cristian, Manoel, Nilsinho e a queridíssima Maria, por darem suporte nas atividades logísticas, desde autorizações, compartilhamento de dados, ajustes de campo até as refeições feitas com carinho por Maria.

À “Phyna Flor” (Gabi, Paula, Juliana, Ana Carolina, Geovana, Fernanda, Lorrane e Larissa) grupo de estudo sobre mamíferos e aves, a vida, o universo, a pós e tudo o mais. Sempre realizando discussões sobre diversos temas, auxiliando na discussão sobre trabalhos, pesquisas, análises, tornando a caminhada ao longo dos quatro anos menos doloridas, e mais alegres. Desde as difíceis horas na fila do R.U, dos almoços na copa, das longas caminhadas para comprar “chop”, do desespero nas disciplinas de estatística.

Aos amigos “Belenenses”, Cassia, Fernanda, Léo, Pablo, por fazerem dos dias em Belém mais animados e menos solitários. A Léo e Fernanda por discutirem e trocarem experiências a todos os instantes. Gabi, Léo e Pablo por me receberem sempre de portas abertas nas esporádicas passadas por Belém (grato Gabi por deixar sempre a panela suja de brigadeiro para min). A

amiga Thaline, que desde o princípio me auxiliou na chegada e na partida de Belém, me deu todos os nortes necessários para sobreviver em Belém e sempre dando conselhos sobre o doutorado.

Aos auxiliares e amigos de campo que fizeram de todos os campos pesados, difíceis e longínquos, momentos divertidos e animados. Obrigado Dimá (Odimar Celestino), Elíneo, Nonato (RESEX Cazumbá Iracema) e Pedro, Francisco Raison, Elissandro e Leandro (PE Chandless). Em especial ao Dimá, que mesmo morando longe, se dispôs a me acompanhar em campos na FLONA do Jamarí em Rondônia, distante mais de 1000 km de sua casa no interior do Acre, um rande amigo do fundo do coração. Aos fiéis barqueiros, amigos e escudeiros Valfredo e Mandim (Cristiano), que estiveram sempre presentes nas idas e vindas pela bacia do rio Purus.

Aos amigos André, Richarlly, Rair pela sempre troca de ideias, compartilhamento de diferentes experiências e apoio ao longo de toda a jornada acadêmica. Richarlly e Rair pelo auxílio na identificação dos morcegos registrados. Ao Prof^o Dr^o Edson Guilherme pelo auxílio na identificação das aves registradas.

Aos alunos Raphael, Marcos Souza e ao Jaime. Que foram firmes e parceiros nas coletas realizadas na FLONA do Jamarí, auxiliando na instalação de armadilhas fotográficas em diversos pontos, percorrendo praticamente 13 km todos os dias, no sol de rachar em meio as clareiras, contando plântulas e plantando canudinhos.

Agradeço a Manuela, Bernardo e Ivaldo (Sukita) que compartilharam dos dias em campo em Itapuã-do-Oeste. Das marmitas frias, dos sorvetes e das pizzas, das idas e vindas à UPA 06, da poeira do ramal e de tantas risadas, suavizando todos os percalços.

Aos membros da banca de qualificação e defesa desta tese, por contribuírem substancialmente com sugestões de modificação que favoreceram para a construção deste trabalho.

Ao meu querido e falecido avô, que por meio de suas histórias e estórias de caça, pesca e dos períodos nos seringais me incentivou indiretamente na escolha da carreira. Responsável pelo estímulo e curiosidade sobre o exímio escavador tatú canastra que “*Aaah meu fii Quando cavava uma toca, dava pra sentir do alto da terra firme tremer*” (Manoel Rodrigues 2017).

O papel dos mamíferos de médio e grande porte como modificadores do habitat na Amazônia ocidental

RESUMO

Mamíferos terrestres de médio e grande porte apresentam ampla diversidade de formas, história de vida, comportamento, fisiologia e ecologia, o que confere a este táxon uma ampla gama de espécies. As diversas espécies de mamíferos são responsáveis por exercer funções importantes em seus ambientes de ocorrência, atuando em serviços como dispersão e predação de sementes, polinização, controle de populações, ciclagem de nutrientes e engenharia do ecossistema. Engenheiros do ecossistema são espécies que pela sua presença e ou atividade alteram o meio biótico e abiótico, modulando e modificando o habitat para outras espécies. A forma como os organismos podem afetar um ao outro são diversas, e ocorre principalmente por meio das interações ecológicas como predação, competição e comensalismo ou facilitação. Os mamíferos podem desempenhar suas funções na engenharia do ecossistema, modificando habitats para outras espécies, como por exemplo o tatu canastra, ou agirem no controle de plântulas alterando o processo de regeneração, influenciando a distribuição e abundância dos indivíduos em diferentes níveis e escalas. Nesse contexto, a presente tese é dividida em duas sessões nas quais avaliamos como médios e grandes mamíferos podem modificar ambientes. Na primeira avaliamos o papel de *Priodontes maximus* (tatu canastra) como engenheiro do ecossistema em florestas do sudoeste da Amazônia. Nossos resultados mostraram que uma ampla diversidade de vertebrados terrestres é beneficiada pelas tocas de *P. maximus*. Além disso, identificamos a finalidade com a qual a maioria dos vertebrados utilizam as tocas, mostrando que a interação estabelecida nas tocas é ampla e fortemente conectada, para os mais diversos fins. Na segunda sessão verificamos como mamíferos de médio e grande porte podem interferir no processo de regeneração de clareiras artificiais formadas pela exploração madeireira de baixo impacto no sudoeste da Amazônia. Mensuramos os danos causados em plântulas de clareiras artificiais e ambientes de sub-bosque fechado. Com base nos resultados detectamos que o impacto na mortalidade de plântulas por mamíferos (via pisoteio ou herbivoria) é muito maior em clareiras que em ambientes de sub-bosque fechado, e que a maioria das espécies predadas são aquelas espécies de estágio inicial de sucessão sem valor madeireiro.

Palavras-chave: Engenheiros do ecossistema, facilitação, tocas, herbivoria, pisoteio.

The role of medium and large mammals as habitat modifiers in western Amazonia

ABSTRACT

Medium to large-bodied terrestrial mammals have a wide diversity of forms, life history, behaviour, physiology, and consequently a high diversity of ecological roles played in natural and human-modified ecosystems. Ecological functions such as seed dispersal, seed predation, pollination, population control, nutrient cycling and transport, and ecosystem engineering help maintain tropical ecosystems and regulate species diversity. Ecosystem engineers are species that by their presence and/or activity alter the biotic and abiotic environment, modulating the availability of resources and modifying habitat structure for other species. The way organisms can affect each other is diverse and occurs mainly through ecological interactions such as predation, competition and commensalism or facilitation, which in turn encompass several ecological processes such as pollination, dispersal, herbivory and prey control. The first chapter of this thesis assessed the role of *Priodontes maximus* (Giant Armadillo; tatu canastra) as an ecosystem engineer in southwestern Amazonian forests. Our results showed that a wide diversity of terrestrial vertebrates benefit from *P. maximus* burrows. Sites with high local diversity tend to increase the amount of interactions between vertebrate species and armadillo burrows. In addition, we identified the purpose for which most vertebrates use the burrows of this large excavator, showing that the interaction established in the burrows is broadly and strongly connected for a variety of purposes. In the second chapter of this thesis, I examine how medium and large-bodied mammals can interfere with the regeneration process of man-made treefall clearings formed by low-impact selective logging in southwestern Amazonia. Based on the relative abundance of species, damage to artificial seedlings was measured within both clearings and otherwise comparable shaded-understorey environments. Based on the results, I can infer that medium and large mammals affect seedling recruitment process in clearings. The impact of mammal-induced seedling mortality (via trampling and/or herbivory) is much greater within natural and logging clearings than in closed understorey environments.

Keywords: Ecosystem engineers, facilitation, burrows, herbivory, trampling.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
2	Sessão I.....	14
	ABSTRACT	15
	RESUMO.....	16
	INTRODUÇÃO	17
	MATERIAL E MÉTODOS	19
	ÁREAS DE ESTUDO	19
	BUSCA E LOCALIZAÇÃO DAS TOCAS	20
	ESTRUTURA E CARACTERÍSTICA DO HABITAT	21
	COLETA DE DADOS	21
	ANÁLISE DE DADOS	23
	RESULTADOS	24
	DISCUSSÃO.....	30
	LITERATURA CITADA.....	35
3	Sessão II.....	40
	ABSTRACT	41
	RESUMO.....	42
	INTRODUÇÃO.....	43
	MATERIAL E MÉTODOS.....	45
	ÁREA DE ESTUDO.....	45
	DELINEAMENTO AMOSTRAL	46
	AMOSTRAGEM DA FAUNA DE MAMÍFEROS	47
	AMOSTRAGEM DE HERBIVORIA E SOBREVIVÊNCIA DE PLÂNTULAS	47
	ANÁLISE DE DADOS	48
	RESULTADOS	50
	DISCUSSÃO.....	55
	LITERATURA CITADA.....	59
5.	CONCLUSÃO GERAL	62
6.	REFERÊNCIAS	63
7.	ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DO DOUTORADO.....	65

1 INTRODUÇÃO GERAL

As espécies da classe Mammalia apresentam alta diversidade morfológica, ecológica, fisiológica, de história de vida e comportamento (Jones & Safi 2011). Esse táxon engloba desde espécies bem pequenas, como o morcego abelha (*Craseonycteris thonglongyai*), que pesa cerca de duas gramas, até espécies como a baleia azul (*Balaenoptera musculus*) o maior mamífero vivo do planeta, que pode atingir mais de 154 toneladas (Jones et al. 2009). Essa alta diversidade morfológica reflete na ampla distribuição deste grupo pelos diversos ambientes da Terra, com adaptações evolutivas para habitarem inclusive em ambientes extremamente inóspitos (Jones & Safi 2011). Além disso, reflete também no alto número de papéis ecológicos desempenhado por este grupo de vertebrados (Wright 2003).

Os mamíferos desempenham diversos papéis fundamentais na regulação e estruturação de ecossistemas florestais, participando de vários tipos de interações ecológicas (Wright 2003). Este grupo atua ativamente na manutenção e regeneração florestal como dispersores e ou predadores de sementes (Stoner et al. 2007, Culot et al. 2017), participando em processos como na polinização, ciclagem de nutrientes ou regulação da biodiversidade (Jones & Safi 2011, Terborgh 2015). Mais recentemente algumas espécies de mamíferos têm sido consideradas como Engenheiros do Ecossistema (Wright 2003, Desbiez & Kluyber 2013).

O conceito de “Engenheiros do Ecossistema” foi proposto inicialmente por Jones et al. (1994), que o definiu como “*organismos que, por sua presença e/ou suas atividades, alteram o meio biótico e abiótico, ou até modulam a fonte e disponibilidade de recurso, criando e modificando o habitat para outras espécies*”. Desde a primeira conceituação, o termo se desenvolveu por diferentes caminhos, desde estudos de caso, e no desenvolvimento e teste de modelos e hipóteses (Wright & Jones 2006). A ampla aplicabilidade do conceito é possível, pois o mesmo está intimamente ligado a conceitos como biologia de populações e ecologia de comunidades, e geralmente ocorre atrelado e como consequência das interações ecológicas (Jones et al. 1994; Wright & Jones 2004; Hastings et al. 2007).

Um organismo pode afetar outro de diferentes formas, principalmente por meio das interações que incluem as relações de predação, competição direta e indireta por recurso e comensalismo ou facilitação. Estas interações são fundamentais e caracterizam a participação dos organismos nos processos ecológicos dentro de um ecossistema como na polinização,

dispersão, herbivoria, controle de presas e ciclagem de nutrientes. Algumas relações podem se dar de forma indireta afetando o ambiente utilizado por outras espécies, agindo no controle do microclima local, mudança de processos hidrológicos, ciclagem de nutrientes e produtividade em uma certa escala, além de criar habitats para outras espécies (Wright & Jones 2004, Write & Jones 2006). As espécies que, potencialmente influenciam a distribuição e abundância dos indivíduos e nos processos do ecossistema, em diferentes níveis e escalas são consideradas “Engenheiros do Ecossistema” (Hastings et al. 2007).

Segundo Write & Jones (2006), a maioria dos organismos, se não todos, desempenham alguma função ou atividade de engenharia do ecossistema. As espécies podem modificar o ambiente de diversas formas, e por isso os Engenheiros do Ecossistema podem ser classificados em dois grupos: Autogênicos, que modificam o habitat através de sua própria estrutura física, ou Alogênicos, que produzem alterações no ambiente pela transformação biótica e/ou abiótica do habitat, primariamente por meios mecânicos (Jones et al. 1994). Um dos principais exemplos de engenheiro do ecossistema alogênico é o Castor (*Castor canadenses*) (Wright et al. 2002), que através da construção de represas, modulam o fluxo de água, modificando o canal de córregos, a estrutura e dinâmica das áreas ripárias, retém sedimentos e material orgânico dos córregos. As represas modificam a dinâmica da ciclagem de nutrientes e decomposição, produzindo alterações nas características da água e do material transportado e, por último, influenciando a composição e a diversidade de animais e plantas (Naiman et al. 1988).

Por meio de suas atividades, os mamíferos exercem a engenharia de ecossistema em diversas escalas. As Toupeiras (*Spalax ehrenbergi*) e Coelhos que escavam túneis no solo, que por sua vez são ocupados por outras espécies de mamíferos e invertebrados, exemplificam a engenharia do ecossistema em pequena escala (Machicote et al. 2004). Em escala de paisagem, os Bisões e Elefantes influenciam na compactação do solo, pisoteio de plântulas e acabam modificando e criando novos habitats disponíveis para os mais diversos taxa (Gerlanc & Kaufman 2003, Beck et al. 2010). Em escalas menores, médios e grandes herbívoros são responsáveis pelo controle no recrutamento de plântulas em florestas tropicais através da herbivoria, dispersão e predação de sementes (Culot et al. 2017, Granados et al. 2017). Tais modificações não afetam apenas a comunidade de plantas, mas consequentemente modificam a paisagem e criam novos habitats para reprodução e forrageio para diversos outros organismos (Naiman 1988, Jones et al. 1994, Beck et al. 2010) além de causar mudanças no estoque de carbono a longo prazo (Belo et al. 2015, Culot et al. 2017).

Diversas áreas da ecologia possuem potencial para aplicação do conceito de engenharia do ecossistema (Wright & Jones 2006). A função ecológica da engenharia de ecossistemas age associada a outros tipos de interações que controlam os sistemas ecológicos (Wright & Jones 2006, Hastings et al. 2007). A compreensão de padrões e processos ecológicos associados à engenharia de ecossistema, bem como relacionar as espécies e suas atividades envolvidas, são fundamentais para efetivar este conceito como processo ecológico importante (Hastings et al. 2007).

Neste trabalho de tese avaliou-se neste estudo o papel desempenhado por mamíferos de médio e grande como modificadores do habitat na região sudoeste da Amazônia. A tese está estruturada em dois capítulos na forma de artigos científicos ainda a serem submetidos. No primeiro abordamos a função do tatu canastra como engenheiro do ecossistema em duas Unidades de Conservação, localizados no extremo sudoeste da Amazônia. Verificamos a rede de interação estabelecida entre o tatu canastra e as demais espécies de vertebrados que de alguma forma utilizam suas tocas. No segundo artigo abordamos como os mamíferos de médio e grande porte podem impactar no processo de regeneração de clareiras artificiais formadas pela atividade de exploração madeireira de impacto reduzido, causando danos através da análise do pisoteio e herbivoria sobre plântulas.

2 Sessão I

**O papel do *Priodontes maximus* (Kerr: 1792)
como engenheiro do ecossistema no Sudoeste da
Amazônia.**

A primeira sessão desta tese foi elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Journal of Mammalogy*, disponível em:

https://academic.oup.com/jmammal/pages/General_Instructions#Manuscript_Preparation

O papel do Tatu Canastra (*Priodontes maximus*: kerr 1792) como “engenheiro do ecossistema” no sudoeste da Amazônia

¹Luiz Henrique Medeiros Borges, ^{1,2}Ana Cristina Mendes-Oliveira & ³Carlos A. Peres

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará/EMBRAPA, Belém, Pará, Brasil.

²Laboratório de Ecologia de Zoologia de Vertebrados – LABEV - Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil.

³Centre for Ecology, Evolution and Conservation, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich, Norfolk, United Kingdom.

ABSTRACT - Different mammalian taxa around the world are considered ecosystem engineers by altering the physical environment and available habitat for other species, establishing new ecological interactions in the system. One of the species considered engineers of the ecosystem is the armadillo canastra (*Priodontes maximus*). This species is the largest living armadillo, and its burrows are considered sources of fundamental resources for various vertebrate groups. From April to August 2017 we monitored 30 *P. maximus* burrows in two conservation units in Acre to assess the interaction between their excavations and visiting vertebrates. With an effort of 2500 night traps, 35 terrestrial vertebrates established direct interaction with the burrows. In all 21 species of mammals and 12 birds used the burrows. The burrows are widely used regardless of construction time and are mainly used by frugivorous, insectivorous and omnivorous species. The interaction network established through the burrows is considered highly connected (40%) and nested, 58 interactions were recorded. *Cunicullus paca*, bats, *Momotus momota* and *Baryphthengus martii* were the most frequent visitors. The main purposes of the burrow use were foraging and shelter. This study presented the largest number of species associated with *P. maximus* burrows ever recorded for neotropical environments. The high diversity of species in the Amazon provides an increase in interactions between vertebrates and *P. maximus* burrows, intensifying its role as an ecosystem engineer in this biome. Disruption to this service would affect several vertebrate species (including endangered birds and mammals).

Keywords: Network, burrows, facilitation, trap-cam, armadillo

RESUMO – Diferentes táxons de mamíferos ao redor do mundo são considerados engenheiros do ecossistema por alterarem o ambiente físico e o habitat disponível para outras espécies, estabelecendo novas interações ecológicas no sistema. Uma das espécies consideradas engenheiros do ecossistema é o tatu canastra (*Priodontes maximus*). Esta espécie é o maior tatu vivo, e suas tocas são consideradas fontes de recursos fundamentais para diversos grupos de vertebrados. De abril a agosto de 2017 monitoramos 30 tocas de *P. maximus*, em duas unidades de conservação no Acre, para avaliar a interação estabelecida entre as suas escavações e os vertebrados visitantes. Com um esforço de 2500 armadilhas noite, 35 vertebrados terrestres estabeleceram interação direta com as tocas. Ao todo 21 espécies de mamíferos e 12 de aves utilizaram as tocas. As tocas são amplamente utilizadas independente do tempo de construção, e são utilizadas principalmente por espécies frugívoras, insetívoras e onívoras. A rede de interação estabelecida por meio das tocas é considerada altamente conectada (40%) e aninhada, 58 interações foram registradas. *Cunicullus paca*, morcegos, *Momotus momota* e *Baryphthengus martii* foram os visitantes mais frequentes. As principais finalidades de uso das tocas foram forrageio e abrigo. Este estudo apresentou o maior número de espécies associadas as tocas de *P. maximus* já registrados para ambientes neotropicais. A alta diversidade de espécies na Amazônia proporciona um incremento nas interações entre os vertebrados e as tocas de *P. maximus*, intensificando seu papel de engenheiro do ecossistema neste bioma. A quebra neste serviço afetaria diversas espécies de vertebrados (incluindo aves e mamíferos ameaçados de extinção).

Palavras chave: Redes de interação, tocas, facilitação, armadilhas fotográficas, tatu

INTRODUÇÃO

A alta riqueza de espécies de uma determinada área favorece o estabelecimento de um maior número de interações biológicas, positivas e negativas, em ecossistemas florestais (Machicote et al. 2004). Interações como competição, predação, dispersão e herbivoria são importantes determinantes da distribuição, abundância e comportamento de espécies que participam ativamente da estruturação de comunidades biológicas neotropicais (Dickman 1992; Jones et al. 1994; Wal et al. 2000; Hastings et al. 2007). Entretanto, apesar de serem menos estudadas, interações como o comensalismo e a facilitação, ou seja, quando um organismo melhora o ambiente para outro, sob condições adversas, também são consideradas forças estruturantes de comunidades biológicas (Machicote et al. 2004; Verdú et al. 2008). Em comunidades de plantas, normalmente, poucas espécies facilitadoras aumentam a taxa de recrutamento de várias outras espécies facilitadas (Verdú & Valiente-Banuet 2008), o mesmo pode ser observado para vertebrados (Machicote et al. 2004).

Os vertebrados terrestres podem atuar como facilitadores por dois mecanismos principais. O primeiro através do comportamento, aumentando a eficiência de forrageio e/ou diminuindo riscos de predação, como por exemplo em bandos mistos de primatas, onde algumas espécies se favorecem do comportamento de forrageio e/ou alerta anti-predador de outras espécies que compartilham o mesmo espaço (Pook & Pook 1982; Garber 1988). O segundo mecanismo seria através de modificações físicas no ambiente, neste caso as espécies que exercem este mecanismo são definidas na literatura como “Engenheiros do Ecossistema”, já que alteram o meio biótico e/ou abiótico, modulando a fonte e disponibilidade de recurso para outras espécies (Jones et al. 1994).

Diferentes táxons de mamíferos ao redor do mundo são considerados engenheiros do ecossistema, por alterarem o ambiente físico e o habitat disponível para outras espécies, estabelecendo novas interações (Hastings et al. 2007; Romero et al. 2015). Espécies como o Castor (*Castor canadenses*, Kuhl, 1820), afetam a dinâmica de populações e a partição da biomassa da comunidade vegetal, alterando a distribuição da fauna aquática e terrestre através da construção de diques (Naiman et al. 1988). No leste africano, elefantes (*Loxodonta africana*, Blumenbach, 1797), através da herbivoria e pisoteio, mantém o mosaico de habitats na savana, por meio de danos físicos na vegetação (Naiman 1988), disponibilizando ambientes diversos aos diferentes grupos de vertebrados da planície africana. Na Amazônia peruana, espécies de porcos da família Tayassuidae favorecem cerca de 20 espécies de anfíbios, pois criam poças temporárias durante atividade de forrageio (Beck et al. 2010). Além disto, organismos fossoriais e escavadores, como toupeiras (*Spalax ehrenbergi* Nehring, 1898 - Rodentia), tatus

(*Chaetophractus villosus* Desmarest, 1804; *Priodontes maximus* - Cingulata) e vizcacas (*Lagostomus maximus* Desmarest, 1817 – Rodentia) estabelecem interações de facilitação com inúmeras outras espécies de vertebrados e invertebrados, através de suas tocas e escavações (Jones et al. 1994; Machicote et al 2004; Desbiez & Kluyber 2013, Rodrigues et al. 2019). As tocas e escavações são utilizadas como abrigo, forrageio e refúgio por espécies de aves, lagartos, outros mamíferos e vários invertebrados (Desbiez & Kluyber 2013, Rodrigues et al. 2019). Nas florestas tropicais, as tocas de animais semifossoriais constituem provavelmente um dos maiores eventos de facilitação (Zhang et al. 2003; Davidson et al. 2012).

Dentre os mamíferos escavadores o grupo mais diverso é o dos tatus, membros do clado Cingulata e inseridos na Super-Ordem Xernathra, formada pelas atuais espécies de tatus, remanescentes dos extintos membros da megafauna do Plio-pleistoceno, os Glyptodontideos (Desluc et al. 2002; Vizcaíno et al. 2011). O maior remanescente desta Megafauna no continente americano é o Tatu Canastra (*Priodontes maximus*: Kerr 1972). O tatu canastra possui adaptações anatômicas para escavar, como membros curtos e fortes com uma garra dianteira longa e recurvada em cada pata (Silveira et al. 2009; Vizcaíno et al. 2011). Estas características morfológicas permitem esta espécie construir grandes galerias no solo, com cerca de 42 cm de altura e 35 cm de largura, que possuem em média mais que 1.5 m metros de profundidade (Da Silveira Anacleto 2007; Silveira et al. 2009; Pitman & Panta-Corzo 2016). Indivíduos da espécie *P. maximus* são conhecidos por escavarem uma nova toca a cada dois dias e normalmente não permanecem na mesma por mais de uma noite, retornando eventualmente em atividade de forrageio (Carter & Encarnação 1983; Silveira et al. 2009).

Considerado engenheiro do ecossistema, a principal modificação no habitat feita pelo tatu canastra é a construção de enormes tocas (Desbiez & Kluyber 2013). Os túneis escavados por *P. maximus* favoreceram cerca de 25 espécies de vertebrados em áreas de savanas da Colômbia (Aya-Cuero et al. 2017), 24 espécies em áreas inundadas no Pantanal Brasileiro (Desbiez & Kluyber 2013) e 35 espécies na Mata Atlântica (Massocato et al. 2017). Espécies de aves e mamíferos de médio porte utilizam as tocas de *P. maximus* como abrigo (Desbiez & Kluyber 2013; Aya-Cuero et al. 2017). Já pequenos vertebrados insetívoros ou até mesmo carnívoros de médio e grande porte utilizam para forrageamento (Desbiez & Kluyber 2013). Além disto foram observados eventos de reprodução no interior de tocas de tatu canastra por outras espécies de tatus (Desbiez & Kluyber 2013).

Afim de compreender a interação estabelecida através de um processo de engenharia de ecossistema, o objetivo deste estudo foi avaliar o uso das tocas de *P. maximus* por vertebrados,

no sudoeste da Amazônia. Levamos em consideração o papel desempenhado por esta espécie escavadora e a alta riqueza de espécies da região, onde o número e intensidade de interações ecológicas podem ser infladas pela alta diversidade de organismos e funções ecológicas. Avaliamos a amplitude do papel de engenheiro de ecossistema, verificando quantas espécies de vertebrados são favorecidas pelas tocas de *P. maximus* no bioma Amazônico. Verificamos se o tipo de toca (velha, nova, inacabada e etc.) influencia na ocorrência das espécies ou guildas alimentares facilitadas, esperando uma maior ocorrência de espécies em tocas novas, sendo a maioria delas insetívoras. Utilizamos a abordagem de redes de interação para avaliar o papel do tatu canastra como facilitador, e o uso das tocas pelas espécies de vertebrados, analisando o quanto e como essa interação está estruturada. Também identificamos o habitat no qual o tatu canastra escava suas tocas, acreditando que a maioria seja em ambientes com predomínio de taboca.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREAS DE ESTUDO

Desenvolvemos o estudo no Parque Estadual Chandless (PEC) e na Reserva Extrativista (RESEX) do Cazumbá-Iracema. Ambas são Áreas Protegidas localizadas no sudoeste da Amazônia brasileira, no estado do Acre, fronteira com Peru (Figura 1). A RESEX do Cazumbá-Iracema é adjacente ao PEC, possuindo uma área de aproximadamente 750.000 ha. Já o PEC possui uma área de aproximadamente 695.000 ha (SEMA, 2010). Estas duas Áreas de Proteção em conjunto com outras Reservas e Terras Indígenas brasileiras e peruanas, formam um grande bloco de Floresta Amazônica bastante importante para a conservação da biodiversidade da região (Borges et al. 2015).

Ambas as Áreas Protegidas são cobertas por Floresta Ombrófila Densa e Floresta Tropical semi-Caducifólia em maior proporção, mas também apresentam florestas com dossel mais aberto e um mosaico de diferentes tipos de vegetação aberta (SEMA 2010). Além disto, toda a região de estudo apresenta áreas com alta dominância de bambu do gênero *Guadua* spp. Ambas as Áreas de estudo se localizam em uma mancha de bambu que ocorre nesta região da Amazônia (Mcmichael et al. 2013). A altitude da área varia entre 180 e 370 m (SEMA 2010). As temperaturas médias na região variam entre 24°C e 25°C, ocasionalmente atingindo 10°C em um evento conhecido como “friagem”. A umidade relativa média varia de 80 a 90% (SEMA 2010). A faixa de precipitação vai de 1900 mm a 2000 mm (Acre 2010).

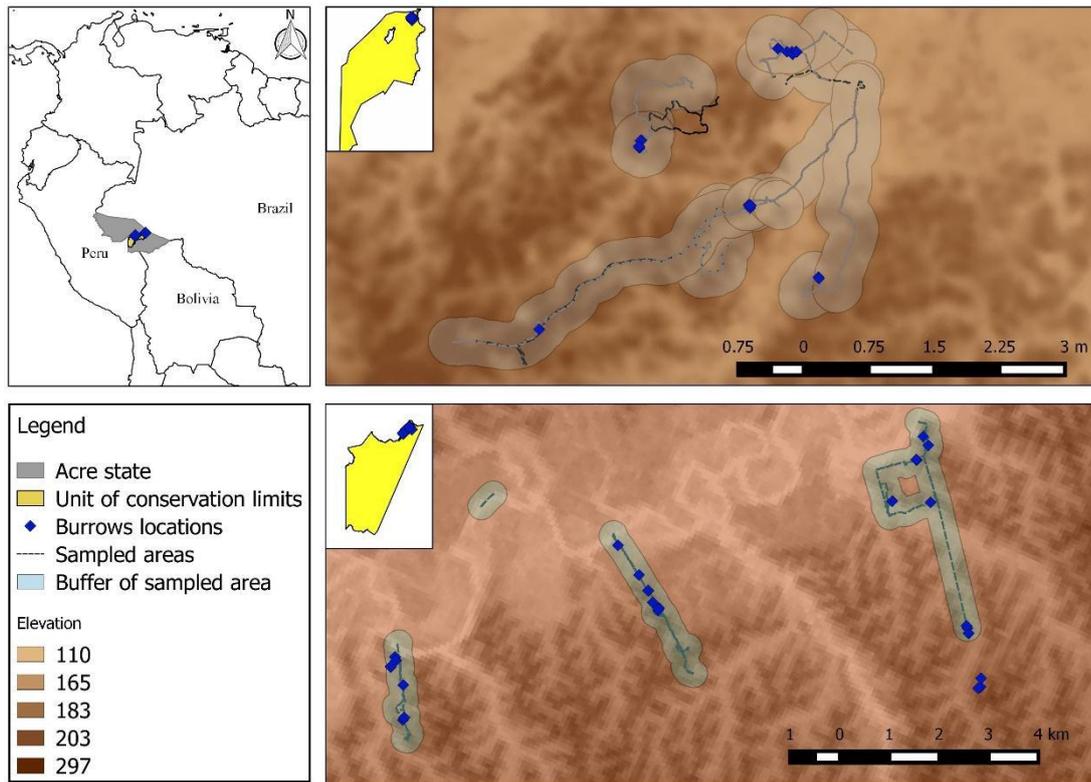


Figura 1. Localização das áreas de estudo. O quadro superior esquerdo apresenta a América do Sul, com o Brasil e o Estado do Acre, delimitado em azul os locais das áreas de estudo. As figuras em amarelo, apresentam os limites do (A) Parque Estadual Chandless e (B) da RESEX do Cazumbá-Iracema. As figuras principais apresentam as trilhas percorridas na busca por tocas de *Priodontes maximus* e os buffers das áreas amostradas nas respectivas Unidades de Conservação. Destaque em azul para as tocas.

BUSCA E LOCALIZAÇÃO DAS TOCAS

Fizemos busca por tocas de *P. maximus*, em ambas as áreas de estudo utilizando trilhas pré-existentes, incluindo estradas de coleta de seringa e de castanha, ramais, e quaisquer outros acessos. As buscas pelas tocas, foram realizadas no período de dezembro de 2016 a março de 2017. Ao todo foram percorridos aproximadamente 400 km de trilhas, entre buscas e recenseamentos, cobrindo uma área de 47 km² de floresta aproximadamente (Figura 1).

Georreferenciamos e mapeamos todas as escavações de *P. maximus* encontradas com uso do GPS. Além disto, realizamos medidas de comprimento e altura da entrada das tocas, numa distância padrão de 10 cm para o interior da toca, evitando pontos de desmoronamento de solo na borda (Silveira et al. 2009). Estas medidas auxiliaram na classificação das tocas. Classificamos as tocas encontradas em três categorias, de acordo com suas características físicas baseado em Carter & Encarnação (1983), descritos na (Tabela 1).

Tabela 1. Classificação das tocas de *P. maximus* de acordo com suas características físicas e do tempo de construção, com base no proposto por Carter & Encarnação (1983).

CLASSIFICAÇÃO DA TOCA	TEMPO	CARACTERÍSTICAS
NOVA	< 1 mês	Entrada intacta, sem erosão e ou vestígio do corpo do animal impresso na lateral da toca. Presença de amontoado de solo solto, ausência de folhas e plântulas na entrada da toca.
RECENTE	1 a 6 meses	Presença de amontoado de solo compacto, frequente presença de sementes germinando e/ou teias de aranha na entrada da toca.
ANTIGA	> 6 meses	Ausência de solo amontoado, frequentemente presença de teias de aranha e folhas na entrada da toca, túnel afunilado com sinais de erosão evidente.
INACABADA/FORRAGEIO		Escavações com menos de 1,5 m de profundidade, localizadas em formigueiros ou cupinzeiros e frequentemente várias escavações semelhantes próximas.

ESTRUTURA E CARACTERÍSTICA DO HABITAT

Para caracterizar o habitat e verificar quais as variáveis podem influenciar na escolha do local para a construção das tocas por *Prionotus maximus*, mensuramos variáveis relacionadas à estrutura da vegetação, topografia e solo (Tabela 2). Realizamos todas as medidas no local onde a toca fora escavada e, em três pontos distantes 50 m de cada uma das tocas amostradas, formando um triângulo equilátero. Em cada vértice do triângulo implantamos uma parcela de 25 m², onde foram realizadas todas as medições.

Tabela 2 Descrição das variáveis ambientais medidas nas parcelas implantadas próximo às tocas de *P. maximus*.

VARIÁVEIS	DESCRIÇÃO
ABUNDÂNCIA DE ÁRVORES	Número total de árvores com diâmetro na altura do peito (DAP) acima de 10 cm.
ABUNDÂNCIA DE PALMEIRAS	Número total de estipes de palmeiras maiores que 1 m de altura.
ABUNDÂNCIA DE TABOCAS	Número total de colmos de taboca (<i>Guadua</i> spp.).
ALTURA DO DOSSEL	Altura média de dossel em metros, no ponto central da parcela
ABERTURA DE DOSSEL	Média da proporção da abertura do dossel (com utilização de densiômetro). Para tal, foram realizadas quatro medidas, onde o densiômetro foi posicionado a um metro de altura do solo, para contagem da área de dossel aberta refletida no espelho côncavo do densiômetro.
DENSIDADE DE SUB-BOSQUE	Porcentagem de cobertura de sub-bosque, estimada a partir de fotografia, utilizando uma tela branca de 3 x 1,5 m posicionada verticalmente no ponto central da parcela. A fotografia foi realizada a uma distância de 4 m, e a uma altura de 0.5 m com auxílio de um tripé, adaptando método proposto por (Marsden et al. 2002). As imagens foram processadas no software de código livre de Imagem J (Schneider et al. 2012).
ELEVAÇÃO DO SOLO	Altitude ao nível do mar, utilizando modelo de elevação digital do terreno (DEM SRTM - Shuttle Radas Topographic Mission) 3 arc-segundo (aproximadamente 90 no Equador).
DECLIVIDADE	Ângulo de inclinação do terreno, obtida utilizando clinômetro, distanciada a um metro da entrada da toca.
TIPO DE SOLO	Tipo de solo em que as tocas foram escavadas, utilizando a técnica de classificação táctil-manual (IBGE 2007), se arenoso ou argiloso.

COLETA DE DADOS

Com o objetivo de monitorar as espécies de vertebrados que visitam as tocas de *P. maximus*, instalamos 30 armadilhas fotográficas, sendo 18 no PEC e 12 armadilhas na RESEX do Cazumbá-Iracema. Cada armadilha foi posicionada em uma toca diferente. Para a seleção

das tocas, usamos como critério de independência uma distância mínima de 250 m entre elas. Também selecionamos tocas com sinais de atividades de algum vertebrado. Monitoramos as tocas de abril a agosto de 2017, sendo que as armadilhas fotográficas ficaram ligadas 24 h/dia ao longo do período de amostragem. Configuramos as armadilhas para fazer vídeos de 30 s, com intervalos de 30 s para registrar todas as espécies que utilizavam as tocas, e para captar os mais variados comportamentos de todas espécies visitantes.

Consideramos os registros independentes quando, um indivíduo da mesma espécie foi registrado após o intervalo de 10 min do registro anterior, de acordo com Desbiez & Kluwyber (2013). Categorizamos os registros de acordo com o comportamento observado durante o vídeo de cada espécie com a toca. Para confirmação de determinados comportamentos mais longos, levamos em consideração também os vídeos que estariam dentro do intervalo de 10 min. Consideramos registros de interação dos animais com as tocas, aqueles vídeos em que as espécies permaneceram mais do que cinco segundos interagindo de alguma forma com a toca. O tipo de comportamento registrado nas tocas durante os vídeos, levando em consideração o tempo despendido por cada espécie na toca, foram: Abrigo, Forrageio, Interação social, Reprodução e Sem interação. Utilizamos como base estudos de comportamento animal (Del-Claro 2004; Williams 2011).

Tabela 3 Descrição dos comportamentos das espécies de vertebrados registras pelas armadilhas fotográficas durante o monitoramento das tocas de *P. maximus*. As interações foram estabelecidas com base no tempo que cada espécies despendia na toca e o comportamento registrado durante o vídeo.

TIPO DE INTERAÇÃO	COMPORTAMENTO
SEM INTERAÇÃO (S/I)	O animal apenas passou em frente a toca não interagindo com a mesma, esse tipo de interação foi descartado da análise.
FORRAGEIO (FOR)	O animal visitou a toca, realizando varredura visual explorando o ambiente da entrada e interior da toca, manipulando itens vegetais ou o solo de forma superficial à procura de possíveis presas, capturou alguma presa ou se alimentou na toca
INTERAÇÃO SOCIAL (IS)	Ouve interação entre dois ou mais indivíduos, inter. ou intraespecífica, tais como brincadeiras, catação e agressão durante a visita na toca.
ABRIGO (ABR)	Durante o vídeo de 30 s o animal descansou na toca ou permaneceu na mesma, e/ou entrou na toca e desapareceu até o final do vídeo, não saindo da mesma até o intervalo de 10 min (para tal utilizamos os vídeos intervalares).
REPRODUÇÃO (REP)	O animal realizou coito na entrada da toca, se estabeleceu na toca para dar à luz, carregando itens (folhas e/ou gravetos) para construção do ninho, registrou-se fêmea e filhote no interior da toca, ou a espécie se estabeleceu na toca com filhote para desenvolvimento e proteção durante alguns dias.

Avaliamos neste estudo todas as classes de vertebrados terrestres registradas utilizando as tocas de *P. maximus*, que incluíram espécies de mamíferos, aves, répteis e anfíbios. As espécies registradas foram classificadas em oito categorias de acordo com sua dieta, sendo: carnívoros, frugívoros, frugívos/granívoros, frugívoros/nectarívoros, frugívoros/herbívoros,

insetívoros, mirmecófagos e onívoros. Para a definição das guildas alimentares utilizamos dados alimentares com base em Mendes-Oliveira (2017) e Wilman et al. (2014).

ANÁLISE DE DADOS

Para testar se a riqueza e a abundância geral de espécies diferiram entre tipos de toca fizemos uma Análise de Variância (ANOVA one-way). Para verificar quais guildas alimentares utilizam as tocas com maior frequência utilizamos os Modelos Lineares Generalizados (GLMs, família de distribuição de erro = *Quasi-poisson*), com teste Qui-quadrado para verificar a significância dos modelos. O tratamento dos dados, para remoção de possíveis outliers, foi realizado utilizando a função “*prep_outliers*” do pacote “*funModeling*”, no qual o utilizou-se o método “*bottom_top*”, que considera como outlier os valores acima ou abaixo do percentil estabelecido, com um limite de 95% (Casas 2018). Avaliamos o padrão de composição de espécies por tipos de tocas através da Análise de Ordenação de Componentes Principais (PCoA), onde a abundância das espécies visitantes em cada tipo de toca, foi transformada usando $\log(x+1)$ para balancear os valores, e foi aplicada o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Utilizamos uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) para testar a composição de espécies entre os diferentes tipos de toca. Para compreender quais variáveis de habitat são preditoras da ocorrência das tocas de *P. maximus* encontradas, utilizou-se regressão logística com teste Qui-Quadrado para verificar a significância das variáveis. Também foi utilizado o teste Qui-Quadrado para verificar se há preferência da espécie por solo para escavar sua toca.

Para descrever a estrutura da interação estabelecida entre as espécies de vertebrados e as tocas de *P. maximus*, utilizamos a abordagem de redes de interação. Esta abordagem é normalmente utilizada para exemplificar e analisar relações mutualísticas, mas também aplicável a relações de comensalismo/facilitação (Bascompte 2007; Verdú et al. 2008). Construímos uma matriz binária de presença e ausência, onde as espécies de vertebrados e o tipo de uso (comportamento) da toca foram conectados. Nesta análise calculamos a conectância (intensidade de interação) e o aninhamento (como as espécies estão interagindo) das espécies com as tocas de *P. maximus*. Conectamos na matriz, as espécies de vertebrados e o tipo de uso da toca, sendo que o elemento “*aij*” foi igual a 1 quando a espécie “*i*” interagiu com a toca para a finalidade “*j*”, ou zero se não houve interação (Bascompte et al. 2003). Para verificar o quanto forte foi a rede estabelecida entre as espécies e uso da toca, medimos o Aninhamento (N), utilizando a fórmula definida por Bascompte et al. (2003):

$$N = \frac{100 - T}{100}$$

Onde: N é o grau de aninhamento com valores que variam de 0 a 1 e T é a temperatura da rede, que é uma métrica medida em graus centígrados e que mede o grau com o qual a comunidade desvia para o perfeito aninhamento. Os valores desta métrica variam de 0° a 100°, onde uma comunidade perfeitamente aninhada tem valor igual a 0° (Atmar and Patterson 1993). Realizamos estas análises no programa Nestedness Temperature Calculador, que utiliza o modelo nulo em que cada célula da matriz de interação tem a mesma probabilidade de ser ocupada (Atmar & Patterson 1993, 1995). Também medimos o grau de Conectância (C), estimando a porcentagem de interações registradas entre as espécies o tipo de uso da toca, em relação a todas as interações possíveis de ocorrer, com valores entre 0 e 100 (Jordano 1987). Para este cálculo utilizamos a seguinte fórmula:

$$C(\%) = \frac{I \times 100}{F \times P}$$

Onde: I é número de interações registradas, F é o número de espécies de vertebrados e P é o tipo de uso da toca, e $(F \times P)$ é o número total de interações possíveis de ocorrer. Todas as análises foram realizadas utilizando o Software R (www.r-project.com).

RESULTADOS

Registramos 59 escavações de tatu canastra na área monitorada, totalizando cerca de 1,19 tocas por km². Do total de escavações encontradas, 17 foram classificadas como tocas novas, 27 como tocas recentes, quatro como tocas antigas, sete como tocas inacabadas e quatro como escavações de forrageio. Apenas 30 tocas foram selecionadas para amostragem, levando em consideração a independência de 250 m entre elas.

Com um esforço de aproximadamente 2500 armadilhas/noite, obtivemos 1624 registros independentes de vertebrados. Registramos espécies de todas as classes de vertebrados terrestres (Tabela 4), sendo mamíferos (n=1057) e aves (n=551) os grupos mais abundantes. Ao todo foram registradas 75 espécies de vertebrados, das quais 43 visitaram as tocas, sendo possível identificar a interação direta de 35 espécies nas tocas. Do total de espécies que tiveram interação identificada nas tocas, 21 foram de mamíferos, 12 foram aves, um anfíbio e um réptil (Tabela 4). As Classes Mammalia e Aves foram as mais abundantes, 61% dos registros de mamíferos e 38% de aves envolvem interação com as tocas.

Tabela 4 Lista de espécies de vertebrados que visitaram as tocas de *Priodontes maximus*. (N) Número de registros independentes de cada espécie registrada, e quantidade de registros de cada espécie de acordo com os tipos de interações (Forrageio; Abrigo; Interação social e Reprodução). Classificação quanto a dieta, com base em Paglia et al. (2012) e Wilman et al. (2014): Carnívoros (CA); Frugívoros (FR); Frugívoros/Granívoros (FR/G); Frugívoros/Insetívoros (Fr/In); Frugívoros/Herbívoros (FR/HE); Insetívoros (IN); Mirmecófagos (Myr) e Onívoros (ON).

Classe	Espécie	Dieta	N	Abrigo	Forrageio	Interação Social	Reprodução
Ordem							
Família							
Amphibia							
Anura							
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus</i> sp. (Spix, 1834)	In	1	0	1	0	0
Sauropsida							
Squamata							
Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i> (Linnaeus, 1758)	On	2	0	2	0	0
Aves							
Tinamiformes							
Tinamidae	<i>Crypturellus</i> sp. (Gray, 1840)	none	1	0	1	0	0
Coraciiformes							
Momotidae	<i>Baryphthengus martii</i> (Gray, 1840)	Fr_In	52	16	36	0	0
	<i>Momotus momota</i> (Linnaeus, 1766)	On	267	131	135	0	1
Galbuliformes							
Bucconidae	<i>Malacoptila semicineta</i> (Todd, 1925)	In	2	0	2	0	0
	<i>Monasa flavirostris</i> (Strickland, 1850)	In	2	0	2	0	0
Galliformes							
Odontophoridae	<i>Odontophorus gujanensis</i> (Gmelin, 1789)	On	1	0	1	0	0
Gruiformes							
Psophiidae	<i>Psophia leucoptera</i> (Spix, 1825)	Fr_In	1	0	1	0	0
Passeriformes							
Furnariidae	<i>Ancistrops strigilatus</i> (Spix, 1825)	none	1	0	1	0	0
Rhinocryptidae	<i>Liosceles thoracicus</i> (Sclater, 1865)	In	1	0	1	0	0
Thamnophilidae	<i>Hylophylax naevius</i> (Gmelin, 1789)	In	2	0	2	0	0

Troglodytidae	<i>Microcerculus marginatus</i> (Sclater, 1855)	In	1	0	1	0	0
Mammalia							
Artiodactyla							
Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	Fr_Hb	4	0	4	0	0
Carnivora							
Felidae	<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	Ca	2	1	1	0	0
Mustelidae	<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	Fr/On	3		3	0	0
	<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776)	Ca	4	3	1	0	0
Chiroptera							
Carollinae	Carollinae	Fr	92	56	36	0	0
Glossophaginea	Glossophaginea	NE	13	4	9	0	0
NI	Morcego	none	1	1	0	0	0
Phyllostominae	Phyllostominae	Ca_In_On	36	29	6	1	0
Stenodermatinea	Stenodermatinea	Fr	43	38	5	0	0
Cingulata							
Dasypodidae	<i>Cabassous unicinctus</i> (Linnaeus, 1758)	Myr	4	3	1	0	0
	<i>Dasypus kappleri</i> (Krauss, 1862)	In/On	7	4	3	0	0
	<i>Dasypus novemcinctus</i> (Linnaeus, 1758)	In/On	6	0	6	0	0
	<i>Dasypus</i> sp (Linnaeus, 1758)	In/On	6	1	5	0	0
	<i>Priodontes maximus</i> (Kerr, 1792)	Myr	6	4	2	0	0
Didelphimorphia	<i>Peq Marsupial</i>	In/On	37	14	23	0	0
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i> (Linnaeus, 1758)	Fr/On	1	0	1	0	0
Pilosa							
Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i> (Linnaeus, 1758)	Myr	1	1	0	0	0
Rodentia	Pequeno Roedor	Fr_Gr	216	104	106	0	6
Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)	Fr_Hb	28	15	9	1	3
Dasyproctidae	<i>Dasyprocta</i> sp. (Wagler, 1832)	Fr_Gr	1	1	0	0	0
	<i>Myoprocta pratti</i> (Pocock, 1913)	Fr_Gr	16	10	6	0	0
Dinomyidae	<i>Dinomys branickii</i> (Peters, 1873)	Fr_Hb	6	2	3	0	1
NI	NI	none	2	0	2	0	0

Não houve influência dos tipos de tocas de *P. maximus* sobre a riqueza de espécies visitantes ($F_{(3,22)} = 1.874$, $p = 0.164$) (Figura 2) e nem sobre a abundância total ($F_{(3,22)} = 2.801$, $p = 0.0638$) de vertebrados visitantes. Os diferentes tipos de toca também não influenciaram na composição das espécies visitantes (Pseudo-F = 1.387, $p = 0.054$), sendo que os dois primeiros eixos da PCoA explicaram 32% da variação total da composição de espécies (Eixo 1= 19%, Eixo 2= 13%, Figura 3). As espécies que utilizaram as tocas com maior frequência foram as que possuem dieta predominantemente frugívora e onívora (GLM - $\chi^2 = -17.42$, $p < 0.001$ – Tabela 5).

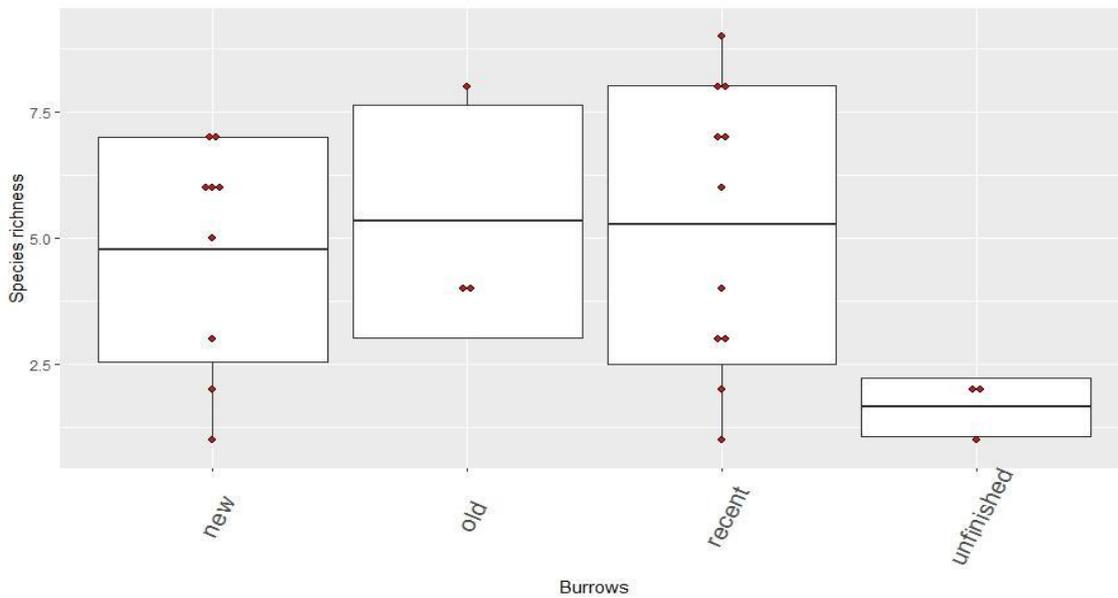


Figura 2 Riqueza de espécies de vertebrados visitantes nos diferentes tipos de tocas de *P. maximus*. Barras de erro representam erro padrão.

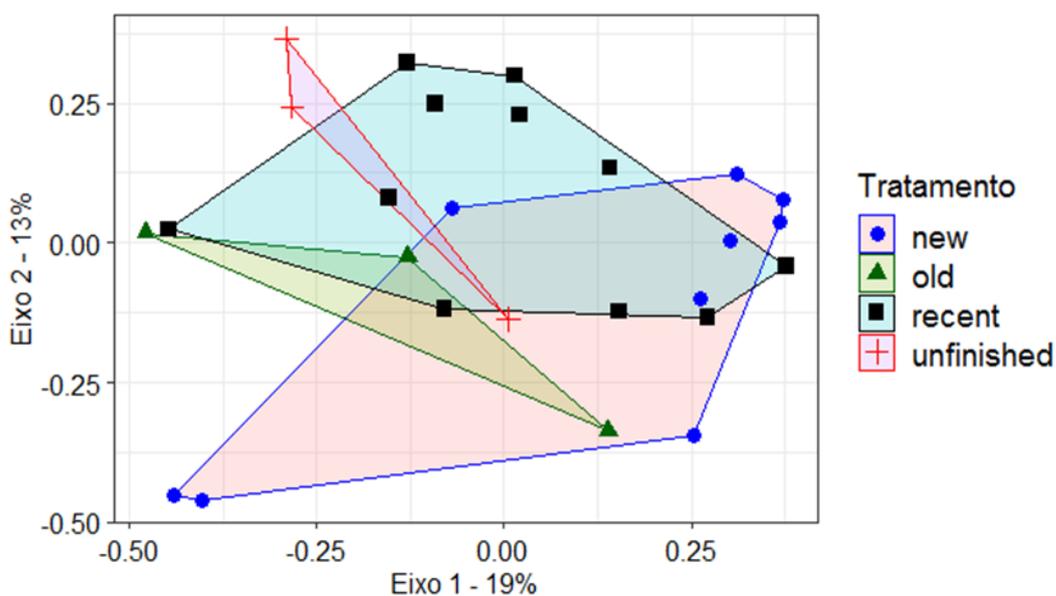


Figura 3. Análise de Coordenadas Principais considerando a composição de espécies de vertebrados visitantes em relação aos diferentes tipos de tocas.

Tabela 5. Resultado do modelo linear generalizado, avaliando a frequência com que as guildas alimentares visitam as tocas de *P. maximus*. Valores do coeficiente estimado, erro padrão e significância para cada guilda alimentar, no modelo.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.3665	0.3041	-1.205	0.23073
Carnívoro/Insetívoro	1.054	0.435	2.423	0.017
Frugívoro	0.9101	0.3277	2.777	0.00644
Frugívoro/Onívoro	0.00	0.4809	0	1
Frugívoro/Granívoro	0.9593	0.3184	3.013	0.0032
Frugívoro/Herbívoro	0.6957	0.3634	1.915	0.05811
Frugívoro/Insetívoro	0.6698	0.344	1.947	0.05404
Insetívoro	0.2237	0.3948	0.567	0.57215
Insetívoro/Onívoro	0.4495	0.3285	1.369	0.1739
Mirmecófago	0.1808	0.3878	0.466	0.64207
Nectarívoro	0.7454	0.4246	1.756	0.08192
Não definido	-3.017E-16	0.4511	0	1
Onívoro	1.002	0.3393	2.951	0.00386

A rede de interação estabelecida entre as tocas e os vertebrados visitantes é considerada de alta conectância (C=40%). Ao todo, somando as espécies registradas e as finalidades de uso das tocas, das 140 possíveis interações, foram registradas 58 entre vertebrados e as tocas (Figura 4). O aninhamento foi significativo (N= 48.23; $p < 0.001$). As espécies que mais apresentaram interações com as tocas para diferentes finalidades foram a paca (*Cunicullus paca*), pequenos roedores, morcegos (subfamília: Carollinae, Phyllostomiae, Glossophaginae e Stenodermatinae) e duas espécies de aves, *Momotus momota* e *Baryphengus martti* (Tabela 2. Figura 4). A principal finalidade na qual a maioria das espécies usou as tocas foi forrageio (32 interações), seguido de abrigo (20 interações) (Figura 4).

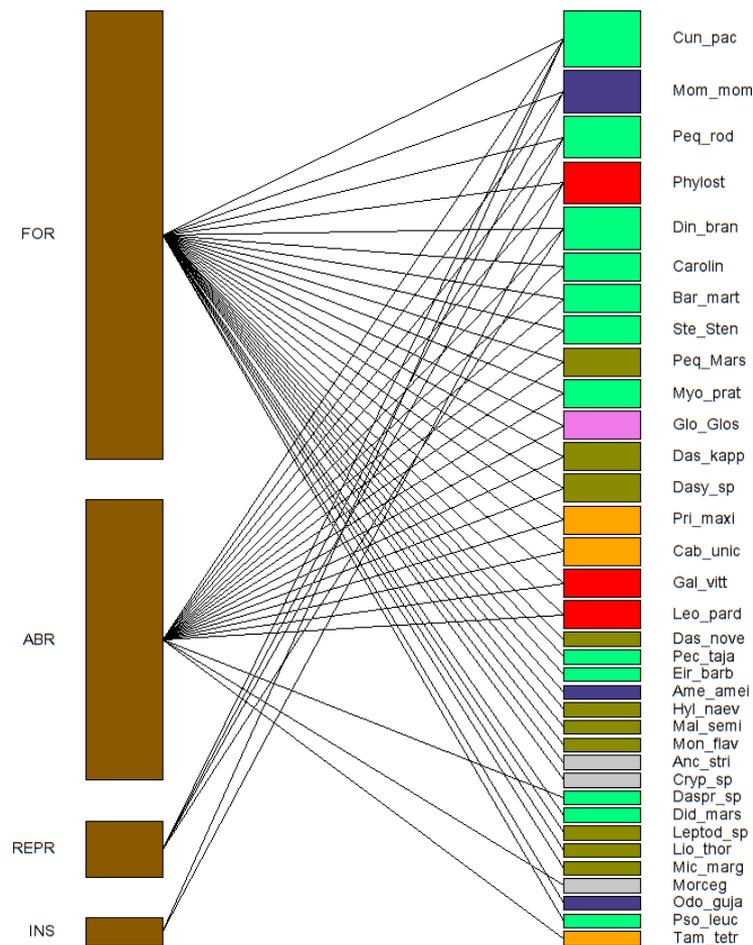


Figura 4 Rede de interações entre os vertebrados visitantes e as tocas de *P. maximus*. O tamanho das barras à esquerda representa o número de registros para cada tipo de interação, FOR (Forrageio), ABR (Abrigo), REPR (Reprodução) e INS (Interação social), definido a partir dos comportamentos das espécies em relação às tocas. O tamanho das barras coloridas à direita representa o número de interações para cada espécie registrada. As linhas representam as interações propriamente ditas. As cores das barras das espécies são referentes a guilda a qual cada espécie pertence (Azul – Onívoro; Vermelho – Preferencialmente Carnívoro, Verde – Preferencialmente Frugívoro, Verde cana – Insetívoro, Laranja – Mirmecofago, Lilaz – Nectarívoro e Cinza – Não definida.

As tocas de tatu canastra foram preferencialmente escavadas em superfícies com inclinação média superior a 30° (Tabela 6). *P. maximus* apresentou preferência por escavar tocas em habitats de floresta mais estruturada, com dossel mais alto (Regressão logística, $x^2= 6.54$; $p= 0.01$) e sub-bosque mais aberto (Regressão logística, $x^2= 10.89$; $p<0.001$), evitando áreas com predomínio de taboca (Regressão logística, $x^2= 4.58$; $p=0.03$). De maneira geral as tocas de tatu canastra nas áreas de estudo apresentaram um formato semi-circular, com 36.29 ± 9.57 cm de altura e 41.27 ± 10.55 cm de largura (Material suplementar fig 1). Não houve preferência entre o tipo de solo, argiloso ou arenoso em que as tocas foram escavadas ($x^2= 2.07$; $p= 0.35$). Contudo, foi observado que a maioria das tocas foram encontradas em uma mesma área num raio de 200 m, sugerindo um padrão agregado de distribuição.

Tabela 6 Resultados da Regressão Logística avaliando a influência das variáveis de habitat mensuradas em relação a abundância de tocas de *P. maximus* registradas.

	Regressão logística				Qui-Quadrado	
	B	SE	z- value	p	X ²	P
Altitude	1.220	1.410	0.860	0.380	0.75	0.38
Abertura	-0.235	0.218	-1.079	0.281	1.17	0.27
Altura	0.590	0.249	2.372	0.017*	6.54	0.010*
Obstrução	-0.719	0.229	-3.134	0.001	10.89	<0.001
Inclinação	2.569	0.397	6.477	<0.001	106	<0.001
Arvores	-0.033	0.276	-0.119	0.905	0.01	0.905
Palmeiras	-0.386	0.235	-1.645	0.099	2.79	0.094
Taboca	-0.393	0.194	-2.032	0.042*	4.58	0.032*

DISCUSSÃO

Este é o primeiro estudo realizado avaliando o papel do tatu canastra no Bioma Amazônico. Aqui observamos que o número de espécies associadas as tocas de *P. maximus* foi 47% superior que o reportado por Desbiez & Kluyber (2013) no Pantanal Brasileiro, 42% maior que nas Savanas Tropicais da Colômbia (Aya-Cuero et al. 2017) e 8% maior que nas florestas da Mata Atlântica (Massocato et al. 2017). Isso nos mostra que a alta diversidade de espécies da Amazônia incrementa as interações entre os vertebrados e as tocas de *P. maximus*, o que intensifica seu papel de engenheiro do ecossistema neste bioma. Modificações oriundas de processos de engenharia do ecossistema tendem a aumentar a riqueza de espécies e aliviar gradientes de stress no ambiente, reduzindo interações como competição e predação (Crain & Bertness 2006; Hastings et al. 2007).

Comparando este e os outros estudos disponíveis acerca do papel de *P. maximus* como engenheiro do ecossistema, verificamos que cerca de 6% das espécies são comuns a todos eles (Desbiez & Kluyber 2013; Aya-Cuero et al. 2017; Massocato et al. 2017). Desta forma, assumimos que as espécies *Dasyopus kappleri*, *Tamandua tetradactyla*, *Eira barbara*, *Leopardus pardalis* e *Myoprocta pratti* são efetivamente facilitadas pela construção de tocas de *P. maximus*. Incluindo este estudo, contabilizamos que, ao todo, 78 espécies estabelecem algum tipo de relação comensal com o tatu canastra (Desbiez & Kluyber 2013; Aya-Cuero et al. 2017; Massocato et al. 2017).

A rede de interação aqui registrada pelos vertebrados que utilizaram as tocas apresenta uma estrutura significativamente aninhada, na qual as espécies estão altamente conectadas com as tocas de tatu canastra. Interações facilitativas com esse padrão, similar à redes mutualísticas, são consideradas importantes para manutenção da comunidade envolvida. Estas interações tornam comunidades mais resistentes a extinções por, por exemplo, ampliar o sucesso de forrageio e reprodutivo das espécies facilitadas (Verdú & Valiente-Banuet 2008; Machicote et al. 2004).

Não há restrição de utilização das tocas de *P. maximus* pelas espécies visitantes. Independentemente do tempo de construção da toca, a intensidade e a forma de uso pelos vertebrados não são afetadas. Espécies escavadoras, como o tatu canastra, são extremamente importantes no processo de facilitação para espécies envolvidas (Crain & Bertness 2006; Hastings et al. 2007), uma vez que a interação ocorre de forma intensa como observado neste estudo. Verdú & Valiente-Banuet (2011) observaram que plântulas de pelo menos 48 espécies, em uma comunidade vegetal no México, são favorecidas por apenas uma espécie facilitadora, salientando que o nicho proporcionado por espécies facilitadoras muitas vezes corresponde ao nicho exigido pela espécie facilitada (Callaway 1998; Machicote et al. 2004). Deste modo, o tatu canastra, ao longo de sua área de vida por intermédio de suas tocas, pode ser considerado um importante engenheiro do ecossistema. Com base em uma revisão sobre engenheiros do ecossistema e as espécies facilitadas, observamos que o tatu canastra apresenta um dos maiores números de interações registradas em processos de engenharia do ecossistema (Wright and Jones 2004).

A função ecológica da engenharia de ecossistemas age associada a outras interações, que contribuem para o controle dos sistemas ecológicos (Bissell and Lemons 2006; Hastings et al. 2007). Desta forma as tocas de *P. maximus* oferecem diferentes tipos de recursos para diferentes grupos de espécies. As alterações no habitat envolvem, por exemplo, a oferta de abrigo em horários mais quentes do dia, uma vez que a variação de temperatura no interior das tocas é baixa (Desbiez & Kluyber, 2013). Neste trabalho observamos maiores picos de atividade de espécies diurnas entre 11 e 15 h, sendo requeridas principalmente por aves (Luiz Borges Obs pess). Ao todo cerca de 17 espécies utilizaram as tocas como abrigo, sendo a maioria delas mamíferos terrestres, principalmente roedores, além de outras espécies de tatus e morcegos. Tanto os roedores, os tatus e as aves registradas utilizando as tocas possuem hábitos semifossoriais (no caso de mamíferos) pois naturalmente utilizam tocas e buracos durante seus ciclos de vida, como estratégia para evitar predadores, forragear ou até mesmo se reproduzirem,

no caso de aves que nidificam em buracos (Machicote et al. 2004; Davidson et al. 2012; Paglia et al. 2012).

Das espécies de aves registradas nas tocas, as mais frequentes foram aquelas que nidificam principalmente no solo (e.g. *B. martti*, *M. momota*, *Microcerculus marginatus* e *Malacoptila semicineta*). A elevada abundância de *B. martti* e *M. momota* nas tocas também foi registrada em outras áreas (Desbiez and Kluyber 2013; Aya-Cuero et al. 2017). Durante o monitoramento, foi observado dois casais de *Malacoptila semicineta* (Barbudo-de-coleira) na entrada de uma toca em possível ritual de acasalamento. O Barbudo-de-coleira é uma espécie endêmica do sudoeste Amazônico cuja ecologia reprodutiva ainda permanece desconhecida (Rasmussen & Collar 2019). Em duas ocasiões dois casais foram registrados vistoriando internamente as tocas. Contudo, a espécie abandonou a toca após outras espécies visitarem a mesma toca. Este é o primeiro registro de casais de *M. semicineta* em comportamento reprodutivo, e utilizando as tocas de *P. maximus*. Outras aves também utilizaram as tocas frequentemente para abrigo nos períodos mais quentes do dia. As espécies de aves normalmente reduzem suas atividades durante períodos quentes, optando por locais de baixas temperaturas, como o oferecido pelas tocas de tatu canastra.

Entre os mamíferos, espécies de roedores são os que mais utilizaram as tocas para fins reprodutivos, a exemplo da paca (*Cunicullus paca*) e de outro roedor endêmico e raro desta região Sudoeste da Amazônia, a paca-de-rabo (*Dinomys branicki*). Ambas espécies de paca são conhecidas por construir suas próprias tocas (Saavedra-Rodrigues et al. 2012), mas na maioria das vezes ocupam tocas de outros animais. Ambas espécies foram registradas se estabelecendo em tocas para desenvolvimento e proteção do filhote, em mais de uma ocasião. Foi registrado *C. paca* realizando coito na entrada da toca. Nossa hipótese é que a espécie optou pelo coito em frente a toca pois um dos indivíduos já a utilizava como local de abrigo. Neste caso, a presença de tocas de *P. maximus* nesta região, pode não apenas reduzir o custo energético destas espécies como, provavelmente, aumentar o sucesso reprodutivo de ambas, que são conhecidas por terem taxa reprodutiva baixa (Saavedra-Rodríguez et al. 2012). A paca de rabo se estabeleceu na toca por quatro dias consecutivos, protegendo o filhote (que também apareceu no vídeo), abandonando a toca após a interação com um indivíduo de morcego que visitou a toca.

O ambiente escuro e as baixas temperaturas fazem das tocas de tatu canastra um excelente ambiente para abrigo de pequenos insetos, sendo nelas encontrado os mais diversos grupos de artrópodes (Pitman & Panta-Corzo 2016). Deste modo, as tocas se configuram como uma grande fonte de recursos para animais insetívoros e onívoros e, conseqüentemente, para

carnívoros e predadores destes grupos basais da cadeia alimentar. Vários foram os grupos favorecidos pelas tocas, muitas espécies consideradas, insetívoras, ou que consomem insetos em algum momento (e.g. *B. martti*, *M. momota* e *Didelphis marsupialis*), foram registradas frequentemente nas tocas. Duas espécies tiveram um primeiro registro documentado nas tocas de tatu canastra, sendo, *Microcerculus marginatus* e *Galictis vittata*. Todos os registros destas duas espécies foram exclusivamente em atividade de forrageio. Embora nidifique em buracos no solo (Christian & Roberts 2000), *M. marginatus* utilizou as tocas de *P. maximus* provavelmente para ampliar o sucesso de captura de pequenos dípteros. As tocas, por serem excelentes locais para nidificação e abrigo, se tornam ótimo local de forrageio para *G. vittata*, uma vez que nas mesmas encontra-se todos os grupos de vertebrados incluídos em sua dieta, como pequenos roedores, aves e seus ovos, lagartos e anfíbios (Cuarón et al. 2016). Médios e grandes carnívoros, como onças e pequenos felinos, foram registrados em raras ocasiões inspecionando a toca, provavelmente em busca de presas intocadas.

Além das espécies de mamíferos terrestres, morcegos também foram registrados com frequência utilizando as tocas. Aya-Cuero et al (2017) registraram pela primeira vez morcegos visitando as tocas de *P. maximus*, com poucos registros e sem definição de grupos taxonômicos. Aqui registramos e identificamos quatro subfamílias de morcegos visitando as tocas, usando-as principalmente para abrigo e forrageio. As tocas são ambientes que podem simular habitats cavernícolas e cavidades de árvores, pois possuem dimensões físicas, topografia, microclima, proteção contra chuva e espaço interno relativo para voo (ver Kunz 1982, Kunz & Fenton 2003), mas com proporções e capacidade de ocupação menor em relação a cavernas e oco de árvores. Nesse sentido, dada a frequência de utilização das tocas por morcegos podemos considerar que as mesmas sejam locais equivalentes a cavernas e cavidades de árvores no sítio de amostragem, visto que os indivíduos observados utilizavam como abrigos diurnos e noturnos. As subfamílias Carollinae e Stenodermatinae foram registradas utilizando as tocas como abrigos semi-permanentes, e em outros casos, como abrigos efêmeros. Foram registrados grupos pequenos se abrigando na toca ao amanhecer, permanecendo o dia no interior da mesma, e saindo apenas no pôr do sol. Em atividade de forrageio foram registrados indivíduos de Carollinae, Stenodermatinae e Phyllostominae. Espécies das subfamílias registradas nas tocas possuem parte de sua dieta composta por insetos. Na maioria dos vídeos, indivíduos foram registrados planando e capturando insetos na entrada da toca, outros utilizando a toca como poleiro de alimentação. Aqui ampliamos o conhecimento acerca da utilização das tocas por morcegos, quais espécies e por qual motivo elas visitam as tocas, e também constatamos uma nova forma de abrigo.

Ao longo da região amostrada, o tatu canastra prefere escavar suas tocas em áreas de vegetação primária, optando por ambientes com sub-bosque aberto e terreno inclinado. A preferência por esse tipo de ambiente já foi descrita como uma estratégia para evitar predadores por Aya-Cuero et al (2017), além de facilitar o deslocamento da espécie permitindo uma ampla visão do habitat no entorno. O fato da espécie optar por terrenos altos e solo inclinado pode estar associado ao baixo custo energético para construção da toca, pois se torna mais fácil escavar terreno inclinado que em solo plano (Aya-Cuero et al. 2017), além de estratégia para proteção da toca de inundações durante o período chuvoso.

O padrão de distribuição das tocas e o ambiente no qual foram encontradas, ressalta o papel desta espécie ao modificar a estrutura física do solo disponibilizando uma nova fonte de recursos para as demais espécies. A densidade de tocas encontradas na região do PEC e da RESEX é uma das maiores já registradas na literatura. Foi encontrada uma densidade média 1.19 tocas por km², em uma área total de 47 km² amostrados, Dezbiez & Kluyber (2013) no Pantanal Brasileiro encontraram cerca de 1.96 tocas/km² em uma área de 490 km² de amostragem e Aya-Cuero et al. (2017) 0.57 tocas/km² cobrindo 307 km² nas savanas colombianas. Apesar de apresentar densidade populacional naturalmente baixa, o tatu canastra pode escavar cerca de uma toca nova a cada duas noites (Dezbiez & Kluyber 2013). A ampla distribuição de tocas na região das duas UC's pode garantir maior sucesso reprodutivo e de forrageio para diversas espécies, contribuindo também com o fluxo de nutrientes, aeração e entrada de água no solo ao escavar suas tocas. Estimamos que a cada um km², ao longo dos 14450 km² das duas UC's juntas, pelo menos 30 espécies de vertebrados são favorecidas pela presença de uma toca de *P. maximus*.

Com base nos resultados encontrados neste estudo, cerca de 35 espécies de vertebrados (incluindo aves e mamíferos ameaçadas de extinção) seriam afetadas pela extinção local do tatu canastra, prejudicando cerca de 58 interações estabelecidas nas tocas, incluindo relações da cadeia alimentar e do sucesso reprodutivo das espécies que utilizam as tocas de *P. maximus* para estes fins. Considerado uma espécie vulnerável pelas listas de espécies ameaçadas de extinção, o tatu canastra desempenha um importante papel a biodiversidade por meio do processo de engenharia ecossistêmica. Machicote et al. (2004) ressaltam que, apesar de duas espécies serem facilitadoras em um mesmo local, através da modificação no habitat, o papel desempenhado não é intercambiável. Todos os membros da Ordem Pilosa, são escavadores e constroem vários buracos, mas apenas *P. maximus* desempenha a engenharia de ecossistema de forma tão ampla, envolvendo uma grande variedade de vertebrados, em suas tocas, estabelecendo uma rede de interação forte e aninhada com as espécies favorecidas.

LITERATURA CITADA

- ATMAR, W., & B. D. PATTERSON. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmental habitat. *Oecologia* 96:373–382.
- ATMAR, W., & B. D. PATTERSON. 1995. Nestedness Temperature Calculator. *Bulletin of the Ecological Society of America*. 63–65.
- AYA-CUERO, C., A. RODRÍGUEZ-BOLAÑOS, & M. SUPERINA. 2017. Population density, activity patterns, and ecological importance of giant armadillos (*Priodontes maximus*) in Colombia. *Journal of Mammalogy* 98:770–778.
- BASCOMPTE, J. 2007. Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology* 8:485–490.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C. J. MELIAN, & J. M. OLESEN. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:9383–9387.
- BECK, H., P. THEBPANYA, & M. FILIAGGI. 2010. Do Neotropical peccary species (Tayassuidae) function as ecosystem engineers for anurans? *Journal of Tropical Ecology* 26:407–414.
- BISSELL, AN, & P. LEMONS. 2006. A new method for assessing critical thinking in the classroom. *BioScience* 56:66–72.
- BORGES, L. H. M., A. M. CALOURO, & J. R. D. DE SOUSA. 2015. Large and medium-sized mammals from chandless state park, acre, brazil. *Mastozoologia Neotropical* 22:265–277.
- BROWN, J. H. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41:8–22.
- CRAIN, C. M. & M. D. BERTNESS. 2006. Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *BioScience* 56:211–218.
- CALLAWAY, R. M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82:202–207.
- CARTER, T. S. & C. D. ENCARNAÇÃO. 1983. Characteristics and use of the burrows by fous species of armadillos in brazil. *American society of mammalogists* 64:102–108.
- CASAS, P. 2018. Package " funModeling ". *Data Science live book*. <<https://cran.r-project.org/web/packages/funModeling/funModeling.pdf>> (30 January 2018).
- CASTRO, W., C. I. SALIMON, & H. MEDEIROS. 2013. Bamboo abundance, edge effects , and tree mortality in a forest fragment in Southwestern Amazonia Densidade de bambu , efeito de borda e mortalidade arbórea em um fragmento florestal no Sudoeste da Amazônia

Resumo. *Plant Ecology*:159–164.

CHRISTIAN, D. G., & D. ROBERTS. 2000. First description of nest and nesting behavior of the Nightingale Wren. *Wilson Bulletin* 112:284–287.

CUARÓN, A., F. REID, J. GONZÁLEZ-MAIA, & K. HELGEN. 2016. *Galictis vittata*, The IUCN Red List of Threatened Species: e.T41640A45211961.
<<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41640A45211961.en>> (22 March 2018).

DAVIDSON, A. D., J. K. DETLING, & J. H. BROWN. 2012. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10:477–486.

DEL-CLARO, K. 2004. *Comportamento Animal - Uma introdução à ecologia comportamental*. Livraria C. Jundiaí.

DESBIEZ, A. L. J., & D. KLUYBER. 2013. The role of giant armadillos (*Priodontes maximus*) as physical ecosystem engineers. *Biotropica* 45:537–540.

DESLUC, F. ET AL. 2002. Molecular phylogeny of living Xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and evolution* 19:1656–1671.

DICKMAN, C. R. 1992. Commensal and Mutualistic Interactions among Terrestrial Vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 7:4–7.

DIRZO, R., H. S. YOUNG, M. GALETTI, G. CEBALLOS, N. J. B. ISAAC, & B. COLLEN. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406.

GARBER, P. A. 1988. Diet, Foraging Patterns, and Resource Defense in a Mixed Species Troop of *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* in Amazonian Peru Author (s): Paul A. Garber Published by: BRILL Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/4534677>. A MIXED SPECIES TR. *Behaviour* 105:18–34.

GRISCOM, B. W., & P. M. S. ASHTON. 2006. A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 22:587–597.

HASTINGS, A. et al. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10:153–164.

JONES, C. G., J. H. LAWTON, & M. SHACHAK. 1994. Organisms as ecosystem organisms

engineers. *Oikos* 69:373–386.

KUNZ, T. H & FENTON, B. F, eds. The University of Chicago Press, 798 p., 19 halftones, 112-line drawings, 28 tables, 6 x 9 inches. Available from <http://www.press.uchicago.edu/cgibin/hfs.cgi/00/15369.cnt>.

KUNZ, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1–55 in *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Pub. Boston, Massachusetts.

LEITE-PITMAN, R., & M. PANTA. 2016. En Búsqueda del Armadillo Gigante. Cuzco.

MACHICOTE, M., L. C. BRANCH, & D. VILLARREAL. 2004. Burrowing owls and burrowing mammals: Are ecosystem engineers interchangeable as facilitators? *Oikos* 106:527–535.

MARSDEN, S. J, A. H. FIELDING, C. MEAD, & M. Z. HUSSIN. 2002. A technique for measuring the density and complexity of understory vegetation in tropical forests 165:117–123.

MASSOCATO, G. F., E. ARNAUD, & L. J. DESBIEZ. 2017. Presença e importância do tatu-canastra, *Priodontes maximus* (Kerr, 1792), na maior área protegida do leste do Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Edentata* 18:26–33.

MCMICHAEL, C. H. et al. 2013. Historical fire and bamboo dynamics in western Amazonia. *Journal of Biogeography*:299–309.

MEDEIROS, H. ET AL. 2013. Tree mortality, recruitment and growth in a bamboo dominated forest fragment in southwestern Amazonia, Brazil Results. *Biota Neotropica* 13.

MENDES-OLIVEIRA, A. C., PERES, C. A., MAUÉS, P. C. R. D. A., OLIVEIRA, G. L., MINEIRO, I. G. B., SILVA DE MARIA, S. L. & LIMA, R. C. S. 2017. Oil palm monoculture induces drastic erosion of an Amazonian forest mammal fauna. *PLoS ONE* 12:1–19.

MOKROSS, K. ET AL. 2014. Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia. *Conservation Biology*.

NAIMAN, R. J. 1988. Animal influences on Ecosystem Dynamics ecological systems. *BioScience* 38:750–752.

NAIMAN, R. J., C. A. JOHNSTON, & J. C. KELLEY. 1988. Alteration of North American Streams by Beaver. *BioScience* 38:753–762.

OJEDA, R. A. 2013. Diversity and conservation of Neotropical mammals. *Encyclopedia of*

biodiversity, second edition, volume 2. 2:582–594.

PAGLIA, A. P. ET AL. 2012. Annotated checklist of Brazilian mammals 2º Edição. Occasional Papers in Conservation Biology.

POOK, A. G., & G. POOK. 1982. Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and other primates in North-Western Bolivia. *Folia Primatologica* 38:196–216.

QUIROGA, V. A., Y. E. DI BLANCO, A. J. NOSS, A. PAVIOLO, & M. S. DI BITETTI. 2017. The giant armadillo (*Priodontes maximus*) in the Argentine Chaco. *Mastozoología Neotropical* 24:163–175.

RAIMUNDO, R. L. G., P. R. G. JR, & D. M. EVANS. 2018. Adaptive Networks for Restoration Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* xx:1–12.

RASMUSSEN, P.C. & COLLAR, N. (2019). Semicollared Puffbird (*Malacoptila semicincta*). In: DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., SARGATAL, J., CHRISTIE, D.A. & DE JUANA, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.

ROMERO, G. Q., T. GONC, C. VIEIRA, AND J. KORICHEVA. 2015. Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis 90:877–890.

SAAVEDRA-RODRÍGUEZ, C. A., G. H. KATTAN, K. OSBAHR, & J. G. HOYOS. 2012. Multiscale patterns of habitat and space use by the pacarana *Dinomys branickii*: Factors limiting its distribution and abundance. *Endangered Species Research* 16:273–281.

SCHNEIDER, C. A., W. S. RASBAND, & K. W. ELICEIRI. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9:671–675.

SECRETARIA DE ESTADO DE MEIO AMBIENTE (SEMA) 2010. Plano de Manejo do Parque Estadual Chandless. I, II, III e IV. Rio Branco, Acre.

DA SILVA, J. M. C., A. B. RYLANDS, & G. A. B. DA FONSECA. 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology* 19:689–694.

SILVEIRA, L., A. T. A. JÁCOMO, M. M. FURTADO, N. M. TORRES, R. SOLLMANN, & C. VYNNE. 2009. Ecology of the Giant Armadillo (*Priodontes maximus*) in the Grasslands of Central Brazil. *Edentata* 8–10:25–34.

- SMITH, M., & B. W. NELSON. 2011. Fire favours expansion of bamboo-dominated forests in the south-west Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 27:59–64.
- VERDÚ, M., & A. VALIENTE-BANUET. 2008. The Nested Assembly of Plant Facilitation Networks Prevents Species Extinctions. *The American Naturalist* 172:751–760.
- VIZCAÍNO, S. F., G. H. CASSINI, J. C. FERNICOLA, & M. SUSANA BARGO. 2011. Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, xenarthra). *Ameghiniana* 48:305–319.
- VOSS, R. S., & L. H. EMMONS. 1996. Mammalian Diversity in Neotropical Lowland Rainforests: a Preliminary Assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230:1–115.
- WAL, R. VAN DER, H. VAN WIJNEN, S. VAN WIEREN, O. BEUCHER, & D. BOS. 2000. On Facilitation between Herbivores: How Brent Geese Profit from Brown Hares. *Ecology* 81:969–980.
- WILLIAMS, J. 2011. Looking back, looking forward: Valuing post-compulsory mathematics education. *Research in Mathematics Education* 13:213–221.
- WILMAN, H., J. BELMAKER, S. JENNIFER, C. DE LA ROSA, M. M. RIVADENEIRA, & W. JETZ. 2014. EltonTraits 1. 0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95:2027.
- WRIGHT, J. P., & C. G. JONES. 2004. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 75:435–450.
- WRIGHT, J. P., & C. G. JONES. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten year on - progress, limitation and challenges. *BioScience* 56:66–72.
- ZHANG, Y., Z. ZHANG, & J. LIU. 2003. Burrowing rodents as ecosystem engineers: The ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Review* 33:284–294.

3 Sessão II

Efeitos de grandes mamíferos na sobrevivência de plântulas em clareiras de exploração madeireira de baixo impacto na Amazônia Ocidental.

A segunda sessão desta tese foi elaborada e formatada conforme as normas de publicação científica do periódico *Journal of Tropical Ecology*, disponível em:

<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors>

Efeitos de grandes mamíferos na sobrevivência de plântulas em clareiras de exploração madeireira de baixo impacto na Amazônia Ocidental

¹Luiz Henrique Medeiros Borges, ^{1,2}Ana Cristina Mendes-Oliveira & ³Carlos A. Peres

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Pará/EMBRAPA, Belém, Pará, Brasil.

²Laboratório de Ecologia de Zoologia de Vertebrados – LABEV - Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil.

³Centre for Ecology, Evolution and Conservation, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich, Norfolk, United Kingdom.

ABSTRACT - Logging clearings form new microhabitats, which are quickly colonized by pioneer trees and low-value timber species. These new environments become an important source of resources for herbivorous mammals. Some mammal species may positively (e.g. seed dispersal) and negatively (e.g. seedling trampling and herbivory) affect plant regeneration processes within clearings, but knowledge about the impacts of terrestrial mammal fauna on seedling survival in logging clearings remains limited. Between April and November 2017, I monitored both logging clearings and shaded understorey sites to examine the effect of medium and large-bodied mammals on seedling survival through herbivory and trampling. With a total of 2358 camera-trapping-nights, in 46 pairs of clearing and understorey sites, we obtained data on 23 mammal species, with *Dasyprocta fuliginosa*, *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari*, *Mazama gouazoubira*, *Mazama americana*, and *Tapirus terrestris* being the most abundant. Observed mammal species richness did not differ between clearings and closed understorey sites. Large selective herbivores, *T. terrestris* and *M. americana* were more abundant at clearing sites than in comparable shaded-inderstorey, while *Cuniculus paca*, *P. tajacu* and *Dasypus* sp. consistently preferred shaded-understorey sites away from clearings. The impact caused by mammals on seedling survival, either through herbivory or trampling, was greater in clearing environments as a result of the higher abundance of medium to large bodied herbivores. Such impacts can modify the regeneration process at these sites, altering the overall diversity of the plant community. In the long run, however, large herbivores may favour the recruitment and growth of late-successional species within clearings, which are considered to be of higher commercial value.

Keywords: Herbivory, seedling recruitment, trampling, gaps, shaded understory, regeneration.

RESUMO – Clareiras oriundas da exploração madeireira formam novos microambientes, que rapidamente são colonizados por espécies de plantas pioneiras e não comerciais. Estes novos ambientes se tornam uma importante fonte de recursos para mamíferos herbívoros. Algumas espécies de mamíferos podem afetar positiva (dispersão de sementes) e negativamente (pisoteio e herbivoria de plântulas) o processo de regeneração de clareiras, porém o conhecimento sobre os impactos da fauna de mamíferos terrestres na sobrevivência de plântulas em clareiras de exploração madeireira é limitado. Entre os meses de abril e novembro de 2017, monitoramos clareiras de exploração madeireira e locais de sub-bosque fechado, para verificar o efeito de mamíferos de médio e grande porte na sobrevivência de plântulas, por meio da taxa de herbivoria e pisoteio. Com total de 2358 armadilhas noite, em 46 pares de clareira e sub-bosque, obtivemos registros 23 espécies de mamíferos, sendo *Dasyprocta fuliginosa*, *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari*, *Mazama nemorivaga*, *Mazama americana* e *Tapirus terrestris* as mais abundantes. A riqueza de espécies de mamíferos registradas não diferiu entre clareiras e locais de sub-bosque fechado. Observamos que grandes herbívoros pastadores, *T. terrestris* e *M. americana* foram mais abundantes em ambientes de clareira, enquanto que a *C. paca*, *P. tajacu* e *Dasypus* sp. usaram preferencialmente áreas de sub-bosque fechado. Foi observado que o impacto causado por mamíferos na sobrevivência de plântulas, seja ele por meio da herbivoria ou por meio do pisoteio foi maior em ambientes de clareiras, como resultado da presença principalmente de médios e grandes herbívoros. Tais impactos podem modificar o processo e resultado final da regeneração nestes locais, alterando a riqueza e diversidade da comunidade vegetal. A longo prazo, grandes herbívoros podem favorecer o estabelecimento e crescimento mais rápido de espécies de estágio final de sucessão em clareiras, considerando aquelas de valor comercial.

Palavras chave: Herbivoria, pisoteio, clareiras, sub-bosque fechado, regeneração.

INTRODUÇÃO

A formação de clareiras dentro de florestas tropicais de dossel fechado como em grande parte do bioma Amazônico é um evento relativamente raro causado pela queda de árvores ou partes delas, tanto por fenômenos naturais, como ventos fortes e chuvas torrenciais, ou podem ser causadas por efeitos antrópicos, como por exemplo a exploração madeireira (Brokaw, 1982; Johns et al. 1996). A formação de clareiras provoca uma abertura no dossel, normalmente a partir de uma altura média de dois metros acima do solo, considerando os níveis verticais de folhagens das árvores adjacentes, formando um novo ambiente no interior da floresta (Brokaw, 1982). Estes novos ambientes podem apresentar diferentes formatos e tamanhos, dependendo da estrutura e arquitetura da copa e direção de queda das árvores (Brown, 1993; Salvador-Van Eysenrode et al. 1998). O estabelecimento de um novo micro-ambiente com a formação de clareiras é considerado um distúrbio, que exerce forte efeito na estrutura e composição de florestas tropicais (Wirth et al. 2001; Schwartz et al. 2017).

As clareiras formadas pela atividade de exploração madeireira, por serem abertas em grande quantidade por unidade de área, podem exercer um impacto bastante relevante sobre a floresta (Jackson et al. 2002, Karsten et al. 2014). Estes impactos tendem a ser reduzidos quando se aplicam estratégias de Exploração Florestal de Impacto Reduzido (EIR), que incluem técnicas de planejamento e gestão do manejo madeireiro, que minimizam os efeitos negativos desta atividade (Putz et al. 2008). Mas ainda assim, os impactos da EIR podem ser significativos na floresta em função do uso de maquinário pesado para abertura de estradas, trilhas de arraste de toras, pátios de estocagem de toras, além das clareiras formadas a partir da extração das árvores comerciais (Karsten et al. 2014, de Carvalho et al. 2017, Schwartz et al. 2017).

Devido ao aumento da incidência de luz solar, logo após a formação das clareiras pela exploração madeireira florestal, um novo nicho é disponibilizado para o estabelecimento de uma nova comunidade vegetal (Hattori et al. 2013, Schwartz et al. 2014). A mudança imediata no microclima do sub-bosque, normalmente promove um “boom” no processo de colonização de plântulas, com predomínio de espécies consideradas de estágio inicial de sucessão (Gauí et al. 2019). No leste da Amazônia, em uma área de exploração madeireira, Schwartz et al. (2014) descreve um aumento na densidade de plântulas de 271 para 724 ind./ha nas áreas de clareiras, especialmente de espécies de crescimento rápido e tolerantes a altas temperaturas. Estas espécies vegetais normalmente apresentam ciclo de vida curto e estão presentes no banco de sementes da floresta, aguardando a chance de germinarem. Normalmente estas espécies pioneiras investem pouco em defensivos contra herbivoria, em detrimento do crescimento rápido, e desta forma, se tornam atrativas para animais herbívoros (Denslow 1987; Schwartz et al. 2017). Estas espécies de plantas podem perdurar pelos quatro anos seguintes de sucessão ecológica nas áreas de clareiras (de Carvalho et al. 2017).

As clareiras pós exploração madeireira, portanto, apresentam atrativos para alguns grupos de fauna, principalmente para os herbívoros e especialmente aqueles interessados em consumir partes fibrosas das plantas como folhas, ramos e galhos novos (Granados et al. 2016; Vélez et al. 2017). Dentro deste grupo, se destacam os médios e grandes mamíferos herbívoros amazônicos, que incluem animais >1kg que se alimentam preferencialmente de qualquer parte das plantas, incluindo por exemplo, algumas espécies de primatas, médios roedores e ungulados. Estes animais apresentam uma série de adaptações e estratégias de forrageamento e alimentação que interferem no recrutamento, dispersão, predação, herbivoria, remoção e pisoteio de espécies vegetais (Harper & White 1974; Wright 2003).

Por desempenharem diversos papéis fundamentais na regulação e estruturação dos ecossistemas florestais, atuando em diferentes serviços ecológicos, tais como dispersão/predação de sementes (Harper & White 1974) e remoção de frutos e plântulas (Wright 2003), os mamíferos são considerados componentes chaves para a manutenção da biodiversidade. Os dispersores e predadores de sementes são considerados grandes responsáveis pelo recrutamento de árvores com grandes sementes (Culot et al. 2017), contribuindo para a regeneração de áreas degradadas. Cerca de 51-98% de árvores de dossel e sub-dossel nas florestas do Neotrópico são dispersadas por vertebrados, sendo mamíferos e aves os grupos mais importantes nesse processo (Howe & Smallwood 1982; Jordano 2000; Bello et al. 2015). Além disto, a participação dos mamíferos em processos de pisoteio e herbivoria também permitem a atuação deste grupo no controle de plântulas (Roldán et al. 2001; Brocardo et al. 2013; Rosin et al. 2017) e sua ausência podem reduzir as chances de sobrevivência de plantas com grandes frutos (geralmente espécies com potencial madeireiro), alterando inclusive traços funcionais das plantas em áreas exploradas (Granados et al. 2018). De forma geral, os médios e grandes mamíferos não vem apresentando impactos significativos em áreas de EIR (Laufer et al. 2015). Alguns grupos podem até serem favorecidos, grandes ungulados, por exemplo, tendem a ocorrer em maior frequência em ambientes sujeitos a retirada de madeira (Brodie et al. 2015; Laufer et al. 2015; Granados et al. 2016, 2019; Rosin et al. 2017).

Em função dos fatores mencionados acima, aliados à alta biomassa que os médios e grandes mamíferos herbívoros representam nas florestas tropicais (Voss et al. 1996), estes animais podem ter um papel fundamental na estruturação das comunidades vegetais em áreas de clareiras em regeneração (Granados et al. 2016, Rosin et al. 2017). Considerando uma área de exploração madeireira de baixo impacto na Amazônia ocidental, este trabalho teve como foco os seguintes objetivos: (1) Avaliar a composição de espécies de mamíferos com potencial de estruturação da comunidade vegetal em áreas de regeneração de clareiras, e (2) Verificar o papel desempenhado por

mamíferos no controle do recrutamento de plântulas, por meio da herbivoria e do pisoteio de plântulas.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado na Floresta Nacional (FLONA) do Jamari, que abrange os municípios de Candeias do Jamari, Itapuã do Oeste e Cujubim, no estado de Rondônia, no sudoeste da Amazônia brasileira (Figura 1). A FLONA do Jamari foi criada por meio do Decreto 90.224 em 25 de setembro de 1984 e se localiza entre os paralelos 09°00'00" a 09°30'00" de latitude sul e meridianos 62°44'05" a 63°16'54" de longitude oeste (Figura 1). A FLONA possui uma área de 220.000 ha, predominantemente de Floresta Ombrófila Aberta Submontana, mas com manchas de Floresta Ombrófila Densa Submontana (IBGE 2006).

O clima predominante na região do estudo é tropical quente e úmido, do tipo Aw (Clima Tropical Chuvoso), segundo a classificação de Köppen, com média anual de precipitação pluvial variando entre 1800 a 2200 mm/anual, segundo a ANA (Agência Nacional das Águas). A temperatura média anual é de 25,2 °C, variando de 23°C, nos meses frios, a 30,9°C nos meses mais quentes (AMATA 2009).

O estudo foi desenvolvido dentro da área da FLONA disponibilizada para a Concessão Florestal (Segundo a Lei 11.284/2006, que institui o Serviço Florestal Brasileiro). As áreas de Concessão Florestal são autorizadas pela legislação brasileira, que se caracterizam pela exploração madeireira realizada por uma empresa privada, responsável por utilizar técnicas de baixo impacto sobre a floresta. A Unidade de Manejo Florestal compreende 46.000 ha de floresta e vem sendo explorada pela Empresa AMATA desde 2007. Esta área representa cerca de 48% da FLONA e está subdividida em 25 Unidades de Produção Anual (UPAs) de aproximadamente 1800 ha cada (AMATA 2009). A cada ano a empresa realiza a exploração em uma UPA, e até o ano de 2019 foram explorados 170.000 m³ de madeira comercial, com uma intensidade de corte de aproximadamente 12 m³/ha. A UPA utilizada neste estudo foi explorada no ano de 2016, com a extração de 16.600 m³ de madeira, de 27 espécies diferentes, com intensidade de corte 13,62 m³/ha (AMATA 2019).

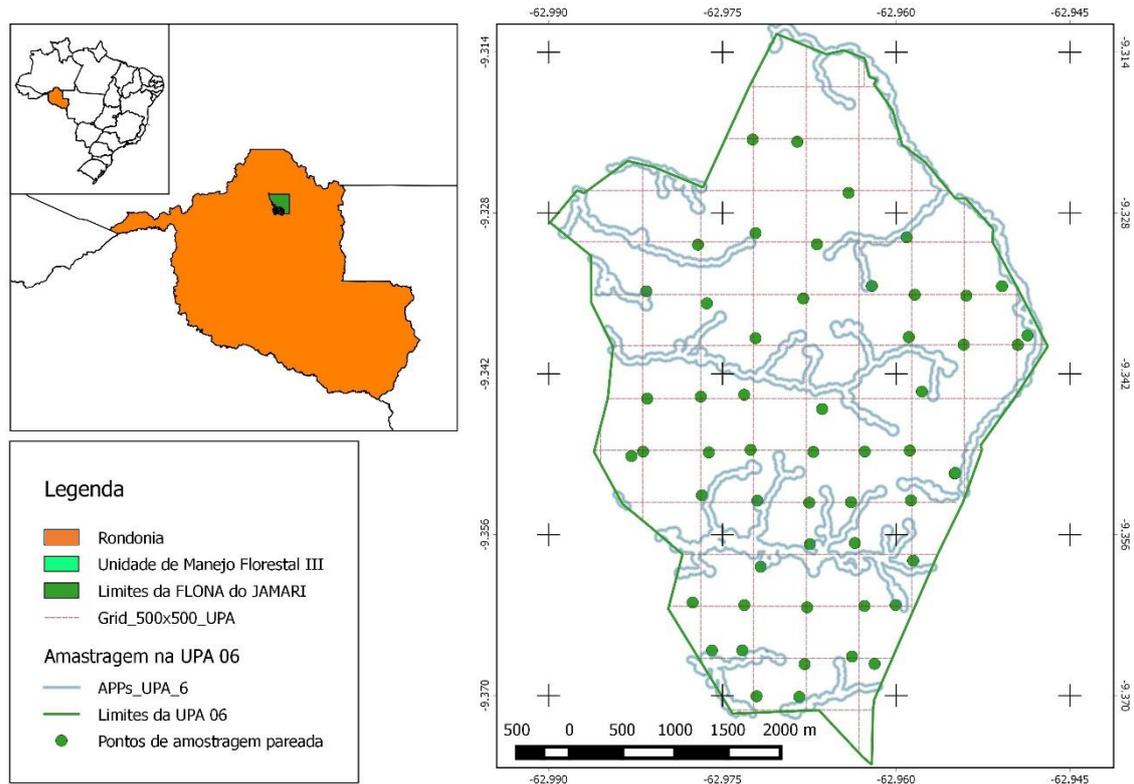


Figura 1. Localização da área de estudo. Quadro no canto superior esquerdo destacando o Brasil com a FLONA do Jamari. Quadro à direita apresentando a UPA explorada em 2016, com destaque para o grid de amostragem pareada com armadilhas fotográficas. Cada ponto em verde representa um par de amostras (Clareiras e Sub-Bosque fechado).

DELINEAMENTO AMOSTRAL

Todas as clareiras da UPA explorada em 2016 foram mapeadas pela equipe técnica da Empresa através do inventário de danos, que é um procedimento comum desta atividade. Ao todo foram registradas aproximadamente 5.900 clareiras, das quais inicialmente selecionamos 52 para levantamento de dados. Para que a seleção das clareiras fosse realizada de forma aleatória, estabelecemos um grid de 500 x 500 em toda a UPA e, em cada intersecção do grid, foi escolhida a clareira imediatamente mais próxima (Figura 1). A média de tamanho das clareiras escolhidas foi de 615 m² (+/- 200 m²), sendo que as clareiras desta UPA variaram de 120 a 1300 m² de área. Para cada clareira (GAP) escolhida aleatoriamente foi mantida uma área de sub-bosque fechado (SB), adjacente à clareira, considerada como controle. Todas as unidades amostrais de SB ficaram pelo menos 150 m distantes de qualquer outra área de estrutura da exploração madeireira de baixo impacto (ex.: pátios ou estradas). Ao todo foram 33 unidades amostrais pareadas, constituídas de uma clareira (GAP) e uma área de tamanho semelhante em ambiente de floresta, denominado de sub-bosque sombreado (SB).

AMOSTRAGEM DA FAUNA DE MAMÍFEROS

Utilizamos o método de armadilhamento fotográfico para monitorar as clareiras (GAPs) e as áreas de sub-bosque fechado (SB) adjacentes às clareiras. Este método é amplamente utilizado para estimar abundâncias relativas de mamíferos de médio e grande porte por esforço de captura (Sberk-Araújo & Chiarello, 2005). Instalamos as armadilhas nas áreas de GAPs e SB com base na sobreposição das clareiras mapeadas e do grid de amostragem exemplificado na Figura 1.

Realizamos o levantamento de mamíferos terrestres entre os meses de junho e novembro de 2017. Ao longo da amostragem, utilizamos 30 armadilhas fotográficas que foram revezadas para amostrar 66 pontos, sendo que a cada 45 dias, monitoramos 30 pontos (15 GAPs e 15 SBs). Ao final dos 45 dias, realocamos as armadilhas para outros 30 pontos, até cobrir todos os pontos selecionados. Desta forma, o esforço amostral total foi de 3763 armadilhas/noite, sendo 1776 armadilhas/noite em área de GAPs e 1987 armadilhas/noite em áreas de SB. Instalamos as câmeras a uma altura de 40 cm do solo, e configuramos para realizar registros a cada um minuto, realizando sempre três disparos consecutivos para auxiliar na identificação da espécie. As câmeras permaneceram ativas 24 h/dia durante o período que estiveram instaladas.

AMOSTRAGEM DE HERBIVORIA E SOBREVIVÊNCIA DE PLÂNTULAS

Para obter uma métrica das modificações causadas por mamíferos nas clareiras e nas áreas de sub-bosque sombreado, foram estabelecidas 10 sub-parcelas de 0,50 m² em cada GAP e em cada área de SB adjacente, distanciadas a cinco metros uma da outra. Nas sub-parcelas foram contabilizadas o número de plântulas com sinais de pastejo/herbivoria causados por mamíferos. Consideramos sinais de herbivoria: indícios de mastigação em folhas, ramos ou galhos de plântulas, e destruição da gema apical da plântula, com evidências de dentição de mamíferos. As espécies de plântulas que foram pastejadas tiveram amostras coletadas, para posterior identificação no Laboratório de Ecologia Vegetal (LABEV) da Universidade Federal do Acre.

Mensuramos o efeito do pisoteio realizado pelas espécies de mamíferos nas clareiras, utilizando o experimento com plântulas artificiais. Construimos 1000 plântulas artificiais seguindo o modelo de Clark & Clark (1989) e Rosin et al. (2017), com algumas adaptações. Cada plântula artificial era composta de dois canudos plásticos verde (20 cm de comprimento × 0,5 cm de diâmetro) grampeados/colados em formato de “T”, presos a uma “raiz” de 10 cm de arame galvanizado através de cola quente na parte interna do canudo (Figura 2). O modelo imitava mudas naturais em tamanho, flexibilidade e resiliência aos danos e exigia certa resistência à remoção do solo, depois de estabelecida. Para cada clareira (GAP) e para cada controle de sub-bosque fechado (SB) foram

instaladas 10 plântulas artificiais, sendo uma em cada uma das sub-parcelas de amostragem de herbivoria.



Figura 2. Modelo de plântula artificial adaptado de Rosin et al. (2017).

Para identificar o dano causado pelo pisoteio de mamíferos, foi seguido o método de classificação de dano estabelecido por Clark & Clark (1989) e usado por Rosin et al. (2017). Classificamos as mudas artificiais como “danificadas” quando o modelo foi dobrado de tal forma que qualquer um dos dois braços do “T” tocou o solo, ou quando todo o modelo foi achatado, arrancado ou mordido. Consideramos aqui apenas danos causados por mamíferos resultando na morte da plântula: mudas artificiais que haviam sido pisoteadas, derrubadas ou enterradas, com evidências de atividade de vertebrados, incluindo trilhas de animais, trilhas, raspagens e escavações, e marcas de dentes; ou Ausência de danos nas plântulas que permaneceram intactas. Danos causados por outros motivos não foram considerados. Todas as plântulas artificiais, danificadas ou não, foram removidas ao final da amostragem.

ANÁLISE DE DADOS

Comparamos a riqueza de espécies de mamíferos terrestres registradas entre clareiras (GAP) e áreas sub-bosque (SB), através de estimativas de curvas de rarefação utilizando o estimador de riqueza de Chao. Para esta comparação utilizamos a riqueza rarefeita considerando todas as espécies registradas, afim de padronizar a comparação de riqueza pelo menor esforço (Cowell & Coddington 1994). Para esta análise utilizamos o pacote INEXT (Hsieh et al. 2019), consideramos o nível de significância a 95% do intervalo de confiança.

Consideramos registros de mamíferos independentes todas as capturas de uma mesma espécie em uma mesma armadilha fotográfica, com intervalo mínimo de 60 minutos entre as capturas (Sberk-Araújo & Chiarello, 2005). Calculamos uma taxa de abundância relativa para cada espécie de

mamífero considerando o número de registros independentes a cada 100 dias de exposição de cada armadilha fotográfica (Sberk-Araújo & Chiarello, 2005).

Para modelar o impacto causado por mamíferos na sobrevivência de plântulas artificiais e herbivoria de plântulas, mensurados pelos experimentos nas sub-parcelas, utilizamos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs). Analisamos a diferença nas taxas de mortalidade por pisoteio (fator fixo binário, sendo *vivo*=0 ou *morto*=1), e de herbivoria (um fator fixo contínuo: n° de plântulas predadas), entre os tratamentos (fator fixo com dois níveis: os tratamentos GAP e SB). Para os dois modelos utilizamos as famílias de distribuição de erro *Binomial* e *Quasipoisson*, respectivamente, nos pacotes *lme4* e *nmle* (Bates et al. 2019). Todos os modelos incluíram como efeito randômico o pareamento entre as amostras GAP e SB.

Também usamos o GLMM para avaliar o efeito isolado de médios e grandes herbívoros na herbivoria e do pisoteio, utilizamos essa análise para uma visualização gráfica do efeito. Para a construção dos modelos, utilizamos a taxa de abundância acumulada de espécies que possuem mais de 80% de sua dieta herbívora, com base em Wilman et al. (2014). Para esta análise utilizamos as espécies herbívoras registradas: *Tapirus terrestris* (anta), *Mazama americana* (veado vermelho), *Mazama nemorivaga* (veado cinza), *Tayassu pecari* (queixada), *Pecari tajacu* (cateto), *Cuniculus paca* (paca) e *Dasyprocta fuliginosa* (cutia).

Comparamos a taxa de abundância relativa das espécies entre clareiras (GAP) e áreas de sub-bosque (SB) através da Proporção de Abundância Relativa (P_{AR}) de cada espécie para cada amostra pareada de GAP e SB. Após o cálculo de P_{AR} os valores foram log-transformados ($GAP:SB = \log_{10}[(P_{ARGAP} + 0.1/P_{ARNG} + 0.1)]$), para permitir a transformação em \log_{10} de valores iguais a zero (quando uma determinada espécie esteve presente em apenas um dos pares de tratamento) utilizamos uma constante positiva (0.1) seguindo o utilizado por Peres & Palácios (2007). Os valores log-transformados de P_{AR} para uma dada espécie é então positiva ($P_{AR}>0$) se a abundância relativa da espécie for maior em clareiras (GAP), e negativa se ($P_{AR}<0$) se a abundância relativa da espécie for maior em ambientes de sub-bosque sombreado (SB). O tamanho do efeito é considerado significativo se o intervalo de confiança não atingir valores de zero. Valores de P_{AR} (e seus intervalos de confiança) próximos ou igual a zero ($P_{AR}\approx 0$) indicam fraca ou nenhuma preferência da espécie por um determinado ambiente. Todas as análises estatísticas foram rodadas utilizando o software R v 3.6.1 (R Core Team 2019).

RESULTADOS

Ao todo foram registradas 23 espécies de mamíferos terrestres de médio a grande porte, distribuídas em seis ordens e 12 famílias (Tabela 1). As ordens Rodentia e Artiodactyla foram as mais abundantes, sendo *D. fuliginosa* ($N= 210$ registros), seguida de *P. tajacu* ($N = 98$ registros) e *M. nemorivaga* ($N = 83$ registros) as espécies mais abundantes (Tabela 1). Espécies como *Dasypus kapplery*, *Cabassous unicinctus* e *Myrmecophaga tridactyla* não foram registradas nas clareiras e as espécies *Panthera onca* e *Puma concolor* não foram registradas nas áreas de SB. Nas áreas de clareira as espécies mais abundantes foram *D. fuliginosa* e *M. americana*.

Observando a sobreposição dos intervalos de confiança das curvas de rarefação, não registramos diferenças na riqueza rarefeita de espécies de mamíferos entre GAPs e SBs (Figura 3).

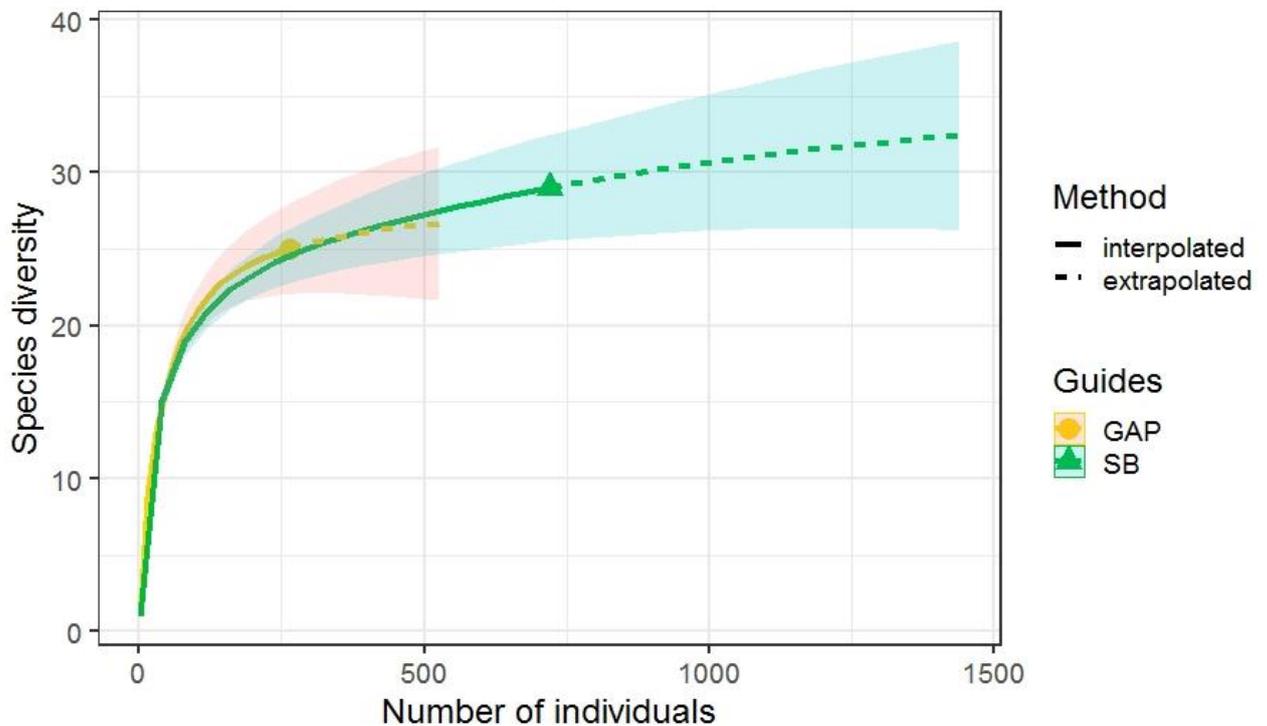


Figura 3. Comparação entre as curvas de rarefação por indivíduos das espécies amostradas nas clareiras (GAP) e nas áreas de sub-bosque (SB), com intervalo de confiança.

A intensidade de pisoteio de plântulas artificiais causada por mamíferos foi maior nas áreas de clareiras do que nas áreas de sub-bosque sombreado (GLMM - GAP/SB: Estimate= -0.679, SE=0.188, $z= -3.602$, $p < 0.001$; Figura 4-A). Do mesmo modo a intensidade com que as plântulas sofreram herbivoria foi maior nas clareiras (GLMM - GAP/SB: Estimate = -2,173, SE= 0.180, $z=-12.03$, $p < 0.001$; Figura 4-B).

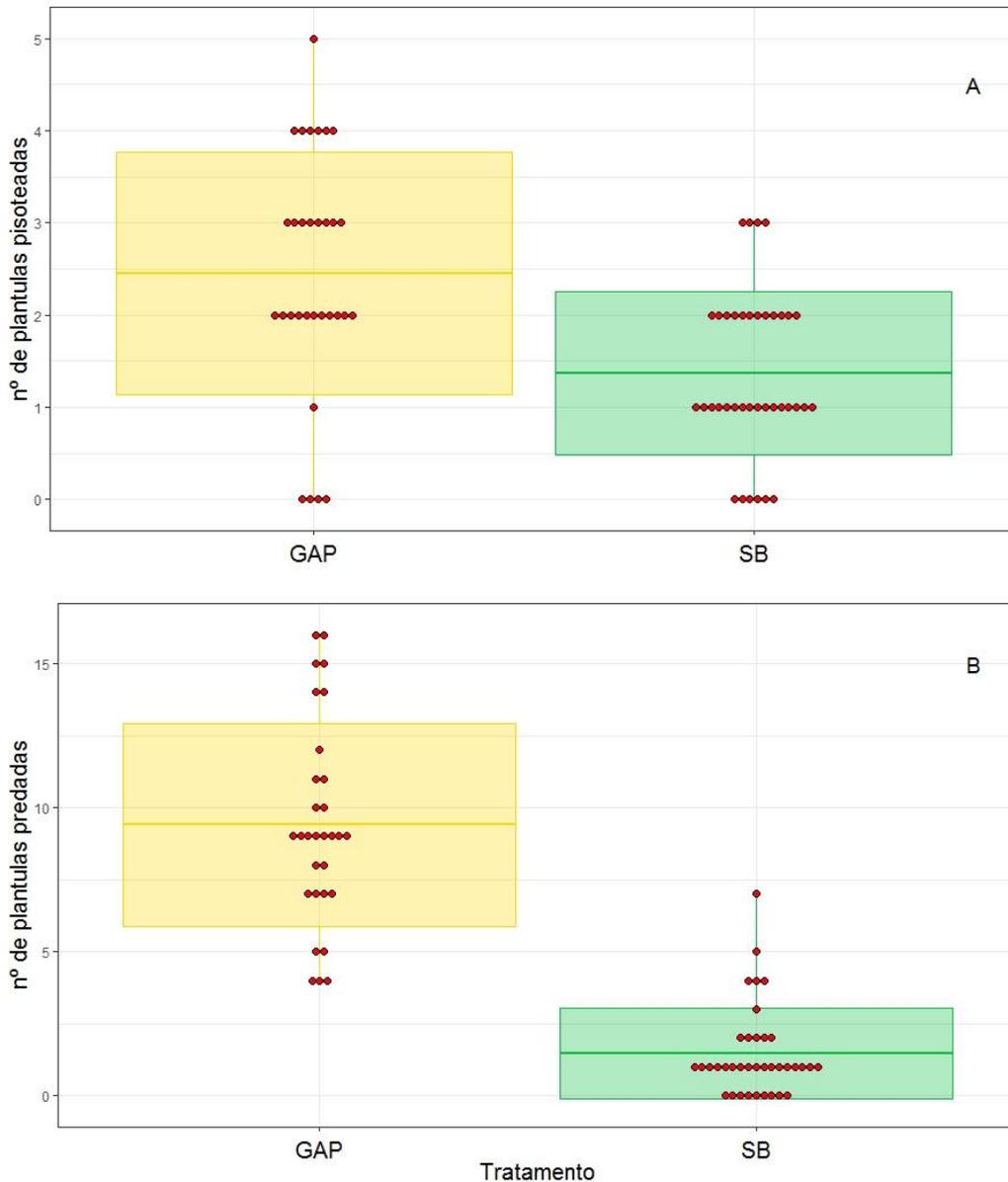


Figura 4 A figura (A) apresenta a mortalidade média (+/- desvio padrão) de plântulas artificiais pisoteadas, enquanto a figura (B) mostra a quantidade média (+/- desvio padrão) de plântulas que sofreram herbivoria causada por mamíferos herbívoros em clareiras (GAP) e sub-bosque (SB).

Considerando a abundância agregada das espécies herbívoras relacionada com a intensidade de herbivoria e pisoteio nos diferentes ambientes estudados de GAP e SB, verificamos que existe diferenças significativas entre GAP e SB para herbivoria (Figuras 5A e 5B). Mesmo com maior número de registros amostrados das espécies de mamíferos herbívoros, a intensidade de herbivoria nas áreas de SB não alcançou os níveis altos de herbivoria das áreas de GAP (GLMM - Herbivoria: estimate= -0.033, SD=0.009, $z=-3.537$, $p<0.001$, Figura 5-A). No caso da intensidade de pisoteio o resultado mostra que a abundância de mamíferos herbívoros pode ter efeito sobre as diferenças de intensidade de pisoteio entre os ambientes de GAP e SB (GLMM - Pisoteio: estimate= -0.009, SD=0.005, $z= -1.774$, $p= 0.087$, Figura 5-B). Apesar da intensidade de pisoteio ter sido significativamente maior nas áreas de GAPs (Figura 5-B), o aumento da abundância de herbívoros pode reduzir esta diferença.

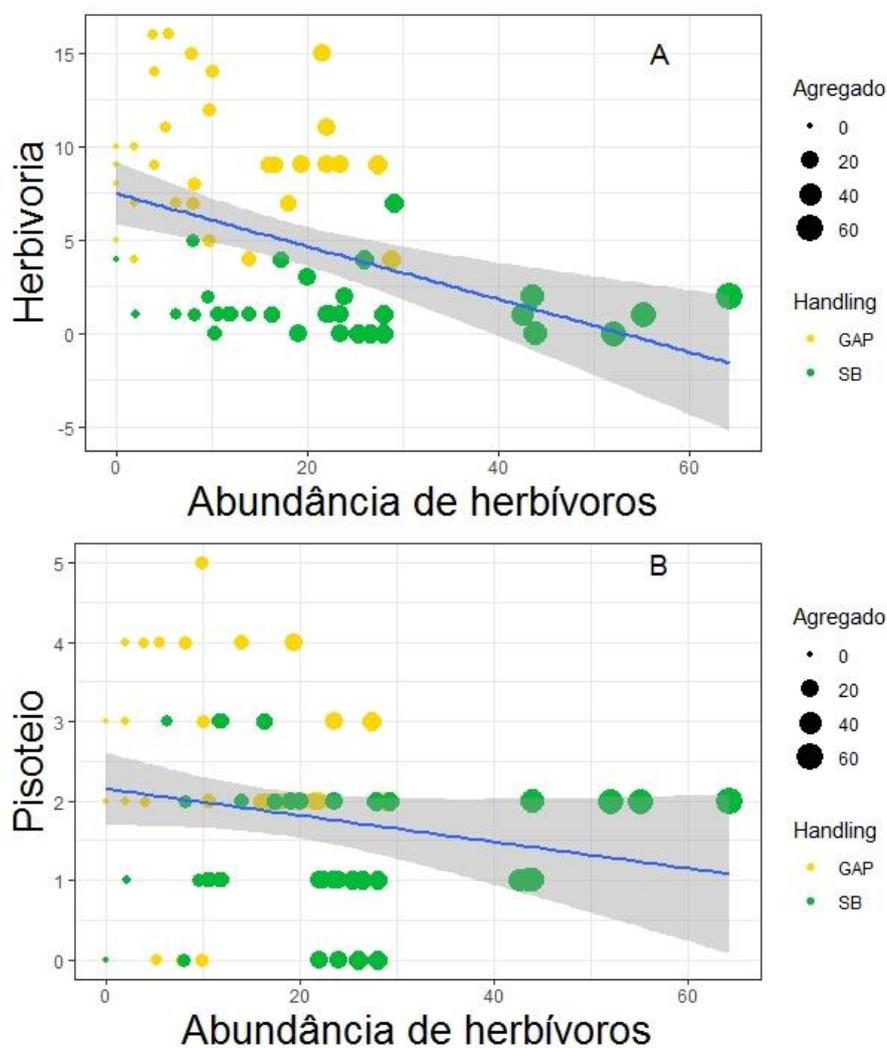


Figura 5 Efeito da abundância agregada de mamíferos herbívoros sobre a herbivoria de plântulas nas parcelas (A) e pisoteio nas plântulas artificiais (B).

Tabela 1. Espécies de mamíferos terrestres registradas através de armadilhas fotográficas, em clareiras (GAP) e ambientes de sub-bosque fechado em uma área sobre Exploração madeireira de impacto reduzido da FLONA do Jamari. Os valores representam a taxa de abundância (nº de registros a cada 100 armadilhas noites) para cada espécie registrada.

Ordem	Espécie	Nome comum	GAP	SB
Didelphimorphia	<i>Didelphis marsupialis</i> , Desmarest 1818	Common opossum	11.47	11.94
Pilosa	<i>Myrmecophaga tridactyla</i> (Schereber, 1774)	Giant anteater		8.81
	<i>Tamandua tetradactyla</i> (G. Cuvier, 1798)	Southern tamandua	6	24.97
Cingulata	<i>Cabassous unicinctus</i> (Molina, 1782)	Southern naked-tailed armadillo		2
	<i>Dasypus kappleri</i> (Linnaeus, 1758)	Greater long-nosed armadillo	3	28.84
	<i>Dasypus novemcinctus</i> (Sclater, 1883)	Nine-banded armadillo	9.92	36.68
	<i>Priodontes maximus</i> (Schreber, 1776)	Giant armadillo	5.88	8.04
Artiodactyla	<i>Mazama americana</i> (Krauss, 1862)	Red brocket deer	62.57	72.45
	<i>Mazama nemorivaga</i> (G. Fischer, 1814)	Gray deer	39.60	127.55
	<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	Collared peccary	49.10	163.69
	<i>Tayassu pecari</i> (Linnaeus, 1758)	White-lipped peccary	21.64	65.36
	<i>Tapirus terrestris</i> (Linnaeus, 1766)	Tapir	39.51	30.22
Carnivora	<i>Atelocynus microtis</i> (Spix, 1823)	Short-eared dog	2	4
	<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	Ocelot		2.08
	<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)	Jaguar	3.96	
	<i>Puma concolor</i> (Kerr, 1792)	Cougar	1.85	
	<i>Eira barbara</i> (Thomas, 1917)	Tayra	13.43	4
	<i>Nasua nasua</i> (Schinz, 1821)	South american coati	1.96	21.80
	<i>Procyon cancrivorus</i> (É. Geoffroy, 1803)	Crab-eating raccoon		2
	<i>Leopardus wiedii</i> (Linnaeus, 1758)	Leopardus wiedii		2.08

Rodentia	<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1758)	Lowland paca	13.80	150.89
	<i>Dasyprocta fuliginosa</i> (Erxleben, 1777)	Black agouti	165.19	292.13
	<i>Myoprocta pratti</i> (F. Cuvier, 1817)	Green acouchi	5.92	
	<i>Microsciurus flaviventer</i> (Gray, 1817)	Amazon dwarf squirrel	3.92	1.63

Quando realizamos a comparação par-a-par, a abundância diferiu entre os tratamentos, e o tamanho do efeito de preferência por habitats foi significativo para três espécies de mamíferos (Figura 6), levando em consideração o intervalo de confiança a 95%. As espécies *T. terrestris* foi a única que apresentou preferência pelas áreas de clareiras, enquanto que *C. paca* e *P. tajacu* apresentaram preferência pelas áreas de sub-bosque sombreado (Figura 6). A espécie *M. americana* merece destaque, pois apesar de não apresentar forte preferência por um habitat, esta espécie foi quase tão frequente nas áreas de clareiras quanto as antas (*T. terrestris*). As demais espécies também não apresentaram forte tendência a utilizar um ambiente em específico (Figura 6).

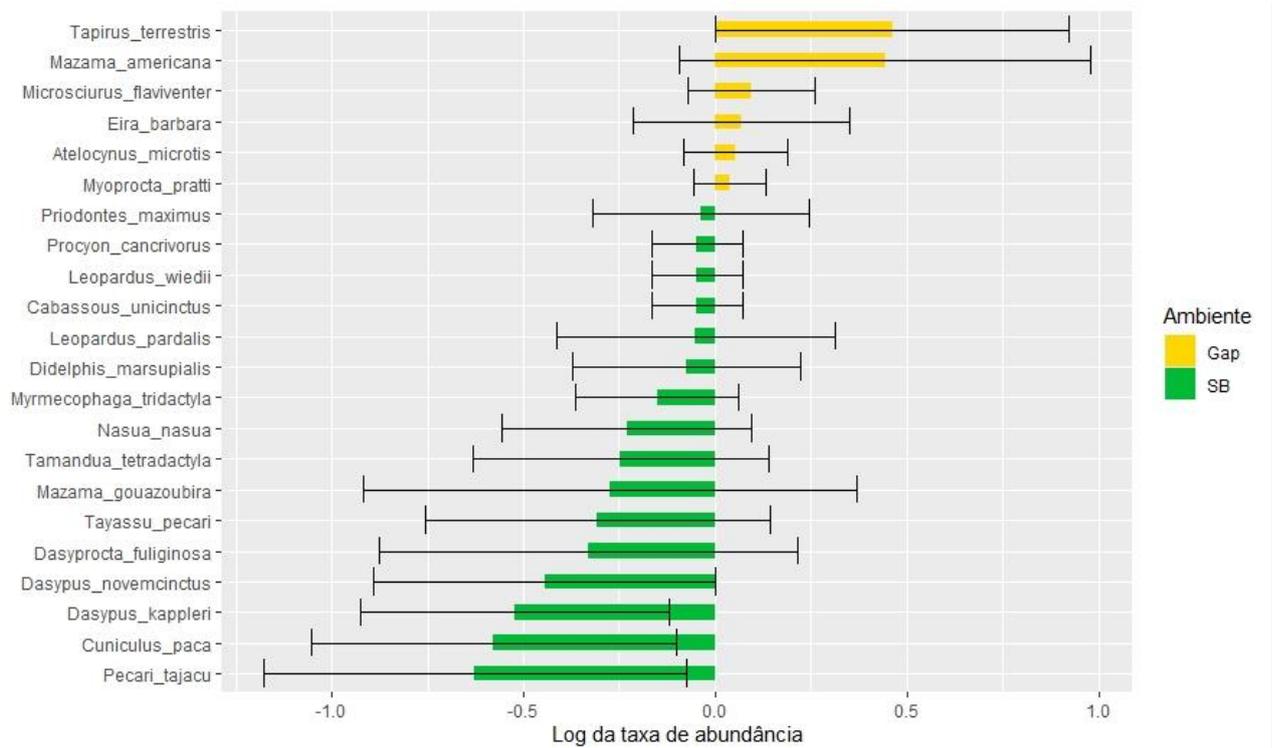


Figura 6 Proporção média da abundância relativa de grandes mamíferos herbívoros em uma área de exploração madeireira, considerando comparação entre blocos de amostras pareados. As espécies estão ordenadas à esquerda do painel, em uma taxa decrescente (numa escala logaritimizada- \log_{10}). A preferência das espécies pelo ambiente é considerada significativa se 95% do intervalo de confiança (barra de erro) não toca 0.

DISCUSSÃO

Não observamos impactos negativos da formação de clareiras pós exploração madeireira sobre a riqueza de espécies de mamíferos de médio e grande porte. As espécies detectadas exclusivamente em algum dos ambientes de GAP ou SB, foram espécies pouco registradas. Desta forma, provavelmente todas as espécies registradas ocorrem em ambos os ambientes estudados (GAP e SB), no entanto a frequência de ocorrência difere entre as espécies.

As clareiras apresentam atrativos especialmente para as espécies herbívoras. As espécies mais abundantes nas áreas de clareiras foram aquelas que se alimentam preferencialmente de

vegetais. Ao longo do estudo encontramos que o impacto causado por médios e grandes mamíferos na sobrevivência de plântulas em áreas de EIR foi maior nas clareiras resultantes desta atividade. Assim como constatado por Granados et al. (2018), verificou-se que os impactos ocorrem em manchas e são altamente localizados, aqui concentrados nas clareiras. De maneira geral a presença de grandes herbívoros afetam nas taxas de sobrevivência e atributos funcionais de plântulas (área foliar), quando comparados locais sujeitos a EIR e áreas não impactadas, a curto prazo por exemplo, a diferença em traços funcionais de plantas são observados (Roldán et al. 2001; Rosin et al. 2017; Granados et al. 2018). Estudos com experimentação realizados para avaliar o impacto de defaunação sobre o recrutamento de plântulas mostram que a curto e médio prazo, não há mudanças na densidade, riqueza e diversidade de espécies vegetais do sub-bosque (Brocardo et al. 2013), no entanto essas variações são observadas ao longo de toda a paisagem explorada não considerando as diferenças nos microambientes formados, após a extração de madeira.

Nas clareiras monitoradas neste estudo, há uma forte prevalência de plantas pioneiras, devido o corte recente, principalmente do gênero *Cecropia* sp.. Por se tornar um ambiente propício para espécies pioneiras, clareiras são imediatamente ocupadas por plântulas de estágios iniciais de sucessão (Granados et al. 2016; Schwartz et al. 2017). A maior parte das plântulas que sofreram herbivoria foram espécies do gênero *Cecropia* sp., da família Moraceae (*Catilla* sp.), Euphorbiaceae, Areaceae e Malvaceae, sendo que espécies das famílias Moraceae e Euphorbiaceae foram predadas em locais de sub-bosque fechado. Espécies de estágio inicial de sucessão investem muito pouco na proteção contra herbivoria, suas folhas acumulam poucos defensivos químicos sendo altamente palatáveis para grandes herbívoros (Schwartz et al. 2017). Identificamos plântulas pequenas (<50 cm) e plântulas jovens (> 1m) predadas nas clareiras. Na checagem das imagens das armadilhas fotográficas por diversas vezes indivíduos de *M. americana* e *T. terrestris* foram registrados predando os ramos mais altos de plantulas jovens, inclusive de palmeiras (Areaceae). A taxa com que plântulas foram predadas por mamíferos em clareiras foi muito maior que em locais de sub-bosque fechado. Em média mais de 60% das plântulas presentes nas clareiras foram predadas, comparado com menos de 30% das predadas nos locais de sub-bosque fechado, mostrando o forte efeito de grandes herbívoros no controle de espécies pioneiras.

O impacto não trófico na sobrevivência de plântulas artificiais é uma padrão evidente ao longo da região pan-tropical, apesar da diferença nas comunidades de mamíferos locais (Rosin et al. 2017). As observações de campo, registros e comportamento social de algumas espécies nos permitem inferir que grandes herbívoros têm forte impacto na sobrevivência de plântulas.

Espécies abundantes e que apresentaram maior preferência por clareiras, como Veado vermelho (*M. americana*) e a Anta (*T. terrestris*) são responsáveis pelo impacto negativo na sobrevivência de plântulas em clareiras, devido tamanho corpóreo e o hábito do pastejo. Uma das espécies mais abundantes registradas, a Cutia, assim como as demais, colaborou para o pisoteio das plântulas artificiais. Indivíduos das espécies foram frequentes em 80% dos 77 locais amostrados, sendo registrados diversas vezes ao longo do dia, realizando praticamente o mesmo percurso sempre. Dois Tayassuídeos, que foram registradas no estudo, possuem hábito social formando grupos de 30 até mais de 200 indivíduos (*P. tajacu* e *T. pecari* respectivamente), e podem juntos gerar um forte impacto negativo sob plântulas (Rosin et al. 2017). Observamos com frequência as espécies em ambos os tratamentos (clareiras e sub-bosque), no entanto o tempo dispendido em atividade de forrageio, banho de barro, utilização de latrinas, foi maior em clareiras. Grandes grupos de *T. pecari* em poucos minutos ocuparam espaços de clareiras como um todo, realizando uma verdadeira varredura no local (L.H.M. Borges, pers. obs.). A atividade e comportamento destes médios e grandes herbívoros, repetida vezes, causa a destruição e o enraizamento das plântulas por meio do pisoteio.

Ao avaliar o tamanho do efeito causado apenas por herbívoros de médio e grande porte na sobrevivência das plântulas, por meio da abundância agregada das espécies, notamos que tais danos são de três a quatro vezes maior nas clareiras que no sub-bosque fechado. Constatamos a partir dos resultados do GLMMs que o efeito da abundância das espécies é negativo, como consequência da maior abundância das mesmas no SB. O que ressalta o fato que apenas a presença das espécies em estruturas e/ou micro-ambientes formados pela EIR tem um importante papel no processo de regeneração.

De maneira geral médios e grandes mamíferos neotropicais não são afetados pela EIR, nem apresentam tendência na redução de suas abundâncias em locais sujeitos a exploração madeireira de baixo impacto (Brodie et al. 2015; Laufer et al. 2015; Granados et al. 2016, 2019). Algumas espécies tendem, naturalmente, a evitar locais modificados em áreas impactadas (Vilas et al. 2009; Harmsen et al. 2010; Yue et al. 2015; Mendes-Oliveira et al. 2017), no caso de áreas sujeitas a EIR ambientes como clareiras, pátios de empilhamento e estradas de arraste. Ao longo de todo o estudo apenas *C. paca*, *P. tajacu* e *Dasyus* sp. apresentaram forte preferência por locais de sub-bosque fechado, como já esperado para espécie. Similarmente *M. nemorivaga* apresentou leve tendência a utilizar locais de SB. No caso de *P. tajacu* e *M. gouazoubira* ressaltamos a sobreposição de nichos com *T. pecari* e *M. americana*, havendo uma possível segregação no uso de recursos, espaço e tempo, por espécies simpátricas (Rivero et al. 2005). As demais espécies de mamíferos registradas não apresentaram preferência por um

microambiente em específico. Notamos que apenas espécies herbívoras de grande porte foram influenciadas, como provável influência de suas dietas, já que grandes herbívoros pastadores foram mais frequentes em GAPs e herbívoros frugívoros mais frequentes em SBs. Dentre grandes mamíferos dispersores e predadores de sementes, *T. pecari* ocorreu em ambos os tipos de microambientes.

Dois grandes ungulados, *M. americana* e *T. terrestris*, foram mais abundantes nas clareiras de exploração madeireira. Estes dois grandes herbívoros gastam grande parte de seu tempo consumindo partes fibrosas das plantas, folhas, ramos e galhos novos, (Bodmer 1990; Vélez et al. 2017) no pastejo de plântulas e gramíneas, além do grande porte e demanda para suprir suas demandas energéticas. Ambos foram registrados em diversas ocasiões pastejando plântulas nas clareiras amostradas. Relacionamos a preferência destas espécies por GAPs à maior oferta de recurso de plântulas de espécies pioneiras. Nossos achados seguem o padrão observado de preferência de grandes herbívoros (principalmente ungulados), por ambientes sob impacto da exploração madeireira ao longo da região pan-tropical (Brodie et al. 2015; Granados et al. 2016, 2019; Galetti et al. 2017).

A exploração madeireira de impacto reduzido tem se mostrado um meio alternativo para extração sustentável de recursos. Estudos apontam que a EIR por si só não compromete a comunidade de mamíferos, sendo a pressão de caça uma das principais forças atuantes no processo de defaunação (Brocardo et al. 2013; Brodie et al. 2014; Bello et al. 2015; Granados et al. 2016). Na área de estudo não foi constatada qualquer evidência de caça.

Os efeitos do aumento nas taxas de pisoteio e herbivoria em ambientes de clareiras tendem a causar modificações no processo e resultado final da dinâmica de regeneração alterando a riqueza, diversidade e densidade da comunidade de plantas do sub-bosque, como observado por Camargo-Sanabria et al. (2014). Acreditamos que, a longo prazo, grandes herbívoros possam favorecer o estabelecimento mais rápido de espécies de estágio final de sucessão em clareiras, considerando aquelas de valor comercial. Além disso a presença de mamíferos nas clareiras favorece a manutenção da riqueza de espécies vegetais no processo de regeneração, por meio do controle via herbivoria e pisoteio de pioneiras e dispersão de sementes. No entanto, sugere-se que estudos a longo prazo sejam realizados para acompanhar o processo de regeneração nas clareiras para verificar possíveis mudanças ao longo do tempo na composição, riqueza e diversidade de plantas relacionadas aos danos causados por mamíferos.

LITERATURA CITADA

- AMATA. 2009. Plano de manejo florestal sustentável - PMFS Pleno - UFM III - FLONA do Jamari em Rondonia. São Paulo. 152 pp.
- BELLO, C., GALETTI, M., PIZO, M. A., MAGNAGO, L. F. S., ROCHA, M. F., LIMA, R. A. F., PERES, C. A., OVASKAINEN, O. & JORDANO, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances* 1:e1501105–e1501105.
- BODMER, R. E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology* 6:191–201.
- BROCARD, C. R., ZIPPARRO, V. B., DE LIMA, R. A. F., GUEVARA, R. & GALETTI, M. 2013. No changes in seedling recruitment when terrestrial mammals are excluded in a partially defaunated Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 163:107–114. Elsevier Ltd.
- BRODIE, J. F., GIORDANO, A. J., ZIPKIN, E. F., BERNARD, H., MOHD-AZLAN, J. & AMBU, L. 2014. Correlation and persistence of hunting and logging impacts on tropical rainforest mammals. *Conservation Biology* 29:110–121.
- BRODIE, J. F., GIORDANO, A. J. & AMBU, L. 2015. Differential responses of large mammals to logging and edge effects. *Mammalian Biology* 80:7–13. Elsevier GmbH.
- BROKAW, N. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14:158–160.
- MOSTACEDO, C. B. & FREDERICKSEN, T. S. 1999. Regeneration status of important tropical forest tree species in Bolivia: assessment and recommendations. *Forest Ecology and Management* 124.
- CAMARGO-SANABRIA, A. A., MENDOZA, E., GUEVARA, R., MARTÍNEZ-RAMOS, M., DIRZO, R., MARTI, M. & MENDOZA, E. 2014. Experimental defaunation of terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understorey diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282.
- CLARK, D. A. D. B. & CLARK, D. A. D. B. 1989. The Role of Physical Damage in the Seedling Mortality Regime of a Neotropical Rain Forest. *Oikos* 55:225.
- COLWELL, R.K. & CODDINGTON, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil Trans R Soc Lond*; 345: 101–118.
- CULOT, L., BELLO, C., LUIS, J., FERREIRA, B., THADEU, H. & GALETTI, M. 2017. Synergistic effects of seed disperser and predator loss on recruitment success and long-term consequences for carbon stocks in tropical rainforests:1–8.
- DALLING, J. W., HUBBELL, S. P. & SILVERA, K. 1998. Seed dispersal \ seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*.
- DALLING, J. W. & HUBBELL, S. P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90:557–568.
- DE CARVALHO, A. L., D'OLIVEIRA, M. V. N., PUTZ, F. E. & DE OLIVEIRA, L. C. 2017. Natural regeneration of trees in selectively logged forest in western Amazonia. *Forest Ecology and Management* 392:36–44. Elsevier B.V.

- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431–451.
- GAUI, T. D., REGINA, F., COSTA, C., COELHO, F., SOUZA, D., ROGÉRIO, M., AMARAL, M., COSTA, D., CARVALHO, D. & QUINTILIANO, F. 2019. Long-term effect of selective logging on floristic composition : A 25 year experiment in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 440:258–266. Elsevier.
- GALETTI, M., BROCARDO, C. R., BEGOTTI, R. A., HORTENCI, L., ROCHA-MENDES, F., BERNARDO, C. S. S., BUENO, R. S., NOBRE, R., BOVENDORP, R. S., MARQUES, R. M., MEIRELLES, F., GOBBO, S. K., BECA, G., SCHMAEDECKE, G. & SIQUEIRA, T. 2017. Defaunation and biomass collapse of mammals in the largest Atlantic forest remnant. *Animal Conservation* 20:270–281.
- GRANADOS, A., CROWTHER, K., BRODIE, J. F. & BERNARD, H. 2016. Persistence of mammals in a selectively logged forest in Malaysian Borneo. *Mammalian Biology* 81:268–273. Elsevier GmbH.
- GRANADOS, A., BERNARD, H. & BRODIE, J. F. 2018. The combined impacts of experimental defaunation and logging on seedling traits and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- GRANADOS, A., BERNARD, H. & BRODIE, J. F. 2019. The influence of logging on vertebrate responses to mast fruiting. *Journal of Animal Ecology*.
- HARMSSEN, B. J., FOSTER, R. J., SILVER, S., OSTRO, L. & DONCASTER, C. P. 2010. Differential Use of Trails by Forest Mammals and the Implications for Camera-Trap Studies: A Case Study from Belize. *Wildlife Conservation* 42:126–133.
- HATTORI, D., KENZO, T., OKAMURA, K., JAWA, J. & NINOMIYA, I. 2013. Forest Ecology and Management Effects of soil compaction on the growth and mortality of planted dipterocarp seedlings in a logged-over tropical rainforest in Sarawak , Malaysia. *Forest Ecology and Management* 310:770–776. Elsevier B.V.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of Seed Dispersal Ecology of Seed Dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 13:201–228.
- JACKSON, S. M., FREDERICKSEN, T. S. & MALCOLM, J. R. 2002. Area disturbed and residual stand damage following logging in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management* 166:271–283.
- JOHNS, J. S., BARRETO, P. & UHL, C. 1996. Logging damage during planned and unplanned logging operations in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 89:59–77.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. Pp. 125–165 *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*.
- KARSTEN, R. J., MEILBY, H. & LARSEN, J. B. 2014. Regeneration and management of lesser known timber species in the Peruvian Amazon following disturbance by logging. *Forest Ecology and Management* 327:76–85. Elsevier B.V.
- LAUFER, J., MICHALSKI, F. & PERES, C. A. 2015. Effects of reduced-impact logging on medium and large-bodied forest vertebrates in eastern Amazonia. *Biota Neotropica* 15:1–11.

- LIMA, R. A. P. DE & MOURA, L. C. DE. 2006. Canopy Gap Colonization in the Atlantic Montane Rain Forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:953–965.
- MENDES-OLIVEIRA, A. C., PERES, C. A., MAUÉS, P. C. R. D. A., OLIVEIRA, G. L., MINEIRO, I. G. B., SILVA DE MARIA, S. L. & LIMA, R. C. S. 2017. Oil palm monoculture induces drastic erosion of an Amazonian forest mammal fauna. *PLoS ONE* 12:1–19.
- PERES, C. A. & PALACIOS, E. 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in amazonian forest: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39:304–315.
- RIVERO, K., RUMIZ, D. I. & TABER, A. B. 2005. Differential habitat use by two sympatric brocket deer species (*Mazama americana* and *M. gouazoubira*) in a seasonal Chiquitano forest of Bolivia. *Mammalia* 69:169–183.
- ROLDÁN, A. I. & SIMONETTI, J. A. 2001. Plant-Mammal Interactions in Tropical Bolivian Forests with Different Hunting Pressures. *Conservation Biology* 15:617–623.
- ROSIN, C., POULSEN, J. R., SWAMY, V. & GRANADOS, A. 2017. A pantropical assessment of vertebrate physical damage to forest seedlings and the effects of defaunation. *Global Ecology and Conservation* 11:188–195. Elsevier Ltd.
- SCHWARTZ, G., LOPES, J. C., KANASHIRO, M., MOHREN, G. M. & PEÑA-CLAROS, M. 2014. Disturbance level determines the regeneration of commercial tree species in the eastern Amazon. *Biotropica* 46:148–156.
- SCHWARTZ, G., FALKOWSKI, V. & PEÑA-CLAROS, M. 2017. Natural regeneration of tree species in the Eastern Amazon: Short-term responses after reduced-impact logging. *Forest Ecology and Management* 385:97–103. Elsevier B.V.
- VÉLEZ, J., ESPELTA, J. M., RIVERA, O. & ARMENTERAS, D. 2017. Effects of seasonality and habitat on the browsing and frugivory preferences of *Tapirus terrestris* in north-western Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*:395–406.
- VILAS, F., GOULART, B., CA, N. C., ADRIANO, M., ROHLING, I., JR, G. & GUSTAVO, L. 2009. Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest 74:182–190.
- WILCOVE, D. S., GIAM, X., EDWARDS, D. P., FISHER, B. & KOH, L. P. 2013. Navjot’s nightmare revisited: Logging, agriculture, and biodiversity in Southeast Asia. *Trends in Ecology and Evolution* 28:531–540. Elsevier Ltd.
- WIRTH, R., WEBER, B. & RYEL, R. J. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22:235–244.
- WRIGHT, S. J. 2003. The myriad effects of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73–86.
- YUE, S., BRODIE, J. F., ZIPKIN, E. F. & BERNARD, H. 2015. Oil palm plantations fail to support mammal diversity. *Ecological Applications* 25:2285–2292.

5. CONCLUSÃO GERAL

Mamíferos de médio e grande porte que ocorrem na região do sudoeste da Amazônia se mostraram importantes modificadores do habitat, atuando como engenheiros do ecossistema por diferentes meios. Através das tocas de tatu canastra ao menos 30 espécies de vertebrados são favorecidas. Uma possível extinção local desta espécie prejudicaria cerca de 58 interações estabelecidas nas tocas, impactando no forrageio e sucesso reprodutivo das espécies que utilizam as tocas de *P. maximus* para estes fins. Apesar de considerado uma espécie vulnerável pelas listas de espécies ameaçadas de extinção, o tatu canastra desempenha um importante papel as espécies de vertebrados local por meio do processo de engenharia ecossistêmica. Embora todos os tatus sejam escavadores, apenas *P. maximus* pode desempenhar a engenharia de ecossistema de forma tão ampla, envolvendo uma grande variedade de vertebrados, em suas tocas, estabelecendo uma rede de interação forte e aninhada com as espécies favorecidas.

Além da modificação física e imediata do ambiente, médios e grandes mamíferos podem alterar processos ecológicos, como a regeneração e sucessão de plantas, ressaltando a importância deste grupo em áreas sujeitas a EIR. Aqui observamos que mamíferos de médio e grande porte causam severos danos as plântulas em clareiras de EIR, via pisoteio e/ou herbivoria. Acreditamos que, a longo prazo, grandes herbívoros possam favorecer o estabelecimento mais rápido de espécies de estágio final de sucessão em clareiras, considerando aquelas de valor comercial. Além disso a presença de mamíferos nas clareiras favorece a manutenção da riqueza de espécies vegetais no processo de regeneração, por meio do controle de recrutas pioneiras, pisoteio e dispersão de sementes.

6. REFERÊNCIAS

- BECK, H., THEBPANYA, P. & FILIAGGI, M. 2010. Do Neotropical peccary species (Tayassuidae) function as ecosystem engineers for anurans? *J. Trop. Ecol.* 26(4):407–414.
- BELLO, C., GALETTI, M., PIZO, M.A., MAGNAGO, L.F.S., ROCHA, M.F., LIMA, R.A.F., PERES, C.A., OVASKAINEN, O. & JORDANO, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Sci. Adv.* 1(11):e1501105–e1501105.
- CULOT, L., BELLO, C., LUIS, J., FERREIRA, B., THADEU, H. & GALETTI, M. 2017. Synergistic effects of seed disperser and predator loss on recruitment success and long-term consequences for carbon stocks in tropical rainforests. (December 2016):1–8.
- DESBIEZ, A.L. J. & KLUYBER, D. 2013. The role of giant armadillos (*Priodontes maximus*) as physical ecosystem engineers. *Biotropica* 45(0):537–540.
- GERLANC, N.M. & KAUFMAN, G. A. 2003. Use of bison wallows by Anurans on Konza Prairie. *Am. Midl. Nat.* 150(1):158–168.
- HASTINGS, A., BYERS, J.E., CROOKS, J.A., CUDDINGTON, K., JONES, C.G., LAMBRINOS, J.G., TALLEY, T.S. & WILSON, W.G. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecol. Lett.* 10(2):153–164.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. 1994. Organisms as ecosystem Engineers. *Oikos* 69(3):373–386.
- JONES, K.E. et al. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90(9):2648–2648.
- JONES, K.E. & SAFI, K. 2011. Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 366(1577):2451–2461.
- MACHICOTE, M., BRANCH, L.C. & VILLARREAL, D. 2004. Burrowing owls and burrowing mammals: Are ecosystem engineers interchangeable as facilitators? *Oikos* 106(3):527–535.
- NAIMAN, R.J. 1988. Animal influences on Ecosystem Dynamics ecological systems. *Bioscience* 38(11):750–752.
- SOBRAL, M., SILVIUS, K.M., OVERMAN, H.H., OLIVEIRA, L.F.B., RAAB, T.K. & FRAGOSO, J.M.V. 2017. Mammal diversity influences the carbon cycle through trophic interactions in the Amazon. *Nat. Ecol. Evol.* 1(11):1670–1676.
- STONER, K.E., RIBA-HERN, P., RICA, U.D.C., BIOLOG, E. DEE PEDRO, S., RICA, C. & LAMBERT, J.E. 2007. The Role of Mammals in Creating and Modifying Seedshadows in Tropical Forests and Some Possible Consequences of Their Elimination. 39(3):316–327.
- TERBORGH, J.W. 2015. Toward a trophic theory of species diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112(37):11415–11422.
- WRIGHT, J.P. & JONES, C.G. 2004. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 75(4):435–450.
- WRIGHT, J.P. & JONES, C.G. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten year on - progress, limitation and challenges. *Bioscience* 56(1):66–72.
- WRIGHT, J.P., JONES, C.G. & FLECKER, A.S. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132(1):96–101.

WRIGHT, S.J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests . *Perspect Plant Ecol* 6 : 73-86 in tropical forests. 6(January 2003):73–86.

7. ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O PERÍODO DO DOUTORADO

- BOTELHO, A. L. M., BORGES, L. H. M., MACFARLAND, B. & MCFARLAND, B. 2018. Abundance and composition of the medium to large-sized mammals in a private area of a REDD+ project in Acre, Brazil. *Biota Neotropica* 18.
- SANTOS, P. M., BOCCHIGLIERI, A., CHIARELLO, A. G., PAGLIA, A. P., MOREIRA, A., SOUZA, A. C., ABBA, A. M., PAVIOLO, A., GATICA, A., MEDEIRO, A. Z., COSTA, A. N. A. R. C., GALLINA, A. G., YANOSKY, A. A., JESUS, A. A. S., BERTASSONI, A., ROCHA, A., BOVO, A. A. A., BAGER, A., MOL, A. C., MARTENSEN, A. C., FAUSTINO, A. C., LOPES, A. M. C., PERCEQUILLO, A. R., VOGLIOTTI, A., KEUROGHLIAN, A., COLINA, M. A., DEVLIN, A. L., GARCÍA-OLAECHEA, A., SÁNCHEZ, A., SRBEK-ARAUJO, A. C., OCHOA, A. C., OLIVEIRA, A. C. M. A. K., LACERDA, A. C. R., CAMPELO, A. K. N., OLIVEIRA PASCHOAL, A. M., COSTA, A. N. A. R. C., MEIGA, A. Y. Y., JESUS, A. A. S., FEIJÓ, A., HIRSCH, A., SILVA, A. L. F., BOTELHO, A. L. M., REGOLIN, A. L., LANNA, A. M., NUNES, A. V., KINDEL, A., MORAES, A. M., GATTI, A., NOSS, A. J., NOBRE, A. B., MONTANARIN, A., DEFFACI, Â. C., ALBUQUERQUE, A. C. F., OLIVEIRA, A. C. M. A. K., MANGIONE, A. M., PONTES, A. R. M., BERTOLDI, A. T., CALOURO, A. M., DESBIEZ, A. L. J., FERNANDES, A., FERREGUETTI, A. C., SILVA, M. L. M. A. A. M. X. M. P. M. DA, ZIMBRES, B., LUCIANO, B. F. L., THOISY, B., NIEBUHR, B. B. S., PAPI, B., GÓMEZ-VALENCIA, B., SANTOS, B. A. B. S., LIMA, B. C., OLIVEIRA, B. G., SANTOS, B. A. B. S., CAMPOS, B. A. T. P., LELES, B., ALBUQUERQUE FRANÇA, B. R., LIM, B., OLIVEIRA, C. T., CANTAGALLO, C., LARA, C. C., LIMA, C. S., GESTICH, C. C., MELO-SOARES, C. D., PERES, C. A., KASPER, C. B., CANDIA-GALLARDO, C., DE ANGELO, C., FRAGOSO, C. E., FREITAS, C. H., SALVADOR, C. H., BROCARD, C. R., MELO, C. D., LEUCHTENBERGER, C., BRAGA, C., SÁNCHEZ-LALINDE, C., BUENO, C., LUNA, C. L., ROJANO, C., HURTADO, C. M., SANTOS, C. C. C., TELLAECHÉ, C., ROSA, C., CAMPOS, C. B., SILVA, C. R., KANDA, C. Z., JENKINS, C. N., MCDONOUGH, C., TRINCA, C. T., CUNHA, C. J., WIDMER, C. E., SANTOS, C. C. C., BUSCARIOL, D., CARREIRA, D. C., CARVALHO, D. L. K. P. D. R., SILVA FERREZ, D., CASALI, D., THORNTON, D., VASCONCELLOS, D. R., BARCELOS, D., BROWN, D., RAMOS, D. L., MOREIRA, D. O., YOGUI, D. R., FARIA, D., SANA, D. A., MATTIA, D. L., HENZ, D. J., FRIEDEBERG, D. B., CARVALHO, D. L. K. P. D. R., ASTÚA, D., QUEIROLO, D., VARELA, D. M., EATON, D. P., DIAS, D. M., RIVADENEIRA, E. F., ROCHA, E. C., ABREU-JÚNIOR, E. F., CARRANO, E., SANTOS, E. M., SETZ, E. Z. F., CARVALHO, E. A. R., ALMEIDA CHIQUITO, E., MATOS CARDOSO, E., MENDONÇA, E. N., D'BASTIANI, E., VIEIRA, E. M., RAMALHO, E. E., GUIJOSA-GUADARRAMA, E., GONZÁLEZ, E., MAGGIORINI, E. V., FISCHER, E., AGUIAR, E. F., CASTRO, É. P., LA PEÑA-CUÉLLAR, E., CASTRO, E. B. V., BRÍTEZ, E. B., VANDERHOEVEN, E. A., PEDÓ, E., ROCHA, F. L., GIRARDI, F., OLIVEIRA ROQUE, F., MAZIM, F. D., BARROS, F. M., MARTELLO, F., FANTACINI, F. M., PEDROSA, F., PETERS, F. B., ABRA, F. D., AZEVEDO, F. C. F. C. C., SILVA SANTOS, F., SILVA, F. A. F. G., TEIXEIRA, F. Z., PERINI, F. A., PASSOS, F. C., CARVALHO, F., AZEVEDO, F. C. F. C. C., PINHO, F. F., GONÇALVES, F., LIMA, F., CONTRERAS-MORENO, F. M., PEDRONI, F., TORTATO, F. R., SANTOS, F. P. R., CARUSO, F., TIRELLI, F. P., MIRANDA, F. R., RODRIGUES, F. H. G., UBAID, F. K., PALMEIRA, F. B. L., SILVA, F. A. F. G., GROTTA-NETO, F., SOUZA, F. L., COSTA, F. E., PÉREZ-GARDUZA, F., DELSUC, F., LEMOS, F., PINTO, F. R., BOAGLIO, G. I., MASSOCATO, G. F., PREUSS, G., HOFMANN, G. S., AGUIAR, G. L., OLIVEIRA, G.

S., DUARTE, G. T., BECA, G., GINÉ, G. A. F., BATISTA, G. O., GIL, G. E., GONSIOROSKI, G., SECCO, H., MEDEIROS, H. R., COELHO, I. P., FRANCESCHI, I. C., BERNARDI, I., TORRE, J. A., ZOCHE, J. J., SEIBERT, J. B., FARIA FALCÃO, J. C., DIAS, J. H. M., NODARI, J. Z., OLIVEIRA, J. A., GIOVANELLI, J. G. R., FAVORETTI, J. P. P., POLISAR, J., SPONCHIADO, J., CHEREM, J. J., RAMÍREZ, J. F. M., TOLEDO, J. J., DUARTE, J. M. B., MATOS, J. R., ARRABAL, J. P., FARIA OSHIMA, J. E., RIBEIRO, J. F., BOGONI, J. A., PACHECO, J. J. C., SCHUCHMANN, K. L., FERRAZ, K. M. P. M. B., SANTOS EVERTON, L., BAILEY, L. L., GONÇALVES, L. O., CULLEN, L., ANDRADE, L. R., TREVELIN, L. C., BONJORNE, L., ALMEIDA RODRIGUES, L., LEUZINGER, L., PERILLO, L. N., ARAÚJO, L. S., HUFNAGEL, L., RIBEIRO, L. O., BERNARDO, L. R. R., OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R., VARZINCZAK, L. H., **BORGES, L. H. M.**, GUIMARÃES, L. N., MÖCKLINGHOFF, L., OLIVEIRA, M. L. M. A. M. J. R., MAGIOLI, M., ASSIS JARDIM, M. M., OLIVEIRA, M. L. M. A. M. J. R., TORTATO, M. A., DUMS, M., IEZZI, M. E., PEREIRA, M. J. R., JORGE, M. L., CASTRO MORINI, M. S., LANDIS, M. B., XAVIER, M. S., BARROS, M. A. S., SILVA, M. L. M. A. A. M. X. M. P. M. DA, RIVERO, M., ZANIN, M., MARQUES, M. I., ALVES, M. H., DI BITETTI, M. S., ALVAREZ, M. R., GRAIPEL, M. E., GODOI, M. N., BENEDETTI, M. A., BELTRÃO, M. G., MONTEIRO, M. C. M., PAULA, M. J., PERILLI, M. L. L., SILVA, M. L. M. A. A. M. X. M. P. M. DA, VILLAR, N., DE ALBUQUERQUE, N. M., CANASSA, N. F., FILHO, N. M., ROSA OLIVEIRA, N., PASQUALOTTO, N., CÁCERES, N. C., ATTIAS, N., FAVARINI, M. O., RIBEIRO, O. S., GONÇALVES, P. R., ROCHA, P. A., CONDÉ, P. A., AKKAWI, P., CRUZ, P., LIRA, P. K., FERREIRA, P. M., ARROYO-GERALA, P., HARTMANN, P. A., TARSO ZUQUIM ANTAS, P., MARINHO, P. H., FARIA PERES, P. H., PEÑA-MONDRAGÓN, J. L., LOMBARDI, P. M., SOUZA LAURINDO, R., ALVES, R. S. C., GRANGEIRO, R. D. P., SILVA, R. D. R. L., BELTRÃO-MENDES, R., BONIKOWSKI, R. T. R., REPPUCCI, J., ARRAIS, R. C., SAMPAIO, R., SARTORELLO, R., BOVENDORP, R. S., MCNAB, R., HACK, R. O. E., MAGALHÃES, R. A., ARAÚJO, R. C., ALMEIDA NOBRE, R., PÉREZ, R. R. L., MASSARA, R. L., PAULA, R. C., ANLEU, R. G., MARQUES, R. V., DORNAS, R., ROLIM, S. G., CAVALCANTI, S. M. C., LIMA, S. R., BALLARI, S. A., SANTAMARÍA, S. B., SILVA, S. S. P. S. M., AGE, S. G., GODIM, T., SOBRAL-SOUZA, T., MACCARINI, T. B., RODRIGUES, T. F., PIOVEZAN, U., TAVARES, V. DA C., QUIROGA, V. A., KREPSCHI, V. G., FILHO, V. P., BASTAZINI, V. A. G., OLIVEIRA GASPAROTTO, V. P., ORSINI, V. S., LAYME, V. M. G., HANNIBAL, W., DÁTTILO, W., CARVALHO, W. D., LOUGHRY, W. J., DI BLANCO, Y. E., NÚÑEZ-REGUEIRO, M. M., GIUBBINA, M. F., PASSAMANI, M., ALAGÃO QUERIDO, L. C., COSTA TOLEDO, G. A., RIBEIRO, I. K., QUINTILHAM, L., BUSTOS, S., MAZA, J., NETO, J. F. L., ANDRADE SILVA, K. V. K., SARTORELLO, L., RAMPIM, L. E., MARÁS, G. A., CAMINO, M., FREITAS-JUNIOR, M., PEROVIC, P. G., PAOLINO, R. M., FERREIRA, S. D., TOWNS, V., ESPERANDIO, I. B., AXIMOFF, I., BEDUSCHI, J., GUENTHER, M., CASSIA BIANCHI, R., KEUROGHLIAN-EATON, S., MENDES, S. L., FATIMA CUNHA, L., CIRIGNOLI, S., CIOCHETI, G., PRADO, H. A., FERNANDES-FERREIRA, H., SENA, L. M. M., YAMANE, M. H., BRENNAND, P. G. G., SILVA, R. D. R. L., ESCOBAR, S., ENDO, W., HURTADO, R. R., GONTIJO, N. R. C., MARSH, L. K., SEVERO, M. M., PARDO, J. M., COSTA, S. A., MELO, G. L., SANTANA, G. G., MIRANDA MOURÃO, G., GASPARI, G. G., DUARTE, H., CABRAL, H., SILVA, L. H., MENDONÇA, L., BARBOSA, L. L., SANTOS, M. V., MORAES, M. F. D., GORDO, M., VERSIANI, N. F., CANTERO, N., PAYS, O., GUEDES, P. G., COLAS-ROSAS, P. F., RIBEIRO, P., RENAUD, P., HOOGESTEIJN, R. J., AYALA, R., CUNHA, R. G. T., SCHAUB, R., LAURITO, S., BETKOWSKI, S. E.,

CORTEZ, S., SILVA, S. S. P. S. M., OLIVEIRA, T. G., SPIRONELLO, W. R., GENGLER, N., HIDALGO, M. M., JUÁREZ, R., IGLESIAS, J. A., ANACLETO, T. C., SOUZA FIALHO, M., CAVICCHIOLI, G., BECCATO, M. A. B., SILVA, M. L. M. A. A. M. X. M. P. M. DA, NETO, O. C., LOPES, K. G. D., GODOY, L. P., LUIZ, M. R., ROJAS BONZI, V. B., FERREIRA, G. B., OLIVEIRA, M. L. M. A. M. J. R., HINOJOSA, J., OLIVEIRA, L. F. B., NAGY-REIS, M. B., RAMIREZ, S. F., CONCONE, H. V. B., MOURTHE, I., MARTÍNEZ-LANFRANCO, J. A., ZANONI, J. B., MOREIRA, T. C., GUARDERAS, Z. V., BAZILIO, S., CERVINI, M., PINHEIRO, M. S., MORATO, R. G., PERONI, N., TRIGO, T. C., MACHADO, R. B., GASPARI, F., KOENEMANN, J. G., RUDOLF, J. C., BENCHIMOL, M., VIEIRA, M. V., RETTA, L. M., SANTIAGO, P. G. F., CICCIA, P. G., ESTRELA, P. C., CARVALHO, S., ESBÉRARD, C. E. L., LA CRUZ, Y. B., CASTRO-PRIETO, J., BRAGA, R. M., CARTES, J. L., ANDRADE-NÚÑEZ, M. J., DENKIEWICZ, N. M., FALCONI, N., PEZZUTI, J. C. B., CASTILLO CORDERO, H. F., SOUSA, L. C., GASPARI JÚNIOR, R. L., SANTOS-FILHO, M., ALMEIDA, J. S., THOMPSON, J. J., SANTOS, J. S., PEREIRA-RIBEIRO, J., BURS, K., SILVA, K. F. M., VELILLA, M., SILVA, M. L. M. A. A. M. X. M. P. M. DA, SANCHA, N. U., PINHEIRO, P. F., CASTILHO, P. V., BERCÊ, W., ASSIS, J. C., TONETTI, V. R., ALVES-EIGENHEER, M., CHINEM, S., HONDA, L. K., GODOY BERGALLO, H., ALBERICI, V., WALLACE, R., KRAUER, J. M. C., RIBEIRO, M. C. & GALETTI, M. 2019. NEOTROPICAL XENARTHANS: a data set of occurrence of xenarthran species in the Neotropics. *Ecology* 100:1–4.