

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

Estrutura espacial de populações de *Thrichomys fosteri* em um complexo de pequenos fragmentos no Pantanal

Nayara Yoshie Sano



Campo Grande
Julho 2022

Estrutura espacial de populações de *Thrichomys fosteri* em um complexo de pequenos fragmentos no Pantanal

Nayara Yoshie Sano

Tese apresentada como requisito para a obtenção do título de **Doutora em Ecologia**, pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Mauricio de Almeida Gomes

Banca avaliadora

Dr. _____
[endereço institucional]

Dr. _____
[endereço institucional]

Dr. _____
[endereço institucional]

Dr. _____
[endereço institucional]

Dr. _____
[endereço institucional]

Agradecimentos

Primeiramente eu gostaria de agradecer ao meu orientador, Mauricio de Almeida Gomes por aceitar me guiar nessa empreitada, por respeitar minhas decisões e ideias e nunca colocar em dúvida qualquer conhecimento prévio meu. Também a todos os membros da banca que aceitaram ler e melhorar esse trabalho, contribuindo muito para a minha formação. Agradeço também ao prof. Luiz Gustavo Rodrigues Oliveira Santos pelas discussões, experiências no R e por ter sido a ligação para eu conseguir realizar meu trabalho na área proposta. Agradeço à CAPES pela bolsa de doutorado, que me sustentou nesses quatro longos anos e ao CNPq, por ter dado esse voto de confiança e financiado esse doutorado.

Agradeço especial e imensamente ao apoio e ao suporte dado pelo prof. Heitor Herrera e toda a sua família, de ter disponibilizado a área na qual eu realizei minhas coletas. Foi uma parceria surpreendente e espero que dê muitos frutos pela frente. Gostaria de agradecer à Bruna Herrera pela simpatia e acolhimento na fazenda. Aos funcionários da fazenda também deixo todos os meus agradecimentos, em especial ao Chi e ao Marquinhos, que me ajudaram abrindo muitas das trilhas no meio do caraguatá espinhento, e à (Jus)Sara, pela comida e pelo café amargo. Guardo todos vocês com muito carinho, e esse doutorado jamais sairia sem vocês.

Reservo um pequeno espaço físico (mas que é enorme dentro de mim) para as duas mastozoológas do meu coração: Anna Carla Camargo e Daniela Behs. Um título não muda a quantidade de conhecimento, inteligência e competência de vocês, e entender isso também fez parte do meu próprio amadurecimento. Eu não preciso falar do quanto vocês são um exemplo para mim e da minha admiração por vocês. Se eu pudesse, esse doutorado valeria para nós três. Eu queria só deixar registrado mesmo.

Para a minha família, eu quero destacar a minha mãe Sueli Matiko Sano. Eu brinco que a gente passou por dois doutorados em ecologia juntas (o dela e o meu), que desde pequena me leva para campo, me ensina como preencher tabelas e me carrega para congressos desde antes de terminar o ensino fundamental. Eu não sei o que seria de mim sem seu apoio e compreensão. Ao meu pai, Maurício Carvalho de Oliveira, que mesmo se entender “para quê” que eu quero isso,

“porque” tanta demora, ou “pra que que isso serve”, sempre me mandava mensagens de apoio. À minha melhor amiga Emilia Uema Lourenço pelos 23 anos de amizade sincera!

Há muito mais pessoas que eu gostaria de agradecer, mas o espaço físico limitado a duas páginas não me permite. Isso não quer dizer que eu esqueci delas. Até porque eu tenho boa memória. Todas as pessoas que me acompanharam até aqui fizeram diferença na minha vida e podem não ter o nome registrado nesse documento, mas isso não tira a importância de vocês. Dos poucos que ainda dá para citar antes do espaço acabar, eu reservo para: prof. Barbara Medeiros Fonseca, que sempre me incentivou a seguir na carreira acadêmica – das tantas vezes que eu pensei em desistir, eu pensava em nossas conversas, respirava fundo e continuava! Você foi um exemplo e tanto para mim até hoje; Jônatas Cunha e Davi de Lacerda, companheiros da graduação; prof. João Alexandre, o primeiro orientador da minha vida – estabeleceu um alto padrão desde então; ao meu cachorro Shiro, que viveu 17 anos me acompanhando do ensino fundamental ao início do doutorado, mas não sobreviveu tempo suficiente para me ver formada no doutorado e para meus outros três cachorros Gato, Cutia e Arara, que estão tomando conta de mim depois que você se foi.

Por último e talvez ao mais importante, eu reservo esse espaço de agradecimento ao Filipe Martins Santos, que passou por todos os campos, espinhos, frio congelante, calor escaldantes e todos os perrengues comigo e se tornou parte da minha família. Obrigado por estar sempre lá, por não me deixar desistir, por me incluir em tudo, por todas as comidas, mimos, tudo.

Índice

1		
2		
3	Banca avaliadora.....	4
4	Agradecimentos.....	6
5	Resumo geral.....	9
6	General Abstract.....	10
7	Introdução geral.....	11
8	Capítulo 01 – Rede de dispersão de <i>Thrichomys fosteri</i> em um complexo de pequenos	
9	fragmentos no Pantanal	19
10	Resumo	19
11	Abstract.....	20
12	Introdução.....	21
13	Material e Métodos.....	23
14	Área de estudo	23
15	Coleta de dados.....	26
16	Análise de dados.....	29
17	Resultados.....	30
18	Discussão.....	39
19	Capítulo 02 – Formação e definição de modelo de metapopulação para <i>Thrichomys</i>	
20	<i>fosteri</i> em um complexo de pequenos fragmentos no Pantanal	41
21	Resumo	41
22	Abstract.....	43
23	Introdução.....	44
24	Material e Métodos.....	47
25	Coleta de dados.....	47
26	Análise de dados.....	47
27	Resultados.....	52
28	Discussão.....	60
29	Conclusão geral	64
30	Literatura citada.....	65
31		
32		
33		

34 **Resumo geral**

35 A perda e fragmentação dos ambientes naturais podem reduzir o tamanho de populações
36 locais, representando uma ameaça à persistência de algumas espécies. Por conta disso, o
37 estudo de metapopulações traz bases teóricas que são essenciais para o manejo de
38 espécies, onde as espécies conseguem se manter com um hábitat menor e descontínuo
39 através de trocas periódicas de indivíduos que mantém a variabilidade genética da
40 população. Essa tese tem o objetivo de entender como as populações de *Thrichomys*
41 *fosteri* se mantêm em uma área naturalmente fragmentada do Pantanal da Nhecolândia.
42 No primeiro capítulo, eu descrevo se há deslocamento de indivíduos entre os pequenos
43 fragmentos (conhecidos como capões) da região e como ocorre a movimentação dos
44 indivíduos entre um grupo de 15 fragmentos. No segundo capítulo, eu averiguo se essa
45 troca de indivíduos é suficiente para considerar que há a formação de metapopulação e
46 vejo também de qual dos modelos teóricos essa população se aproxima mais.
47 Encontramos que a rede formada entre os capões apresenta modularidade e
48 especialização. Os resultados sugerem que as populações de *Thrichomys fosteri* formam
49 uma metapopulação, com estrutura de fonte-sumidouro. Com isso, consigo trazer um
50 panorama sobre como as populações *T. fosteri* se estruturam na paisagem e como eles
51 conseguem manter populações estáveis ao longo do tempo. Esse modelo pode ser
52 extrapolado para outros organismos que consigam se manter em paisagens
53 fragmentadas, auxiliando no manejo e conservação dessas espécies.

54

55 **General Abstract**

56 The loss and fragmentation of the natural environments can reduce the size of local
57 populations, being a threat to the persistence of some species. Because of this, the study
58 of metapopulations brings theoretical bases that are essential for the management of
59 species, where the species can maintain themselves in smaller and discontinuous
60 habitats through migration of individuals, maintaining the genetic variability of the
61 population. This thesis aims to understand how *Thrichomys fosteri* populations are
62 maintained in a naturally fragmented area of the Nhecolândia Pantanal. In the first
63 chapter, I describe whether there is an exchange of individuals between the small
64 fragments (known as “capões”) in the region, and how occurs the movement of
65 individuals between a group of 15 studied fragments. In the second chapter, I
66 investigate whether this migration is sufficient to consider the formation of a
67 metapopulation and to test which of the theoretical models better explain this
68 population. We found that the network formed between the “capões” presents
69 modularity and specialization. The results suggest that *Thrichomys fosteri* populations
70 form a metapopulation, with a Source-Sink structure. Considering these results, I infer
71 about how populations of other small mammals are structured in the Nhecolândia
72 landscape, and how they manage to maintain populations over time. This model can be
73 extrapolated to other organisms that manage to maintain themselves in fragmented
74 landscapes, helping in the management and conservation of several species.

75 **Introdução geral**

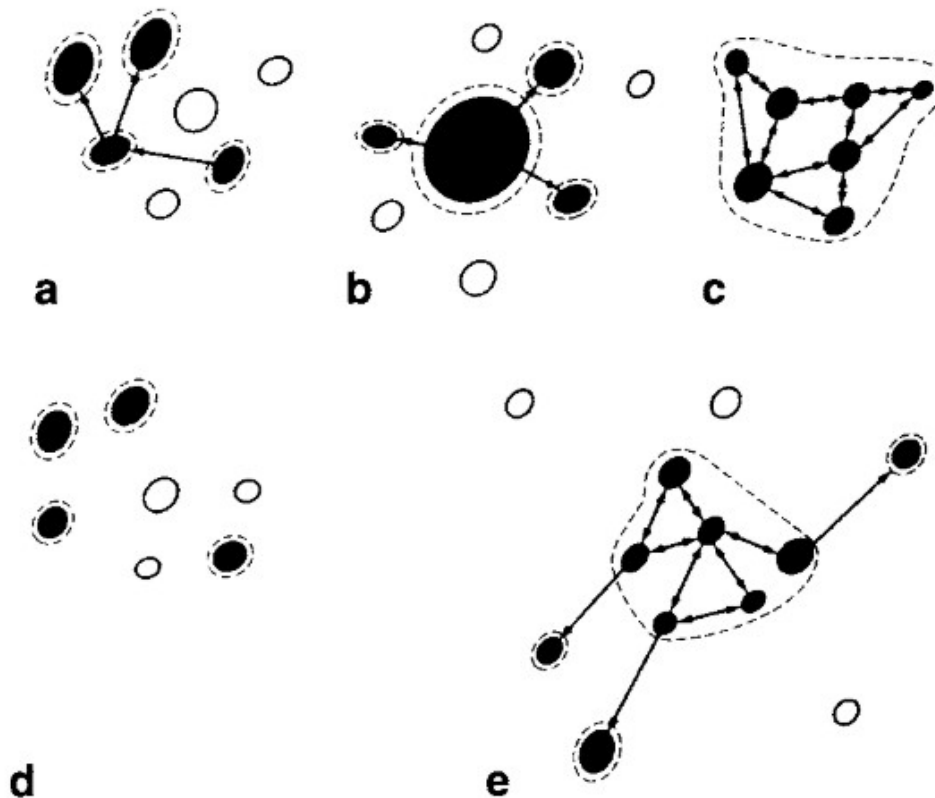
76 A estrutura espacial de populações e suas consequências para a conservação de espécies
77 têm sido foco de diversos estudos nas últimas décadas, especialmente em paisagens
78 fragmentadas (e.g. Hanski & Ovaskainen, 2000; Thomas, 2000). Em seu trabalho
79 seminal, Levins cunhou o termo metapopulação para definir um conjunto de populações
80 locais ligadas por imigração/emigração e sujeitas a extinções e recolonizações (Levins,
81 1969). Dinâmicas de metapopulações, que envolvem ocupação de manchas, colonização
82 e extinção, são fortemente influenciadas tanto por processos na escala local (ex:
83 qualidade da mancha) como na escala regional (arranjo espacial das manchas) (Dallas et
84 al., 2020; Frey et al., 2012; Zhao et al., 2022).

85 A fragmentação do habitat vem modificando a distribuição espacial de muitas
86 espécies, que anteriormente eram contínuas, em possíveis metapopulações. Isso cria
87 uma necessidade de compreender quais medidas de manejo são relevantes, e que podem
88 ser tomadas para evitar a extinção local de algumas espécies (Gilpin & Hanski, 1991).
89 Sendo assim, o conceito de metapopulação tem sido amplamente utilizado em
90 estratégias de conservação de populações e no delineamento e seleção de reservas
91 biológicas (Gilpin & Hanski, 1991; Levins, 1969; Qi et al., 2021). A troca de indivíduos
92 entre manchas de habitat traz benefícios para a população local como um todo (e.g.
93 variabilidade genética), evitando que efeitos estocásticos em uma única área causem a
94 extinção imediata dessa população (Hanski & Gilpin, 1991). A movimentação de
95 indivíduos também está ligada a processos de substituição populacional (similar ao
96 “turnover” em comunidades) via emigração e imigração, extinção local e recolonização
97 (Harrison & Taylor, 1997). Desta forma, o conceito de metapopulações navega dentro
98 de muitas áreas da ecologia, como Ecologia de Populações, Ecologia de Paisagens,
99 Ecologia do Movimento e Genética de Populações, usando escalas tanto espaciais

100 quanto temporais e que também auxiliam no entendimento da conservação de espécies e
101 na dinâmica das populações.

102 Por causa de sua importância e abrangência de áreas, surgiram diversos modelos
103 para entender como populações estruturadas no espaço e com flutuações assíncronicas
104 poderiam mitigar os riscos de extinção. O modelo mais conhecido e amplamente
105 divulgado é o de **Levins** – também conhecido como modelo clássico – que requer
106 dinâmicas assíncronicas de extinções e recolonizações em populações locais, dispersão
107 entre manchas e que a maior parte do recrutamento seja dentro da própria mancha
108 (Figura 1a Levins (1969)). No entanto, por não considerar uma estrutura espacial real,
109 esse modelo considera que fragmentos separados por distâncias infinitas têm a mesma
110 probabilidade de receber indivíduos. Além disso, as taxas de ocupação dos fragmentos
111 não são contínuas, mas binárias (manchas ocupadas ou não ocupadas). Entretanto, saber
112 se um fragmento está ocupado não é similar a estimar a ocupação de uma espécie, já
113 que a probabilidade de detecção de indivíduos nem sempre é perfeita (Harrison &
114 Taylor, 1997; Mackenzie et al., 2002).

115



116

117 **Figura 1.** Modelos de metapopulação - retirado de Harrison & Taylor (1997). O
 118 tamanho dos círculos é relativo ao tamanho das manchas, onde as
 119 preenchidas são as manchas ocupadas e as brancas são as manchas não
 120 ocupadas; as linhas tracejadas são os limites das populações; e as setas
 121 indicam o fluxo dos indivíduos via dispersão. (a) Modelo clássico de Levins, (b)
 122 Modelo de Continente-ilha ou Fonte-sumidouro, (c) "Patchy population", (d)
 123 metapopulação em não equilíbrio (e) exemplo de caso intermediário baseado
 124 em (a), (b), (c) e (d). Note que apesar de representados pelo mesmo modelo,
 125 eles apresentam premissas distintas, onde o modelo de Continente-ilha se
 126 baseia no tamanho das áreas e considera que não há extinção do continente,
 127 enquanto no modelo Fonte-sumidouro os modelos são baseados em
 128 crescimento das populações locais e já admite a extinção da mancha fonte.

129 Outro modelo que marcou a teoria de metapopulações, por incorporar uma
130 estrutura espacial, é o modelo **Continente-ilha**, inspirado na teoria de biogeografia de
131 ilhas de MacArthur & Wilson (1963). Nele, fragmentos maiores direcionam a
132 movimentação de indivíduos para fragmentos menores e quanto menor a distância entre
133 eles, maior a chance desses fragmentos receberem indivíduos. Considerando que esses
134 fragmentos são uniformemente ocupados, é esperado que fragmentos maiores tenham
135 mais indivíduos. Consequentemente, esses fragmentos maiores podem exportar
136 indivíduos para ocupar fragmentos vagos. Embora esse modelo tenha incorporado a
137 distância e o tamanho dos fragmentos, adicionando um tipo de estrutura espacial aos
138 modelos de metapopulação, ainda havia a necessidade de inclusão de alguma métrica
139 que indicasse a qualidade do hábitat. Baseado nessa ideia, surgiu o modelo **Fonte-**
140 **sumidouro**, onde a mancha-fonte indica um local com maior qualidade de hábitat (não
141 necessariamente maior em tamanho, mas que provavelmente tenha mais indivíduos) e o
142 sumidouro seriam manchas que não permitem o crescimento populacional positivo,
143 sendo assessorado pelas manchas-fonte para manter a população local existindo
144 (Pulliam 1988). É importante ressaltar que, para dinâmica de metapopulações, é
145 aceitável que exista mais de uma mancha atuando como “continente” ou “fonte” e que
146 no modelo de fonte-sumidouro é pressuposto que a qualidade do hábitat varie
147 sazonalmente acarretando em modificações na taxa de depleção de populações nos
148 sumidouros (Figura 1b).

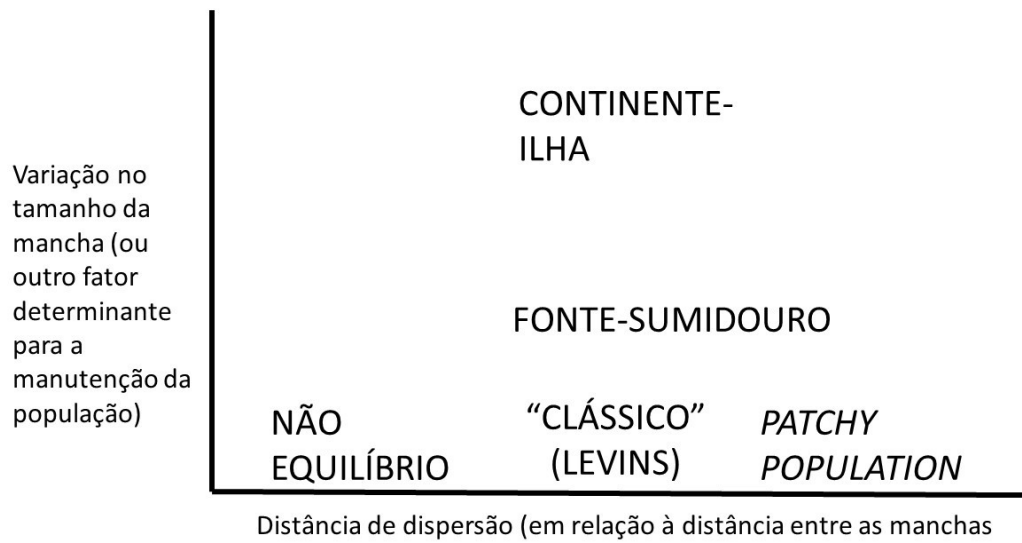
149 Quando não há extinções locais e os indivíduos conseguem transitar por todas as
150 manchas (i.e., os indivíduos não são sensíveis à distância ou às taxas de movimentação),
151 o que temos é uma população única distribuída em manchas discretas, modelo
152 conhecido como **“Patchy population”** (população em manchas) (Figura 1c). Seu
153 oposto seria quando o isolamento entre as manchas é tão alto que a recolonização das

154 manchas seria extremamente rara ou inexistente, o que seria esperado em fragmentos
155 gerados pela antropização, ou seja, seria uma metapopulação em **não-equilíbrio** (Figura
156 1d) (Gilpin & Hanski, 1991; Harrison & Taylor, 1997)

157 Esses modelos básicos não são mutuamente excludentes, e fazem parte de um
158 contínuo de isolamento, taxas de migração, extinção e recolonização (Figura 2)
159 (Harrison & Taylor, 1997). A classificação desses modelos também pode estar
160 intrinsecamente ligada à escala (Hanski, 2001). Por exemplo, podemos avaliar um
161 complexo de seis manchas discretas próximas e perceber que elas funcionam como uma
162 “patchy population”, mas ao adicionar quatro ou cinco fragmentos mais distantes,
163 podemos observar que há o fluxo de indivíduos entre algumas manchas e nenhum fluxo
164 entre outras. Pode haver explicações diversas para o tipo de padrão observado, seja a
165 influência da distância entre fragmentos, qualidade de hábitat de cada mancha, ou tipo
166 de matriz que pode funcionar como um filtro mais ou menos eficiente entre as manchas
167 (Umetsu et al. 2008). Com isso, temos que considerar a existência de **casos**
168 **intermediários** quando avaliamos metapopulações (Figura 1e).

169

170



171

172 **Figura 2.** Relação entre a dispersão e variação do tamanho de mancha para

173 cada um dos modelos de metapopulação. Adaptado de Harrison & Taylor

174 (1997).

175 Como a teoria de metapopulações abrange várias áreas da ecologia e da genética,
176 ainda não há um consenso em como se avaliar essas populações locais. Depois que
177 Levins (1969) propôs seu modelo, Hanski et al. (2000) usaram o método de captura-
178 marcação-recaptura para avaliar a migração em metapopulações de borboletas, uma
179 análise mais voltada para o entendimento de populações. Um ano depois, Hanski e seus
180 colaboradores adicionaram uma abordagem espacial e temporal (Hanski, 2001) ao
181 estudo desse conjunto de populações que, ao unir os modelos de Levins e com a teoria
182 de biogeografia de ilhas (Hanski & Thomas, 1994), formaram o que chamamos hoje de
183 teoria de metapopulações. Dentre as ferramentas estatísticas, o uso de modelos de
184 design robustos para populações (CRM – “Closed Robust Models”) permite avaliar se
185 existe estruturação geográfica das populações, como encontrado para golfinhos por
186 Chabanne et al. (2017). Moilanen (1999) desenvolveu um modelo para estimar a
187 viabilidade metapopulação via Monte Carlo e o trabalho de O’hara et al. (2002) propôs
188 a inclusão de análise Bayesiana na metapopulação, usando simulações com os dados
189 coletados pelo grupo de Hanski (Hanski & Thomas, 1994). Apesar desses avanços em
190 como avaliar metapopulações, falta uma análise mais integrativa, que consiga aliar as
191 diversas esferas de conhecimento abrangidas pela metapopulação, como ecologia do
192 movimento, dinâmica de populações, ecologia de paisagens e conservação.

193 A maioria dos estudos de metapopulação se concentra em organismos menores,
194 como é o caso de bactérias (Arancibia & Morin, 2022), borboletas (Hanski, 1991;
195 Hanski & Ovaskainen, 2000; Hanski & Thomas, 1994; P. J. Harrison & Hanski, 2011;
196 Thomas, 2000; van Bergen et al., 2020), besouros (Camacho et al., 2021; Driscoll et al.,
197 2010), aranhas (Gallé, 2008) e poucos estudos abordam vertebrados como objeto de
198 estudo, como anfíbios (Howell et al., 2018; Watling & Donnelly, 2007), aves (Frey et
199 al., 2012) ou mamíferos (Chabanne et al., 2017; Quental et al., 2001). Com isso, eu

200 proponho com essa tese entender se as populações do roedor echimídeo *Thrichomys*
201 *fosteri* formam uma metapopulação em uma área naturalmente fragmentada no
202 Pantanal, maior área úmida contínua do Planeta, particularmente na sub-região da
203 Nhecolândia. Essas populações locais foram estudadas em um complexo de 15
204 pequenos fragmentos (também conhecidos como capões). Eu dividi essa tese em dois
205 capítulos, sendo o primeiro focado em descrever como os indivíduos de *T. fosteri* se
206 organizam em uma paisagem naturalmente fragmentada. O segundo capítulo foi focado
207 em definir se o conjunto de fragmentos amostrados forma uma metapopulação e qual o
208 modelo que mais se ajusta aos dados coletados em campo, utilizando métricas de
209 dinâmica de população, ocupação, extinção e recolonização.
210

211 **Capítulo 01 – Rede de dispersão de *Thrichomys fosteri* em um**
212 **complexo de pequenos fragmentos no Pantanal**

213 **Resumo**

214 A movimentação de indivíduos entre manchas pode balancear a perda de uma
215 população local e diminuir o risco de extinção da espécie como um todo. No entanto, a
216 maioria dos estudos que usa as redes de interações se baseia em dados simulados. Com
217 isso, o objetivo desse capítulo foi entender como os indivíduos de *Thrichomys fosteri* se
218 movimentam entre os capões usando composição de rede e suas métricas clássicas, onde
219 os indivíduos são conectores, além de verificar se há diferença entre padrões de
220 deslocamento entre machos e fêmeas. Os indivíduos de *T. fosteri* foram monitorados
221 através de Captura, Marcação e Recaptura em um conjunto de 15 fragmentos que
222 variaram entre 120 e 6500 m², na sub-região da Nhecolândia, Pantanal. A rede de
223 interação mostrou uma especialização significativa ($H_2' = 0,85$; $P = 0,01$) e um padrão
224 de estrutura modular ($Q_w = 0,65$; 14 módulos). Os machos se deslocaram por uma
225 distância maior do que as fêmeas, no entanto essa diferença não foi significativa ($t = -$
226 $1,64$, $p\text{-value} = 0,14$). Entender a rede de interação entre fragmentos, usando como base
227 os indivíduos, também pode direcionar a conservação de fragmentos essenciais para
228 uma conexão, por exemplo, de uma metapopulação. Com isso, entender como os
229 indivíduos se dispersam na paisagem pode trazer informações essenciais para a
230 manutenção de suas populações.

231

232 Abstract

233 The individual movement between patches can reduce the risk of extinction and balance
234 the extinction of a species local population. However, most studies dealing with
235 interaction networks are based on simulated data. Thus, the objective of this chapter was
236 to understand how individuals of *Thrichomys fosteri* move between “capões” using
237 network classic metrics, where individuals are connectors, besides verifying if there is a
238 difference between males and females on those metrics. Individuals of *T. fosteri* were
239 monitored through Capture-Mark and Recapture method in a set of 15 fragments in the
240 sub-region of Nhecolândia, Pantanal. The interaction network showed significant
241 specialization ($H2' = 0.85$; $P = 0.01$) and a modular structure pattern ($Qw = 0.65$; 14
242 modules). Males moved a greater distance than females, however this difference was
243 not significant ($t = -1.64$, $p\text{-value} = 0.14$). Understanding the interaction network
244 between fragments, based on individuals, can also direct the conservation of essential
245 fragments for a connection, for example, of a metapopulation. Thus, understanding how
246 individuals disperse in the landscape can provide essential information for the
247 maintenance of populations.

248 **Introdução**

249 A movimentação através da paisagem tem influência na aptidão dos indivíduos,
250 na dinâmica da população, na genética da população e até em como uma espécie se
251 distribui e interagem na paisagem (Dunning et al., 1995; Hanski, 1998; Hanski &
252 Gaggiotti, 2004; Ray et al., 1997). Entender as causas e consequências da
253 movimentação pode auxiliar a prever respostas da população às mudanças ambientais e
254 de paisagem. Através da movimentação de indivíduos entre manchas de hábitat, uma
255 colonização pode balancear a perda de uma população local e diminuir o risco de
256 extinção da espécie como um todo (Hanski, 1998), assim como uma movimentação
257 sincrônica dos indivíduos pode levar à extinção de uma espécie (Heino et al., 1997).

258 Várias razões podem levar um indivíduo a se movimentar em paisagens
259 fragmentadas. A dispersão de indivíduos ocorre quando há mais vantagens do que
260 desvantagens em se mover para uma nova mancha (Bowler & Benton, 2005; Nathan et
261 al., 2008). Quando há uma alta densidade de indivíduos e escassez de recursos,
262 indivíduos são compelidos a emigrar para outras manchas, para aumentar suas chances
263 de sobrevivência (le Galliard et al., 2012; Nathan et al., 2008; Poethke & Hovestadt,
264 2002). Além disso, indivíduos jovens e sexualmente ativos (principalmente machos)
265 podem migrar para outras manchas em busca de parceiros (Dobson, 1982; Lavista
266 Ferres et al., 2021; Wolff, 1994). Por fim, essa movimentação pode estar relacionada a
267 variações sazonais na qualidade da mancha (Borja-Martínez et al., 2022; Merrick &
268 Koprowski, 2017; Murphy & White, 1984) e com fatores estocásticos (Ramiadantsoa et
269 al., 2018).

270 Esses deslocamentos podem ser afetados tanto por fatores extrínsecos
271 (quantidade e heterogeneidade de habitat, presença de corredores etc.) quanto por
272 fatores intrínsecos (sexo, capacidade de dispersão, comportamento etc.) (Anadón et al.,

273 2012; Nathan et al., 2008; Revilla et al., 2004). Em um aspecto geral, fêmeas de
274 mamíferos tendem a dispersar menos e serem mais fiéis aos seus ambientes, enquanto
275 os machos tendem a dispersar por distâncias maiores (Anadón et al., 2012; Lavista
276 Ferres et al., 2021; le Galliard et al., 2012; Schofield et al., 2020). Merrick e Koprowski
277 (2016) observaram que uma espécie de esquilo restrita a montanha tem sua dispersão
278 determinada por recursos, comportamento (tendência do indivíduo de migrar) e
279 condição corporal da mãe, mas esses fatores afetam diferentemente machos e fêmeas.
280 Dentre os fatores extrínsecos, o tipo de matriz também pode facilitar ou impedir a
281 movimentação de indivíduos entre manchas de recursos (Castellón & Sieving, 2006;
282 Kennedy et al., 2011; Umetsu et al., 2008), assim como a quantidade (Fahrig, 2007),
283 qualidade (Gardiner et al., 2018) e a configuração do habitat (Moore et al., 2022)
284 também podem influenciar a movimentação entre manchas. Um pequeno marsupial
285 australiano “bettong” tem a persistência da população mais atrelada à quantidade e
286 qualidade de hábitat do que ao tamanho de mancha (Gardiner et al., 2018), enquanto seu
287 principal predador “quoll” respondeu melhor à configuração das manchas em uma
288 mesma região (Moore et al., 2022).

289 A biodiversidade é organizada em redes em diferentes escalas, desde genes a
290 paisagens (Levins, 1992). O movimento animal pode se dar em estruturas de paisagens
291 fragmentadas, o que se reflete no crescimento do número de estudos que usa as redes de
292 interações para entender como a estrutura espacial influencia as interações biológicas
293 (Gilarranz & Bascompte, 2012; Liao et al., 2020). Através das análises de rede
294 conseguimos informações sobre a persistência de populações e metapopulações usando
295 métricas de topologia clássicas dessas análises (Gilarranz & Bascompte, 2012). Quanto
296 mais conectada é a rede, a tendência é que sua persistência seja maior – apesar da
297 história de vida da espécie também influenciar esse resultado (Gilarranz & Bascompte,

298 2012). No entanto, a maioria dos trabalhos ainda utiliza simulações de dados (Bode et
299 al., 2008; Gilarranz & Bascompte, 2012; Liao et al., 2020) ao invés de dados empíricos
300 para as construções de rede de interação com cunho espacial.

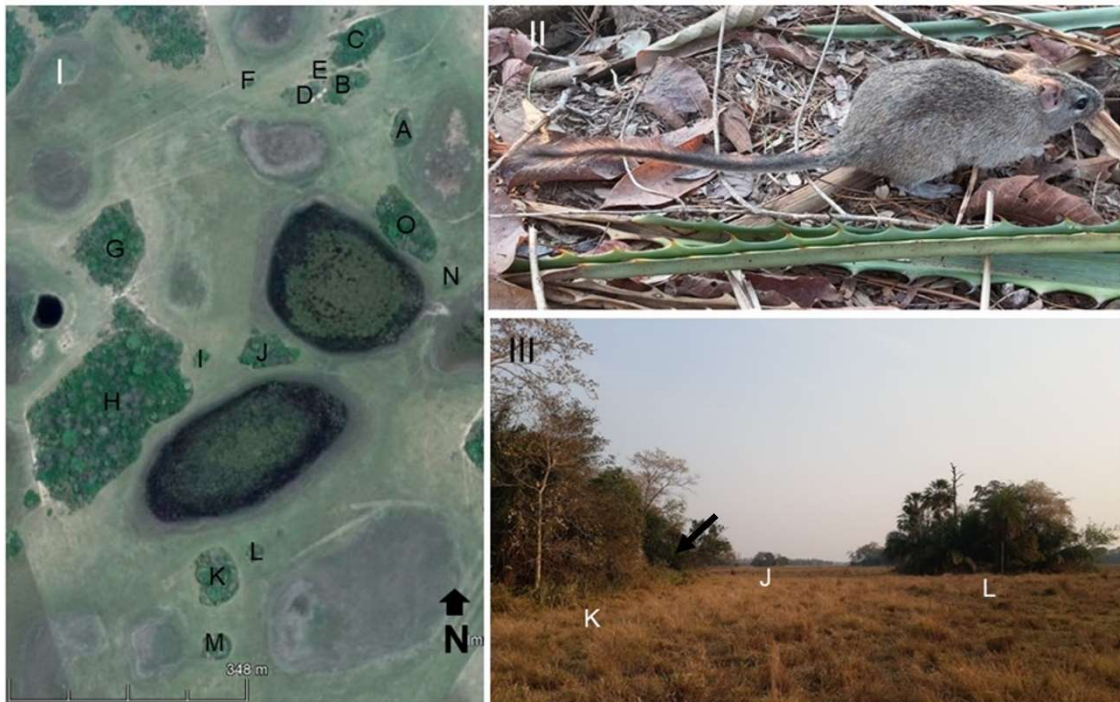
301 O Pantanal apresenta diversas sub-regões, dentre as quais a sub-região da
302 Nhecolândia apresenta uma configuração da paisagem de manchas de floresta semi-
303 decidual circundada por uma matriz de campo que favorece a verificação de formação
304 de rede (Silva & Abdon, 1998). Para isso, selecionei uma espécie de rato de espinho,
305 *Thrichomys fosteri* como modelo para verificar as conexões de indivíduos dentro dessa
306 paisagem. *T. fosteri* é uma espécie abundante na região e seu tamanho maior que a
307 maioria dos pequenos roedores (um adulto chega a pesar 400g) faz com que ele consiga
308 dispersar por distâncias maiores (Antunes et al, 2016; Menezes et al. 2017). Desta
309 forma, esse primeiro capítulo teve como objetivo entender como os capões se conectam
310 através do deslocamento de *T. fosteri*. Como objetivos específicos, eu pretendi verificar
311 a composição de rede de capões e suas métricas clássicas, usando os indivíduos como
312 conectores, além de verificar se há diferença entre padrões de deslocamento entre
313 machos e fêmeas. Como minha hipótese, eu espero que esses roedores apresentem um
314 fluxo de deslocamento entre os fragmentos estudados, seguindo um padrão de dispersão
315 já observados para mamíferos, onde os machos dispersam por maiores distâncias e que
316 haja um ou mais fragmentos onde o fluxo de indivíduos seja mais concentrado,
317 formando uma estrutura modular.

318 **Material e Métodos**

319 *Área de estudo*

320 Este estudo foi realizado em uma área privada, no Pantanal Sul-matogrossense, na sub-
321 região da Nhecolândia, no município de Corumbá. Essa região apresenta duas estações
322 bem definidas: verão chuvoso (outubro a março) e inverno seco (abril a setembro), com

323 precipitação anual em torno de 1500 mm, clima tropical Awa segundo a classificação de
324 Köppen-Geiger. Apresenta um mosaico de vegetação decorrente de variações no relevo
325 (aproximadamente 1 metro de altitude), onde fragmentos de floresta semidecidual se
326 encontram em áreas mais altas e campos se encontram nas baixadas, podendo ser
327 inundáveis ou não (Figura 3I). Quando o fragmento florestal é grande, ele geralmente
328 apresenta formato longilíneo e é popularmente conhecido como cordilheira e quando o
329 fragmento é pequeno dá-se o nome popular de capão.



330

331 **Figura 3** – (I) Disposição dos capões (fragmentos) amostrados nomeados de
 332 “A” a “O”. As áreas escuras são baías permanentes, que secaram após dois
 333 anos de seca intensa. (II) Indivíduo de *Thrichomys fosteri* adulto em meio a
 334 folhas de caraguatá (*Bromelia balansae*). (III) Visão horizontal de três dos
 335 quinze capões amostrados – é possível ver, como indicado pela seta, na borda
 336 do fragmento “K”, o adensamento de caraguatá, usado por *T. fosteri* para
 337 proteção e a matriz composta por campos naturais.

338 *Coleta de dados*

339 Selecionei 15 capões com áreas variando entre 120 e 6.600 m² (Tabela 1). Os capões
340 estavam próximos entre si (distância máxima de um quilômetro) e apresentavam um
341 adensamento de caraguatá (*Bromelia balansae*) nas bordas (Figura 3III). Essa bromélia
342 funciona como abrigo para espécies de pequenos mamíferos e permite que os indivíduos
343 explorem ambientes externos às manchas de forma mais segura (Antunes et al., 2016;
344 Menezes et al., 2017). Sendo assim, a quantidade de armadilhas em cada fragmento foi
345 proporcional à cobertura de caraguatá (Tabela 1).

346

347 **Tabela 1.** Área dos capões amostrados (m²) e quantidade de armadilhas
 348 colocadas em cada fragmento. A quantidade de armadilhas foi estimada
 349 baseada na área de caraguatá de cada fragmento, aproximadamente a cada
 350 30m² de adensamento de caraguatá (*Bromelia balansae*).

Identificação do Fragmento	Área do fragmento (m ²)	Quantidade de armadilhas
A	1322,7389	45
B	2558,4478	60
C	4541,4592	10
D	1534,1651	41
E	154,4475	5
F	120,1632	5
G	10435,3039	29
H	43044,5230	38
I	426,5921	8
J	3326,0281	22
K	4048,7332	50
L	472,2294	10
M	1164,9142	30
N	493,5803	20
O	6518,5285	35

351

352

353 As iscas usadas dentro das armadilhas consistiam em uma massa de banana,
354 pasta de amendoim e fubá, que era reposta a cada dois dias ou quando necessário. O
355 componente de carne que geralmente é utilizado nessas iscas generalistas não foi
356 utilizado, uma vez que atraía também predadores de pequenos mamíferos, como o
357 *Cerdocyon thous*. Esses canídeos tendem a aproveitar que o indivíduo está preso na
358 armadilha tipo gaiola, gira a armadilha para fora do fragmento, causando estresse nos
359 indivíduos e algumas vezes consumindo os membros dos indivíduos (Comunicação
360 pessoal).

361 As armadilhas usadas eram constituídas de armadilhas “live-trap” do tipo
362 Sherman em dois tamanhos (pequeno: 300x80x90mm e grande: 430x125x145mm),
363 armadilhas de grade do tipo Tomahawk, também em dois tamanhos, o tamanho original
364 da Tomahawk® (300x90x90 mm) e uma versão nacional (450x160x160mm) que
365 ficaram dispostas apenas no solo uma vez que o objetivo desse trabalho era verificar os
366 indivíduos que atravessam a matriz para alcançar outro fragmento. Elas ficaram abertas
367 por cinco noites consecutivas e cada fragmento foi visitado 6 vezes (de junho de 2019 a
368 janeiro de 2021), com um espaçamento mínimo de três meses entre as sessões de
369 captura, totalizando um esforço de 13.729 armadilhas-noite. Devido à pandemia do
370 coronavírus (Covid-19), no mês de março de 2020 não foi realizada a coleta de dados,
371 sendo retomada no mês de junho 2020.

372 Como modelo de estudo, eu selecionei o roedor *Thrichomys fosteri*. Essa
373 espécie, apesar de pertencer a uma família de rato-de-espinho, onde a maioria das
374 espécies apresenta hábito tipicamente arbóreo (Echimyidae), é comum em áreas de
375 vegetações abertas o que pode facilitar o deslocamento de indivíduos entre fragmentos.
376 Além disso, seu tamanho médio de 225 mm (comprimento cabeça-corpo) e peso médio
377 de 339 g é maior do que a maioria dos roedores neotropicais (Bonvicino et al., 2008;

378 dos Reis & Pessôa, 2004), permitindo que os indivíduos se dispersem por distâncias
379 maiores.

380 Todos os indivíduos de pequenos mamíferos foram capturados, marcados com
381 brincos de aço cirúrgico numerados em ambas as orelhas (ZT 900 brinco nº 01,
382 Zootech) e liberados no mesmo local onde foram capturados. Características como sexo,
383 peso, tamanho do corpo e condição reprodutiva também foram anotados. A captura
384 desses pequenos mamíferos silvestres foi aprovada pelo Comitê de Ética no Uso de
385 Animais (CEUA/UFMS 1202715) e SISBIO nº 64920-1.

386 *Análise de dados*

387 Para definir a idade dos indivíduos de *T. fosteri*, eu realizei duas regressões
388 logísticas (uma para machos e outra para fêmeas) baseada no peso de cada indivíduo
389 para definir um valor onde a maioria da população está reprodutiva (adulta).

390 Os dados de fluxo de indivíduos foram trabalhados em uma matriz de interação
391 ($A \times B$), onde as linhas representam os nódulos dos capões (i) e as colunas representam
392 os nódulos de *T. fosteri* (j). Cada célula da matriz A_{ij} contém valores de frequência de
393 interação, ou seja, o número de vezes que um indivíduo foi registrado em determinado
394 fragmento. Eu usei três métricas de estrutura da rede, como o proposto por Queiroz et al
395 (2021): (i) a **especialização complementar (H2')** é a medida de exclusividade de
396 indivíduos de *T. fosteri* entre capões e varia de 0 a 1 – quanto maior os valores de H2',
397 menor o compartilhamento de indivíduos (Blüthgen, 2010); (ii) o **aninhamento** é
398 acessado usando a métrica de aninhamento total baseado na sobreposição WNODF
399 (“Whole Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill”) para descrever o
400 padrão agregado de interação entre os fragmentos (Almeida-Neto & Ulrich, 2011) -
401 varia de 0 (rede não aninhada) a 1 (perfeitamente aninhada) (Beckett, 2016); (iii) a
402 **modularidade** (Q_w) é acessada verificando se as conexões internas são mais densas

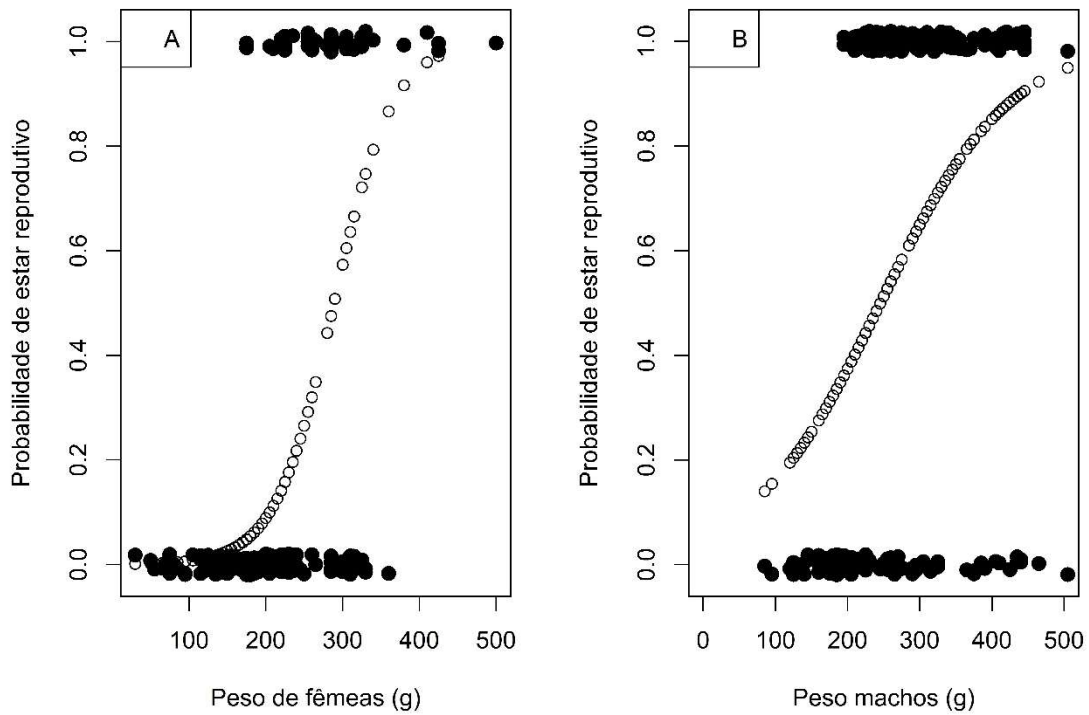
403 que as externas. Como a composição da rede pode ter uma estrutura modular, mas os
404 módulos também podem apresentar uma estrutura interna eu teste também a
405 composição da **topologia**. Os módulos podem apresentar diferentes estruturas internas,
406 como (i) aninhamento com padrão de agregação dentro do módulo, (ii) agregação entre
407 módulos e na (iii) rede inteira (Queiroz et al., 2021).

408 A importância de cada fragmento na rede é verificada através de métricas de
409 centralidade, dentre as quais eu selecionei o (i) **grau de normalização** (nk) como forma
410 de avaliar, em uma escala local, a importância do fragmento para dispersões de
411 indivíduos (Dallas et al., 2020). Selecionei também o (ii) “**Betweenness centrality**” (BC)
412 que é o número de menores caminhos entre todos os pares de fragmento na rede que vão
413 a partir de um determinado fragmento, como uma forma de averiguar a importância da
414 conexão da rede. Através do BC eu consigo ter uma métrica relacionada com a
415 distribuição espacial dos capões e das conexões da rede. Também verifiquei a (iii)
416 **especialização** (d') do fragmento para indivíduos de *T. fosteri*, em referência aos outros
417 capões. A significância das métricas de rede foi estimada através do procedimento de
418 Monte Carlo baseado nas comparações com distribuição aleatória gerada com modelos
419 nulos. Para esses modelos nulos foram geradas 1.000 matrizes aleatorizadas baseadas na
420 matriz original ponderada usando o algoritmo proposto por Pinheiro et al. (2019) e
421 Vázquez et al. (2007). A estrutura da rede é considerada significativa quando o desvio
422 do modelo nulo é de menos de 5% (valor de $p < 0,05$). Todas as análises de dados foram
423 realizadas no Programa R 3.5.1 (R Core Team, 2021).

424 **Resultados**

425 Eu obtive 350 capturas de 80 indivíduos de *T. fosteri* (F = 44; M = 36) em 14
426 dos 15 capões amostrados (Figure 3I). A curva da regressão logística apontou que as
427 fêmeas ficam sexualmente ativas a partir de 150 g (Figura 4). Metade das fêmeas ficam

428 reprodutivas a partir de 300 g, e todas as fêmeas acima de 400 g já são
429 reprodutivamente ativas. Os machos apresentam uma curva menos acentuada, onde
430 começam a ficar reprodutivos com um pouco mais de 100 g, metade dos machos fica
431 sexualmente ativo por volta dos 250 g, e todos os machos ficam sexualmente ativos 400
432 g. Com isso, defini as classes de *T. fosteri* da seguinte forma: os jovens possuem peso
433 de ≤ 100 g; os subadultos massa > 100 g < 150 g; e os adultos > 150 g (Figura 4). Esses
434 valores também foram incorporados no Capítulo 2 para a estimativa dos outros
435 parâmetros da população.



436

437 **Figura 4.** Curva logística da probabilidade de *T. fosteri* estar reprodutivo com base no

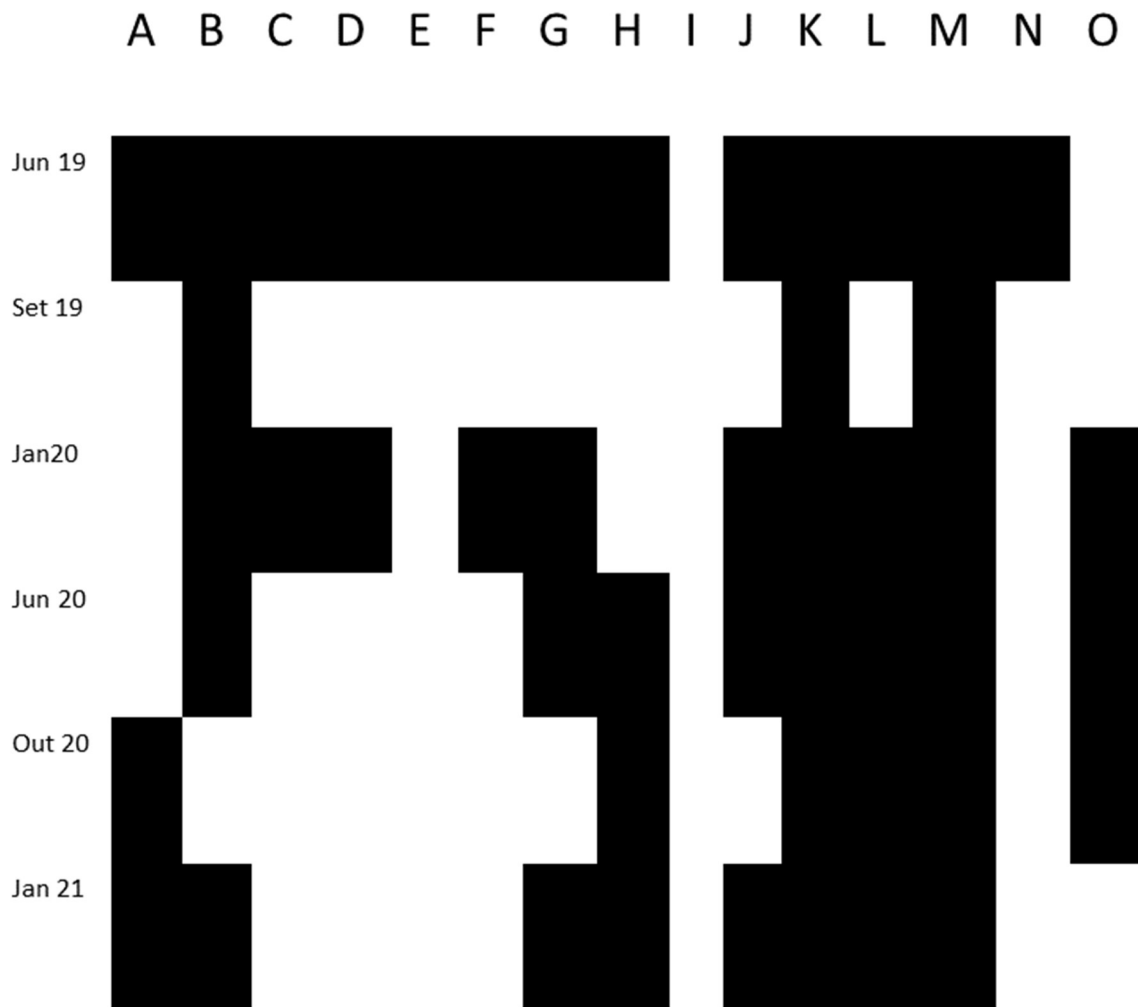
438 peso, para fêmeas (A) e para machos (B).

439 Referente às movimentações de *T. fosteri* entre os capões, “K” e “M” sempre
440 apresentaram capturas de *T. fosteri* e cederam indivíduos constantemente para outros
441 capões – principalmente “L” e “J”. Os capões “E”, “G” e “N” tiveram indivíduos de *T.*
442 *fosteri* capturados, mas não recapturamos indivíduos em outros capões. O fragmento “I”
443 não apresentou nenhuma captura de *T. fosteri* (Figura 5, Figura 6). A rede de interação
444 entre os capões foi significativamente especializada ($H_2' = 0,85$; $P = 0,01$) e os capões
445 encontram-se organizados em um padrão modular ($Q_w = 0,65$; 14 módulos, $P = 0,00$),
446 ou seja, alguns capões se agrupam com maior deslocamento de indivíduos direcionados.
447 Não foi observado nenhuma forma de aninhamento, nem na rede como um todo
448 ($WNODF = 0,11$; $P = 0,26$), nem entre ($WNODF = 0,01$; $P = 0,3$) ou dentro ($WNODF =$
449 $0,78$; $P = 0,23$) dos módulos observados. Considerando os capões em si, os que
450 apresentaram maior grau de normalização foram “K” ($nk = 0,29$), “M” ($nk = 0,17$) e
451 “B” ($nk = 0,13$) e BC – importância central da rede de fragmentos – foram “K” ($BC =$
452 $0,32$), “C” ($BC = 0,25$) e “B” ($BC = 0,21$). O nível de especialização, ou seja, a
453 porcentagem de indivíduos que nunca saíram dos fragmentos, variou entre 0,72 e 1
454 (Tabela 2).

455

456

457



458

459 **Figura 5** Esquema de ocupação dos capões por *T. fosteri*, baseada no conceito de
 460 metapopulações de Levins (1989). As células brancas representam os capões não
 461 ocupados e as células pretas representam os ocupados.

462

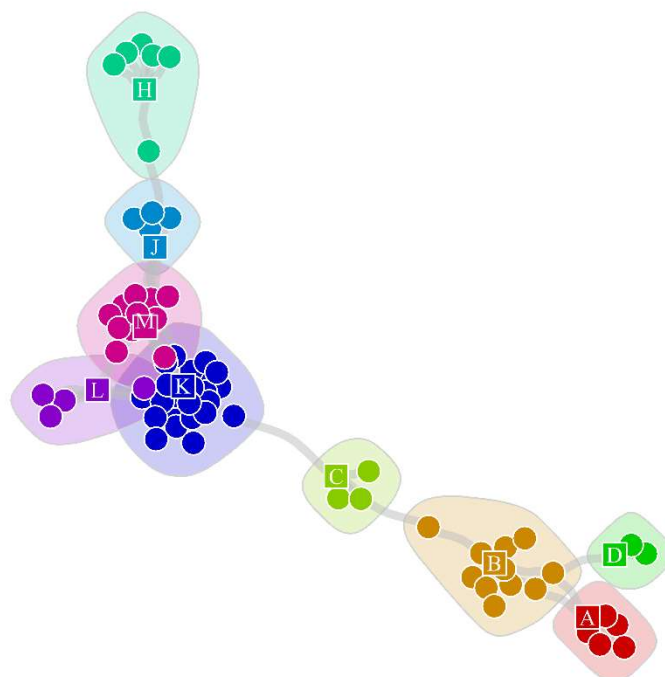
463 **Tabela 2.** Grau de normalização (nk), “Betweenness Centrality” e especialização
 464 (d’) referente a cada fragmento avaliado. O fragmento “I” não apresentou
 465 capturas de *T. fosteri* e por isso não foi incluído nessa tabela.

Fragmentos	nk	Betweenness Centrality	d’
A	0,08	0,00	0,93
B	0,13	0,21	0,94
C	0,06	0,25	0,82
D	0,03	0,00	0,93
E	0,01	0,00	1,00
F	0,03	0,00	0,94
G	0,06	0,00	1,00
H	0,07	0,00	0,96
J	0,09	0,12	0,73
K	0,29	0,32	0,84
L	0,07	0,00	0,72
M	0,17	0,10	0,80
N	0,01	0,00	1,00
O	0,07	0,00	0,93

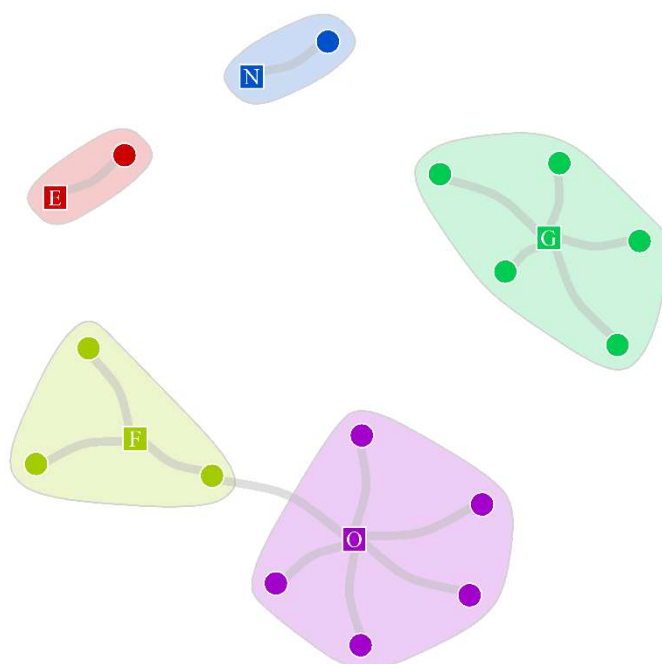
466

467

468 Eu obtive uma taxa de recaptura dos *T. fosteri* de 74,71% dos indivíduos. Três
469 indivíduos sozinhos representaram mais de 15% das recapturas, sendo recapturados 25,
470 16 e 15 vezes respectivamente. Com relação às capturas entre os capões, 14 indivíduos
471 foram recapturados fora do seu fragmento de origem (i.e. primeiro fragmento onde o
472 indivíduo foi capturado) (F = 8, M = 6) e 61 dentro do fragmento de origem (F = 35, M
473 = 36). O teste t mostrou que não houve diferença nas distâncias percorridas por fêmeas
474 e machos ($t = -1.6377$, $df = 7.0897$, $p\text{-value} = 0.1449$), apesar da média de distância
475 percorrida pelas fêmeas (126.03 m) ter sido quase metade do que a média de distância
476 percorrida pelos machos (250.01 m).
477



478



479

480 **Figura 6.** Rede de interação entre os capões da Nhecolândia ligadas através de
 481 indivíduos de *T. fosteri*. Os quadrados representam os capões avaliados, e os
 482 círculos representam cada um dos indivíduos de *T. fosteri* capturados. A cor de
 483 cada círculo é relacionada ao primeiro fragmento onde o indivíduo foi captura

484 (capão de origem). É possível observar um módulo formado pelos capões “H”,
485 “J”, “M”, “L”, “K”, “C”, “B”, “D” e “A” e outro formado por “F” e “O”. Os capões “G”,
486 “N” e “E” não apresentaram deslocamento de *T. fosteri* para outros capões, e o
487 fragmento “I” não apresentou capturas da espécie selecionada.

488

489 **Discussão**

490 A rede de interações formada entre os capões apresenta modularidade e
491 especialização. Isso sugere que *T. fosteri* utiliza complexos menores de capões para
492 deslocamento entre os fragmentos, mas isso ocorre para a minoria dos indivíduos. A
493 maioria dos indivíduos de *T. fosteri* permanece no fragmento de origem, uma vez que a
494 rede apresentou uma taxa de especialização alta. Não houve diferença entre os sexos no
495 deslocamento (tanto distância quanto frequência) de indivíduos entre capões.

496 Alguns dos capões não se conectaram entre si, baseado na recaptura dos
497 indivíduos amostrados, como foi o caso dos capões “E”, “N” e “G”. Dada a disposição
498 espacial e baixa distância desses capões e a frequência de troca de indivíduos entre eles
499 (17,5% dos indivíduos capturados saíram do seu fragmento de origem), é possível que o
500 esforço amostral não tenha sido suficiente para capturar a movimentação entre capões.
501 É importante ressaltar que o fragmento “I” teve capturas de pequenos mamíferos, só não
502 da espécie selecionada. Além disso, um pouco antes da coleta de setembro de 2019
503 houve uma queimada na região dos capões, atingindo os capões “A”, e “O” por inteiro e
504 uma parte dos capões “B” e “N”, o que pode explicar a extinção local, uma vez que as
505 capturas que ocorreram posteriormente foram de indivíduos distintos.

506 Compreender os movimentos e conexões dos indivíduos em paisagens
507 fragmentadas é essencial para a criação de planos de manejo adequados. Por exemplo,
508 foi verificado que, no Canadá, um mustelídeo prefere usar áreas que sofreram uma
509 queimada menos severa, mesmo a densidade de indivíduos aumente nesses locais
510 (Volkman & Hodges, 2021). Entender a rede de interação entre fragmentos, usando
511 como base os indivíduos, também pode direcionar a conservação de fragmentos
512 essenciais para uma conexão, por exemplo, de uma metapopulação, quando
513 consideramos os capões com maiores BC e os que apresentam maiores valores de

514 modularidade. O padrão de movimentação entre capões tem grande impacto em como
515 as populações são estruturadas no espaço, implicando tanto na dinâmica de populações
516 quanto na dinâmica de comunidades. Entender como espécies de pequenos mamíferos
517 se conectam em uma área naturalmente fragmentada nos ajuda a entender como eles
518 podem responder a longo prazo quando há uma fragmentação antrópica.

519 A alta taxa de recaptura encontrada em meu trabalho indica que os indivíduos de
520 *T. fosteri* apresentaram um possível viés com relação às iscas favorecidas, efeito
521 conhecido como “trap-happy” (White et al., 2006). Isso indica um possível viés para as
522 análises, no sentido que cada indivíduo tenderia a ser mais fiel a um fragmento, na
523 esperança de conseguir comida nos próximos dias.

524 Este é o primeiro trabalho que traz dados empíricos de movimentação de
525 pequenos mamíferos em uma área naturalmente fragmentada, onde há uma divisão
526 abrupta entre a estrutura de manchas (onde os indivíduos de *T. fosteri* ocorrem) e a
527 matriz. Com meus resultados, podemos ver que há a conexão de vários dos capões
528 amostrados, ao mesmo tempo que alguns se mantêm sem muitas conexões. O estudo
529 dessas redes de interação é essencial para entender por onde os indivíduos de
530 determinadas espécies preferem passar. No entanto, é importante lembrar que a
531 dispersão entre fragmentos é um processo dinâmico e deve ser avaliado por longos
532 períodos. Capões que estão conectados agora podem ficar isolados em algum momento
533 por extinção local.

534

535 **Capítulo 02 – Formação e definição de modelo de metapopulação para**
536 ***Thrichomys fosteri* em um complexo de pequenos fragmentos no**
537 **Pantanal**

538 **Resumo**

539 Populações pequenas tendem a ser particularmente vulneráveis aos efeitos da
540 estocasticidade demográfica, ambiental e genética, sendo um dos principais desafios da
541 conservação identificar os fatores que podem tornar possível que pequenas populações
542 persistam em paisagens fragmentadas. No entanto, a maioria dos estudos se concentra
543 em ambientes que anteriormente eram contínuos e foram fragmentados pela ação
544 humana, sendo raros os estudos que analisaram populações em ambientes naturalmente
545 fragmentados. Com base nestes estudos, esse trabalho teve como objetivo avaliar se
546 populações de *Thrichomys fosteri* formam metapopulações na sub-região da
547 Nhecolândia, uma área naturalmente fragmentada do Pantanal brasileiro. Inicialmente,
548 checamos se as populações dessa espécie estavam estruturadas em uma metapopulação.
549 Posteriormente, em caso afirmativo, foi verificado qual o modelo de metapopulação que
550 mais se ajustou às populações desses roedores. A captura desses pequenos mamíferos
551 ocorreu em um complexo de 15 fragmentos (capões) por seis períodos entre 2019 e
552 2021, com esforço total de 13.729 armadilhas noite. Foi verificado que a população de
553 *T. fosteri* forma uma metapopulação que se adequa ao modelo de fonte-sumidouro em
554 associação com a matriz ao redor dos capões e à distância entre capões, dois
555 componentes da paisagem. Variáveis intrínsecas como sexo e idade não foram
556 selecionadas como importantes para os modelos. Estudos como esse permitem um
557 melhor entendimento de como populações se estruturam em áreas naturalmente
558 fragmentadas. Isso pode fornecer subsídios para a conservação de outras que vivem em

559 ambientes naturalmente fragmentados, que têm sofrido severos distúrbios nas últimas
560 décadas, principalmente ligados ao desmatamento e à incêndios.

561 **Abstract**

562 Small populations tend to be particularly vulnerable to the effects of demographic,
563 environmental and genetic stochasticity, and one of the main conservation challenges is
564 to identify the factors that make it possible for small populations to persist in
565 fragmented landscapes. However, most studies focus on environments that have been
566 fragmented by human action, seldom presenting data on naturally fragmented areas.
567 Thus, this work aimed to evaluate whether populations of the small mammal
568 *Thrichomys fosteri* form metapopulations in the sub-region of Nhecolândia, a naturally
569 fragmented area of the Brazilian Pantanal. Initially, we checked if the populations of
570 this species were structured in a metapopulation. Subsequently, if so, it was also
571 verified which metapopulation model best fitted the case of these rodents. The capture
572 of these small mammals took place in a complex of 15 fragments (capões) for six
573 periods between 2019 and 2021, with a total effort of 13,729 trap-nights. It was verified
574 that the population of *T. fosteri* forms a metapopulation that fits the Source-Sink model
575 in association with the matrix around the “capões” and distance between “capões”, two
576 components of the landscape. Intrinsic variables such as sex and age were not selected
577 as important for the models. A study like this allows a better understanding of how
578 populations are structured in naturally fragmented areas. This can provide subsidies for
579 the conservation of other species living in naturally fragmented areas, which has
580 suffered severe disturbances in recent decades, mainly due to deforestation and fires.

581

582 **Introdução**

583 Um dos principais desafios em conservação é identificar que fatores podem
584 tornar espécies e populações mais vulneráveis à extinção (Hanski, 1991; Hanski &
585 Simberloff, 1997; Pimm et al., 1988; Thomas, 2000). Populações pequenas tendem a
586 ser particularmente vulneráveis aos efeitos da estocasticidade demográfica, ambiental e
587 genética (Matthies et al., 2004; Whitlock, 2000). Além disso, a capacidade de dispersão
588 também pode influenciar o risco de extinções de populações. Por exemplo, Kotiaho et
589 al., (2005) encontraram que as borboletas ameaçadas na Finlândia são caracterizadas
590 por uma largura de nicho estreita, distribuição restrita de recursos, baixa capacidade de
591 dispersão e curto período de voo. Adicionalmente, em um estudo com assembleias de
592 aves em fragmentos florestais na Amazônia, os autores encontraram que as espécies de
593 aves com baixa capacidade de dispersão e baixa tolerância à matriz não florestal eram
594 minoria nos fragmentos (Lees & Peres, 2008). Por fim, raridade na forma de pequena
595 área geográfica e alta especificidade de habitat tem sido amplamente reconhecidas como
596 bons preditores de risco de extinção de espécies e populações (Kattan, 1992; Stöcklin &
597 Fischer, 1999).

598 Contudo, alguns fatores podem tornar possível que pequenas populações
599 persistam em manchas de habitat. Espécies com hábitos mais generalistas tendem a se
600 adaptar melhor em paisagens fragmentadas, principalmente para aves e mamíferos
601 (Andrén, 1994; Ramiadantsoa et al., 2018). A dispersão entre manchas também pode
602 gerar um efeito resgate de populações locais, como detectado para peixes na Bacia do
603 Rio Paraná, evitando a extinção das mesmas (Granzotti et al., 2021). Além disso, a
604 tolerância à matriz pode determinar quais populações são capazes de persistir em
605 ambientes fragmentados (Prevedello et al., 2010). Por exemplo, em um estudo com
606 aves, os autores encontraram nos fragmentos florestais uma dominância de espécies

607 com elevada capacidade de dispersão e alta tolerância à matriz circundante (Lees &
608 Peres 2008).

609 Diversos estudos vêm tentando entender como variáveis locais e regionais
610 afetam a probabilidade de extinção de populações locais em uma metapopulação
611 (Arancibia & Morin, 2022; Dallas et al., 2020; Grilli et al., 2015). A densidade de
612 manchas, a capacidade de dispersão do organismo e o arranjo das manchas na paisagem
613 influenciam no destino de metapopulações (Grilli et al., 2015). Arancibia & Morin
614 (2022) mostraram que, em uma escala regional, o aumento da conectividade entre
615 manchas diminui a probabilidade de extinção. No entanto, a maioria desses estudos se
616 baseiam em dados de organismos pequenos, como insetos (Dallas et al., 2020) ou
617 microorganismos (Arancibia & Morin, 2022; Holmes et al., 2020) ou em simulações de
618 paisagens (Grilli et al., 2015; Mestre et al., 2016). Estudos empíricos raramente
619 conseguem avaliar essas duas escalas: ou avaliam a dinâmica interna da metapopulação
620 (Hanski, 1998; Saccheri et al., 1998) ou como o organismo se dispersa pela paisagem
621 (Pires et al., 2002; Pires & Fernandez, 1999)

622 Grande parte desses trabalhos são também voltados para paisagens fragmentadas
623 por ação humana, onde populações se encontravam em habitats contínuos e agora
624 encontram-se em manchas de habitat (Camacho et al., 2021; Frey et al., 2012; Qi et al.,
625 2021; Quental et al., 2001). Uma paisagem antropicamente fragmentada ainda apresenta
626 uma comunidade biológica instável e geralmente não pagou seu débito de extinção:
627 algumas espécies que certamente seriam extintas ainda permanecem ali, simplesmente
628 porque não passou tempo suficiente para essa espécie se extinguir (Chichorro et al.,
629 2019; Tilman et al., 1994). Como não há um tempo único para os ambientes pagarem
630 esse débito de extinção, uma forma mais apropriada de se avaliar como ficariam
631 ambientes quando estabilizados seria através da avaliação de ambientes naturalmente

632 fragmentados. No entanto, poucos estudos avaliam como é a dinâmica de
633 metapopulações em paisagens naturalmente fragmentadas, onde os habitats já estão
634 separados há milhares de anos (Driscoll et al., 2010). Por exemplo, Moore et al. (2022)
635 encontraram que a configuração espacial dos habitats rochosos foi mais importante do
636 que a quantidade de habitat na previsão de ocupação e abundância de uma espécie
637 ameaçada de marsupial, em uma paisagem naturalmente fragmentada na Austrália.

638 Com isso, esse trabalho teve como objetivo geral avaliar como as populações de
639 *T. fosteri* estão estruturadas em um conjunto de pequenas manchas florestais no
640 Pantanal e que fatores podem explicar a dinâmica dessa metapopulação.
641 Especificamente, nossos objetivos foram: (i) determinar se existe metapopulação e qual
642 modelo (Levins, Continente-ilha, Fonte-sumidouro, “patchy population” e
643 metapopulação em não-equilíbrio) melhor se aplica às populações de *T. fosteri*; (ii)
644 avaliar a importância do uso do solo (manchas de hábitat e matriz) e da distância entre
645 capões para as populações dessa espécie e; (iii) verificar se alguns fatores intrínsecos
646 (i.e. sexo e idade) ou extrínsecos (i.e. tempo) influenciam no modelo selecionado.
647 Estudos prévios mostraram que a seleção de hábitat por *T. fosteri* é fortemente
648 influenciada pela presença de caraguatá (*Bromelia balansae*) (Antunes et al. 2016).
649 Com isso, eu espero que a presença de *B. balansae* e distância entre manchas sejam os
650 componentes mais importantes para determinar o deslocamento de indivíduos do que
651 outras características como o tamanho da mancha. Além disso, espero que a matriz
652 funcione como algum tipo de filtro, devido à obstrução visual, que ajude a direcionar a
653 movimentação desses indivíduos. Indivíduos que se locomovem bem por campos,
654 podem sentir dificuldade em atravessar, por exemplo, um corpo d’água, optando por
655 contorná-lo, ao invés de tentar atravessá-lo. A matriz pode imputar diferentes
656 resistências ao movimento de indivíduos, dependendo da espécie. Um corpo d’água

657 intermitente, pode facilitar a movimentação dos indivíduos quando ele seca, enquanto
658 quando há cheia, pode dificultar sua travessia. Uma matriz campestre, apesar de
659 apresentar uma estrutura mais simples, pode bloquear a visão do indivíduo, dificultando
660 seu direcionamento na paisagem, enquanto uma vegetação florestal pode fornecer
661 abrigo e proteção contra predadores. Espero também que características intrínsecas dos
662 indivíduos, ou seja, os tanto o sexo quanto a idade, influenciem na movimentação de
663 *T.fosteri* entre as manchas.

664 **Material e Métodos**

665 *Coleta de dados*

666 Este estudo foi realizado nos mesmos fragmentos do capítulo anterior, na Nhecolândia e
667 usando as mesmas capturas (para detalhes sobre a área de estudo e a coleta de dados,
668 ver capítulo 1).

669 *Análise de dados*

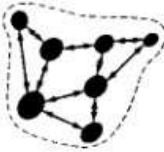

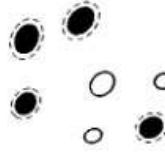
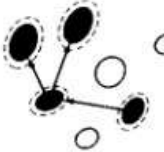
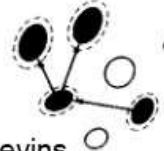
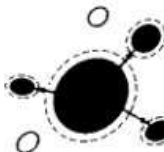
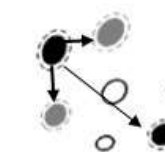
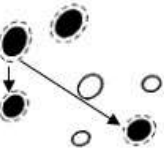
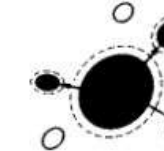
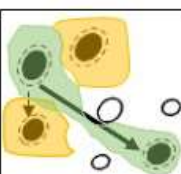
670 Para entender a estrutura da metapopulação, eu primeiro estimei os parâmetros
671 de cada população local usando os modelos robustos de populações fechadas de
672 sobrevivência multiestados (“Closed Robust Design Multi State” – CRDMS em inglês),
673 sendo esses parâmetros: a probabilidade de um indivíduo de sobreviver e se manter na
674 mesma área (ϕ), um parâmetro de movimento (ψ), probabilidade de captura (p),
675 sobrevivência aparente (s) e usando as manchas (strata), matriz entre manchas, área da
676 mancha, distância entre manchas, tempo, idade e sexo (Chabanne et al., 2017; White et
677 al., 2006). Os modelos de população fechados dividem as capturas em dois momentos:
678 (i) **períodos primários**, que considera um período longo o suficiente para que as taxas
679 populacionais se alterem (i.e. nascimento, morte, imigração e emigração) – que no caso
680 desse estudo são os intervalos a cada três meses e (ii) **períodos secundários**, que

681 considera um período tão curto que não há alteração nas taxas populacionais – dias
682 seguidos dentro de um período primário.

683 Uma vez que diversos estudos mostram que a matriz pode influenciar no
684 direcionamento do movimento de indivíduos (Prevedello et al., 2010; Umetsu et al.,
685 2008), eu criei um mapa de resistências da matriz de acordo com a facilidade de *T.*
686 *fosteri* de atravessar cada uma das seguintes fisionomias: campo, baía permanente, baía
687 temporária, floresta e caraguatá. Devido às preferências ambientais de *T. fosteri* pelas
688 regiões com caraguatá mais denso, eu considerei esses ambientes como os de menor
689 resistência, além de se tratar de uma aproximação de local ideal (fonte) nos modelos que
690 incluem o conceito de fonte-sumidouro (Antunes et al., 2016; Menezes et al., 2017). A
691 matriz campestre consiste principalmente de capim-carona [*Elionurus muticus* (Spreng.)
692 Kuntze], conhecido popularmente como caronal, que forma um adensamento de
693 touceiras que pode bloquear a visão dos indivíduos, inibindo movimentos entre capões,
694 por isso foi considerada como a maior resistência. Esse mapa de resistência foi
695 associado com um método de seleção de caminho menos custoso (“Least Cost Path”)
696 (Lewis, 2021).

697 Com isso, estabeleci um esquema para entender a probabilidade de se encontrar
698 um indivíduo em determinado fragmento ($\phi - f_i$). Considerando que os modelos de
699 metapopulação são baseados em um contínuo, se $\phi > 0 < 0,10$ as populações locais de
700 *T. fosteri* estão totalmente isoladas em uma “**patchy population**”. Se $\phi > 0,9 < 1$ então
701 as populações locais não percebem a matriz como um filtro, enviando e recebendo
702 indivíduos de qualquer fragmento com uma alta frequência, como uma população em
703 **não-equilíbrio**. Quando ϕ apresenta um valor intermediário, mantive esse parâmetro
704 constante e no passo seguinte avaliei a composição da paisagem na metapopulação, por
705 meio de modelos implícitos. Testei se (i) não há influência dos componentes espaciais,

706 como o modelo de **Levins**, (ii) os indivíduos saem de fragmentos maiores para
707 fragmentos menores, simulando um sistema **Continente-ilha**, (iii) os indivíduos saem
708 de fragmentos com maior densidade para fragmentos com menor densidade (i.e.
709 independente do uso do solo e da distância entre as manchas), (iv) um modelo
710 estruturado com foco na resistência da matriz (dado pelo tipo de uso do solo e distância
711 entre fragmentos) e na área de habitat (área de caraguatá), baseado em um caminho
712 menos custoso “Least Cost Path” e (v) um modelo estruturado idiossincrático. Após isso
713 testei se há um componente temporal associado ao modelo e se as características
714 individuais (idade e sexo) também influenciam nos resultados obtidos (Figura 7).
715

1. Qual é a estrutura da população?	 Única	 Meta	 Multi
2. Se é uma metapopulação, qual o modelo mais adequado?	 Levins OU  Levins Idiossincrático	 Continente-ilha	 Fonte-sumidouro
3. Tem uma estrutura espacial?	 Distância entre manchas	 Área da mancha	 Matriz ("Least Cost Path")
4. Dispersão varia com o tempo?	SIM		NÃO
5. Dispersão varia de acordo com sexo ou idade do indivíduo?	Sexo	Idade	Nenhum

716

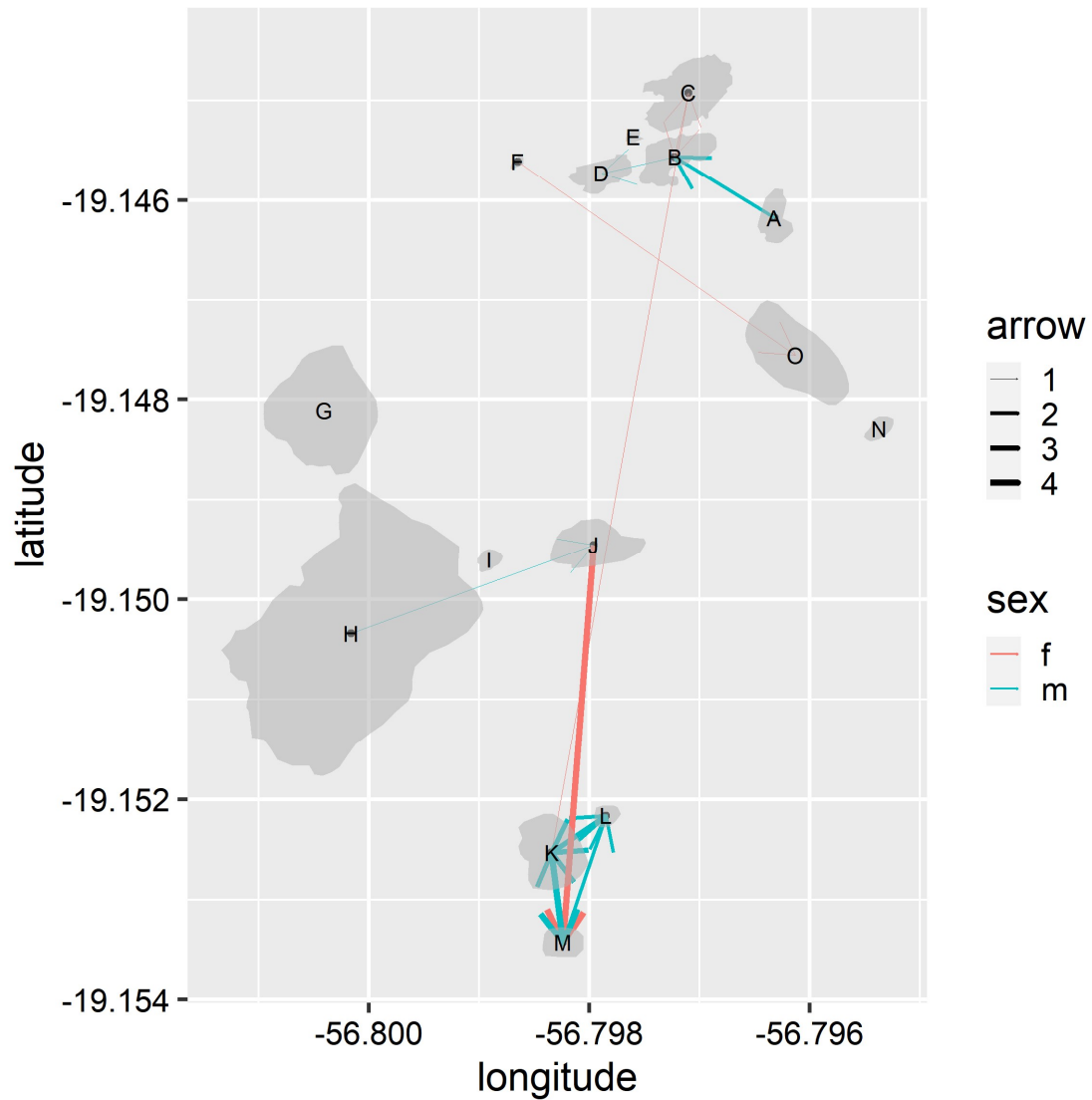
717 **Figura 7.** Visão esquemática da estrutura do teste. No primeiro passo eu testei se a
718 população se estrutura com relação à ocupação. No segundo passo, eu mantive o
719 melhor resultado fixado e testei qual modelo conceitual de metapopulação mais se

720 ajustava aos dados. Então eu testei se há um componente de estrutura espacial. No
721 quarto passo eu testei se a dispersão de indivíduos varia de acordo com o tempo. No
722 momento final, testei se fatores intrínsecos de cada indivíduo influenciam na
723 dispersão. Os esquemas visuais de metapopulação foram adaptados de Harrison &
724 Taylor (1997). Os círculos representam o tamanho das manchas. Os círculos brancos
725 representam as manchas vazias, enquanto os preenchidos representam as manchas
726 ocupadas. Os em tom de cinza no passo 2 representam manchas com menos recurso
727 do que os círculos em preto. O quadrado no passo 3 representa o limite da matriz que
728 circunda as manchas e a parte verde representa uma matriz mais favorável para
729 dispersão do que a amarela. A região em branco dentro do quadrado representa uma
730 área impenetrável.
731

732 Todas as análises foram realizadas no programa R 3.5.1 (R Core Team, 2021) e utilizei
733 o pacote Rmark (Laake et al., 2019) como interface para o uso do programa Mark
734 (White & Burnham, 1999) para estimar os parâmetros populacionais. Para o
735 ranqueamento dos modelos usei o Critério de Informação de Akaike corrigido para
736 pequenas amostras (AICc), onde modelos com menores valores e diferenças menores do
737 que 2 ($\Delta AICc < 2$) são considerados igualmente importantes.

738 **Resultados**

739 A população de *T. fosteri* apresentou valor de $\phi = 0,87$ e $p = 0,55$. De acordo
740 com o modelo esquemático proposto, a população de *T. fosteri* dos 15 capões
741 amostrados apresenta uma estrutura de metapopulação que funciona de acordo com o
742 conceito de fonte-sumidouro, tendo a paisagem um importante papel na resistência da
743 movimentação de *T. fosteri* tanto em um componente estrutural (distância) quanto pela
744 composição (matriz e resistência). Não houve uma influência do tempo na dispersão de
745 indivíduos, reforçando a assincronicidade das populações locais (Figura 8).
746 Características individuais como idade e sexo também não tiveram efeito na dispersão
747 entre os fragmentos (Tabela 2).



748

749 **Figura 8.** Mapa da movimentação de *T. fosteri*. Os capões estão identificados

750 de A a O. As linhas contínuas e avermelhadas representam a dispersão de

751 fêmeas e as linhas pontilhadas e azuladas a dispersão de machos. A seta

752 indica a direção do movimento a partir da primeira captura e a espessura da

753 linha indica o número de vezes que ocorreu deslocamento entre capões.

754

755 Os melhores modelos selecionados foram aqueles que consideraram estrutura
756 espacial para metapopulações (Tabela 2). Não houve diferença na seleção de modelos
757 entre os modelos que consideram a composição da matriz ao redor dos capões ($\Delta AICc =$
758 0,00) e aquele que considera a distância entre os capões ($\Delta AICc = 0,43$). Quando se
759 considera os dois componentes em um modelo ele apresenta valor de $\Delta AICc$ baixo, mas
760 não suficiente para ser selecionado ($\Delta AICc=3,84$).

761 **Tabela 2.** Resposta das perguntas realizadas no framework e a tabela de AICc dos modelos selecionados a partir dos dados de
 762 *T.fosteri*. A seleção de modelos ocorreu separadamente para cada passo.

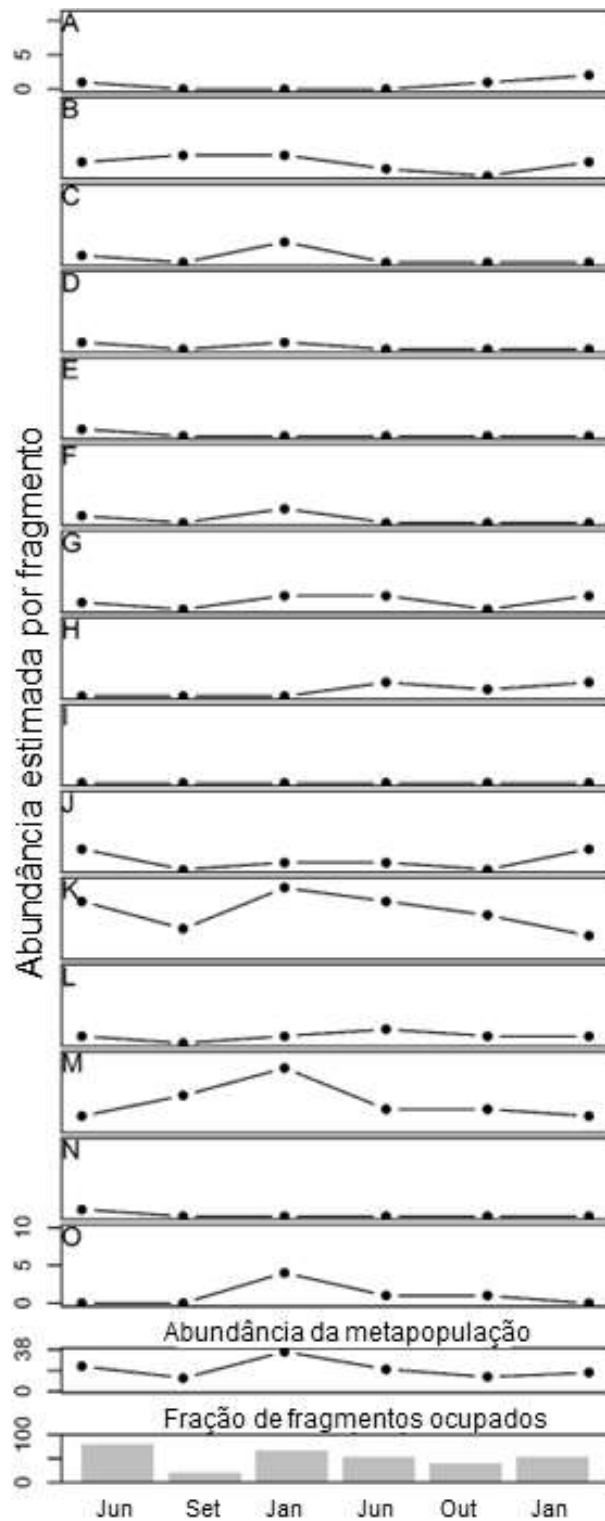
Passo	Questão	Resposta	Modelo	k	AICc	DeltaAIC c	Peso	Desvio
1	Qual é a estrutura da população	Metapopulação	Metapopulação	107	1309,28	0	1	985,74
			População múltipla	93	23706,37	22397,1	0	23442,6 6
			População única	93	36437,68	35128,4	0	36173,9 7
2	Se é uma metapopulação? Qual a estrutura da metapopulação?	Conceito Fonte-sumidouro	Fonte-Sumidouro (contínuo)	12	1032,46	0	0,99	1007,44
			Clássico de Levins	10	1056,86	24,4	<0,01	1036,14
			Clássico de Levins idiosincrático	23	1061,44	28,98	<0,01	1011,70
			Fonte-sumidouro (pareado binário)	62	12404,37	11371,9	<0,001	12249,8 6

			Fonte-sumidouro (fonte nunca extinta)	68	19483,65	18451,19	<0,001	19310,1 1
			Continente-ilha	23	22170,20	21137,7	<0,001	22120,4 6
3	Tem uma estrutura espacial?	Sim. Tanto Euclidiano e Resistencia da matriz de distância são suportados	Fonte-sumidouro (cont.) + Matriz	13	1027,74	0	0,42	1000,54
			Fonte-sumidouro (cont.) + Distância	13	1028,17	0,43	0,34	1000,98
			Fonte-sumidouro (cont.) + DistAreaMatriz	15	1031,59	3,84	0,13	1000,00
			Fonte-sumidouro (cont.) + Área	13	1032,15	4,41	0,06	1004,96
			Fonte-sumidouro (cont.)	12	1032,457	7,68	0,05	1007,44
4	Dispersão varia com o tempo?	Não	Fonte-sumidouro (cont.) + Matriz	13	1027,74	0	0,99	1000,54
			Fonte-sumidouro	15	1036,64	4,18	0,01	1005,05

			(cont.) + Matriz +Tempo					
5	Dispersão varia de acordo com sexo ou idade do indivíduo?	Não	Fonte-sumidouro (cont.) + Matriz	13	1027,37	0	0,96	997,99
			Fonte-sumidouro (cont.) + Matriz +Sexo + Idade	16	1033,71	5,76	0,04	999,91

764 A maior parte dos capões ocupados foi em junho de 2019 (primeiro período de
765 amostragem), com 12 capões ocupados, apesar de não ter sido o mês em que a
766 metapopulação apresentou uma maior abundância estimada (38 indivíduos em janeiro
767 de 2020). Em setembro de 2019 (segundo período de amostragem) houve intensas
768 queimadas na região, o que podemos verificar através da diminuição da abundância e da
769 fração de manchas ocupadas (Figura 9).

770



771

772 **Figura 9.** Abundância estimada de *T. fosteri* para cada um dos capões

773 avaliados (A a O) seguido por uma estimativa geral da abundância e, por

774 último, a fração de capões ocupados dentro de cada mês de coleta.

775

776 **Discussão**

777 Meus resultados mostram que as populações locais de *T. fosteri* do Pantanal da
778 Nhecolândia formam uma metapopulação. Encontrei que a dinâmica dessa
779 metapopulação é baseada em fonte-sumidouro, com a distância entre as manchas e a
780 cobertura do solo desempenhando importante papel na resistência da movimentação de
781 indivíduos. Por último, apesar de fatores intrínsecos como sexo e idade não terem tido
782 influência nesses padrões, eu observei um fluxo maior de fêmeas se movimentando
783 entre fragmentos do que machos, e machos percorrendo uma distância quase duas vezes
784 maior que as fêmeas.

785 Muitos estudos de populações em áreas fragmentadas encontram a formação de
786 metapopulações, mostrando uma tendência de organização das populações em paisagens
787 fragmentadas (Granzotti et al., 2021; Holmes et al., 2020; Lee & Bolger, 2017; Niebuhr
788 et al., 2015). No entanto, quanto menores vão se tornando os fragmentos, maior o efeito
789 estocástico sob essas populações (Ramiadantsoa et al., 2018). Isso faz com que nem
790 mesmo espécies mais generalistas consigam se manter em paisagens pobres e
791 degradadas (Andrén, 1994; Ramiadantsoa et al., 2018), ressaltando a importância de se
792 compreender os mecanismos que levam a manutenção de populações em paisagens
793 fragmentadas. Para isso, estudos em áreas naturalmente fragmentadas, como esse
794 capítulo que apresento, se mostram relevantes para um maior entendimento de que
795 efeitos são provenientes de uma paisagem fragmentada per se e quais efeitos são
796 provenientes da fragmentação antrópica dessas áreas.

797 O padrão de dinâmica de metapopulação baseada em fonte-sumidouro é
798 comumente encontrado para mamíferos grandes como girafas (Lee & Bolger, 2017) e
799 lince (Gaona et al., 1998), e já foi observado para pequenos mamíferos na região da
800 Mata Atlântica – um bioma conhecido pela fragmentação devido à ação antrópica (Pires

801 et al., 2002; Quental et al., 2001). Para mamíferos, a dispersão entre fragmentos é ditada
802 pela migração das fêmeas, já que elas são as responsáveis por carregar a genética da
803 população (Lee & Bolger, 2017). No entanto, estudos anteriores com pequenos
804 mamíferos no Brasil, verificaram exclusivamente um fluxo de machos entre os
805 fragmentos (Pires et al., 2002; Quental et al., 2001). Esse é efetivamente o primeiro
806 trabalho com pequenos mamíferos no Brasil que verifica a migração de fêmeas entre
807 fragmentos, trazendo evidências mais concretas de uma metapopulação.

808 Apesar da variável sexo não ter sido selecionada nos modelos, sua importância
809 teórica é amplamente reconhecida para a formação do conceito de metapopulação e para
810 a dinâmica da população interna (Dobson, 1982; Lampert et al., 2003). Através das
811 fêmeas é que o componente reprodução é amplamente avaliado, seja através da
812 proporção entre os sexos, tamanho da ninhada, quantidade de reproduções até a morte,
813 idade da primeira reprodução (Krebs & Myers, 1974). No entanto, diversos grupos
814 mostram que os machos tendem a dispersar para áreas maiores, principalmente quando
815 há um aumento da densidade populacional (Krebs & Myers, 1974; Lampert et al., 2003;
816 Schofield et al., 2020). No entanto, a dispersão em si é uma resposta a vários fatores
817 como busca por alimento, abrigo, parceiro ou qualidade de hábitat, assim como para
818 evitar competição e endogamia (le Galliard et al., 2012). Considerando um ambiente
819 fragmentado, a distância percorrida por um indivíduo em busca de alimento, abrigo e
820 parceiros aumenta porque a distância entre manchas é maior, mascarando assim, o efeito
821 do sexo.

822 Os resultados mostraram que tanto a distância entre as manchas de hábitat
823 quanto o uso do solo influenciam na formação de metapopulação. Esse padrão que
824 prioriza a estrutura espacial também já foi verificado para um marsupial em uma
825 paisagem naturalmente fragmentada na Austrália (Moore et al., 2022) e para a ocupação

826 de rãs na Argentina (Howell et al., 2018). Isso ressalta que mesmo organismos de
827 pequeno porte são capazes de perceber o ambiente em uma escala mais ampla, como a
828 escala da paisagem. A obstrução da matriz pode afetar a capacidade perceptual dos
829 indivíduos dificultando o movimento entre os fragmentos, tornando-os mais tortuosos e
830 raros (Prevedello et al., 2010; Sanches et al., 2022). Isso afeta diretamente a decisão do
831 indivíduo de enfrentar a matriz para alcançar outra mancha. A insegurança da direção e
832 não visualização do destino pode fazer com que o indivíduo se perca na matriz com alta
833 obstrução e acabe por morrer devido à exaustão ou predação. Enquanto isso, a travessia
834 de uma mancha a outra por um local com menos obstrução, como é o caso das bacias
835 temporárias e permanentes, concentram predadores. Com isso, a matriz da paisagem
836 acaba trazendo uma demanda conflitante para o indivíduo, afetando diretamente na
837 dinâmica das populações locais e da metapopulação.

838 Com esse capítulo eu realço a importância de considerar a estrutura espacial e a
839 cobertura do solo para a dinâmica dessa metapopulação. Ambas as variáveis se
840 apresentaram mais importantes do que algumas comumente utilizadas em trabalhos de
841 dinâmica de populações, como é o caso das intrínsecas, como sexo (Anadón et al.,
842 2012; Dobson, 1982; Lampert et al., 2003) e idade. Sanches et al. (2022) encontrou que
843 outra espécie de pequeno mamífero tem dificuldade de se locomover em áreas com
844 matrizes antrópicas, como milho e soja, por bloquearem a visualização do ambiente
845 florestal. Meu trabalho é o primeiro a trazer evidências empíricas concretas sobre
846 formações de metapopulações em pequenos mamíferos no Brasil, uma vez que
847 conseguimos observar a transição de fêmeas entre capões, mesmo que contrariando a
848 importância teórica da variável sexo para metapopulação. No entanto, é importante
849 ressaltar que meu trabalho é limitado temporalmente, incluindo apenas dois anos de
850 coleta de dados, não sendo possível aprofundar abordagens com relação à sazonalidade,

851 apenas indicar que não há uma tendência a isso. Com isso, eu concludo com esse capítulo
852 que é necessário considerar tanto a estrutura espacial (distância) quanto a composição
853 do uso do solo para a dinâmica de metapopulações.

854

855 **Conclusão geral**

856 Os indivíduos de *Thrichomys fosteri* avaliados nessa paisagem naturalmente
857 fragmentada migram entre os capões. Há um agrupamento de capões que favorece esse
858 fluxo, como apresentado pelo padrão modular encontrado no primeiro capítulo, apesar
859 da maioria dos indivíduos tenderem a manter em um único fragmento, como
860 demonstrado pela alta especialização da rede de deslocamento de indivíduos. Em geral,
861 esse conjunto de fragmentos funciona como uma metapopulação similar ao sugerido
862 pelo modelo fonte-sumidouro, onde a paisagem (tanto a estrutura quanto a composição)
863 parece ser um componente importante, diferente de fatores intrínsecos como sexo e
864 idade. Este é o primeiro trabalho no Brasil a apresentar o indício de uma metapopulação
865 em ambiente naturalmente fragmentado.

866

867 **Literatura citada**

- 868 Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for
869 measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling and*
870 *Software*, 26(2), 173–178. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- 871 Anadón, J. D., Wiegand, T., & Giménez, A. (2012). Individual-based movement models
872 reveals sex-biased effects of landscape fragmentation on animal movement.
873 *Ecosphere*, 3(7), art64. <https://doi.org/10.1890/es11-00237.1>
- 874 Andrén, H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in
875 Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat. *Oikos*, 71(3), 355–
876 366.
- 877 Antunes, P. C., Oliveira-Santos, L. G. R., Tomas, W. M., Forester, J. D., & Fernandez,
878 F. A. S. (2016). Disentangling the effects of habitat, food, and intraspecific
879 competition on resource selection by the spiny rat, *Thrichomys fosteri*. *Journal of*
880 *Mammalogy*, 97(6), 1738–1744. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw140>
- 881 Arancibia, P. A., & Morin, P. J. (2022). Network topology and patch connectivity affect
882 dynamics in experimental and model metapopulations. *Journal of Animal*
883 *Ecology*, 91(2), 496–505. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13647>
- 884 Beckett, S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks.
885 *Royal Society Open Science*, 3(1). <https://doi.org/10.1098/rsos.140536>
- 886 Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community
887 ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11(3),
888 185–195. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.01.001>

- 889 Bode, M., Burrage, K., & Possingham, H. P. (2008). Using complex network metrics to
890 predict the persistence of metapopulations with asymmetric connectivity patterns.
891 *Ecological Modelling*, 214(2–4), 201–209.
892 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.02.040>
- 893 Bonvicino, C. R., Oliveira, J. A., & D'Andrea, P. S. (2008). *Guia dos Roedores do*
894 *Brasil Com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. Centro Pan-
895 Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS.
- 896 Borja-Martínez, G., Tapia-Flores, D., Shafer, A. B. A., & Vázquez-Domínguez, E.
897 (2022). Highland forest's environmental complexity drives landscape genomics
898 and connectivity of the rodent *Peromyscus melanotis*. *Landscape Ecology*, 37(6),
899 1653–1671. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01428-6>
- 900 Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal
901 strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*
902 *of the Cambridge Philosophical Society*, 80(2), 205–225.
903 <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>
- 904 Camacho, L. F., Barragán, G., & Espinosa, S. (2021). Local ecological knowledge
905 reveals combined landscape effects of light pollution, habitat loss, and
906 fragmentation on insect populations. *Biological Conservation*, 262.
907 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109311>
- 908 Castellón, T. D., & Sieving, K. E. (2006). An experimental test of matrix permeability
909 and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology*, 20(1),
910 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00332.x>
- 911 Chabanne, D. B. H., Pollock, K. H., Finn, H., & Bejder, L. (2017). Applying the
912 multistate capture–recapture robust design to characterize metapopulation

- 913 structure. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11), 1547–1557.
914 <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12792>
- 915 Chichorro, F., Juslén, A., & Cardoso, P. (2019). A review of the relation between
916 species traits and extinction risk. In *Biological Conservation* (Vol. 237, pp. 220–
917 229). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.001>
- 918 Dallas, T. A., Saastamoinen, M., Schulz, T., & Ovaskainen, O. (2020). The relative
919 importance of local and regional processes to metapopulation dynamics. *Journal*
920 *of Animal Ecology*, 89(3), 884–896. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13141>
- 921 Dobson, F. S. (1982). Competition for mates and predominant juvenile males dispersal
922 in mammals. *Animal Behaviour*, 30(4), 1183–1192.
- 923 dos Reis, S. F., & Pessôa, L. M. (2004). *Thrichomys apereoides*. *Mammalian Species*,
924 741, 1–5.
- 925 Driscoll, D. A., Kirkpatrick, J. B., McQuillan, P. B., & Bonham, K. J. (2010). Classic
926 metapopulations are rare among common beetle species from a naturally
927 fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 79(1), 294–303.
928 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01609.x>
- 929 Dunning, J. B., Stewart, D. J., Danielson, B. J., Noon, B. R., Root, T. L., Lamberson, R.
930 H., & Stevens, E. E. (1995). Spatially Explicit Population Models: Current Forms
931 and Future Uses. In *Source: Ecological Applications* (Vol. 5, Issue 1).
- 932 Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes.
933 *Functional Ecology*, 21(6), 1003–1015. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01326.x)
934 [2435.2007.01326.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01326.x)

- 935 Frey, S. J. K., Strong, A. M., & McFarland, K. P. (2012). The relative contribution of
936 local habitat and landscape context to metapopulation processes: A dynamic
937 occupancy modeling approach. *Ecography*, 35(7), 581–589.
938 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06936.x>
- 939 Gallé, R. (2008). The effect of a naturally fragmented landscape on the spider
940 assemblages. *North-Western Journal of Zoology*, 4(1), 61–71.
- 941 Gaona, P., Ferreras, P., & Delibes, M. (1998). Dynamics and viability of a
942 metapopulation of the endangered Iberian Lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological*
943 *Monographs*, 68(3), 349–370.
- 944 Gardiner, R., Bain, G., Hamer, R., Jones, M. E., & Johnson, C. N. (2018). Habitat
945 amount and quality, not patch size, determine persistence of a woodland-
946 dependent mammal in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, 33(11),
947 1837–1849. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0722-0>
- 948 Gilarranz, L. J., & Bascompte, J. (2012). Spatial network structure and metapopulation
949 persistence. *Journal of Theoretical Biology*, 297, 11–16.
950 <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.11.027>
- 951 Gilpin, M., & Hanski, I. (1991). *Metapopulation Dynamics : Empirical and Theoretical*
952 *Investigations* (M. Gilpin & I. Hanski, Eds.; Vol. 42). Academic Press.
- 953 Granzotti, R. v., Cassemiro, F. A. S., Agostinho, A. A., & Bini, L. M. (2021). Rescue
954 effect drives local persistence of fish species in the Upper Paraná River
955 floodplain. *Freshwater Biology*, 66(5), 914–925.
956 <https://doi.org/10.1111/fwb.13686>

- 957 Grilli, J., Barabás, G., & Allesina, S. (2015). Metapopulation Persistence in Random
958 Fragmented Landscapes. *PLoS Computational Biology*, *11*(5).
959 <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004251>
- 960 Hanski, I. (1991). Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and
961 observations. In *Biological Journal of the Linnean Society* (Vol. 42).
- 962 Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, *396*(6706), 41–49.
963 [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90061-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90061-X)
- 964 Hanski, I. (2001). Spatially realistic theory of metapopulation ecology.
965 *Naturwissenschaften*, *88*(9), 372–381. <https://doi.org/10.1007/s001140100246>
- 966 Hanski, I., Alho, J., & Moilanen, A. (2000). Estimating the parameters of survival and
967 migration of individuals in metapopulations. *Ecology*, *81*(1), 239–251.
968 [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0239:ETPOSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0239:ETPOSA]2.0.CO;2)
- 969 Hanski, I., & Gaggiotti, O. E. (2004). Ecology, genetics, and evolution of
970 metapopulations. In I. Hanski & O. E. Gaggiotti (Eds.), *Ecology, genetics, and*
971 *evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press.
- 972 Hanski, I., & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual
973 domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, *42*, 3–16.
- 974 Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2000). Metapopulation capacity of a fragmented
975 landscape. *Nature*, *404*(13), 755–758.
- 976 Hanski, I., & Simberloff, D. (1997). The Metapopulation Approach, Its History,
977 Conceptual Domain, and Application to Conservation. In *Metapopulation Biology*
978 (pp. 5–26). <https://doi.org/10.1016/b978-012323445-2/50003-1>

- 979 Hanski, I., & Thomas, C. D. (1994). Metapopulation dynamics and conservation: a
980 spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation*, *68*, 167–
981 180.
- 982 Harrison, P. J., & Hanski, I. (2011). Bayesian state-space modeling of metapopulation
983 dynamics in the Glanville fritillary butterfly. In *Ecological Monographs* (Vol. 81,
984 Issue 4).
- 985 Harrison, S., & Taylor, A. D. (1997). Empirical Evidence for Metapopulation
986 Dynamics. In *Metapopulation Biology* (pp. 27–42). [https://doi.org/10.1016/b978-](https://doi.org/10.1016/b978-012323445-2/50004-3)
987 [012323445-2/50004-3](https://doi.org/10.1016/b978-012323445-2/50004-3)
- 988 Heino, M., Kaitala, V., Ranta, E., & Lindstrom, J. (1997). Synchronous dynamics and
989 rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal*
990 *Society B: Biological Sciences*, *264*(1381), 481–486.
991 <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0069>
- 992 Holmes, C. J., Rapti, Z., Pantel, J. H., Schulz, K. L., & Cáceres, C. E. (2020). Patch
993 centrality affects metapopulation dynamics in small freshwater ponds. *Theoretical*
994 *Ecology*, *13*(3), 435–448. <https://doi.org/10.1007/s12080-020-00463-w>
- 995 Howell, P. E., Muths, E., Hossack, B. R., Sigafus, B. H., & Chandler, R. B. (2018).
996 Increasing connectivity between metapopulation ecology and landscape ecology.
997 *Ecology*, *99*(5), 1119–1128. <https://doi.org/10.1002/ecy.2189>
- 998 Kattan, G. H. (1992). Rarity and vulnerability: the bird of the Cordillera Central of
999 Colombia. *Conservation Biology*, *6*(1), 64–70.
- 1000 Kendall, W. (2017). The Robust Design. In Evan Cooch (Ed.), *program MARK: A*
1001 *gentle introduction: Vol. II*.

- 1002 Kennedy, C. M., Grant, E. H. C., Neel, M. C., Fagan, W. F., & Marra, P. P. (2011).
1003 Landscape matrix mediates occupancy dynamics of Neotropical avian
1004 insectivores. *Ecological Applications*, *21*(5), 1837–1850.
1005 <https://doi.org/10.1890/10-1044.1>
- 1006 Kotiaho, J. S., Kaitala, V., Komonen, A., & Päävinen, J. (2005). Predicting the risk of
1007 extinction from shared ecological characteristics. *PNAS*, *102*(6), 1963–1967.
1008 www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0406718102
- 1009 Krebs, C. J., & Myers, J. H. (1974). Population Cycles in Small Mammals. *Advances in*
1010 *Ecological Research*, *82*(2), 573–581. <https://doi.org/10.1093/jmammal/82.2.573>
- 1011 Laake, J., Rakhimberdiev, E., Augustine, B., Turek, D., McClintock, B., Collier, B.,
1012 Rotella, J., Pavlacky, D., Paul, A., Eberhart-Phillips, L., & Ivan, J. (2019).
1013 *Package “RMark”: R Code for Mark Analysis* (2.2.6; p. 214).
- 1014 Lampert, K. P., Rand, A. S., Mueller, U. G., & Ryan, M. J. (2003). Fine-scale genetic
1015 pattern and evidence for sex-biased dispersal in the túngara frog, *Physalaemus*
1016 *pustulosus*. *Molecular Ecology*, *12*(12), 3325–3334.
1017 <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02016.x>
- 1018 Lavista Ferres, J. M., Lee, D. E., Nasir, M., Chen, Y.-C., Bijral, A. S., Bercovitch, F. B.,
1019 & Bond, M. L. (2021). Social connectedness and movements among communities
1020 of giraffes vary by sex and age class. *Animal Behaviour*, *180*, 315–328.
1021 <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.08.008>
- 1022 le Galliard, J. F., Rémy, A., Ims, R. A., & Lambin, X. (2012). Patterns and processes of
1023 dispersal behaviour in arvicoline rodents. In *Molecular Ecology* (Vol. 21, Issue 3,
1024 pp. 505–523). <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05410.x>

- 1025 Lee, D. E., & Bolger, D. T. (2017). Movements and source–sink dynamics of a Masai
1026 giraffe metapopulation. *Population Ecology*, 59(2), 157–168.
1027 <https://doi.org/10.1007/s10144-017-0580-7>
- 1028 Lees, A. C., & Peres, C. A. (2008). Conservation value of remnant riparian forest
1029 corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation*
1030 *Biology*, 22(2), 439–449. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00870.x>
- 1031 Levins, R. (1969). Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental
1032 Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of*
1033 *America*, 15, 237–240.
- 1034 Levin, S. A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology*, 73(6),
1035 1943–1967. <https://doi.org/doi:10.2307/1941447>
- 1036 Lewis, J. (2021). *leastcostpath: Modelling Pathways and Movement Potential Within a*
1037 *Landscape* ((Version 1.8.0)).
- 1038 Liao, L., Shen, Y., & Liao, J. (2020). Robustness of dispersal network structure to patch
1039 loss. *Ecological Modelling*, 424. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109036>
- 1040 MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular
1041 zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373–387.
- 1042 Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew, J., & Langtimm,
1043 C. A. (2002). Estimating Site Occupancy Rates When Detection Probabilities Are
1044 Less Than One. *Ecology*, 83(8), 2248–2255.
- 1045 Matthies, D., Bräuer, I., Maibom, W., Tschardtke, T., Matthies, D., Brä uer, I., Maibom,
1046 W., & Tschardtke, T. (2004). Population size and the risk of local extinction:
1047 empirical evidence from rare plants. *Oikos*, 105(3), 481–488.

- 1048 Menezes, J. F. S., Mourão, G. M., & Kotler, B. P. (2017). Understory cover increases
1049 patch use in rodent *Thrichomys fosteri*. *Ethology Ecology and Evolution*, 00(00),
1050 1–10. <https://doi.org/10.1080/03949370.2017.1354921>
- 1051 Merrick, M. J., & Koprowski, J. L. (2017). Altered natal dispersal at the range
1052 periphery: The role of behavior, resources, and maternal condition. *Ecology and*
1053 *Evolution*, 7(1), 58–72. <https://doi.org/10.1002/ece3.2612>
- 1054 Mestre, F., Cánovas, F., Pita, R., Mira, A., & Beja, P. (2016). An R package for
1055 simulating metapopulation dynamics and range expansion under environmental
1056 change. *Environmental Modelling and Software*, 81, 40–44.
1057 <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2016.03.007>
- 1058 Moilanen, A. (1999). Patch occupancy models of metapopulation dynamics: efficient
1059 parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology*, 80(3), 1031–
1060 1043.
- 1061 Moore, H. A., Michael, D. R., Dunlop, J. A., Valentine, L. E., Cowan, M. A., &
1062 Nimmo, D. G. (2022). Habitat amount is less important than habitat configuration
1063 for a threatened marsupial predator in naturally fragmented landscapes.
1064 *Landscape Ecology*, 37(4), 935–949. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01411-1>
- 1065 Murphy, D. D., & White, R. R. (1984). Rainfall, Resources, and Dispersal in Southern
1066 Populations of *Euphydryas edit ha* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Pan- Pacific*
1067 *Entomologist*, 60(4), 350–354.
- 1068 Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse,
1069 P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement
1070 research. *PNAS*, 105(49), 19052–19059.
1071 www.pnas.org/cgidoi10.1073/pnas.0800375105

- 1072 Niebuhr, B. B. S., Wosniack, M. E., Santos, M. C., Raposo, E. P., Viswanathan, G. M.,
1073 da Luz, M. G. E., & Pie, M. R. (2015). Survival in patchy landscapes: The
1074 interplay between dispersal, habitat loss and fragmentation. *Scientific Reports*, 5.
1075 <https://doi.org/10.1038/srep11898>
- 1076 O'hara, R. B., Arjas, E., Toivonen, H., & Hanski, I. (2002). Bayesian analysis of
1077 metapopulation dynamic. *Ecology*, 83(9), 2408–2415.
- 1078 Pimm, S. L., Jones, H. L., & Diamond, J. (1988). On the Risk of Extinction. *Am. Nat.*,
1079 132(6), 757–785. <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- 1080 Pinheiro, R. B. P., Felix, G. M. F., Dormann, C. F., & Mello, M. A. R. (2019). A new
1081 model explaining the origin of different topologies in interaction networks.
1082 *Ecology*, 100(9), 0–3. <https://doi.org/10.1002/ecy.2796>
- 1083 Pires, A. S., & Fernandez, F. A. S. (1999). Use of space by the marsupial *Micoureus*
1084 *demerarae* in small Atlantic Forest fragments in south-eastern Brazil. *Journal of*
1085 *Tropical Ecology*, 15, 279–290.
- 1086 Pires, A. S., Koeler Lira, P., Fernandez, F. A. S., Schittini, G. M., & Oliveira, L. C.
1087 (2002). Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal
1088 Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*, 108(2), 229–237.
1089 [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00109-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00109-X)
- 1090 Poethke, H. J., & Hovestadt, T. (2002). Evolution of density- and patch-size-dependent
1091 dispersal rates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*,
1092 269(1491), 637–645. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1936>
- 1093 Prevedello, J. A., Forero-Medina, G., & Vieira, M. V. (2010). Movement behaviour
1094 within and beyond perceptual ranges in three small mammals: Effects of matrix

- 1095 type and body mass. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1315–1323.
- 1096 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01736.x>
- 1097 Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist*,
- 1098 132(5), 652–661. <https://doi.org/10.1086/284880>
- 1099 Qi, J., Gu, J., Ning, Y., Miquelle, D. G., Holyoak, M., Wen, D., Liang, X., Liu, S.,
- 1100 Roberts, N. J., Yang, E., Lang, J., Wang, F., Li, C., Liang, Z., Liu, P., Ren, Y.,
- 1101 Zhou, S., Zhang, M., Ma, J., ... Jiang, G. (2021). Integrated assessments call for
- 1102 establishing a sustainable meta-population of Amur tigers in northeast Asia.
- 1103 *Biological Conservation*, 261. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109250>
- 1104 Queiroz, J. A., Diniz, U. M., Vázquez, D. P., Quirino, Z. M., Santos, F. A. R., Mello,
- 1105 M. A. R., & Machado, I. C. (2021). Bats and hawkmoths form mixed modules
- 1106 with flowering plants in a nocturnal interaction network. *Biotropica*, 53(2), 596–
- 1107 607. <https://doi.org/10.1111/btp.12902>
- 1108 Quental, T. B., Quental, T. F., dos Santos Fernandez, F. A., Dias, A. T. C., & Rocha, F.
- 1109 S. (2001). Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small
- 1110 fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17(3),
- 1111 339–352. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001237>
- 1112 R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R
- 1113 Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- 1114 Ramiadantsoa, T., Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2018). Responses of generalist and
- 1115 specialist species to fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 124,
- 1116 31–40. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2018.08.001>

- 1117 Ray, C., Hoopes, M., Hanski, I., & Gilpin, M. E. (1997). Metapopulation Biology:
1118 Ecology, Genetics, and Evolution. *Ecology*, 78(7), 2270.
1119 <https://doi.org/10.2307/2265966>
- 1120 Revilla, E., Wiegand, T., Palomares, F., Ferreras, P., & Delibes, M. (2004). Effects of
1121 matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to
1122 metapopulation-level parameters. *The American Naturalist*, 164(5).
1123 <https://doi.org/10.1086/424767>
- 1124 Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., & Hanski, I.
1125 (1998). Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392,
1126 491–494.
- 1127 Sanches, V. Q. A., Menezes, J. F. S., Prevedello, J. A., Almeida-Gomes, M., &
1128 Oliveira-Santos, L. G. R. (2022). Can matrix structure affect animal navigation
1129 between fragments? A dispersal experiment using release platforms. *Biotropica*,
1130 54(2), 370–380. <https://doi.org/10.1111/btp.13058>
- 1131 Schoener, W. T. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*,
1132 185, 27–38.
- 1133 Schofield, G., Klaassen, M., Papafitsoros, K., Lilley, M. K. S., Katselidis, K. A., &
1134 Hays, G. C. (2020). Long-term photo-id and satellite tracking reveal sex-biased
1135 survival linked to movements in an endangered species. *Ecology*, 101(7).
1136 <https://doi.org/10.1002/ecy.3027>
- 1137 Silva, J. D. S. V. da, & Abdon, M. D. M. (1998). Delimitação do Pantanal Brasileiro e
1138 suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 33(Especial), 1703–1711.

- 1139 Stöcklin, J., & Fischer, M. (1999). Plants with longer-lived seeds have lower local
1140 extinction rates in grassland remnants 1950-1985. *Oecologia*, *120*, 539–543.
- 1141 Thomas, C. D. (2000). Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings*
1142 *of Royal Society of London B*, *267*, 139–145. <https://royalsocietypublishing.org/>
- 1143 Tilman, D., May, R. M., Lehman, C., & A., N. M. (1994). Habitat destruction and the
1144 extinction debt. *Nature*, *371*, 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- 1145 Umetsu, F., Paul Metzger, J., & Pardini, R. (2008). Importance of estimating matrix
1146 quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: A test
1147 with Atlantic forest small mammals. *Ecography*, *31*(3), 359–370.
1148 <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05302.x>
- 1149 van Bergen, E., Dallas, T., DiLeo, M. F., Kahilainen, A., Mattila, A. L. K., Luoto, M.,
1150 & Saastamoinen, M. (2020). The effect of summer drought on the predictability of
1151 local extinctions in a butterfly metapopulation. *Conservation Biology*, *34*(6),
1152 1503–1511. <https://doi.org/10.1111/cobi.13515>
- 1153 Vázquez, D. P., J. Melián, C., M. Williams, N., Blüthgen, N., R. Krasnov, B., & Poulin,
1154 R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological
1155 networks. *Oikos*, *116*(7), 1120–1127. [https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-](https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15828.x)
1156 [1299.15828.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15828.x)
- 1157 Volkmann, L. A., & Hodges, K. E. (2021). Post-fire movements of Pacific marten
1158 (*Martes caurina*) depend on the severity of landscape change. *Movement Ecology*,
1159 *9*(1). <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00286-2>

- 1160 Watling, J. I., & Donnelly, M. A. (2007). Multivariate correlates of extinction proneness
1161 in a naturally fragmented landscape. *Diversity and Distributions*, 13(4), 372–378.
1162 <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00331.x>
- 1163 White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program mark: Survival estimation from
1164 populations of marked animals. *Bird Study*, 46, S120–S139.
1165 <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- 1166 White, G. C., Kendall, W. L., & Barker, R. J. (2006). Multistate Survival Models and
1167 Their Extensions in Program MARK. *Journal of Wildlife Management*, 70(6),
1168 1521–1529. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2006\)70\[1521:msmate\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2006)70[1521:msmate]2.0.co;2)
- 1169 Whitlock, M. C. (2000). Fixation of new alleles and the extinction of small populations:
1170 drift load, beneficial alleles, and sexual selection. *Evolution*, 54(6), 1855–1861.
- 1171 Wolff, J. O. (1994). More on Juvenile Dispersal in Mammals. In *Source: Oikos* (Vol.
1172 71, Issue 2). <https://about.jstor.org/terms>
- 1173 Zhao, Q., Mitchell, G. W., Cadman, M. D., Kusack, J. W., Evans, D. R., Bumelis, K.,
1174 Hobson, K. A., Weegman, M. D., Salvadori, A., & Wilson, S. (2022). Integrating
1175 regional and site-level data to assess drivers of population decline in a threatened
1176 aerial insectivorous bird. *Biological Conservation*, 265.
1177 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109424>
- 1178
- 1179

