



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Tese de Doutorado

Influência do ambiente e degradação do habitat na ocorrência e
fluxo gênico de duas espécies de felídeos neotropicais (*Leopardus
guttulus* e *L. geoffroyi*)

Caroline Charão Sartor

Porto Alegre, maio de 2020

Influência do ambiente e degradação do habitat na ocorrência e fluxo gênico de duas espécies de felídeos neotropicais (*Leopardus guttulus* e *L. geoffroyi*)

Caroline Charão Sartor

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

Orientador: Prof. Dr. Thales Renato Ochotorena de Freitas

Comissão Examinadora:

Profa. Dra. Maria João Ramos Pereira (UFRGS)

Profa. Dra. Geruza Leal Melo (UFSCM)

Prof. Dr. Pedro Manoel Galetti Junior (UFSCar)

Porto Alegre, maio de 2020

CIP - Catalogação na Publicação

Sartor, Caroline Charão

Influência do ambiente e degradação do habitat na ocorrência e fluxo gênico de duas espécies de felídeos neotropicais (*Leopardus guttulus* e *L. geoffroyi*) / Caroline Charão Sartor. -- 2020.

158 f.

Orientador: Thales Renato Ochotorena de Freitas.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2020.

1. Felídeos da América do Sul. 2. Conectividade e conservação. 3. Genética da paisagem. 4. Modelagem de adequabilidade ambiental. 5. Híbridação. I. Freitas, Thales Renato Ochotorena de, orient. II. Título.

“For those who have experienced the joy of being alone with nature there is really little need for me to say much more; for those who have not, no words of mine can ever describe the powerful, almost mystical knowledge of beauty and eternity that come, suddenly, and all unexpected.”

Jane Goodall

AGRADECIMENTOS

A realização desta tese não seria possível sem o auxílio de um grupo de pessoas que me forneceram orientação e apoio durante esta jornada. Sou imensamente grata a todas as pessoas que contribuíram de alguma forma para a concretização deste trabalho!

Aos meus orientadores, Thales R. O de Freitas e Tatiane Campos Trigo, gostaria de agradecer por todos os ensinamentos, confiança e amizade ao longo desses seis anos de convivência. Sua orientação foi essencial não apenas para a realização desta tese, mas também para a minha formação como pesquisadora. Gostaria de agradecer de todo o coração por terem aceitado embarcar nessa jornada comigo e pela confiança que sempre depositaram em mim. Espero que esta parceria e amizade perdure por anos!

Ao professor Eduardo Eizirik, gostaria de agradecer por todo o apoio, tempo e dedicação aplicados a realização desta tese. Apesar de não ser oficialmente sua aluna, sua porta sempre esteve aberta quando eu precisei de conselhos e orientação e por isto sou muito grata! Ainda, agradeço a disponibilidade dos recursos de seu laboratório, que foram essenciais para que eu conseguisse terminar as análises antes de ir para o exterior.

Ao professor Samuel A. Cushman, agradeço imensamente pela acolhida nos EUA e por todos os ensinamentos. Agradeço à oportunidade única de aprendizado e seu ânimo em me ensinar. Seu entusiasmo com estudos de paisagem e conservação é inspirador e me motivou a seguir nessa linha de pesquisa. Ainda, gostaria de agradecer à Sofia Cushman e Janeta Kaszta pela calorosa recepção e por todos os jantares!

Ao Ho Yi, agradeço seus ensinamentos sobre todas as análises e programas de genética e ecologia da paisagem. Sua paciência em mostrar (e repetir!) o passo a passo de cada análise é algo de se admirar. Também não posso deixar de agradecer o seu interesse em me ensinar até mesmo análises que eu não utilizei porque “seria interessante aprender”. Muito obrigada!

Ao Luciano da Silva, nosso querido “Lulis”, agradeço a amizade e auxílio na bancada do laboratório. Quando absolutamente nada funcionava no laboratório, o seu bom humor era o que salvava o dia. Sua motivação foi, sem dúvida, essencial para a repetição de incontáveis PCRs e géis de poliacrilamida. Sou muito grata pela sua “torcida” e amizade.

Ainda, agradeço à Lúcia Nunes e à Paula dos Santos Flores por toda a ajuda com questões burocráticas e apoio junto ao PPG.

Sou muito grata aos professores dos Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Biologia Animal e Genética e Biologia Molecular da UFRGS, ministrantes das disciplinas cursadas ao longo destes anos, por todos os ensinamentos passados.

Agradeço ainda ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRGS pela formação e oportunidades, e à CAPES pelas bolsas de doutorado e doutorado sanduíche (PDSE).

Agradeço aos curadores das coleções científicas e museus que visitei e que enviaram amostras genéticas. Sua atenção e disposição em ajudar foram essenciais para a realização desta tese.

Gostaria de agradecer a todos os colegas do Laboratório de Citogenética e Evolução da UFRGS pelo apoio, amizade e discussões da “hora do café”: Brenda Godoy, Bruna Valenzuela Garcia, Bruno B. Kubiak, Dênis Sana, Ericksen Raimundi, Julia Harras, Keila Zaché, Leandro Borges, Leonardo Leipnitz, Lucas M. Silveira, Luiz Eduardo J. Ribas, Luiza F. Gasparetto, Marcelo Merten Cruz, Mayara D. Medeiros, Rafael Carvalho, Renan Maestri, Thamara de Almeida, Thays Duarte e Willian T. Peçanha. Meu agradecimento especial à Bruna Elenara Szynwelski e Cristina Matzenbacher, pela amizade e parceria no laboratório, inclusive nos finais de semana, viagens e épocas de reforma.

Aos colegas do Laboratório de Biologia Genômica e Molecular da PUCRS, gostaria de agradecer a acolhedora recepção quando comecei a trabalhar no laboratório. Em especial, gostaria de agradecer à Fernanda Trindade, Alejandra B. Sánchez e Henrique V. Figueiró pelas interessantes discussões sobre felídeos. Também agradeço imensamente à Giovanna M. T de Oliveira, Talita Pereira, Lilian Souza, Kesiane da Costa e Luiza W. Kist, que se disponibilizaram a ajudar e até mesmo deixaram de fazer seus PCRs para que eu pudesse ocupar as máquinas e conseguisse terminar tudo a tempo. Muito obrigada meninas por toda a ajuda, motivação e apoio! Ainda, preciso agradecer aos alunos de iniciação científica do laboratório que me auxiliaram na bancada, especialmente ao Willian Lautert, que sempre estava disposto a fazer um gel de 96 amostras.

À Sandra Eloisa Bülau e Rafael Kretschmer, que algumas vezes deixaram seus próprios projetos de lado para me ajudar (inclusive na bancada), gostaria de agradecer a amizade e apoio em todos os assuntos profissionais e pessoais. Não tenho palavras para expressar o quanto sua amizade foi importante para a realização desta tese!

Finalmente, mas sem dúvida não menos importante, agradeço do fundo do meu coração à minha família por todo o amor e dedicação oferecido ao longo de toda a minha vida. O seu incansável apoio e incentivo para que eu seguisse a minha paixão pela biologia foram essenciais nessa trajetória!

RESUMO

A conversão dos habitats naturais em áreas agrícolas e zonas urbanas, aliada a falta de conhecimento sobre os felídeos neotropicais, impõe grandes ameaças à sobrevivência destas espécies e dificulta a determinação de medidas efetivas para sua conservação. Assim, o presente estudo teve por objetivos analisar os requerimentos ecológicos de uso do habitat e dispersão de *Leopardus guttulus* e *L. geoffroyi* e investigar a influência de fatores ambientais na dinâmica da zona híbrida existente entre estas espécies, além de avaliar o impacto da alteração antrópica do habitat sobre a conectividade de suas populações. Através de análises de modelagem de adequabilidade ambiental foi verificado que estas espécies apresentam diferentes nichos ecológicos e parece que a existência de um mosaico ambiental nas zonas de contato entre suas distribuições possibilita a coocorrência. Apesar disso, os híbridos não estão restritos a esta área, apresentando elevada adequabilidade ambiental no sul do estado do Rio Grande do Sul e Uruguai, na área de distribuição de *L. geoffroyi*, sugerindo que seleção endógena e exógena atuem sobre a estrutura da zona híbrida. Ainda, os híbridos apresentam maior tolerância a alteração antrópica que os parentais e podem estar sendo beneficiados pela conversão do habitat, ameaçando a integridade genética destas espécies. Embora apresentem nichos diferentes, as análises de genética da paisagem sugerem que estas espécies selecionam características semelhantes da paisagem quando em dispersão. Para ambas, áreas florestais parecem facilitar o fluxo gênico, enquanto áreas de plantações e rodovias parecem restringir o movimento dos indivíduos, especialmente no caso de *L. guttulus*. Ainda, áreas agrícolas com remanescentes de vegetação natural no seu interior apresentam valores de resistência consideravelmente menores que áreas agrícolas sem remanescentes, demonstrando a importância da manutenção de vegetação natural dentro de áreas perturbadas para a conectividade das populações. Finalmente, as análises sugerem que as populações de *L. guttulus* encontram-se altamente fragmentadas, e devido ao pequeno tamanho populacional e elevado isolamento, muitas populações não serão viáveis a longo prazo, o que reduzirá ainda mais o tamanho populacional da espécie. Assim, o estudo apresenta resultados importantes para a conservação destas espécies e poderá contribuir significativamente para a determinação de medidas efetivas de conservação.

Palavras-chave: Híbridação, fragmentação do habitat, felídeos neotropicais, conectividade, modelagem de adequabilidade ambiental, genética da paisagem, áreas prioritárias para a conservação.

ABSTRACT

The conversion of natural habitat into agricultural fields and urban zones, allied with the lack of knowledge on neotropical felids, imposes great threats to the survival of these species and hinders the determination of effective measures for their conservation. Therefore, the main goals of the present study were to analyze the ecological requirements of habitat use and dispersion of *Leopardus guttulus* and *L. geoffroyi* and investigate the influence of environmental factors in the dynamics of the hybrid zone existing between these two species, besides evaluating the impact of anthropogenic habitat alteration on population connectivity. Through habitat suitability modeling analyzes we verified that these species have different ecological niches and it seems that the existence of an environmental mosaic at the contact zones of their distribution allows the cooccurrence. Despite that, hybrids are not limited to this area, showing high habitat suitability in the south of Rio Grande do Sul state and Uruguay, within *L. geoffroyi* range, which suggests that both endogenous and exogenous selection influence the structure of the hybrid zone. Still, hybrids showed higher tolerance to anthropic alteration than parental species and may be benefitting from habitat conversion, threatening the genetic integrity of these species. Although they have different niches, landscape genetics analyzes suggest these species select similar landscape features when dispersing. For both species, forested areas seem to facilitate gene flow, while agricultural areas and roads seem to restrict the movement of individuals, especially in the case of *L. guttulus*. Still, agricultural areas with remnants of natural vegetation presented resistance values considerably lower than agricultural areas without remnants, demonstrating the importance of maintaining natural vegetation within disturbed areas for population connectivity. Finally, the analyzes suggest that *L. guttulus* populations are highly fragmented, and due to their small size and high isolation degree, many populations will not be viable in long term, what will reduce even more the species population size. Therefore, the study shows important results for the conservation of these species and can contribute significantly to the determination of effective conservation measures.

Keywords: Hybridization, habitat fragmentation, neotropical felids, connectivity, habitat suitability modeling, landscape genetics, spatial conservation prioritization.

SUMÁRIO

Capítulo I. Introdução Geral.....	12
A Família Felidae.....	15
<i>Leopardus guttulus</i>	16
<i>Leopardus geoffroyi</i>	17
Hibridação entre <i>L. guttulus</i> e <i>L. geoffroyi</i>	18
Objetivos e estrutura da tese.	20
Capítulo II. The role of the environment in the spatial dynamics of an extensive hybrid zone between two Neotropical cats.....	23
Abstract.....	24
Introduction.....	25
Materials and Methods.....	27
Results.....	34
Discussion.....	39
Acknowledgements.....	44
References.....	45
Supporting information.....	51
Capítulo III. Landscape genetics outperforms habitat suitability in predicting landscape resistance for two congeneric species of Neotropical cats.....	87
Abstract.....	88
Introduction.....	89
Materials and Methods.....	92
Results.....	97
Discussion.....	101
Conclusions and implications.....	105
Acknowledgements.....	106

References.....	107
Supporting information.....	112
Capítulo IV. Predicting landscape connectivity and prioritizing conservation areas for a small carnivore (<i>Leopardus guttulus</i>) in South America.....	114
Abstract.....	115
Introduction.....	116
Materials and Methods.....	118
Results.....	124
Discussion.....	130
Conclusions.....	135
Acknowledgements.....	136
References.....	137
Supplementary material.....	142
Capítulo V. Considerações finais.....	145
Perspectivas futuras.....	150
Referências Bibliográficas.....	152

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO GERAL

A rápida expansão das populações humanas e a conversão dos habitats naturais vem causando severas alterações na paisagem e desafia a conservação das espécies (Haddad et al. 2015). A perda e fragmentação do habitat são consideradas uma das principais causas de extinção das espécies (Fischer e Lindenmayer 2007), tendo sido identificadas como principais ameaças para a sobrevivência de 85% das quase 80.000 espécies analisadas pelo comitê de sobrevivência de espécies (Species Survival Commission) da Organização Internacional para Conservação da Natureza (IUCN). A degradação do ambiente reduz a quantidade e qualidade de habitat disponível e divide essas áreas em fragmentos de remanescentes naturais. À medida que esses fragmentos de habitat se tornam menores e espacialmente isoladas, o tamanho das populações que os habitam é reduzido e seu isolamento aumenta (Fischer e Lindenmayer 2007; Haddad et al. 2017). Sem fluxo gênico, a variabilidade genética dentro das populações diminui, a estruturação genética entre as populações aumenta, e populações que eram previamente conectadas se tornam geneticamente diferenciadas umas das outras (Keyghobadi 2007). Essas mudanças na diversidade e estruturação genética tornam populações pequenas e isoladas mais vulneráveis a depressão endogâmica e deriva genética, que reduzem a variabilidade genética e a capacidade de adaptação frente a mudanças ambientais, aumentando seu risco de extinção (Spielman et al. 2004; Frankham et al. 2010). Além disso, populações pequenas são mais vulneráveis a flutuações demográficas e o isolamento entre fragmentos restringe a recolonização de áreas onde as populações foram extintas (Gibbs 2001; Traill et al. 2010).

Assim, a conservação das espécies em longo prazo depende da proteção de áreas adequadas que suportem populações viáveis e da manutenção da conectividade entre estas (Lowe e Allendorf 2010; Cushman et al. 2013). No entanto, para a correta identificação dessas áreas é crucial conhecer os requerimentos ecológicos de uma determinada espécie, bem como compreender como as populações estão sendo afetadas pela degradação ambiental, informações

estas que são desconhecidas para inúmeras espécies. Nestes casos, a utilização de diferentes técnicas de ecologia da paisagem pode fornecer um conjunto de informações preciosas sobre os requerimentos necessários para a sobrevivência das espécies em longo prazo.

Para atender a essa falta de conhecimento, o uso de ferramentas de modelagem de adequabilidade ambiental tem se tornado predominante em estudos de conservação (ex. Cushman e Lewis 2010; Riordan et al. 2016; Macdonald et al. 2018; Wan et al. 2018; Hearn et al. 2019). Como as espécies selecionam o habitat de forma a maximizar seu *fitness*, otimizando o acesso a comida, parceiros e outros recursos, examinar como uma espécie está distribuída espacialmente pode gerar informações que ajudem a compreender sua ecologia (Klaassen e Broekhuis 2018). A modelagem de adequabilidade ambiental correlaciona dados de detecção com variáveis abióticas e bióticas para descrever as relações espécie-ambiente e compreender a importância de fatores específicos na seleção do habitat por determinada espécie (Guillera-Arroita et al. 2015). Assim, essa técnica nos permite compreender quais características ecológicas são mais importantes em prever a ocorrência e abundância da espécie e como alterações nessas características podem afetar sua distribuição (Guisan e Thuiller 2005). A modelagem de adequabilidade ambiental vem sendo amplamente utilizada devido principalmente à facilidade de obtenção dos dados. Isso é especialmente importante no caso de espécies crípticas e raras, para as quais existem poucos dados disponíveis e que não poderiam ser estudados de outra forma (ex. Le Lay et al. 2010; Razgour et al. 2011; Lauria et al. 2015; Ahmadi et al. 2017; Macdonald et al. 2019).

No entanto, a modelagem de adequabilidade ambiental não gera informações sobre as preferências ecológicas das espécies durante a dispersão. Apesar de algumas espécies selecionarem áreas para dispersão de forma semelhante a como selecionam o habitat (Newby 2011), estudos recentes tem demonstrado que em algumas espécies, diferentes características ambientais influenciam estes processos (Wasserman et al. 2010; Mateo-Sánchez et al. 2015; Reddy et al. 2017; Zeller et al. 2018). Como o movimento de indivíduos na paisagem é essencial para prevenir a perda de variabilidade genética e reduzir o risco de extinção das populações (Frankham et al. 2010), para a aplicação de medidas efetivas de conservação, é necessário compreender também como a paisagem influencia o movimento dos indivíduos. Nesse sentido,

os avanços na genética da paisagem prometem melhorar nossa compreensão sobre os efeitos de características ambientais e antrópicas sobre o fluxo gênico entre as populações (Lampert et al. 2003; Funk et al. 2005). A genética da paisagem é uma disciplina que combina genética de populações com ecologia da paisagem e técnicas analíticas espaciais para verificar relações entre a paisagem e os dados genéticos (Manel et al. 2003; Storfer et al. 2007; Holderegger e Wagner 2008). Em outras palavras, a genética da paisagem estuda como aspectos da paisagem influenciam a conectividade genética e como a conectividade pode mudar em resposta a futuras alterações na paisagem (Balkenhol et al. 2009a, 2016a; Manel e Holderegger 2013). Ainda, esta técnica permite realizar pesquisas mais efetivas sobre animais que possuem hábitos elusivos ou animais difíceis de serem estudados utilizando métodos tradicionais de marcação e recaptura ou radiotelemetria (Schwartz et al. 2009).

Assim, enquanto a modelagem de adequabilidade ambiental é uma ferramenta importante para estudar a conectividade estrutural da paisagem, a genética da paisagem permite analisar a conectividade funcional da paisagem (Beninde et al. 2016). A conectividade estrutural diz respeito aos aspectos físicos e a configuração da paisagem, e não leva em consideração a resposta comportamental dos organismos (Taylor et al 2006). Ela pode ser determinada através de mapas de adequabilidade ambiental ou outras técnicas de ecologia da paisagem que demonstrem o quão adequado é o habitat que conecta diferentes regiões no espaço (LaPoint et al. 2015). A conectividade funcional, por outro lado, diz respeito não apenas aos aspectos da paisagem, como também à resposta comportamental dos organismos a estes diferentes aspectos. Assim, a conectividade funcional é espécie-específica, e considera que indivíduos dispersores possam apresentar comportamentos diferentes a indivíduos residentes, inclusive dispersando por áreas menos adequadas (Tischendorf e Fahrig 2000). Como a genética da paisagem analisa o fluxo gênico dos indivíduos na paisagem, isto é, a dispersão seguida de reprodução, ela considera não apenas a configuração da paisagem, como também a influência de diferentes características da paisagem sobre a dispersão dos indivíduos. Por este motivo, ela é uma ótima ferramenta para quantificar a conectividade funcional (LaPoint et al. 2015; Beninde et al. 2016).

Uma das inovações mais interessantes da genética da paisagem é a integração de modelagem de conectividade e simulações genéticas populacionais com base em indivíduos para

determinar padrões de conectividade genética em amplas escalas (Landguth et al. 2015; Thatte et al. 2018). A associação destes modelos permite estimar a estruturação e variabilidade genética quando dados genéticos para determinada espécie não estão disponíveis, ou testar o impacto de diferentes cenários de fragmentação sobre a diversidade genética (Wasserman et al. 2012, 2013; Wan et al. 2018; Hearn et al. 2019). Também é possível estimar a viabilidade de populações em longo prazo ou simular quais medidas de manejo aumentariam a diversidade genética das populações (Macdonald et al. 2018; Kaszta et al. 2019). Devido a isso, esses métodos têm grande potencial para a identificação de áreas prioritárias para a conservação e determinação de medidas de manejo. Assim, em adição à modelagem de adequabilidade ambiental, a genética da paisagem fornece uma ferramenta útil para a gestão de medidas de conservação, verificando os efeitos da degradação do habitat sobre a conectividade genética e identificando possíveis corredores para o fluxo gênico (Holderegger e Wagner 2008; Balkenhol et al. 2009b).

A Família Felidae

A família Felidae (Mammalia: Carnivora), atualmente, compreende 41 espécies divididas em 14 gêneros (Johnson et al. 2006; Trigo et al. 2013a; Kitchener et al. 2017) e distribuídas por quase todo o globo, com exceção de Madagascar, Austrália, Nova Zelândia e dos pólos (Nowak 1999). Entre os carnívoros, a família Felidae (Mammalia, Carnivora) representa uma radiação evolutiva única, com um grande número de espécies exibindo traços ecológicos, morfológicos e comportamentais variados (Masuda et al. 1996), sendo considerada uma das famílias de carnívoros mais bem sucedidas do mundo (Nowell e Jackson 1996; Nowak 1999). Como predadores, os felídeos são considerados criticamente importantes para a manutenção do funcionamento e dinâmica dos ecossistemas, controlando a população de presas e restringindo a dispersão de pragas e doenças (Ripple et al. 2014). Além disso, eles são considerados espécies carismáticas, que aumentam o engajamento do público em questões de conservação e podem ser utilizados para beneficiar outras espécies menos “atrativas” (Macdonald et al. 2015). Portanto, a conservação das espécies de felídeos pode servir como importante ferramenta para a proteção de outras espécies e ecossistemas.

No entanto, a conversão de habitats naturais em áreas agrícolas e urbanizadas impõem grandes ameaças a conservação destas espécies (MacDonald et al. 2013). Devido a suas amplas áreas de vida, baixa densidade populacional e baixa taxa reprodutiva, os felídeos são considerados particularmente vulneráveis à extinção (Noss et al. 1996), tendo sido registradas reduções significativas no tamanho populacional e área de ocorrência de algumas espécies (Wolf e Ripple 2018). Além disso, a caça por retaliação à predação de animais domésticos, bem como a caça comercial e esportiva são ameaças importantes em algumas localidades (Sunquist e Sunquist, 2002; Loveridge et al. 2010). Embora a atenção dada à conservação dos felídeos tenha crescido nas últimas décadas, grande parte dos recursos de pesquisa e conservação foram destinados às espécies de grande porte. De fato, para inúmeras espécies de pequeno porte não existe informação quanto a requerimentos ecológicos, densidade populacional ou impacto da perda de habitat sobre suas populações, impedindo a aplicação de medidas efetivas de manejo (Brodie 2009; Zanin et al. 2014).

Leopardus guttulus

O gato-do-mato-pequeno-do-sul, *Leopardus guttulus*, é uma espécie de felídeo neotropical de pequeno porte (~2kg) (Sunquist e Sunquist 2002) que foi recentemente reconhecida como uma espécie válida, distinta de *L. tigrinus* (Trigo et al. 2013a; Kitchener et al. 2017). Sua pelagem apresenta tonalidades de amarelo ao castanho-amarelado, com rosetas pequenas e abertas, podendo apresentar variações de tamanho e forma (Trigo et al. 2013a; Hunter 2015). O padrão de atividade desta espécie é tipicamente noturno-crepuscular, porém pode apresentar considerável atividade durante o dia (Oliveira et al. 2013). Aparentemente, este felídeo muda seu padrão de atividade para minimizar encontros com *L. pardalis*, um competidor potencial (MacDonald e Loveridge 2010). A espécie é solitária e possui hábitos terrestres, embora suas habilidades arborícolas sejam bem desenvolvidas. Sua dieta consiste basicamente de pequenos mamíferos (< 100 g) e aves, embora também possa se alimentar de anfíbios e répteis (Trigo et al. 2013b).

A ocorrência da espécie parece estar intimamente ligada à Mata Atlântica do sul e sudeste do Brasil, embora alguns indivíduos capturados na região central do país, no bioma Cerrado,

tenham sido identificados geneticamente como *L. guttulus* (Trigo et al. 2013a). Portanto, os limites de distribuição da espécie ainda não são bem conhecidos. Sua distribuição provavelmente se estende ao interior do continente até os limites da Mata Atlântica e biomas adjacentes, incluindo áreas limítrofes na Argentina, Paraguai e possivelmente Bolívia (Figura 1) (Nascimento e Feijó 2017). Alguns estudos sugerem que a espécie pode habitar áreas degradadas, sendo encontrada na borda de campos agrícolas onde se beneficia da elevada densidade de roedores (Facure-Giaretta 2002). No entanto, sua ocorrência parece reduzir significativamente com o aumento da distância de áreas florestais (Cruz et al. 2019).

A perda e fragmentação do habitat são consideradas as principais ameaças à sobrevivência de *L. guttulus*. Atualmente, estima-se que existam menos de 7.000 indivíduos maduros na natureza. Isto, aliado a falta de conhecimento sobre a espécie, torna a conservação desta um desafio. Além disso, a caça por retaliação devido a predação de animais domésticos e atropelamentos também são ameaças importantes. A combinação destes fatores faz com que a espécie seja classificada como vulnerável à extinção pela IUCN. No entanto, são estimadas reduções no tamanho populacional de cerca de 10% em apenas três gerações, o que poderia elevar a classificação da espécie para em perigo (de Oliveira et al. 2016).

Leopardus geoffroyi

O gato-do-mato-grande, *Leopardus geoffroyi*, possui porte semelhante ao gato doméstico, com peso médio de 4,3 kg (Pereira et al. 2015). Sua pelagem pode apresentar uma grande variedade de tons de cinza até uma coloração mais amarelo-ocráceo, com pintas escuras que não formam rosetas (Sunquist e Sunquist 2002; Oliveira e Cassaro 2006). A espécie apresenta hábitos noturnos, com maior período de atividade ocorrendo após o pôr-do-sol e antes do nascer-do sol (Johnson e Franklin 1991; Oliveira e Cassaro 2006). Semelhante a *L. guttulus*, a sua dieta consiste principalmente de pequenos roedores e aves, embora também se alimente ocasionalmente de répteis e anfíbios (Sunquist e Sunquist 2002; Trigo et al. 2013b).

Este felídeo apresenta uma extensa distribuição geográfica na região sul da América do Sul, podendo ser encontrado desde a Bolívia e o Chaco paraguaio até o sul do Chile, ocorrendo em praticamente toda a Argentina, Uruguai e no sul do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1)

(Oliveira e Cassaro 1999; Eizirik et al. 2006; Pereira et al. 2015; Cuyckens et al. 2016). A espécie é encontrada em ambientes abertos em grande parte de sua distribuição (Sunquist e Sunquist, 2002). No entanto, estudos recentes demonstram que este felídeo tende a selecionar áreas de vegetação densa em regiões antropizadas (Manfredi et al. 2012; Caruso et al. 2016; Tirelli et al. 2019), o que levanta dúvidas sobre sua preferência de habitat. Cuyckens et al. (2016) e Fernández et al. (2020) modelaram a adequabilidade ambiental para a espécie e identificaram que sua ocorrência é principalmente restringida pela temperatura e baixos níveis de precipitação anual. No entanto, os mapas de adequabilidade gerados demonstraram níveis de adequabilidade diferentes para a área de ocorrência da espécie: o modelo de Cuyckens et al. (2016) apresentou elevados valores de adequabilidade ao longo de quase toda a área de ocorrência, enquanto o modelo de Fernández et al. (2020) demonstrou alta adequabilidade mais restrita ao norte da distribuição de *L. geoffroyi*.

Leopardus geoffroyi é considerado o felídeo mais abundante da América do Sul (Oliveira e Cassaro 1999; Pereira e Novaro 2014). Além disso, a espécie parece ser tolerante a um certo grau de antropização do habitat (Pereira et al. 2011a, 2012). Devido a estes fatores, seu *status* de conservação mundial é de menos preocupante (Pereira et al. 2015). *Leopardus geoffroyi* foi caçado intensamente no passado devido ao comércio de peles (Nowell e Jackson, 1996). Atualmente, ainda é caçado devido a predação de animais domésticos, embora sua principal ameaça seja a perda e fragmentação de seus habitats (MacDonald e Loveridge, 2010).

Hibridação entre *L. guttulus* e *L. geoffroyi*

As espécies *L. guttulus* e *L. geoffroyi* apresentam distribuições alopátricas na maior parte de suas áreas de ocorrência (Pereira et al. 2015; de Oliveira et al. 2016). No entanto, na borda de suas distribuições, no estado do Rio Grande do Sul, Brasil, existe uma zona de contato entre essas duas espécies, na região de transição entre os biomas Mata Atlântica e Pampa (Eizirik et al. 2006; Trigo et al. 2008, 2013). Nesta região foi verificada a ocorrência de eventos de hibridação entre estes dois felídeos (Figura 1) (Trigo et al. 2008, 2013a). Este processo de hibridação é recente e bidirecional, sendo encontradas todas as categorias de híbridos (F1, F2 e retrocruzamentos) e uma grande similaridade genética entre *L. guttulus* e *L. geoffroyi* nessa região (Trigo et al. 2013a, 2014).

Além disso, cerca de 40% do total de indivíduos analisados por Trigo et al. (2014) foram identificados como híbridos, o que faz desse caso um dos processos de hibridação mais extenso já documentado em carnívoros. Os dados existentes sobre esta zona híbrida indicam que este processo de hibridação possa ter uma origem natural e seja mantido por algum tipo de seleção que esteja limitando a dispersão dos híbridos para além da zona híbrida (Trigo et al. 2014). No entanto, reconhece-se que a alta degradação da paisagem do estado do Rio Grande do Sul (Oliveira et al. 2017) possa afetar de algum modo a zona híbrida (de Oliveira et al. 2016), aumentando sua área ou até mesmo extinguindo-a, o que conseqüentemente poderá ter um grande impacto nas populações das espécies parentais (Garroway et al. 2010).

A ocorrência de eventos de hibridação possui implicações contrastantes para a conservação das espécies, podendo aumentar a variabilidade genética das espécies parentais ou causar sua extinção. Embora não exista um consenso sobre quais medidas de conservação são mais apropriadas no que diz respeito à hibridação, em geral, eventos de origem natural são considerados partes importantes do processo de evolução e, como tal, devem ser protegidos. Por outro lado, hibridações originadas por influência antrópica são consideradas prejudiciais para as espécies parentais e devem ser manejadas (Allendorf et al. 2001; Stronen e Paquet 2013). No entanto, zonas híbridadas formadas naturalmente podem ter sua estrutura alterada devido a ações antrópicas (Garroway et al. 2010), dificultando a determinação de medidas de manejo. Assim, uma caracterização mais aprofundada da natureza da zona híbrida entre *L. guttulus* e *L. geoffroyi*, com a identificação de sua história e das principais forças promovendo sua formação e manutenção, além do conhecimento da real extensão da zona de hibridação é crucial porque estes aspectos podem levar a considerações relevantes no manejo e conservação das espécies parentais envolvidas.

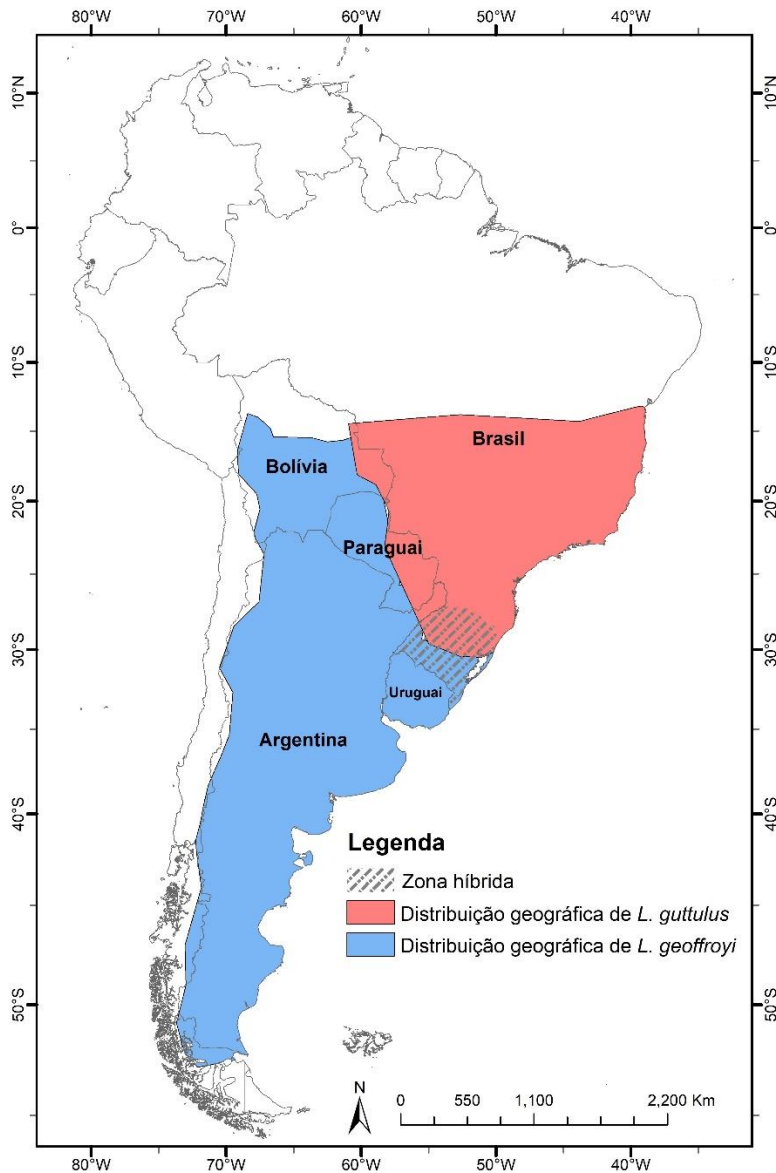


Figura 1 – Distribuição geográfica das espécies (Pereira et al. 2015; de Oliveira et al. 2016) e área de ocorrência da zona híbrida de acordo com Trigo et al. (2013b e 2014)

Objetivos e estrutura da tese

Os felídeos neotropicais enfrentam problemas sérios como redução, alteração e fragmentação do habitat, bem como caça e outras ameaças humanas (Oliveira et al. 2013). Ainda, a falta de conhecimento na biologia, ecologia, estruturação genética e história evolutiva das

espécies do presente estudo impõe desafios para a implementação de medidas efetivas para a conservação destas (Nowell e Jackson 1996). Apesar de constarem em várias listas de espécies ameaçadas, é difícil dizer ao certo quais são suas principais ameaças ou o seu verdadeiro *status* de conservação na natureza. Em razão disso, esta tese tem como objetivo principal investigar os requerimentos ecológicos quanto ao uso do habitat e dispersão de duas espécies de felídeos neotropicais, *Leopardus guttulus* e *L. geoffroyi*, analisar o impacto da perda e fragmentação do habitat sobre estas espécies, além de identificar os fatores ambientais envolvidos na formação e manutenção da zona híbrida, ampliando os conhecimentos da biologia das espécies e contribuindo para a elaboração de planos de manejo e conservação. Os objetivos específicos da tese foram: (1) identificar as variáveis ambientais que mais fortemente influenciam a seleção de habitat em *L. guttulus* e *L. geoffroyi*, (2) investigar os fatores ambientais e antrópicos responsáveis pela formação e manutenção da zona híbrida existente entre estas espécies e as consequências para a conservação, (3) analisar como a alteração antrópica da paisagem afeta a distribuição e o fluxo gênico das populações de *L. guttulus* e *L. geoffroyi* e (4) determinar áreas prioritárias para a conservação de *L. guttulus* em longo prazo, com a identificação das principais áreas núcleo e corredores que mantenham a conectividade da paisagem.

A tese foi organizada em cinco capítulos, com o primeiro apresentando uma introdução geral ao assunto e o último uma discussão geral sobre os resultados obtidos. Os Capítulos II, III e IV são constituídos de artigos científicos a serem submetidos para revistas científicas distintas. No Capítulo II foi avaliada a seleção de habitat em *L. guttulus* e *L. geoffroyi* e analisado o papel do ambiente na formação e manutenção da zona híbrida existente entre estes dois felídeos. Este capítulo apresenta mapas de adequabilidade ambiental para as espécies parentais e híbridos e estima a sobreposição de nicho entre eles com o objetivo de avaliar similaridades e diferenças entre os requerimentos ecológicos dos híbridos e as espécies parentais e possíveis implicações da zona híbrida na conservação destas espécies.

O Capítulo III apresenta uma comparação metodológica entre a eficiência de duas técnicas amplamente utilizadas, modelagem de adequabilidade ambiental e genética da paisagem, em estimar a resistência da paisagem ao fluxo gênico destas duas espécies de felídeos neotropicais. Neste capítulo foram verificadas as características da paisagem que favorecem ou restringem o

movimento destes dois felídeos, influenciando a conectividade, e avaliada a relação entre seleção de habitat e resistência ao movimento nestas espécies.

Por fim, o Capítulo IV apresenta uma modelagem de conectividade para *L. guttulus* com base em uma superfície de resistência genética gerada para a espécie no Capítulo III. As áreas mais importantes para a conservação da espécie foram identificadas e a viabilidade destas áreas foi simulada para o futuro. Ainda, foi demonstrado como a fragmentação da Mata Atlântica afetou a conectividade e o tamanho populacional da espécie.