



Consórcio de BioEducação

Universidade Lúrio, Universidade Zambeze, Instituto Superior Politécnico de Manica
Parque Nacional da Gorongosa e Universidade de Lisboa

Modelos de ocupação e co-ocorrência de dois viverrídeos africanos (civeta
africana- *Civettictis civetta* e geneta malhada-*Genetta maculata*) no Parque
Nacional da Gorongosa

Raimundo José Raimundo

Dissertação submetida em cumprimento dos
requisitos parciais para obtenção do grau de
Mestre em **Biologia de Conservação**

Supervisores: Prof. Doutor Marc E. Stalmans, Profa. Doutora Meredith Palmer

Chitengo, 2020



Consórcio de Bio-Educação

Universidade Lúrio, Universidade Zambeze, Instituto Superior Politécnico de Manica,
Parque Nacional da Gorongosa, Universidade de Lisboa

Programa de Mestrado em Biologia de Conservação

MODELOS DE OCUPAÇÃO E CO-OCORRÊNCIA DE DOIS VIVERRÍDEOS
AFRICANOS (CIVETA AFRICANA - *Civettictis civetta* E GENETA MALHADA - *Genetta
maculata*) NO PARQUE NACIONAL DA GORONGOSA

RAIMUNDO JOSÉ RAIMUNDO

Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado em Biologia de Conservação como
requisito para a obtenção do título de Mestre em Biologia da Conservação

Aprovada por

(supervisor)

(co-supervisora)

(co-supervisora)

_____ (Coordenador do Consórcio)

Parque Nacional da Gorongosa, 27 março 2020

Agradecimentos

Em primeiro, dou o meu eterno agradecimento a Deus, que me concede o dom da vida e que marca neste momento o fim desta etapa.

Dirijo ao Consórcio de Bio-Educação, pela oportunidade de realização do curso. Um especial agradecimento ao meu supervisor Marc Stalmans, pela cautelosa orientação, sabedoria e ensinamentos passados a mim. A minha co-supervisora Meredith Palmer, pela paciência dispensada, críticas e sugestões de minha dissertação concernentes aos modelos de ocupação.

A professora Tara Massad pela disponibilidade e cuidadoso acompanhamento em todas as fases de elaboração da dissertação, mostrando a sua vontade de servir para o desenvolvimento científico.

Aos docentes do programa Bio-Educação, pelos ensinamentos recebidos. O meu muito obrigado!

Aos financiadores do programa Bio-Educação: HHMI, FDI, pela bolsa de mestrado.

Ao pessoal da fiscalização do PNG sem os quais não teríamos segurança em campo.

Aos colegas de turma, Victor, Camilo, Golde, Márcio, António, Semo, Amemarlita, Adija, Lorena, Amina e Clotilde, pela amizade, momentos polémicos, companheirismo, excelentes discussões em sala e também momentos de descontração fora da sala.

Ao pessoal do laboratório E.O.Wilsson e estagiários pela ajuda e companhia no processo de colecta dos dados no campo.

A Sabina, minha companheira, amiga, meu amor, muito obrigado por passar essa etapa do meu lado, sempre me encorajando para que eu fosse adiante.

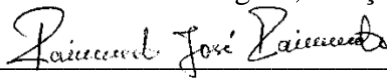
A minha família, pelo amor, carinho e apoio recebido, em especial aos meus pais que me ensinaram a caminhar sozinho, acreditar e seguir meus sonhos e aos meus irmãos que sempre estiveram ao meu lado em todos os momentos bons e ruins, à eles o meu KOXUKURO.

Serei eternamente grato a todos vocês que de alguma forma contribuíram para que este estudo fosse possível, Muito OBRIGADO!

Declaração

Eu, Raimundo José Raimundo, declaro por minha honra que o presente trabalho foi por mim realizado, e nunca foi apresentado em nenhuma outra instituição para obtenção de qualquer grau acadêmico. Foi devidamente citada, obras de outros autores e todo material usado neste trabalho que não é da minha autoria e listadas na lista de referências bibliográfica de acordo com as normas acadêmicas.

Parque Nacional da Gorongosa, Março de 2020

A handwritten signature in black ink, reading "Raimundo José Raimundo", written in a cursive style. The signature is positioned above a horizontal line.

(Raimundo José Raimundo)

Resumo

Compreender os factores que determinam os padrões de distribuição de espécies pouco conhecidas é um dos aspectos chaves da biologia da conservação. Os factores ambientais e sociais que determinam os padrões de uso de habitats de civetas africanas (*Civettictis civetta*) e genetas malhadas (*Genetta maculata*) foram investigados usando modelos de ocupação. Utilizou-se dados de armadilhas fotográficas para estimar a ocupação de ambas as espécies em resposta às características ambientais e à interacção interespecífica no Parque Nacional da Gorongosa. Os modelos de ocupação de uma espécie demonstraram que a civeta teve maior proporção de sítios ocupados que a geneta ($\Psi = 0.87 \pm 0.22$ e $\Psi = 0.77 \pm 0.24$, respectivamente). Verificou-se que características estruturais de habitats (densidade vegetal e distâncias aos charcos) foram relevantes na ocupação de ambas espécies que a disponibilidade de certos alimentos (abundância de fruteiras e roedores). O progresso da estação seca influenciou positivamente a probabilidade de detecção de ambas as espécies. As análises sugerem que sítios muito densos com árvores podem não fornecer condições ecológicas favoráveis, a presença de charcos parece ser favorável para ambas as espécies. O modelo de co-ocorrência indicou que as genetas evitam sítios ocupados por civetas como forma de evitar a competição por recursos. Os modelos de ocupação podem esclarecer preferências ambientais, bem como padrões de interacção entre espécies e assim aprimorar estratégias de conservação e manejo delas.

Palavras-chave: Armadilhas fotográficas, coexistência, ocupação, Selecção de habitat, Viverridae.

Abstract

Understanding factors that determine the distribution patterns of poorly known species is critical for conservation biology. Environmental and social factors that shape habitat-use patterns of African civets (*Civettictis civetta*) and spotted genets (*Genetta maculata*) were investigated using occupancy and co-occurrence modelling. We used camera trap data from Gorongosa National Park to estimate occupancy of both species in response to environmental characteristics and interspecific interaction. The estimated average occupancy (Ψ) of civet and genet was 0.87 ± 0.22 and 0.77 ± 0.24 , respectively, using single season occupation models. Structural characteristics of habitats (Variation in tree density and distance to pans) were relevant in the occupancy probability for both species than the availability of certain foods (abundance of fruit trees and rodents). The progress of the dry season positively influenced the detection probability of both species. The analyses suggest that very densely wooded sites may not provide favorable ecological conditions for either civets or genets. The presence of pans appears to provide favorable habitat for both species. The co-occurrence model indicated that the genets avoid sites occupied by civets. The present study contributes to conservation biology by showing the influence of various factors on the distribution of lesser known carnivores.

Keywords: Camera traps, coexistence, habitat selection, occupancy, Viverridae

Índice

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Agradecimentos..... | ii |
| Declaração..... | iv |
| Resumo..... | v |
| Abstract..... | vi |
| Lista de Acrónimos / Abreviaturas..... | ix |
| Lista de tabelas:..... | x |
| Lista de Figuras:..... | xi |
| 1. Marco teórico..... | 1 |
| 1.1. Contextualização..... | 1 |
| 1.1.1. Carnívoros..... | 2 |
| 1.1.2. Viverridae..... | 2 |
| 1.1.3. Factores determinantes de distribuição dos pequenos e meso carnívoros..... | 5 |
| 1.1.4. Modelos de ocupação..... | 6 |
| 1.1.5. Modelos de ocupação para duas espécies..... | 12 |
| 1.1.6. Co-variáveis ambientais..... | 15 |
| 1.1.7. Armadilhas fotográficas..... | 15 |
| 2. Modelos de ocupação e co-ocorrência de <i>C. civetta</i> e <i>G. maculata</i> | 18 |
| 2.1. Introdução..... | 18 |
| 2.2. Materiais e métodos..... | 23 |

| | | |
|----------|---------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.2.1. | Área de estudo | 23 |
| 2.2.2. | Espécies de estudo..... | 25 |
| 2.2.3. | Métodos de campo | 28 |
| 2.2.4. | Processo de amostragem | 28 |
| 2.2.5. | Processamento e análise de dados | 30 |
| 2.2.5.1. | Modelos de ocupação de uma espécie em única estação..... | 31 |
| 2.2.5.2. | Covariáveis ambientais nos modelos de ocupação | 31 |
| 2.2.5.3. | Análise de interacção interespecífica (co-ocorrência)..... | 33 |
| 2.3. | Resultados..... | 34 |
| 2.3.1. | Probabilidades de ocupação e detecção | 34 |
| 2.3.2. | Efeito das variáveis ambientais na ocupação e detecção de espécies | 34 |
| 2.3.3. | Padrões de co-ocorrência da civeta e geneta..... | 35 |
| 2.4. | Discussão..... | 36 |
| 2.4.1. | Probabilidades de ocupação e detecção | 37 |
| 2.4.2. | Efeito de covariáveis ambientais nos padrões de ocupação e detecção | 37 |
| 2.4.3. | Padrões de co-ocorrência da civeta e geneta..... | 40 |
| 3. | Conclusões e Recomendações | 43 |
| 4. | Referencias Bibliográficas | 56 |
| | Apêndices | 81 |

Lista de Acrónimos / Abreviaturas

| | |
|-----------|----------------------------------------------------------------------------------------|
| AIC | Critério de Informação de Akaike |
| AICc | Critério de Informação de Akaike corrigido |
| DAP | Diâmetro a Altura do Peito |
| DNA | Ácido DesoxirriboNucleico |
| EP | Erro Padrão |
| GAm | Modelos Aditivos Generalizados |
| GLm | Modelos Lineares Generalizados |
| GPS | Sistema de Posicionamento Global |
| IUCN | União Internacional para Conservação da Natureza |
| PNG | Parque Nacional da Gorongosa |
| SIF | Factor de Interação Espécies |
| φ | Ver “SIF” |
| β | Beta |
| Δ | Delta |
| Psi | Probabilidade da espécie estar presente em um sítio ou proporção de sítios ocupados |
| ψ | Ver “Psi” |
| p | Probabilidade de detecção da espécie |
| w_i | Peso Akaike |
| R | Um pacote de computação estatístico gratuito |

Lista de tabelas:

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 1. Descrições dos parâmetros utilizados no modelo de ocupação condicional de duas espécies..... | 45 |
| Tabela 2. Estimativas e respectivos erros padrões dos parâmetros de ocupação e detecção de duas espécies da família Viverridae (civeta e geneta) em todo o parque. A probabilidade de detecção e ocupação ambas foram estimadas sem inclusão de covariáveis..... | 46 |
| Tabela 3. Modelos de ocupação para uma espécie aplicados a civeta. A probabilidade de detecção foi estimada a partir do tempo de amostragem, enquanto a probabilidade de ocupação considerou a abundância de roedores, a abundância de plantas frutíferas e a proximidade aos charcos..... | 47 |
| Tabela 4. Modelos de ocupação para uma espécie aplicados a geneta na estação seca. A probabilidade de detecção foi estimada a partir do tempo de amostragem _(tempo) , enquanto a probabilidade de ocupação considerou, a abundância de roedores _(N_{roed}) , abundância de plantas frutíferas _(N_{pfrut}) , proximidade aos charcos _(charcos) e o tipo de habitat _(habitat) | 48 |
| Tabela 5. Soma dos pesos dos AICc dos modelos ($\sum w_i$) contendo a covariável específica nos parâmetros de detecção e ocupação | 49 |
| Tabela 6. Estimativa do valor de Beta (β) e respectivos erros padrões dos parâmetros mais relevantes na modelagem de ocupação e detecção de duas espécies da família Viverridae (civeta e geneta) na estação seca. Os valores de β são eferentes aos melhores modelos nos quais aparecem as covariáveis..... | 50 |
| Tabela 7. Modelo de ocupação condicional usado para avaliar o efeito de interacção interespecífica na probabilidade de ocupação e detecção de civeta (dominante = A) e geneta (subordinada = B) na estação seca | 51 |

Lista de Figuras:

Figura 1. Enquadramento geográfico da área de estudo 52

Figura 2.Localização e distribuição das parcelas visitadas para a colecta de dados no Parque Nacional da Gorongosa. 53

Figura 3. Efeito do tempo na probabilidade de detecção. Estimativas feitas a partir do modelo de ocupação para uma espécie. As linhas cinzentas representam intervalos de confiança 95%. 54

Figura 4 Efeito das covariáveis sobre a probabilidade de ocupação de civeta e geneta em relação a densidade de árvores, distâncias a charcos, abundância de fruteiras e roedores. O . 55

1. Marco teórico

1.1. Contextualização

Actualmente a biodiversidade está sendo ameaçada globalmente pela perda de habitat e pelas mudanças climáticas (Thomas et al., 2004; Pimm, 2008; Wilson & Primack, 2019). Estas ameaças podem conduzir a alterações nos padrões de ocupação e distribuição espacial das espécies, impondo desafios para o aumento do conhecimento sobre as espécies, os seus nichos ecológicos e os padrões de distribuição actuais (Whittaker et al., 2005). Entender as espécies e a relação com o seu ambiente biótico e abiótico torna-se crucial para poder alertar os tomadores de decisão sobre possíveis riscos futuros, e pode apoiar o desenvolvimento de estratégias proactivas para reduzir os impactos das mudanças climáticas e a pressão antropogénica sobre a biodiversidade (Pereira et al. 2010; Parmesan et al., 2011).

Entre as prioridades em biologia da conservação está a protecção de múltiplas espécies ameaçadas e a avaliação da biodiversidade das comunidades (Wilson & Primack 2019). Com as mudanças climáticas e o aumento da população humana no planeta em um ritmo acelerado (Meehl et al. 2007; Loarie et al. 2009; Auer & Martin 2013), os ecologistas bem como os gestores das áreas de conservação enfrentam a tarefa desafiadora de entender as respostas das espécies aos ambientes instáveis e suas consequências demográficas. As espécies dentro de uma comunidade podem diferir amplamente na maneira como respondem às várias ameaças (por exemplo, mudanças na ocupação ou fenologia), na taxa em que respondem, e em quais aspectos ambientais são mais sensíveis (Visser & Holleman, 2001; Voigt et al., 2003; Le Roux & McGeoch, 2008).

1.1.1. Carnívoros

Muitos ecossistemas contêm carnívoros, e comparando os padrões de ocupação com os de outros mamíferos, as espécies de carnívoros tendem a ter distribuições muito maiores (Hunt 1996). Eles podem viver em praticamente todos os habitats do planeta, desde pequenas pradarias e savanas a florestas dispersas, florestas tropicais densas, águas oceânicas, até na calota de gelo do ártico (Nowak 2005). Essa extensão geográfica é resultado de uma combinação de factores, incluindo preferências de habitat, história evolutiva, capacidade de colonização e sensibilidade às mudanças ambientais causadas pelo homem (Nowak 2005, Roemer et al. 2009) .

Muitos estudos têm mostrado que África fornece habitats muito adequados para a maioria dos pequenos e meso carnívoros terrestres e arbóreos, tais como as espécies pertencentes às famílias Mustelidae, Herpestidae, Mephitidae e Viverridae. Poucos deles podem tolerar as alterações antropogénicas e mudanças climáticas, e outros não persistindo com as alterações do habitat (Jennings et al. 2013).

1.1.2. Viverridae

A família Viverridae é constituída por 35 espécies de mamíferos de pequeno a médio porte a nível mundial (Nowak 1999), variando de 0,6 a 20 kg de peso corporal, geralmente omnívoros que habitam florestas tropicais da África e na Ásia. Uma espécie do género *Genetta* também ocorre no sul da Europa (*Genetta genetta*) (Veron 2010). Os Viverridae exibem adaptações com base no nicho que ocupam; no geral, indivíduos pertencentes a esta família apresentam um corpo fino e alongado, adaptados para perseguir presas em buracos ou outros refúgios (Mallick 1972; Nowak 2005). Essa estratégia morfológica geralmente inclui

pernas curtas, um torso longo e flexível, orelhas e olhos pequenos e uma cauda longa e espessa.

As relações filogenéticas dentro da família Viverridae são controversas e várias hipóteses têm sido propostas, algumas sugerindo que os manguços (Herpestidae) eram considerados parte dessa família, mas actualmente Viverridae é constituída apenas por civetas, genetas, oyans e palmitos (Veron 2010). *Genetta* é o género com maior número de espécies, e as mesmas compartilham características morfológicas, como padrões de pelagem e fisiologia geral. Devido a esses traços comuns, a sistemática e a filogenia dessas espécies ainda estão sendo discutidas, resultando em incerteza sobre a exacta distribuição e identificação dos membros desse gênero (Gaubert et al. 2004; Guisan & Thuiller 2005). Isso resultou em confusão quanto à presença de diferentes espécies de *Genetta* no sul da África. A *Genetta genetta* é bastante conhecida e está amplamente dispersa na África (Carvalho et al. 2016), no entanto, no sul da África ocorre quase exclusivamente na África do Sul (IUCN 2015). *Genetta maculata* é comum na África Subsaariana (Roux et al. 2016), no entanto, na África Austral, ocorre apenas em Moçambique, Suazilândia e poucas áreas no norte da África do Sul (IUCN 2016). *Genetta tigrina* é considerada endémica na região do cabo da África do Sul (IUCN 2015; Roberts et al. 2016).

O género *Civettictis* possui única espécie, a civeta africana (*Civettictis civetta*) (Ray 1995), e é o maior representante dos Viverridae africanos dada a sua vasta distribuição (Kingdon 1997). Morfologicamente, assemelha-se a genetas e linsangs (Kingdon 1977). Antigamente, a *C. civetta* era considerada congénica com civetas asiáticas do género *Viverra* pertencentes a subfamília Viverrinae. Viverrinae compreendeu seis espécies afro-asiáticas (chamadas civetas) em três géneros, e a posse das glândulas perineais são os caracteres derivados da

subfamília (Goswami & Friscia 2010). A *C. civetta* foi incluída pela primeira vez em *Civettictis* por Pocock (1915) e mantido nesse género por vários autores, incluindo Ray (1995, 2013), Kingdon (1997) e Wozencraft (2005).

A presença destes carnívoros é um indicador de diversidade biológica rica (Mallick 2006). Estes animais desempenham papéis muito importantes nos ecossistemas de florestas tropicais como predadores, presas e, sendo altamente frugívoros, dispersores de sementes, particularmente sementes de grande porte (Mallick 2006). Embora algumas espécies da família Viverridae, como a civeta africana e geneta malhada sejam classificadas como "menos preocupantes" pela IUCN (Hoffmann et al. 2004; Djagoun & Gaubert 2009), são ameaçadas pela caça furtiva e medicina tradicional na África Austral, perda de habitat e fragmentação das florestas (Luseba & Merwe 2006; Delibes & Gaubert 2013). A gestão e conservação destas espécies é largamente dependente da gestão e manutenção de habitats naturais para melhorar a reprodução e sobrevivência (Mallick 2006), e as áreas protegidas têm sido locais apropriados para a manutenção dessas populações selvagens (Melese et al. 2014).

Trabalhos anteriores concentrados em dieta e distribuição dos viverrídeos africanos demonstraram que os indivíduos desta família são maioritariamente omnívoros, pois se alimentam de uma variedade de diferentes presas, materiais vegetais e frutas (Mallick, 1972; Admasu et al. 2004; Widdows et al. 2016). Apesar destes serem em geral omnívoros, os seus padrões alimentares sugerem que as espécies do género *Genetta* são predominantemente carnívoros, alimentando-se de roedores (Rosalino & Santos-Reis 2002; Roberts et al. 2007; Widdows et al. 2016) e que *Civettictis* e *Paradoxurus* se alimentam principalmente de frutas (Amiard et al. 2014; Mully & Balakrishnan 2015; Swanepoel et al. 2016). É difícil determinar com precisão a dieta dos omnívoros generalistas, uma vez que consomem muitas espécies

diferentes de mais de um nível trófico e podem mudar de dieta, dependendo dos itens alimentares disponíveis em um determinado momento no tempo e no espaço (Eubanks & Denno, 1999). Associados às variações na dieta dos viverrídeos, os seus padrões de ocupação e distribuição podem mudar numa escala temporal e espacial com a disponibilidade dos recursos.

1.1.3. Factores determinantes de distribuição dos pequenos e meso carnívoros

Os factores determinantes associados aos padrões de distribuição das espécies estão entre os aspectos mais importantes na ecologia, uma vez que a distribuição reflecte processos ecológicos fundamentais (Gehring & Swihart 2003; Siviero 2012). Em geral, a disponibilidade e distribuição de alimentos, competição e outros requisitos ecológicos, como abrigo e factores ambientais (cobertura vegetal, água, declive, altitude) têm o potencial de determinar a distribuição de pequenos carnívoros e outros animais selvagens em habitats naturais (Brown 1984; Hoffmann & Blows 1994; Pimm & Raven 2000; Msuha et al. 2012; Schipper et al. 2013; Melese et al. 2014). Em um estudo realizado por Ramesh & Downs (2014), as áreas arbustivas tiveram uma associação positiva com a probabilidade de detecção de geneta, pois esse tipo de habitat oferece abrigo e risco de predação reduzido para os pequenos carnívoros.

Por outro lado, a presença de grandes carnívoros também pode influenciar a distribuição espacial de pequenos carnívoros (Estes 2012). A teoria de libertação de meso e pequenos carnívoros sugere que, quando predadores dominantes reduzem as suas populações ou ocorrem em baixas densidades numa área, espécies subordinadas (meso e pequenos carnívoros), ficam aliviadas de pressões competitivas ou predatórias, podendo ocupar vários habitats favoráveis para as espécies em maior abundância (Ritchie & Johnson 2009; Darnell

et al. 2014). O projecto de restauro ecológico do Parque Nacional da Gorongosa está registando aumentos de populações de grandes carnívoros (Bouley et al. 2018), e este fenómeno pode contribuir para as mudanças dos padrões de ocupação e de uso de habitat pelos viverrídeos que nele ocorre.

As áreas de distribuição de viverrídeos permanecem especulativas para a maioria das sub-regiões tropicais devido à escassez de dados disponíveis (Skinner & Smithers 1990; Kingdon, 1997; Skinner & Chimimba, 2005). Muitas espécies tendem a ser difíceis de estudar devido ao tamanho pequeno e hábitos crepusculares ou nocturnos (Ramesh & Downs 2014). Os esforços de conservação de espécies são bloqueados pela disponibilidade de dados suficientes de distribuição espacial das espécie alvo, e os estudos associados aos padrões de ocupação e distribuição das espécies estão entre os aspectos mais importantes em biologia de conservação (Gehring & Swihart, 2003; Hon et al., 2016; Wilson & Primack, 2019; Cheyne et al., 2016).

Os viverrídeos africanos são amplamente distribuídos, mas pouco estudados entre os pequenos carnívoros africanos (Schreiber et al. 1989; Schipper et al. 2013). Os poucos estudos realizados sobre viverrídeos em Moçambique focaram apenas na dieta e microbioma intestinal de civeta africana e geneta (Storm & Langkjaer 2018) no Parque Nacional da Gorongosa, e na variação das respostas das espécies a factores antropogénicos no uso do espaço de diferentes espécies e tamanhos corporais, incluindo espécies da família Viverridae (civeta africana e geneta malhada), na região da Gorongosa, fora do Parque Nacional da Gorongosa (Easter et al. 2019). Portanto, ainda há informações escassas sobre vários outros aspectos ecológicos dos viverrídeos, que incluem os padrões de ocupação e selecção de habitat em áreas de conservação.

1.1.4. Modelos de ocupação

Os modelos de ocupação estimam a proporção de locais nos quais uma espécie ocorre, enquanto estimam simultaneamente a probabilidade de detecção, através de pesquisas repetidas de cada local (MacKenzie et al. 2002; Bailey et al. 2014). Estes tipos de pesquisas envolvem simplesmente visitar unidades amostrais que podem ser lagoas ou remanescentes de habitat ou definidos arbitrariamente como blocos de 5 ha dentro de uma floresta, por exemplo, se estiver estudando um mamífero terrestre dentro de um parque nacional, as unidades podem ser definidas de acordo com o tamanho médio de área vital do animal (MacKenzie 2012). Para cada unidade são procurados indivíduos da espécie-alvo ou evidências de sua presença (exemplo, pegadas, pelos, fezes ou captura por armadilhas) no local durante um tempo determinado (Donovan & Hines 2007; Long et al. 2011). Este tipo de amostragem é chamado de pesquisa de “presença/ausência.”

Estes modelos examinam os padrões espaciais de ocorrência das espécies, fornecendo estimativas não enviesadas de ocupação por detecção imperfeita ou observações de "falsas ausências" (MacKenzie et al. 2002, 2004). Detecção imperfeita é a falha de detectar a espécie estando presente no local. Erros na detecção de espécies podem ocorrer por diversos motivos como, falha nos métodos de amostragem, identificação errada da espécie, dificuldades nas condições de detecção (por exemplo, condições adversas do clima ou vegetação densa), ou factores estocásticos (por exemplo, ausência temporária de indivíduos das espécies em suas áreas de vida, aspectos comportamentais da espécie como sociabilidade ou condição reprodutiva; Wintle et al. 2005). Não levar em conta que a probabilidade de detecção é imperfeita gera um viés nas análises e resulta em uma subestimativa da probabilidade de ocupação das espécies (MacKenzie & Bailey 2004; Kajin & Grelle 2012). Estudos demonstram também que a falsa ausência das espécies pode ter um impacto negativo em

análises espécie-habitat (Tyre et al. 2003; Gu & Swihart 2004), e estudos de monitoramento (MacKenzie et al. 2003; Rhodes et al. 2005).

O problema de estimar a probabilidade de ocorrência, a proporção da área ocupada ou a 'ocupação do local' de uma espécie sujeita a detecção imperfeita é um problema com relevância em modelos de ocupação de espécies (MacKenzie et al. 2002; Nichols & Karanth 2002). Daí que, MacKenzie e colaboradores (2002) propõem um método baseado na verossimilhança máxima que permite estimar a probabilidade de ocupação quando a probabilidade de detecção da espécie é menor que 1,00. Este método permite a inclusão de covariáveis aos modelos, o que possibilita modelar a probabilidade de ocupação (Ψ) e detecção (p) das espécies em função do tempo ou de variáveis do ambiente, como características do micro-habitat, factores climáticos e interações entre espécies, através de selecções de modelos. Com a inclusão de covariáveis, os modelos de ocupação fornecem uma estrutura estatística robusta para testar hipóteses científicas. Por exemplo, pode-se testar diferenças nas taxas de ocupação entre os locais de estudo contrastantes no tipo de habitat, nível de caça, distância dos principais recursos, condições climáticas e características da vegetação (Rovero et al. 2014).

Na maioria dos trabalhos feitos usando modelos de ocupação, as contagens de unidades ocupadas por uma espécie são usadas para calcular a proporção dessas unidades ocupadas entre todas as unidades visitadas, bem como para estimar a probabilidade de ocupação de áreas não visitadas com base nas características ambientais dessas áreas (Baldwin & Bender, 2008; MacKenzie, 2012; Gerber et al., 2012). Há uma distinção importante entre a “proporção da área ocupada” e a “probabilidade de ocupação”. A probabilidade de ocupação pode ser considerada como uma expectativa *a priori* de que uma determinada unidade será ocupada

pela espécie, conforme determinado por algum processo subjacente, enquanto a proporção está relacionada à realização desse processo (MacKenzie & Royle 2005). Uma explicação alternativa é que a probabilidade se relaciona com o resultado médio se repetirmos a amostragem várias vezes, enquanto a proporção se refere a um único resultado de uma amostragem.

Ao aplicar este método, o pesquisador assume que: a) Os locais estão ocupados pelas espécies de interesse durante o período da pesquisa, sem novos locais sendo ocupados após o levantamento, e nenhum local abandonado antes da interrupção do levantamento (ou seja, os locais são "fechados" para mudanças de ocupação assumindo que nenhum animal novo nasceu ou imigrou, morreu ou emigrou no período de amostragem); b) Em cada ocasião de amostragem, os pesquisadores podem usar métodos de amostragem projectados para detectar as espécies de interesse; c) As espécies nunca são falsamente detectadas em um local quando ausentes, e uma espécie pode ou não ser detectada em um local quando presente; d) A detecção das espécies em um sítio não depende da detecção de espécies em outros sítios (MacKenzie et al. 2002). Os dados resultantes para cada sítio podem ser registados como um vector de 1 e 0, denotando detecção e não detecção, respectivamente, para as ocasiões em que o sítio foi amostrado. O conjunto de tais históricos de detecção é usado para estimar a proporção de locais ocupados pelas espécies.

Nos modelos de ocupação a probabilidade de ocupação é construída usando uma série de argumentos probabilísticos semelhantes aos usados na modelação de captura-marca-recaptura (Lebreton et al. 1992). Para locais onde a espécie foi detectada em pelo menos uma ocasião de amostragem, a espécie deve estar presente. Por exemplo, a probabilidade de um sítio com histórico 01010 seria:

Equação (1)

$$\psi_i(1 - p_{i1})p_{i2}(1 - p_{i3})p_{i4}(1 - p_{i5})$$

No entanto, a não detecção das espécies não implica ausência: a espécie estava presente no local e não foi detectada, ou a espécie não estava presente. Para um sítio com histórico de detecção 00000, a probabilidade de ocupação é:

Equação (2)

$$\psi_k \prod_{t=1}^5 (1 - p_{kt}) + (1 - \psi_k)$$

Nesse estágio, as probabilidades de presença e detecção foram definidas como específicas do local. Na prática, esse modelo não pode ser adequado aos dados porque a probabilidade contém muitos parâmetros: a probabilidade do modelo é super parametrizada (MacKenzie et al. 2002). No entanto, o modelo é apresentado nesses termos gerais porque, em alguns casos, as probabilidades podem ser modeladas em função de covariáveis específicas. Quando são encontradas probabilidades de presença e detecção estáveis nos locais de estudo, a similaridade do modelo combinado pode ser escrita como:

Equação (3)

$$L(\psi, \mathbf{p}) = \left[\psi^n \prod_{t=1}^T p_t^{n_t} (1 - p_t)^{n - n_t} \right] \times \left[\psi \prod_{t=1}^T (1 - p_t) + (1 - \psi) \right]^{N-n}$$

Desta forma, as probabilidades de detecção podem ser específicas no tempo ou formas reduzidas do modelo podem ser investigadas pela restrição de p como constante ao longo do tempo ou em função de covariáveis ambientais (MacKenzie et al. 2002).

Diante disso, pode se esperar que ψ seja uma função das características do local, como tipo de habitat. Da mesma forma, p também pode variar com certas variáveis mensuráveis, como condições climáticas. Esta informação sobre a covariável (\mathbf{X}) pode ser facilmente introduzida no modelo usando um modelo logístico para ψ e/ou p (denota parâmetro de interesse como ψ e Θ vector de parâmetros do modelo como \mathbf{B}):

Equação (4)

$$\theta = \frac{\exp(\mathbf{XB})}{1 + \exp(\mathbf{XB})}.$$

Porque ψ não muda ao longo do tempo durante a amostragem (a população está fechada), as covariáveis apropriadas seriam constantes no tempo e específicas do local, enquanto as covariáveis para probabilidades de detecção podem variar no tempo e específicas do local (como temperatura do ar ou da água).

Em algumas circunstâncias, pode não ser possível pesquisar todos os locais em todas as ocasiões de amostragem. Os locais podem não ser pesquisados por vários motivos, como dificuldades logísticas em obter pessoal de campo em todos os locais, etc. Essas inconsistências de amostragem podem ser facilmente acomodadas usando a semelhança do modelo proposto. Por exemplo, considerando um histórico 10-11, onde nenhuma amostragem ocorreu no momento 3 “-“. A probabilidade desse local seria:

$$\psi p_1(1 - p_2)p_4p_5$$

Os símbolos nas equações 1, 2, 3 e 5 são anotados como: ψ_i é a probabilidade da espécie estar presente no sítio i ; p_{it} é a probabilidade que uma espécie seja detectada no local i no momento t , dada presença (equação 1 e 5); k , número específico de sítios (equação 2); N , número total de sítios amostrados; T , número de ocasiões distintas ou repetições de amostragem; n_t , número de locais onde a espécie foi detectada no tempo t ; n , número total de sítios em que a espécie foi detectada pelo menos uma vez (equação 3) (MacKenzie et al. 2002).

1.1.5. Modelos de ocupação para duas espécies

Uma das questões chaves na ecologia é estimar a competição interespecífica, porque ela desempenha um papel importante na estruturação das comunidades (Rosenzweig 1995). Por exemplo, espécies maiores podem excluir espécies menores de territórios ou recursos alimentares de alto valor por competição por interferência (Persson 1985, Pimm et al. 1985, Robinson e Terborgh 1995, St-Pierre et al. 2006), e espera-se que essas interações sejam mais forte em condições de limitação de recursos (Wiens 1989). Recentemente têm sido publicados alguns artigos que utilizam dados de presença/ausência para avaliar a potencial exclusão competitiva entre duas espécies (Richmond et al. 2010; Bailey et al. 2009).

Os modelos de ocupação para duas espécies fornecem um método robusto para testar evidências de exclusão competitiva entre as espécies. Estes modelos também se aplicam tendo em consideração as falsas ausências e a influência de covariáveis na ocupação e detectabilidade das espécies. Os modelos de ocupação para duas espécies que incorporam a

possibilidade de detecções imperfeitas desenvolvidos por MacKenzie et al. (2006) permitiu comparar a co-ocorrência de duas espécies em situações de independência com situações de influência de uma sobre a outra. Ou seja, se é expectável que a probabilidade de presença de uma espécie seja influenciada pela presença da outra. Este tipo de modelação introduziu um conceito denominado factor de interacção de espécies (SIF), que é um coeficiente que mede essa probabilidade. Para além destes modelos fornecerem estimativas precisas de co-ocorrência, podem também ser utilizados para avaliar como é que a presença ou detecção de uma espécie pode afectar a detectabilidade de outra.

Uma nova parametrização para estes modelos foi desenvolvida por Richmond et al. (2010), à qual chamaram modelos condicionais, que suportam a inclusão de covariáveis nos parâmetros. Segundo essa parametrização, uma espécie é considerada dominante e outra subordinada e a ocupação e detecção das espécies subordinadas estão condicionadas à presença ou ausência das espécies dominantes. Também se assume que as probabilidades de ocupação não são independentes por causa da competição interespecífica e, portanto, a espécie dominante superaria a subordinada na selecção de habitat e alimento (Steen et al. 2014), (Tabela 1).

Neste modelo a probabilidade de ocupação ψ (Psi) da espécie A não se encontra condicionada pela probabilidade de ocupação da espécie B (Tabela 1). No entanto, a probabilidade de ocupação de B está condicionada à presença ou ausência da espécie A. Segundo o Richmond et al. (2010), a probabilidade incondicional de B poderá ser calculada usando-se os parâmetros do novo modelo através da equação 6:

Equação (6)

$$\psi_B = \psi_A \psi_{BA} + (1 - \psi_A) \psi_{Ba}$$

A probabilidade de duas espécies estarem presentes num sítio ψ_{AB} não é estimada directamente, mas poderá ser calculada usando os parâmetros do novo modelo através da equação:

Equação (7)

$$\psi_{AB} = \psi_A \psi_{BA}$$

O parâmetro SIF (ϕ) não é calculado directamente, mas sim como parâmetro derivado com a equação:

Equação (8)

$$\phi = \frac{\psi_A \psi_{BA}}{\psi_A (\psi_A \psi_{BA} + (1 - \psi_A) \psi_{Ba})}$$

Se as duas espécies ocorrem independentemente SIF será igual a 1. Um SIF inferior a 1 indica que a espécie B tem uma probabilidade menor de ocorrer simultaneamente com a espécie A, enquanto que valores superiores a 1 indicam que a espécie B tenderá a agregar-se com a espécie A. Com base nisto podem surgir três questões biológicas (MacKenzie et al. 2006; Richmond et al. 2010):

- a) A probabilidade de ocupação da espécie subordinada depende da presença da espécie dominante? Esta questão pode ter grande importância porque será a questão base num estudo de exclusão competitiva ou facilitação entre as espécies.
- b) A probabilidade de detecção da espécie subordinada depende da presença da espécie dominante? Esta segunda questão pode ser bastante relevante em casos onde a presença de uma espécie pode afectar a outra em termos comportamentais, baixando a sua probabilidade de detecção.
- c) A probabilidade de detecção da espécie subordinada depende da detecção da espécie dominante quando ambas estão presentes? Esta questão é relevante em

casos onde a probabilidade de detecção da espécie dominante pode ser afectada pela probabilidade de detecção da espécie subordinada, considerando que ambas estão presentes.

1.1.6. Co-variáveis ambientais

Co-variáveis são atributos abióticos ou bióticos medidos nos sítios de estudo, que geralmente não são controladas durante a colecta de dados, mas que potencialmente explicam a variabilidade na detecção e ocupação (Niedballa et al. 2015). Naturalmente, a probabilidade de uma espécie ocupar em um local pode ser afectada pelas características do local. Por exemplo, algumas espécies podem preferir tipos de habitat específicos ou, por exemplo, ter uma taxa de ocupação mais alta em locais próximos a fontes de água permanentes (Verner et al. 1986; Scott et al. 2002). Da mesma forma, a probabilidade de detecção de espécies no local também pode ser afectada por covariáveis específicas do local (por exemplo, cobertura vegetal) bem como pelas condições no momento da pesquisa, como temperatura do ar, cobertura de nuvens ou tempo decorrido desde um evento de chuva. A adição de covariáveis pode melhorar significativamente a precisão do modelo e pode afectar significativamente os resultados das análises finais (MacKenzie et al. 2002, 2006; Richmond et al. 2010). Incluir uma covariável no modelo pode reduzir o erro no modelo e aumentar o poder dos testes de factores (MacKenzie et al. 2002; Niedballa et al. 2015).

1.1.7. Armadilhas fotográficas

Durante as pesquisas de presença/ausência, uma variedade de métodos apropriados pode ser usada para detectar as espécies dependendo do sistema em questão. Tais métodos podem incluir observações visuais de animais, capturas de animais em armadilhas ou redes de neblina, observações de pegadas e sinais de animais, detecção de vocalizações de animais ou DNA ambiental e até detecções baseadas em métodos remotos como armadilhas fotográficas

e dispositivos de gravação (Josse et al. 1998; Fouquet et al. 2010; Steenweg et al. 2016; Altaf 2017; Wong et al. 2017; Palmer et al. 2018; Sadegh et al. 2018). A captura por armadilhas fotográficas é uma ferramenta útil e amplamente usada para estudar a vida selvagem (Scotson et al. 2017; Wearn & Glover-kapfer 2017; Palmer et al. 2018; Sadegh et al. 2018). Uma armadilha fotográfica é um dispositivo que funciona em combinação com a detecção de movimentos dentro da área de detecção e variação de temperatura. O sensor infravermelho passivo reconhece movimento / calor pela radiação infravermelha emitida ou reflectida por objectos que acabarão causando um disparo automático. Geralmente este método é considerado não invasivo, podendo colectar informação na ausência do pesquisador sem perturbar a natureza, pode colectar informações sobre uma variedade de espécies simultaneamente e continuamente, em grandes áreas de pesquisa e por vários meses de cada vez (Ancrenaz et al. 2012).

Outra vantagem óbvia das armadilhas fotográficas em comparação com outras técnicas de pesquisa são as oportunidades potenciais de economia de custos a longo prazo (Meek 2010). Alguns estudos mostram que excluindo o custo da compra de câmeras, a captura de câmeras era nove vezes mais barata que a captura padrão (Rovero & Marshall 2009). Devido a essas e outras razões, a armadilha fotográfica é um método de pesquisa cada vez mais popular, e tornou-se amplamente utilizado em combinação com abordagens analíticas para modelação de ocupação (O'Connell et al. 2011; Burton et al. 2011). Embora inicialmente desenvolvido para um conjunto específico de condições de amostragem (ou seja, amostras repetidas de locais sem mudanças de ocupação; MacKenzie et al. 2002, Nichols et al., 2008), os modelos de ocupação estão sendo aplicados a uma ampla variedade de projectos de amostragem para fazer inferências sobre distribuição populacional, uso de habitat, e abundância relativa

(Wildlife et al., 2005; Baldwin & Bender, 2008; Nouhuys, 2016; Djagoun & Gaubert, 2009; Easter et al., 2019).

Neste estudo, aplicou-se uma estrutura de modelação de ocupação para estimar a ocupação e as probabilidades de detecção de dois viverrídeos africanos potencialmente concorrentes (*Civettictis civetta* e *Genetta maculata*), e produzir informação sobre os factores que podem alterar a sua distribuição. Para tal, utilizou-se dados de armadilhas fotográficas para determinar os padrões de ocupação em função das variáveis associadas ao habitat que podem influenciar a probabilidade de ocorrência e entender a interacção entre elas. Neste contexto, o objectivo desta dissertação é de analisar os modelos de ocupação e co-ocorrência para determinar os factores que afectam a probabilidade de detecção e ocupação de *C. civetta* e *G. maculata* no Parque Nacional da Gorongosa com vista a fornecer dados ecológicos básicos para o manejo e conservação das populações.

2. Modelos de ocupação e co-ocorrência de *C. civetta* e *G. maculata*

2.1. Introdução

Compreender os factores que determinam os padrões de distribuição de espécies pouco conhecidas é um dos aspectos chaves da biologia da conservação. Estimativas de ocupação de áreas por uma ou mais espécies vêm sendo cada vez mais usadas em estudos que envolvem mamíferos carnívoros como ferramenta na modelação da dinâmica dessas espécies, guiando também estratégias de monitoramento e acções de manejo nos seus habitats naturais (MacKenzie et al. 2005; Nichols et al. 2008; Guillera-arroita 2012;). A maioria dos estudos sobre carnívoros concentraram-se em espécies de grande porte; os pequenos carnívoros são difíceis de estudar em habitats naturais (Bischof et al. 2014), devido aos seus hábitos nocturnos, ilusórios e ocorrendo em baixas densidades (Heilbrun et al. 2006), deixando lacunas significativas no estado de conhecimento entre os pequenos e meso carnívoros. A maioria dessas espécies de carnívoros são generalistas, podendo ter uma vasta distribuição e com isso as torna diversas ecologicamente, e as mudanças na estrutura da comunidade e nas

taxas de crescimento populacional podem impactar a dinâmica do ecossistema (Schipper et al. 2013).

A teoria da amplitude do habitat sugere que espécies generalistas têm mais habitats potenciais disponíveis para ocupar devido à sua capacidade de explorar diversos recursos (Futuyma & Moreno 1988). Consequentemente, eles são tipicamente mais difundidos e comuns que animais especialistas, e as mudanças de habitat geralmente têm menor impacto sobre eles, tornando-os mais comuns e com menor preocupação para a conservação (Julliard et al. 2003; Clavel et al. 2010). Contudo, à medida que os habitats naturais continuarem sendo degradados a disponibilidade de habitats vai reduzindo substancialmente (Debinski & Holt 2000; Thomas et al. 2004; Pimm 2008; Wilson & Primack 2019) e, conseqüentemente, a proporção de áreas ocupadas por certas espécies em um dado habitat específico pode ser alterada (Pereira et al. 2012), obrigando elas a competirem por limitação de recursos num ambiente onde elas coexistem.

Interações diretas e indiretas entre espécies coexistentes têm guiado estudos que investigam quais delas são capazes de persistir na presença de outras e quais não são. As que persistem podem ser consideradas coexistentes (MacArthur 1972; Chesson 2000). Com o tempo, trabalhos como o de Hutchinson (1959) e Chesson (1991) ganharam força e concluíram que espécies precisam ser, em algum aspecto, diferentes para que possam coexistir. Segundo (Siepielski 2010) espécies coexistem porque apresentam vantagens demográficas quando são raras e desvantagens quando são comuns. Essas vantagens demográficas possibilitam sua persistência enquanto as desvantagens demográficas impedem que elas excluam outras espécies (Siepielski & McPeck 2010).

Em vez da coexistência, existe também a possibilidade de co-ocorrência de espécies. Duas espécies co-ocorrem quando duas ou mais espécies são encontradas juntas, mas não coexistem (Leibold & McPeck 2006). A diferença entre as terminologias implica que algumas dessas espécies co-ocorrentes podem estar em um processo lento de extinção estocástica, sendo excluída competitivamente ou mantida no local por movimentos migratórios de uma população fonte.

Quando duas ou mais espécies ecologicamente similares ocupam um mesmo ambiente, há grande probabilidade de elas competirem por algum recurso. A competição interespecífica é um dos grandes fatores responsáveis pela estruturação de comunidades ecológicas (Rosenzweig 1995). Estudos realizados nos trópicos sugerem que ela está presente na maioria dos ecossistemas (Connell 1983; Schoener 1983). Segundo Walter (1988), a competição entre espécies pode levar à extinção do competidor mais fraco ou forçá-lo a selecionar diferentes formas de explorar os recursos existentes e possibilitar a coexistência. Espécies da mesma guilda estão sujeitas à exclusão, evasão e até extinção por causa de interações competitivas, principalmente espécies que compartilham nichos ecológicos similares (Arlettaz 1999).

A alteração das proporções de áreas ocupadas por certas espécies pode obrigar a co-ocorrência entre essas espécies, levando-as a competição entre elas. De acordo com Caro & Stoner (2003), os competidores podem evitar um do outro das seguintes formas: (1) podem evitar-se se entrarem em contacto visual ou olfactivo, reduzindo desta forma as oportunidades de caça para espécies subordinadas; (2) as espécies podem evitar-se de forma activa (por exemplo, uma espécie que mata crias da outra resultando em mudanças no uso do habitat para espécies subordinadas); (3) pode haver competição exploratória, quando os predadores compartilham os mesmos recursos alimentares (4) a competição pode envolver roubo de alimentos (cleptoparasitismo), que pode aumentar os custos de tempo e os riscos de caça

necessários para obtenção de alimentos adicionais perdidos para os concorrentes e (5) finalmente, os carnívoros podem se matar entre si. Essas cinco formas de interação entre carnívoros agindo sozinhas ou em conjunto podem ter um efeito profundo no tamanho da população de espécies subordinadas, afectando substancialmente as áreas ocupadas por estas.

Desassociar a relevância potencial da competição para a ocorrência de espécies torna-se, portanto, uma tarefa impraticável. Quanto mais alta for a biodiversidade dentro de um sistema, mais altas serão as probabilidades de que duas ou mais espécies tenham seus nichos sobrepostos a ponto de competirem por um recurso comum (Morris 2005). Contudo, nos casos cujos recursos não são limitantes ou os competidores tenham plasticidade de nicho em relação à exploração dos mesmos, a competição é atenuada e a coexistência torna-se plausível (Schoener 2009). Isso posto, é possível afirmar que a coexistência dentro de uma comunidade depende da plasticidade de hábitos das espécies (Oliveira 2015). Por isso, precisa-se de mais estudos de áreas de ocupação e ocorrência de espécies generalista e omnívoros e espécies não ameaçadas para melhor monitorar as suas populações no futuro.

Os modelos de ocupação e co-ocorrência são de particular interesse de pesquisa ao envolver carnívoros da mesma guilda que possuem morfologias comparáveis e dietas sobrepostas (Farris et al. 2017). Os habitats da *C. civetta* e *G. maculata* podem se sobrepor devido suas semelhanças dietéticas (Rocha-mendes et al. 2011; Angelici & Luiselli 2005). Em tais situações há potencial para fortes interações competitivas (Simberloff e Dayan 1991) e essas interações resultam na necessidade de estratégias de coexistência, através das quais os concorrentes se dividem ao longo de eixos espaciais, temporais e dietéticos, como forma de reduzir as sobreposições ecológicas (Schoener 1974; Di Bitetti et al. 2010).

A variação na qualidade do habitat em diferentes escalas espaciais tem derivações importantes para a distribuição de espécies generalistas (Prugh et al. 2008). Contudo, algumas características intrínsecas da paisagem podem modelar a presença dos viverrídeos, como a densidade vegetal, a disponibilidade de alimento e proximidade a recursos hídricos. Portanto, compreender padrões de ocupação de *C. civetta* e *G. maculata* em áreas onde pode coexistir torna-se necessária porque podem oferecer informações úteis sobre por que as espécies ocorrem onde ocorrem e identificar características importantes de habitat que limitam suas populações (Alves et al. 2019). Isso é especialmente importante em sistemas nos quais espécies generalistas coexistem e compartilham recursos, uma vez que a perturbação do habitat pode levar a um aumento da competição interespecífica.

No presente estudo, utilizou-se armadilhas fotográficas para determinar os padrões de ocupação e detecção da *C. civetta* e *G. maculata* no Parque Nacional da Gorongosa (PNG) em função das variáveis associadas ao habitat que podem influenciar suas probabilidades de ocorrência e, entender se a presença de uma espécie afecta a ocupação e detecção da outra com vista a fornecer dados ecológicos básicos para o manejo e conservação das populações. Para tal, testou-se as seguintes hipóteses:

- a) A disponibilidade de alimento explicaria melhor a selecção de habitats por *C. civetta* e *G. maculata* que características estruturais do habitat e o tipo de habitat. Espécies generalistas podem ser altamente sensíveis a alterações na disponibilidade, variedade e distribuição dos alimentos (Futuyma & Moreno 1988), que as mudanças na estruturação física do habitat (Julliard et al. 2003; Clavel et al. 2010), por isso, são mais comuns e difundidos. Espera-se que as probabilidades de ocupação das espécies sejam positivamente influenciadas pela presença de roedores e de plantas com frutas

que a densidade das árvores, distâncias a charcos e o tipo de habitat.

- b) A sazonalidade influencia positivamente a detecção dessas espécies, pois a disponibilidade de alimentos diminui com o progresso da estação seca (Pinheiro, et al., 2002) e a forma de uso de habitat condiz com a oferta de recursos, movimentando-se mais a procura de recursos que se encontram limitados. Espera-se que, durante o progresso da estação seca, as espécies sejam detectadas mais frequentemente, dado o uso de áreas maiores com o fim de atender suas demandas de recursos.
- c) A *G. maculata* evita sítios ocupados pela *C. civetta* como forma de evitar a competição por recursos. Espécies que possuem morfologias comparáveis e dietas sobrepostas podem competir e espécies de tamanho relativamente menor que dos seus concorrentes são dominados pela espécie maior. Espera-se que a probabilidade de ocupação de sítios por *G. maculata* seja menor, estando *C. civetta* presente.

2.2. Materiais e métodos

2.2.1. Área de estudo

A área de estudo é o Parque Nacional de Gorongosa (PNG) (S 18°9'49', E 34°30'26') e encontra-se no distrito de Gorongosa coligando-se com os distritos de Cheringoma e Muanza, na província de Sofala, Moçambique (Tinley 1977; Stalmans & Beilfuss 2008). O parque ocupa cerca de 3,688 km² e a zona tampão 6, 402 km², possuindo uma área total de 10,090 km² (Stalmans & Beilfuss 2008). O parque encontra-se na parte sul do Grande Vale de Rift e é limitado a oeste pelo Monte Gorongosa e a este pelo Planalto de Cheringoma, e encontra-se dentro da Bacia do Rio Púngue (Stalmans & Beilfuss 2008, 2019; Figura 1). O clima do PNG

é caracterizado por uma estação mais húmida e quente (Outubro-Abril) e uma estação mais fresca e seca Maio-Setembro (Correia 2011).

O Parque é drenado por vários rios, alguns dos rios principais são provenientes da Serra de Gorongosa (Mucodza, Muera e Vunduzi) que desaguam no Lago Urema, dois (Chitunga e Nhandar) no Rio Pungué, e dois rios do planalto de Cheringoma que desaguam no Vale do Rift (Stalmans & Beilfuss 2008).

O presente estudo foi realizado em três principais habitats pasagísticos do parque, nomeadamente, floresta de miombo, savana mista, e planície de inundação (Figura 2). A floresta de miombo é caracterizada pela presença de *Brachystegia* de folhas pequenas e *Julbernardia*. Esta floresta desenvolve-se mesmo em solos pobres e é um habitat importante para muitos dos animais da Gorongosa, desde herbívoros aos carnívoros, além de serem fontes de frutos silvestres, em alguns casos. Savana mista é composta maioritariamente por espécies de *Acacia*, *Albizia*, *Philenoptera*, *Piliostigma* e *Sclerocarya*, e nela contem pequenos fragmentos de savana de *Senegalia nigrescens*; savana arenosa (*Burkea africana*, *Terminalia sericea*; mata de savana de mopane (*Colophospermum mopane*) e savana de palmeiras (*Hyphaene benguellensis*, *Borassus aethiopica*; Correia et al. 2016; Rodrigues et al. 2017). A planície de inundação de Gorongosa está situada no Grande Vale do Rift africano e fica inundada durante a época das chuvas. São áreas com maior predominância de plantas como *Faidherbia albida* e *Vachellia xanthophlea*. São propícias para a ocorrência de animais como aves, répteis e anfíbios, bem como pequenos e grandes mamíferos. Esta área se desenvolve sobre a calha de um vale preenchido por solo aluvionar. Em épocas de cheia, extravasa a sua margem original e inunda a região adjacente que inclui algumas partes da savana mista no parque.

Actualmente o Parque possui uma grande diversidade de fauna com 127 espécies de mamíferos de grande e pequeno porte, 386 de aves, 50 anfíbios e 60 espécies de répteis (Plano de Maneio-PNG 2016). Em termos de abundância de alguns mamíferos, existem cerca de 78,627 animais herbívoros e mais de 105 leões, inventariados em apenas 51,6% do parque (Stalmans et al. 2019; Bouley et al. 2018).

2.2.2. Espécies de estudo

A civeta africana (*C. civetta*) e geneta malhada (*G. maculata*) são espécies da ordem carnívora pertencentes a família Viverridae consideradas endêmicas da África (Ray 1995, Gaubert et al. 2002). Ambas espécies são comuns quase em toda a África (Stuart & Stuart, 2008). São espécies solitárias e nocturnas e são encontradas apenas em pares ou em grupos de poucos indivíduos quando acasalam ou criam seus filhotes (González-Maya et al. 2009; San et al. 2015).

2.2.2.1. *Civettictis civetta*

A *C. civetta* é reconhecida pela sua característica facial escura e faixas pretas ao redor de seus olhos, manchas em preto e branco que cobrem todo o corpo, quartos traseiros desproporcionalmente grandes, crista dorsal erétil e postura da cabeça baixa. O comprimento varia de 67 a 84 cm, tem uma cauda longa de 34 a 47 cm e peso de 7 a 20 kg (San et al. 2015). Há variações na massa corporal média da *C. civetta* em diferentes localizações geográficas (Ray, 1995). Por exemplo, as civetas com pesos relativamente maiores são encontradas na parte ocidental da África, com um peso médio de 14-15 kg (Rosevear 1974).

C. civetta pode viver na floresta e em habitats abertos, mas está ausente nas regiões áridas e é incomum em habitats florestais muito densos. Em habitats abertos, exige uma cobertura de matagais para obter segurança durante o tempo de descanso (Kingdon 1997). Em áreas secas,

prefere habitats com crescimento denso do coberto vegetal ao longo de cursos de água e em torno de afloramentos rochosos (Adem 2015). Não está adaptada para viver em árvores, porque a morfologia das suas patas não é adequada para trepar. Na África Ocidental e Central podem habitar áreas degradadas e desmatadas e são encontrados regularmente perto de aldeias e em ambientes modificados pelo homem, desde que a cobertura esteja disponível (Huey 2005). Tais habitats muitas vezes favorecem roedores e artrópodes ou fornecem fontes alternativas de alimento, como frutas (Ray et al. 2005).

A *C. civetta* é forrageador omnívoro e oportunista, podendo alimentar-se de uma grande variedade de alimentos como roedores, pássaros, centopeias, milípedes, insectos, ovos, répteis, frutas e legumes (Kingdon 1997; San et al. 2015). Conforme relatado na África do Sul, 80% do conteúdo estomacal da civeta continha restos de frutas silvestres e roedores, (Bothma 1971). Os insectos também constituem uma proporção significativa de sua dieta (Adem 2015). O tamanho de área vital pode variar de 0.74 a 11.1 km² (Admasu et al. 2004).

2.2.2.2. *Genetta maculata*

A *G. maculata* é caracterizada por um corpo pálido com grandes manchas de cor de ferrugem, pernas pálidas, orelhas grandes e arredondadas e uma cauda longa e com uma ponta escura (Angelici & Gaubert 2013). Também possui marcas brancas abaixo dos olhos e uma máscara facial que consiste em marcas escuras entre o nariz e os olhos (Grobler et al. 1988). A coloração da pele pode variar com a coloração do solo, podendo diferir bastante entre regiões, e varia entre cinza, amarelo pálido e cinza arenoso (Angelici e Gaubert 2013). Há pouco ou nenhum dimorfismo sexual nessa espécie em termos de coloração ou tamanho do corpo (Angelici e Gaubert 2013).

A *G. maculata* tem um comprimento corporal de 85-110 cm, pesando 1,5-3,2 kg (Stuart & Stuart, 2008) e uma cauda de 40-50 cm de comprimento (Roberts et al. 2006). A *G. maculata* é considerada uma espécie simpátrica com pelo menos duas outras espécies de genetás (*G. tigrina* e *G. genetta*), e segundo Roux et al. (2016), isso pode resultar em hibridação em áreas onde as faixas de ocupação se sobrepõem. Por exemplo, em uma região restrita de KwaZuluNatal há registros que *G. maculata* cruza naturalmente com *G. tigrina* (Gaubert et al. 2006). *G. maculata* difere de *G. tigrina* pela presença de manchas de ferrugem e pela ausência de “meias pretas” nas patas da frente e de trás.

A *G. maculata* também ocupa uma grande variedade de habitats, incluindo florestas, áreas pantanosas, matagais, vegetação ribeirinha e savanas, prefere habitats próximos à água e evita regiões mais secas (Angelici e Gaubert 2013). Faz uso de uma variedade de locais de descanso durante o dia, incluindo cavidades em árvores e troncos, espaços sob saliências rochosas, tocas abandonadas e estruturas artificiais (Angelici & Gaubert 2013). O tamanho de área vital pode variar de 0.20 km² até 10.16 km² (Powell 2000; Zuberogoitia et al. 2002). Apesar de serem solitários, as áreas de vida de machos e fêmeas sobrepõem-se ocasionalmente (Palomares & Delibes 1994; Munuera & Llobet 2004; Fuller et al. 1990).

É um predador muito hábil e pode forragear no chão ou nas árvores (Estes 1991). Embora esta espécie seja principalmente carnívora, também pode consumir frutas e sementes (Angelici & Gaubert 2013). A parte animal de sua dieta pode incluir vários pequenos mamíferos, lagartos, serpentes, anfíbios, peixes, aranhas, centopeias, escorpiões, pássaros, ovos e insetos (Estes 1991; Angelici & Gaubert 2013).

2.2.3. Métodos de campo

A colecta iniciou em Junho de 2019 e terminou em Outubro de 2019, período que compreende a estação seca do ano. Os dados foram colectados mediante uma combinação de técnicas que envolveu a montagem de 10 armadilhas fotográficas para registar as ocorrências actuais das duas espécies por habitat, 50 armadilhas de Sherman para a colecta de roedores vivos, observações directas no campo, com base em transectos à pé para registar a presença de plantas com frutos e a contagem de árvores com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 10 cm.

2.2.4. Processo de amostragem

Aplicou-se amostragem estratificada por habitat, onde foram estabelecidas 10 parcelas de 3 km² (1,732 x 1,732 m) aleatoriamente em cada habitat usando o ArcGis Pro (vs. 2018). A dimensão das parcelas foi baseada nas medias de home range das espécies em estudo (3 km² para civeta e 2,7 km² para geneta em média) (Berhanu, Bekele, & Balakrishnan, 2013; Roux et al., 2016). Dentro das parcelas foram estabelecidas uma subparcela central de 100 x 100 m (Figura 2).

O período de amostragem foi dividido em três ocasiões de colecta dentro da estação seca, que foram, Tempo 1 (início da estação seca; Maio a Junho), Tempo 2 (estação seca; Julho a Agosto), e Tempo 3 (final da estação seca; Setembro a Outubro) para entender o efeito da sazonalidade na detecção das espécies.

No centro das subparcelas foi montada uma armadilha fotográfica (SavvyPixel trail camera 12MP) que ficou em média sete dias por ocasião em cada habitat. As câmaras foram alocadas em 10 subparcelas de outro habitat ao completar os sete dias, e o ciclo foi repetido por três ocasiões, totalizando um conjunto de 21 dias de câmaras por habitat. A distância média entre as estações de câmaras foi de 1,5 km (Figura 2). Todas as câmaras foram configuradas para

timbrar a data e hora para ajudar a construir históricos de detecções em cada local para cada espécie. As câmaras foram operadas com um atraso fotográfico entre fotos de 30 segundos e a sensibilidade do sensor definida como alta por se tratar de animais de porte menor, nocturnos e com movimentos ilusórios. Todas as câmaras foram colocadas ao longo de trilhas de animais a 30 cm do solo e deixadas para operar por 24 horas todos os dias.

De acordo com a descrição das espécies na literatura (Gaubert et al., 2002; San et al., 2015; Roux et al., 2016), foram medidas algumas variáveis ambientais para testar hipóteses sobre os efeitos nos padrões de ocorrência da civeta e a geneta. As variáveis medidas foram a abundância de roedores e plantas fruteiras, densidade vegetal e distâncias a charcos. Para medir a abundância de roedores, 10 armadilhas de Sherman foram colocadas uma semana depois da instalação das armadilhas fotográficas em forma de uma cruz no centro da parcela, separadas a 10 m uma da outra. Dada a limitação de número de armadilhas Shermans (50 Shermans), foram montadas e monitoradas diariamente nas primeiras 5 parcelas e removidas para as restantes 5 do mesmo habitat depois que completasse três dias de verificações. Houve um total de seis dias de colecta de armadilhas de Sherman por habitat. Para atrair os roedores às armadilhas de Sherman, foram usados iscos compostos por uma mistura de aveia e manteiga de amendoim. Enquanto corriam as Shermans, foram percorridos 10 transectos de 100 x 2 m com uma separação de 10 m um do outro por subparcelas. Ao longo dos transectos foi registada a presença de plantas com frutos carnudos e apocárpicos e as árvores com DAP ≥ 10 cm, permitindo estimar a densidade de árvores.

Durante todo o processo de amostragem, para cada habitat a pesquisa por câmaras teve um total de 10 armadilhas fotográficas/noite que totalizou 210 noites de armadilhas fotograficas

por habitat, em 21 dias de amostragem e 600 noites de armadilhas de Sherman em 18 dias de amostragem.

2.2.5. Processamento e análise de dados

Cada armadilha fotográfica foi tratada como uma unidade amostral. Um histórico de detecção foi criado para cada local da câmara, consistindo em valores binários com '1' indicando detecção de espécies durante a ocasião da amostragem e '0' indicando não detecção. A detecção de uma espécie só foi considerada independente num intervalo de 24 horas; portanto, vários registos no mesmo dia foram considerados apenas uma detecção. Supunha-se que cada local fosse independente e nenhum indivíduo se moveria entre os locais durante o período da pesquisa. Portanto, considerou-se cada local da câmara como um local independente e cada ocasião de amostragem foi tratada como uma repetição temporal da pesquisa que totalizou em três repetições de amostragens. Especificamente, obteve-se um histórico de detecções com 30 locais e três réplicas de amostragem para as armadilhas fotográficas. Para as armadilhas de Sherman e os transectos apenas tiveram duas repetições de amostragem.

Para modelação utilizou-se históricos de detecção das duas espécies (civeta e geneta) obtidos por meio de visitas múltiplas às unidades amostrais para estimar a detectabilidade e a proporção de sítios ocupados por elas. O efeito de covariáveis ambientais e a detecção imperfeita de indivíduos foram integrados com o propósito de testar quais factores ambientais determinam os padrões de ocupação e se a detecção de uma espécie depende da presença da outra. De maneira mais específica, aplicou-se dois conjuntos de modelos de ocupação, sendo modelos de ocupação estática de uma espécie, para investigar separadamente efeitos do ambiente (estrutura do habitat, sazonalidade e disponibilidade de alimento) e modelos de

ocupação condicional sem efeito de covariável para avaliar a importância de interações interespecíficas das duas espécies.

2.2.5.1. Modelos de ocupação de uma espécie em única estação

Os modelos de ocupação foram gerados considerando uma estação única (estação seca) e uma espécie (MacKenzie & Royle 2005). Porque pretendia-se avaliar o efeito da sazonalidade na detecção das espécies, a estação foi subdividida em três tempos de amostragem, que indicam o progresso da estação seca (início da estação seca, estação seca e fim da estação seca). Os modelos de ocupação de estação única e uma espécie incorporam dois processos estocásticos. O primeiro é a probabilidade de um sítio amostral estar ocupado pela espécie foco, representada por ψ (Psi) (Gerber, et al., 2017). O segundo processo estocástico é a probabilidade de detecção da espécie, representado por p , significando que quando a espécie ocupa uma unidade amostral pode ou não ser detectada (Gerber, et al., 2017). Os parâmetros estimados nesse tipo de modelagem expressam uma relação de dependência quando p nos dá suporte para estimar Psi.

2.2.5.2. Covariáveis ambientais nos modelos de ocupação

Por meio do modelo de ocupação de uma espécie em única estação, testou-se hipóteses alternativas (Apêndice 5) de que a ocupação de cada espécie era influenciada pelas covariáveis relacionadas com a disponibilidade de alimento (abundância de roedores e abundância de plantas frutíferas), pelas características estruturais do habitat (densidade de árvores e distância para o charco mais próximo) ou pelo tipo de habitat. Para modelar a detecção das espécies, considerou-se apenas a influência aditiva dos tempos de amostragem. Correlações entre variáveis independentes foram testadas para evitar problemas com multicolinearidade (Graham 2003; Apêndice 1), em seguida foram padronizadas usando o z -

score para ter todos os valores distribuídos simetricamente em torno de zero para melhor comparação e para tornar os resultados mais fáceis de interpretar.

Para testar qual dos conjuntos de covariáveis, disponibilidade de alimento (Abundância de fruteiras e roedores), características estruturais do habitat (densidade vegetal e distância a charcos) e tipos de habitat), cada espécie estabeleceu-se primeiro um modelo candidato nulo, sem influência das covariáveis, $\Psi(\cdot)p(\cdot)$. Em seguida, manteve-se a detecção constante, $p(\cdot)$, deixando a ocupação variar com todas variáveis individualmente. Como dividiu-se a estação seca em três tempos, optou-se por avaliar se houve influência do tempo nas estimativas de detecção (p). Então criou-se modelos para verificar a influência do tempo de amostragem, onde manteve-se a ocupação constante, $\Psi(\cdot)$, deixando a detecção p variar com o tempo de amostragem, $p(\text{tempo})$. Posteriormente, criou-se modelos deixando a ocupação variar com todas covariáveis individualmente e detecção variando com o tempo. E em última etapa, foram criados modelos de grupo, onde foram combinados na ocupação abundância de roedores com abundância de plantas fruteiras $\Psi(N_{\text{roed}}+N_{\text{pfrut}})$, e densidade de árvores com distâncias a charcos $\Psi(d_{\text{veg}}+\text{charcos})$, deixando a detecção variar com o tempo $p(\text{tempo})$.

A fim de verificar se os modelos estão adequados utilizou-se o método de “*goodness of-fit*” de MacKenzie et al., (2004), testando a sobredispersão dos dados (\hat{c}) por meio de 5.000 aleatorizações (*bootstrap*) a partir do modelo com maior numero de parâmetros ($\Psi(\text{habitat})p(\text{tempo})$). Modelos com valores de $\hat{c} \sim 1$ são melhores descritores de dados, enquanto modelos com $\hat{c} > 1$ sugerem haver mais variação nos dados observados do que o esperado (Beier et al. 2002).

Utilizou-se abordagens teóricas de informação para seleccionar o modelo mais parcimonioso e os modelos concorrentes. Os modelos foram classificados e hierarquizados com base no

Critério de Informação de Akaike (AICc) ajustado para pequenas amostras (Burnham e Anderson 2004) e seus respectivos pesos para seleccionar o modelo mais parcimonioso, de modo a investigar o efeito das covariáveis na ocupação, e calculou-se parâmetros e estimativas beta (β) usando a média dos modelos. O modelo com valor do critério de informação de Akaike delta ($\Delta AICc$) menor ou com maior peso Akaike (w_i) foi considerado o modelo mais parcimonioso, indicando um melhor ajuste aos dados. Os modelos candidatos foram aqueles com $\Delta AICc \leq 2,0$ (Burnham e Anderson 2004).

O Delta AICc ($\Delta AICc$) é a diferença entre o AICc do modelo que melhor se ajustou aos dados colectados e os demais. Segundo Burnham e Anderson (2004), modelos com $\Delta AICc$ menor ou igual a 2 são semelhantes quanto ao seu ajuste aos dados, sendo incerta a importância relativa destes para a estimativa dos parâmetros. O w_i é uma medida relativa da importância de cada modelo em relação ao conjunto total de modelos candidatos. Os pesos dos modelos foram somados em todos os modelos contendo uma covariável particular para derivar a importância relativa dessa covariável na ocorrência das espécies em estudo.

2.2.5.3. Análise de interacção interespecífica (co-ocorrência)

Para testar se a presença de uma espécie influencia a ocupação ou detecção da outra, fez-se a modelagem de co-ocorrência das espécies, utilizando modelos de ocupação condicional de duas espécies ou parametrização de PsiBa (probabilidade de ocupação da espécie B na ausência da espécie A), desenvolvida por Richmond et al. (2010). Também se assumiu que as probabilidades de ocupação não eram independentes por causa da competição interespecífica e, portanto, a espécie dominante superaria a subordinada na selecção de habitat e alimento (Steen et al. 2014).

Ainda que esta modelagem assumia a dominância de uma espécie sobre a outra (Richmond, et al., 2010), não se identificou previamente indícios de dominância entre as espécies estudadas na literatura. Portanto, para atender a essa particularidade da modelagem, assumiu-se que a espécie dominante é aquela com o tamanho corporal relativamente maior que a outra (Hill 2016). Neste contexto, a civeta usou-se na posição de espécie dominante e geneta como subordinada. Todo o processo de análise foi feito utilizando os pacotes unmarked (Fiske & Chandler 2019), para modelos de ocupação de única espécie; wqid (Meredith 2019) para modelos de co-ocorrência e AICcmodavg (Mazerolle 2019) para a seleção do melhor modelo, no programa R (versão 3.4.4.; R Core Team 2018).

2.3. Resultados

2.3.1. Probabilidades de ocupação e detecção

Foram capturadas um total de 92 fotografias independentes, sendo 49 fotos de civeta e 43 de genetas. Dos 30 pontos de amostragem, registou-se a presença da civeta em 16 (um na floresta de miombo, nove na savana mista e seis na planície de inundação) e geneta em 14 (três na floresta de miombo, seis na savana mista e cinco na planície de inundação). Houve registo de ocorrência mútua das espécies nos locais amostrados com detecções de ambas espécies em 10 pontos (um na floresta de miombo, seis na savana mista e quatro na planície de inundação). Porém, a civeta mostrou ocupar mais sítios que a geneta (Tabela 2).

2.3.2. Efeito das variáveis ambientais na ocupação e detecção de espécies

O teste de ajuste indicou que o modelo global construído para civeta e geneta não apresentou sobredispersão dos dados ($\hat{c} = 0.41$ e 0.58 , respectivamente) não sendo necessária a correção Quasi-AIC para os modelos. Foram gerados 14 modelos de ocupação para as duas espécies do estudo e todos integraram 95% dos pesos do AICc (w_i ; Tabelas 3 e 4). As

modelagens de ambas espécies tiveram quatro modelos muito bem classificados com $\Delta AICc \leq 2$, havendo necessidade de considerar a importância relativa de cada variável presente nos modelos ($\sum wi$).

Para a civeta, as covariáveis mais importantes capazes de afetar a proporção de áreas ocupadas (Ψ) e a detectabilidade (p) foram, densidade vegetal e proximidade aos charcos (Tabela 5). No caso de geneta, a proximidade aos charcos em combinação com densidade vegetal, e a abundância de roedores descreveram melhor a sua ocupação dada ao seu valor de importância relativa (Tabela 5). Para a detecção, a adição do período de amostragem mostrou ter uma boa contribuição para os modelos. (Tabela 5, Figura 4).

Em relação as intensidades dos efeitos das covariáveis, a densidade de árvores e distâncias a charcos contribuíram negativamente para a ocupação de ambas espécies (Tabela 6), sugerindo maior ocupação dos locais com poucas árvores e próximos aos charcos (Figura 4). O modelo que conteve abundância de roedores, apesar de ser o segundo melhor classificação (Tabela 4), afetou negativamente na ocupação da geneta (Tabela 6, Figura 4). A abundância de plantas frutíferas e os tipos de habitat não descreveram a ocupação das espécies (Tabela 6). Portanto, as covariáveis relacionadas com características estruturais de habitat (densidade vegetal ($dveg$) e distâncias a charcos ($charcos$)) explicam melhor a ocorrência de ambas espécies que aquelas relacionadas com a disponibilidade de alimento (abundância de roedores ($Nroed$) e abundância de plantas frutíferas ($Npfrut$)) e o tipo de habitat. A probabilidade de detecção de ambas espécies suportou influência positiva da covariável tempo (Figura 3), indicando tendências de maior detecção das espécies para o fim da estação seca (tempo 3).

2.3.3. Padrões de co-ocorrência da civeta e geneta

Com base no modelo de co-ocorrência, testou-se a hipótese que a *G. maculata* evitaria sítios ocupados pela *C. civetta* como forma de evitar a competição por recursos. O modelo sugeriu que as probabilidades de ocupação da *C. civetta* (espécie A) são maiores que da *G. maculata*, estando *C. civetta* (espécie A) presente, evidenciando clara influência da civeta na ocupação da geneta (Tabela 7). A existência de interação entre as espécies também pôde ser conferida a partir das estimativas dos parâmetros de detecção. A detectabilidade de geneta mostrou-se dependente da presença e detecção de civeta (Tabela 7). O Factor de Interação de Espécies (SIF) foi de 0.92, suportando presença de dominância ou qualquer interação directa entre as espécies para as probabilidades de ocupação de sítios de uma espécie em relação a outra.

2.4. Discussão

Este estudo indicou a importância de factores ambientais e sociais que influenciam a probabilidade de ocorrência de *C. civetta* e *G. maculata*. A importância desses factores é de particular relevância para a implementação de estratégias de conservação em paisagens naturais. Incorporou-se probabilidades de detecção e ocupação nas análises para testar hipóteses sobre fontes de variação nas probabilidades de detecção e ocupação específicas de ambas espécies. Ao modelar as probabilidades de ocupação, os modelos foram capazes de indicar a dependência das características ambientais e, potenciais interações interespecíficas através de modelos de co-ocorrência sem inclusão de covariáveis. Entender modelos de ocupação para explicar essas dependências tem sido recentemente uma área activa de pesquisa em ecologia (MacKenzie & Royle 2005; Richmond et al. 2010; Legault et al. 2013) e os ecologistas estão cada vez mais reconhecendo a importância destes modelos para prever distribuições actuais e futuras de espécies, particularmente no contexto de mudanças climáticas globais (Rota et al. 2016).

2.4.1. Probabilidades de ocupação e detecção

As proporções de área ocupada pela *C. civetta* foram relativamente maiores que as de *G. maculata*. Este padrão é similar com o encontrado por Schuette et al., (2013), onde as probabilidades de ocupação das áreas foram maiores para *C. civetta* que *G. genetta*, espécie congénere da *G. maculata*, em habitats naturais ($\Psi \sim 0.4$ e $\Psi \sim 0.3$, respectivamente). Vários estudos sobre o tamanho do território e a densidade populacional de *C. civetta* e *G. maculata* indicou maior área vital para *C. civetta* do que para *G. maculata* (0.71 a 11.17.1 km² e 0.21 a 7.1 km², respectivamente) (González-Maya, Schipper & Benítez, 2009; San et al., 2015; Schipper et al., 2013; Zemouche, 2018). Porém, é importante ressaltar que o parâmetro de ocupação não é uma medida de densidade (MacKenzie et al. 2006), o facto de *C. civetta* ocupar mais sítios não significa que ela é mais abundante que *G. maculata* na área, implica apenas que ela tem menos restrições de uso dos diferentes habitats que a outra espécie.

2.4.2. Efeito de covariáveis ambientais nos padrões de ocupação e detecção

A ocorrência de *C. civetta* e *G. maculata* foi negativamente associada com alta densidade de árvores (Tabela 5). Segundo consta na literatura, ambas espécies são aparentemente incomuns em habitats florestais muito densos (Swanepoel et al. 2016). Um estudo constatou que a presença da *G. maculata* na Nigéria foi positivamente correlacionada com savanas e habitats alterados, mas correlacionada negativamente com vários tipos de florestas (Angelici & Luiselli 2005). Algumas espécies do género *Genetta* são conhecidas por variar amplamente de habitats. Por exemplo, a *G. genetta* prefere habitats arborizados (Roux et al. 2016), enquanto *G. tigrina* foi detectada usando um habitat menos arborizado quando necessário (Herrero & Cavallini, 2007).

Para ambas espécies, os padrões de ocupação foram influenciados pelas características estruturais do habitat (diversidade de árvores e distâncias aos charcos). A ocupação diminuiu com o aumento das distâncias aos charcos, demonstrando a importância das poças de água nos padrões de distribuição de espécies de Viverridae. As associações observadas entre ocupação e água concordam com pesquisas anteriores sobre civetas, indicando preferências de habitats perto da água e, portanto, evitam regiões mais secas (Angelici & Gaubert, 2013; Zemouche, 2018). A dependência de civeta e geneta dos charcos, concorda com suas tendências dietéticas que também inclui anfíbios e gastrópodes encontrados frequentemente perto de corpos de águas (Estes 1991; Lukoschek & McCormick 2001; Habtamu et al. 2017). Esta relação de ocupação com disponibilidade de água também pode ser explicado pelo facto deste estudo ter ocorrido durante a estação seca, quando a água era um recurso limitante que as obrigou a ficarem nas proximidades de pequenas poças de águas disponíveis.

A ocupação da geneta foi negativamente correlacionada com a abundância de roedores (Tabela 6, Figura 4). Ao contrário dos estudos sobre dieta de espécies de genetas que apontam os roedores como principal fonte de alimento (Roberts et al. 2007). Um estudo sobre a dieta de civeta e geneta realizado no PNG confirmou que o conteúdo fecal da geneta foi mais composto por material vegetal que roedores (Storm & Langkjaer 2018). Este padrão é explicado por Diefenbach et al. (2006), que disseram que as genetas podem mudar de sua dieta para outras fontes de alimento quando uma fonte se torna escassa, tornando desnecessário o aumento da área vital e a ocupação de outros sítios. Outra possibilidade pode ser que, devido as cheias do ciclone IDAI registado na região centro do país em Março de 2019 e que conseqüentemente assolaram certos habitats situados na planície de inundação do PNG, grande parte dos roedores terrestres que habitavam em habitats afectados pelas inundações pode ter sido dizimada, sem que houvesse melhores áreas disponíveis para a

geneta no PNG durante o período de escassez de alimentos após as inundações na região do Vale do Rift, que engloba a planície de inundação e grande parte de savana mista.

Ambas espécies apresentaram maiores taxas de ocupação em áreas com pouca densidade de árvores, habitats como savanas, demonstrando uma clara demanda ecológica similar entre elas. Constatou que a presença da *G. maculata* na Nigéria foi negativamente correlacionada com vários tipos de florestas e positivamente correlacionada com áreas abertas como savanas (Angelici & Luiselli 2005) e em Gabão ela parecia ter uma distribuição em todo o país, mas geralmente era registada em savana ou nas proximidades ao contrario da *C. civetta* que era mais encontrada na maioria dos tipos de habitat (Schipper et al. 2013). Acredita-se neste estudo que a fraca detecção da civeta e geneta em habitats densos, pode ter duas explicações principais: (1) a presença de vegetação arbórea muito densa condiciona o processo de predação, reduzindo a acessibilidade das presas pela civeta e geneta, (2) dado ao provável comportamento arbóreo da geneta (Angelici & Gaubert 2013), pode ter reduzido de suas actividades do solo e condicionar a sua detecção nas câmeras.

Confirmando com a hipótese de que a sazonalidade influencia positivamente a detecção dessas espécies, os resultados apontaram um efeito positivo da progressão no tempo da estação seca no parâmetro de detecção dessas espécies. No Quênia, o progresso da estação seca também levou a altas taxas de detecções para *C. civetta* (Schuette et al. 2013). Esta tendência crescente é provavelmente condicionada pelas mudanças estruturais do habitat e disponibilidade de alimentos. A pluviosidade está relacionada com a biomassa de artrópodes (Amorim et al. 2009) e a disponibilidade de frutas (Anu et al. 2009), portanto, é possível afirmar que há menor disponibilidade de recursos em períodos muito seco. Assim sendo, pode-se inferir que *C. civetta* e *G. maculata* são mais detectadas no tempo seco a muito seco, equivalente ao período com menor disponibilidade de recursos (Anu et al. 2009; Marc &

Chandler 2016). Em um estudo sobre o tamanho do território e a densidade populacional das espécies indicou que tanto a *C. civetta* como a *G. maculata* defendem territórios maiores quando a disponibilidade de recurso alimentar é menor (Berhanu et al. 2013; Roux et al. 2016), e assim, aumentando de suas áreas vitais no progresso da estação seca.

2.4.3. Padrões de co-ocorrência da civeta e geneta

Com base no modelo condicional, houve evidências de uma potencial relação de dependência entre as espécies ($SIF < 1$), o que quer dizer que a presença de uma interferiu na ocupação ou detecção da outra (Richmond et al. 2010). A probabilidade de ocupação da geneta é dependente da presença da civeta ($\Psi_{iBa} > \Psi_{iBA}$), o que era esperado, indicando uma possível exclusão competitiva onde a geneta evita a civeta por algum motivo não medido. A exclusão competitiva acontece quando duas espécies entram em contacto visual ou olfactivo, e isso poderá aumentar os custos de deslocamento e reduzir as oportunidades de caça para espécies subordinadas (Caro & Stoner 2003). Similarmente ao que aconteceu com os padrões de coexistência de meso e pequenos carnívoros em paisagens heterogêneas (Pereira et al. 2012) e co-ocorrência de espécies de gatos selvagens em Sumatra central, Indonésia (Sunarto et al. 2015), em que predadores da mesma guilda pareciam evitar-se e os concorrentes menores evitam encontros com seus concorrentes maiores. O comportamento de defesa de territórios de *C. civetta* e *G. maculata* podem explicar a interação interespecífica, ainda que não seja clara o quão forte é a marcação, ambas espécies podem defender-se de seus competidores em áreas em que ocupam por via olfactiva ou visual usando fezes e secreções perineanas (Angelici & Luiselli 2005; Schipper et al. 2013). Ocasionalmente a *G. maculata* pode defecar sobre latrinas da *C. civetta* como forma de repelir a presença da civeta na mesma área por comunicação olfactiva ou visual (Roux et al. 2016).

No entanto, existem alguns factores que podem permitir que essas espécies coexistam e reduzam

competição entre elas uma vez que podem sobrepor-se nas suas dietas. Por exemplo, em um estudo sobre a ecologia das espécies de carnívoros realizado em Mpumalanga, África do Sul, notou-se que a *C. civetta* e *G. genetta* eram muito semelhantes em termos de espécies de presas consumidas, do tamanho das presas, das tendências sazonais no consumo de presas, dos habitats que ocupavam, do seu comportamento de forrageamento e da estrutura social, e que também sobrepueram em suas áreas de ocorrência (Admasu et al. 2004). No entanto, quando a *G. maculata* se torna mais arbórea em um dado habitat, podendo ter acesso a outras fontes de alimento tais como aves e ovos (Schipper et al. 2013; Roux et al. 2016), é possível que essa segregação espacial entre espécies lhes permita o acesso a recursos alimentares ligeiramente diferentes e evitar encontros directos, reduzindo ainda mais a co-ocorrência. Como sugerido por Taylor (1986), a sobreposição trófica e espacial pode ser reduzida quando são exibidos diferentes padrões de actividades de forrageamento.

O modelo de co-ocorrência desenvolvido neste trabalho não permitiu a inclusão das covariáveis e, portanto, o factor de interacção de espécies (SIF) foi estimado directamente e não foi possível afirmar quais variáveis estudadas têm efeito sobre a forma como as espécies interagem entre si. Embora isso, através dos dados de detecção das espécies, o modelo permitiu estimar a probabilidade de uma espécie ocupar um sítio quando a outra estiver presente, evidenciando a existência de possíveis exclusões competitivas entre a *C. civetta* e *G. maculata*. Embora haja indícios de interacção, acredita-se que a co-ocorrência de ambas espécies no PNG é possivelmente uma função de sobreposição de nicho associado ao uso de habitats semiabertos (savana mista). Portanto, variáveis ambientais e interacções interespecíficas são os principais impulsionadores que regulam a probabilidade de detecção e uso de habitat. Neste estudo foi possível de esclarecer que as características ambientais (tanto a sazonalidade quanto condições estruturais de cada habitat) são relevantes para a escolha de áreas por essas espécies

e o efeito da interacção entre elas suporta a presença potencial de dominância ou de outra qualquer interacção directa entre as espécies que pode permitir elas a coexistirem.

3. Conclusões e Recomendações

As características estruturais de habitat parecem ser mais relevantes na ocupação de viverrídeos africanos que a disponibilidade de certos alimentos nos habitats. A progressão da estação seca aumenta as probabilidades de detecção dos viverrídeos e, geneta pode evitar sítios ocupados pela civeta por exclusão competitiva. Estas preferências de utilização de habitat e padrões de co-ocorrência das espécies ajudaram a definir os efeitos do habitat e dar começo as inferências sobre a interacção de espécies através da utilização dos modelos de ocupação. Estes resultados são um passo no sentido de compreender os padrões de distribuição de carnívoros generalistas em habitats naturais e melhorar o planeamento de conservação para essas espécies e os modelos de ocupação mostraram que podem esclarecer melhor essas preferências ambientais, bem como padrões de interacção entre espécies e assim aprimorar estratégias de conservação e manejo.

Dada a importância das características estruturais do ambiente na ocupação das espécies foco desse estudo, impactos como a fragmentação de habitat e queimadas merecem atenção especial. Estes factores podem conduzir na redução da oferta de recursos, forçando a competição entre espécies e acelerando ainda mais potenciais processos de exclusão competitiva. Neste contexto, estratégias para garantir a permanência e perpetuação dessas e de outras espécies tornam-se mais onerosas, porque a ocorrência de diferentes populações de carnívoros é possível devido à presença de grandes manchas de diferentes habitats, com área suficiente para permitir o estabelecimento de espécies.

Estudos similares envolvendo modelos de ocupação para espécies de civetas e genetas devem ser mais difundidos e incentivados na perspectiva de perceber se os padrões de ocupação e co-ocorrência entre as espécies variam com o tempo, resultando num estudo comparativo entre as

estações do ano (chuvosa e seca). E não só, os mesmos estudos devem envolver mais carnívoros de pequeno e médio porte, testando várias hipóteses sobre a influência das actividades humanas e o aumento da densidade dos grandes carnívoros, como leões e cães selvagens, na ocupação e detecção dos pequenos e meso carnívoros, porque à medida que os grandes carnívoros vão aumentando de suas populações, estudos como este podem ajudar a elucidar as respostas espaciais e dependentes dos meso e pequenos carnívoros às influências dos grandes carnívoros para informar melhor as opções de gerenciamento e as direcções para melhores sugestões de pesquisas, manejo e monitoramento. Isso é particularmente relevante, uma vez que esses factores podem afectar directamente o comportamento e a ocupação dos pequenos e meso predadores e no resto da comunidade, daí que os modelos de ocupação podem ser ferramentas poderosas para o estudo das interacções entre espécies e, combinados com métodos de monitoramento não invasivos, podem fornecer uma estrutura útil para avaliar as respostas das espécies a novos desenvolvimentos ou acções de mitigação.

Tabela 1. Descrições dos parâmetros utilizados no modelo de ocupação condicional de duas espécies

| Parâmetros | Descrição |
|-------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|
| ψ_A | Probabilidade de ocupação pela espécie A |
| ψ_{BA} | Probabilidade de ocupação pela espécie B, se A estiver presente |
| ψ_{Ba} | Probabilidade de ocupação pela espécie B, se A estiver ausente |
| p_A | Probabilidade de detecção pela espécie A, se B estiver ausente |
| p_B | Probabilidade de detecção pela espécie B, se A estiver ausente |
| r_A | Probabilidade de detecção pela espécie A, se ambas estiverem presentes |
| r_{BA} | Probabilidade de detecção pela espécie B, se ambas estiverem presentes e A for detectada |
| r_{Ba} | Probabilidade de detecção pela espécie B, se ambas estiverem presentes e A não for detectada |

Tabela 2. Estimativas e respectivos erros padrões dos parâmetros de ocupação e detecção de duas espécies da família Viverridae (civeta e geneta) em todo o parque. A probabilidade de detecção e ocupação ambas foram estimadas sem inclusão de covariáveis.

| Parâmetros | Civeta | | Geneta | |
|-------------------|-------------------|-----------|-------------------|-----------|
| | Estimativa | EP | Estimativa | EP |
| (Psi) | 0.82 | 0.22 | 0.77 | 0.24 |
| (p) | 0.31 | 0.95 | 0.28 | 0.10 |

Tabela 3. Modelos de ocupação para uma espécie aplicados a civeta. A probabilidade de detecção foi estimada a partir do tempo de amostragem, enquanto a probabilidade de ocupação considerou a abundância de roedores, a abundância de plantas frutíferas e a proximidade aos charcos.

| Modelos | K | AICc | ΔAICc | w_i |
|------------------------------|----------|-------------|--------------------------------|-------------------------|
| Psi(dveg) p(tempo) | 5 | 90.48 | 0.00 | 0.29 |
| Psi(charcos) p(tempo) | 5 | 91.78 | 1.30 | 0.15 |
| Psi(dveg) p(.) | 3 | 92.10 | 1.62 | 0.13 |
| Psi(habitat)p(tempo) | 6 | 92.40 | 1.92 | 0.11 |
| Psi(Nroed+ Npfrut) p(tempo) | 6 | 92.98 | 2.50 | 0.08 |
| Psi(charcos + dveg) p(tempo) | 6 | 93.11 | 2.63 | 0.08 |
| Psi(Npfrut) p(tempo) | 5 | 93.80 | 3.32 | 0.06 |
| Psi(charcos) p(.) | 3 | 94.71 | 4.23 | 0.04 |
| Psi(habitat) p(.) | 4 | 94.99 | 4.51 | 0.03 |
| Psi(Nroed) p(tempo) | 5 | 95.81 | 5.33 | 0.02 |
| Psi(Npfrut)p(.) | 3 | 97.30 | 6.82 | 0.01 |
| Psi(Nroed) p(.) | 3 | 98.61 | 8.13 | 0.00 |
| Psi(.) p(tempo) | 4 | 99.79 | 9.31 | 0.00 |
| Psi(.) p(.) | 2 | 102.32 | 11.84 | 0.00 |

Tabela 4. Modelos de ocupação para uma espécie aplicados a geneta na estação seca. A probabilidade de detecção foi estimada a partir do tempo de amostragem_(tempo), enquanto a probabilidade de ocupação considerou, a abundância de roedores (N_{roed}), abundância de plantas frutíferas (N_{pfrut}), proximidade aos charcos ($charcos$) e o tipo de habitat ($habitat$).

| Modelos | K | AICc | $\Delta AICc$ | w_i |
|--------------------------------------|----------|-------------|---------------------------------|-------------------------|
| $\Psi_{(dveg+charcos)} p_{(tempo)}$ | 6 | 92,73 | 0 | 0,19 |
| $\Psi_{(Nroed)} p_{(tempo)}$ | 5 | 92,75 | 0,03 | 0,19 |
| $\Psi_{(.)} p_{(tempo)}$ | 4 | 93,06 | 0,33 | 0,16 |
| $\Psi_{(Nroed)} p_{(.)}$ | 3 | 94,09 | 1,36 | 0,1 |
| $\Psi_{(charcos)} p_{(tempo)}$ | 5 | 95 | 2,27 | 0,06 |
| $\Psi_{(Npfrut)} p_{(tempo)}$ | 5 | 95,15 | 2,42 | 0,06 |
| $\Psi_{(.)} p_{(.)}$ | 2 | 95,16 | 2,43 | 0,06 |
| $\Psi_{(Nroed+ Npfrut)} p_{(tempo)}$ | 6 | 95,67 | 2,94 | 0,04 |
| $\Psi_{(dveg)} p_{(tempo)}$ | 5 | 95,94 | 3,21 | 0,04 |
| $\Psi_{(charcos)} p_{(.)}$ | 3 | 96,73 | 4 | 0,03 |
| $\Psi_{(Npfrut)} p_{(.)}$ | 3 | 96,75 | 4,02 | 0,03 |
| $\Psi_{(habitat)} p_{(tempo)}$ | 6 | 97,4 | 4,67 | 0,02 |
| $\Psi_{(dveg)} p_{(.)}$ | 3 | 97,62 | 4,9 | 0,02 |
| $\Psi_{(habitat)} p_{(.)}$ | 4 | 98,71 | 5,99 | 0,01 |

Tabela 5. Soma dos pesos dos AICc dos modelos (Σw_i) contendo a covariável específica nos parâmetros de detecção e ocupação

| Covariável | Σw_i | |
|--------------|--------------|--------|
| | Civeta | Geneta |
| p(tempo) | 0,80 | 0,74 |
| Psi(Nroed) | 0,10 | 0,33 |
| Psi(habitat) | 0,14 | 0,03 |
| Psi(charcos) | 0,27 | 0,28 |
| Psi(Npfrut) | 0,15 | 0,13 |
| Psi(dveg) | 0,40 | 0,25 |

Tabela 6. Estimativa do valor de Beta (β) e respectivos erros padrões dos parâmetros mais relevantes na modelagem de ocupação e detecção de duas espécies da família Viverridae (civeta e geneta) na estação seca. Os valores de β são eferentes aos melhores modelos nos quais aparecem as covariáveis

| Civeta | | | Geneta | | |
|-------------------|---------------------------|-----------|-------------------|---------------------------|-----------|
| Covariável | β | EP | Covariável | β | EP |
| p(tempo) | 1,67 | 0,77 | p(tempo) | 1.92 | 0,85 |
| Psi(dveg) | -50.19 | 55.29 | Psi(Nroed) | -0.65 | 0.53 |
| Psi(charcos) | -2.45 | 1.07 | Psi(charcos) | -0.58 | 0.59 |
| | | | Psi(dveg) | -0.13 | 0.95 |

Tabela 7. Modelo de ocupação condicional usado para avaliar o efeito de interação interespecífica na probabilidade de ocupação e detecção de civeta (dominante = A) e geneta (subordinada = B) na estação seca

| Parâmetros | Estimativa | CI baixo | CI alto |
|-------------------|-------------------|-----------------|----------------|
| PsiA | 0,83 | 2,065e-01 | 0,99 |
| PsiBa | 1,00 | 1,692e-202 | 1,00 |
| PsiBA | 0,66 | 2,034e-01 | 0,94 |
| pA | 0,13 | 2,424e-02 | 0,50 |
| pB | 0,12 | 1,242e-02 | 0,63 |
| rA | 0,39 | 1,946e-01 | 0,63 |
| rBa | 0,27 | 1,046e-01 | 0,55 |
| rBA | 0,48 | 2,455e-01 | 0,72 |

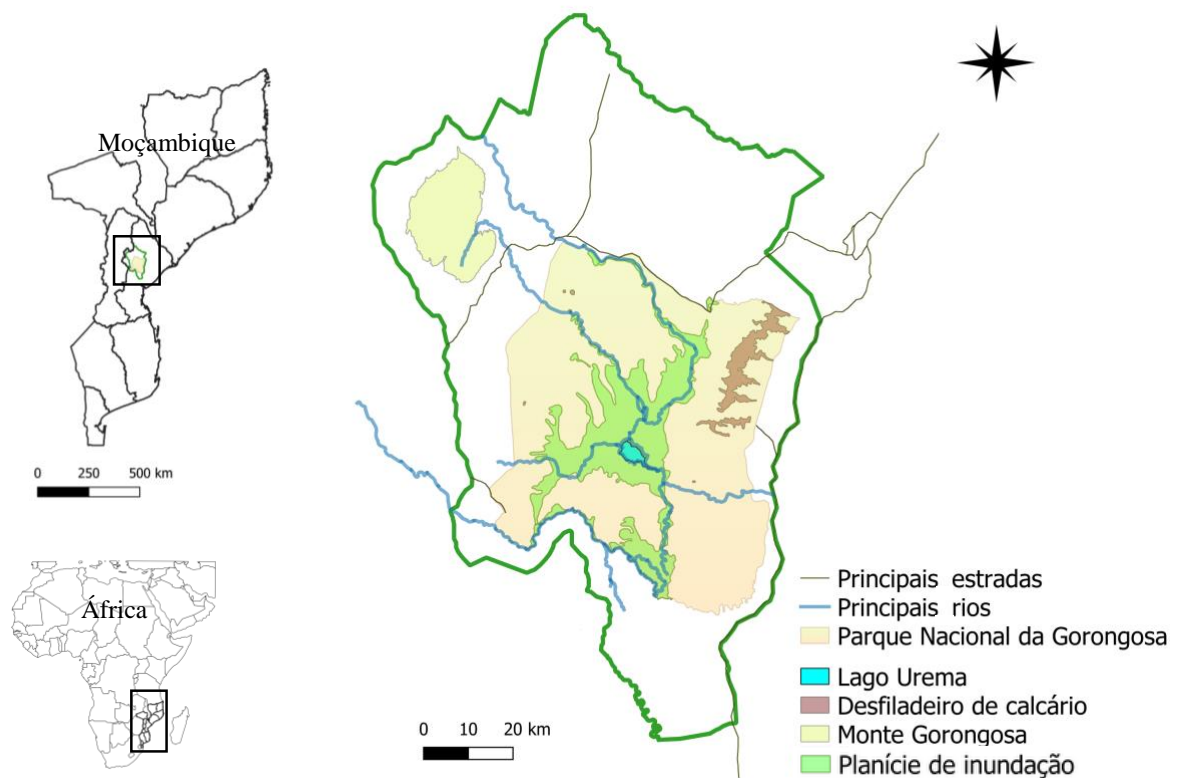


Figura 1. Enquadramento geográfico da área de estudo

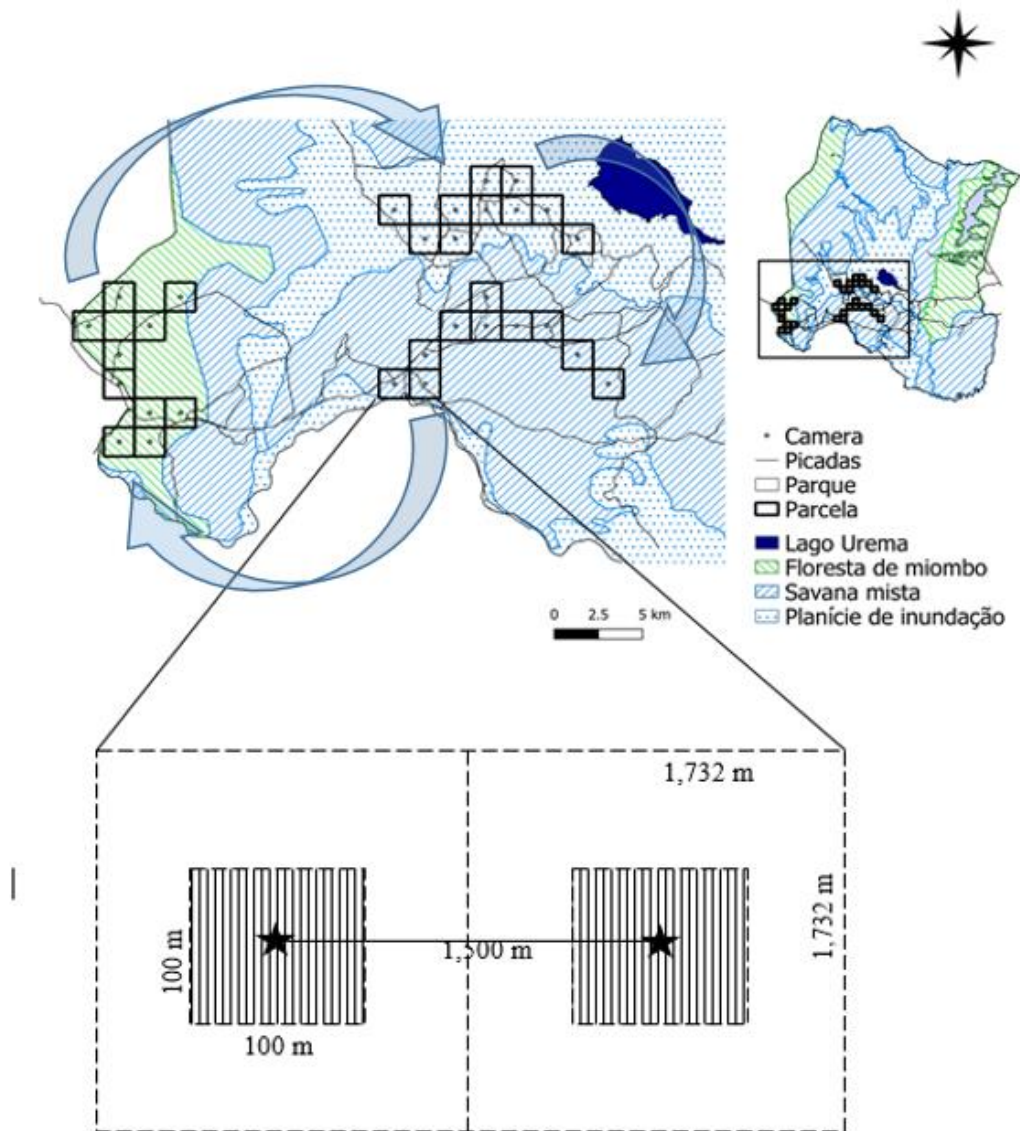


Figura 2. Localização e distribuição das parcelas visitadas para a colecta de dados no Parque Nacional da Gorongosa. As setas maiores e curvas no mapa representam o processo rotativo de amostragens para câmaras, transectos e Shermans de um habitat para outro. Os quadrados maiores no esquema abaixo do mapa representam as parcelas de 1,732 x 1,732 m, os quadrados menores com traços representam as subparcelas onde foram feitos os transectos e as Shermans para a colecta das covariáveis do habitat (fruteiras, roedores e densidade de árvores). A estrela representa o ponto central da parcela onde era montada a câmara fotográfica.

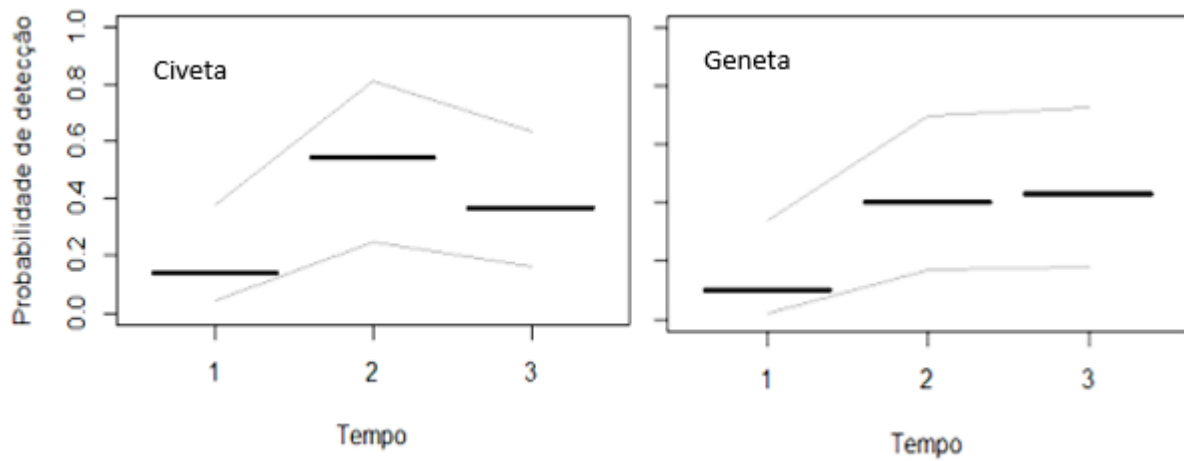


Figura 3. Efeito da progressão do tempo (estação seca) na probabilidade de detecção. Estimativas feitas a partir do modelo de ocupação para uma espécie. As linhas cinzentas representam intervalos de confiança 95%.

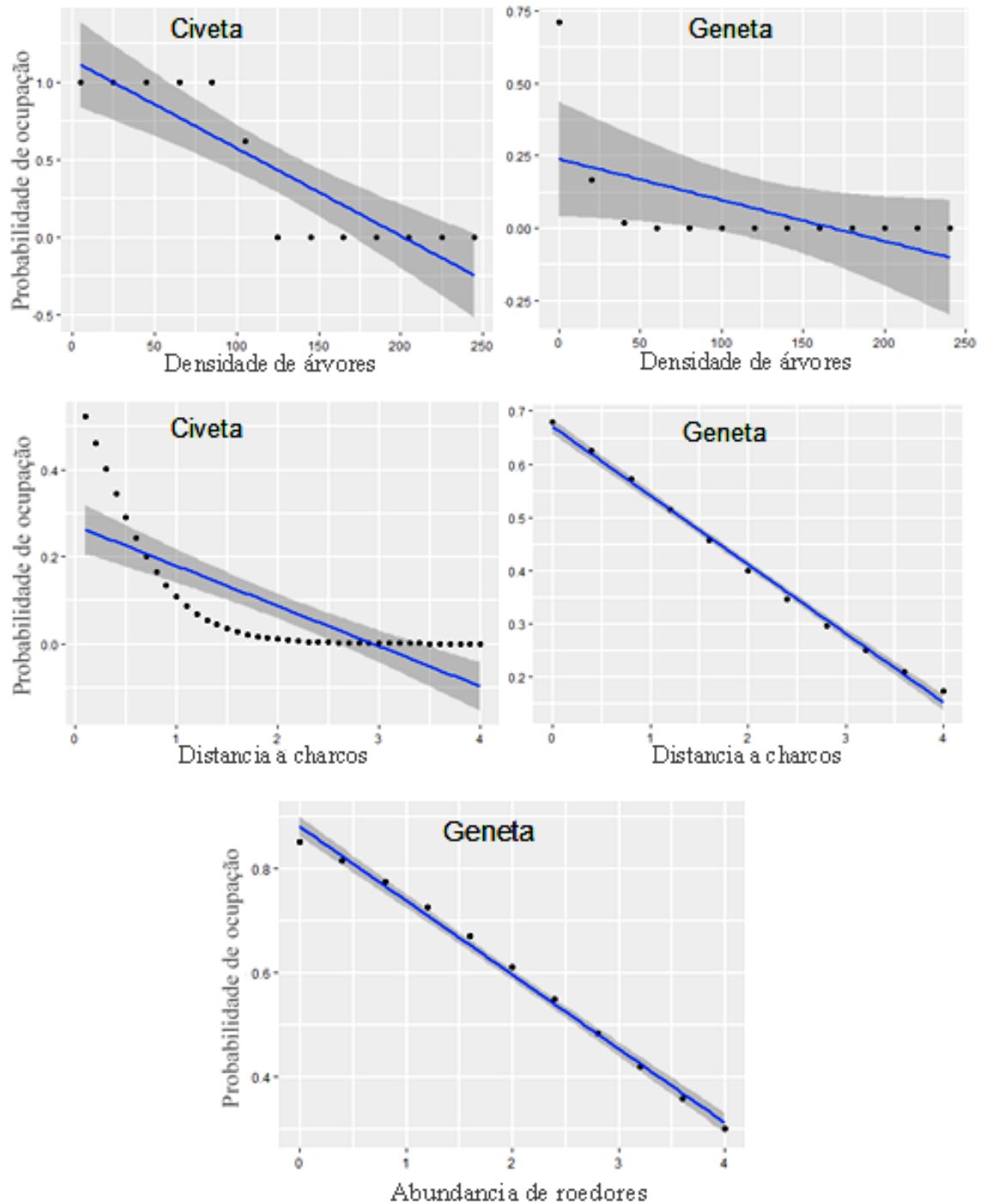


Figura 4. Efeito das covariáveis sobre a probabilidade de ocupação de civeta e geneta em relação a densidade de árvores, distâncias a charcos, abundância de fruteiras e roedores. Os pontos pretos indicam valores estimados das probabilidades de ocupação da espécie em função da covariável estudada. As linhas azuis representam tendências da relação entre a probabilidade de ocupação e as covariáveis estudadas. As faixas cinzentas mostram os

intervalos de confiança de 95%. Estimativas feitas a partir da média dos modelos de ocupação para uma espécie

4. Referencias Bibliográficas

Adem AB. 2015. Ecological studies of the African civet (*Civettictis civetta*) in Hawassa and wondo genet areas, Southern Ethiopia. *Ecological and Systematic Zoology*. Addis Ababa University.

Admasu E, Thirgood SJ, Bekele A, Laurenson MK. 2004. A note on the spatial ecology of African civet *Civettictis civetta* and common genet *Genetta genetta* in farmland in the Ethiopian Highlands. *African Journal of Ecology*:160–162.

Altaf M. 2017. First record of Small Indian Civet (*Viverricula indica*) from Azad Jammu and Kashmir Himalaya, Pakistan. *Journal of Wildlife and Ecology* 1:17–24.

Alves F, Webb MH, Langmore N, Heinsohn R. 2019. Occupancy and density of a habitat specialist and a sympatric generalist songbird species in Tasmania. *Austral Ecology* 3:1–7

Amiard PJ, Kruger CV, Mullers RHE, Schipper J. 2014. The diet of African Civet *Civettictis civetta* in two vegetation types of the Savannah biome in South Africa. *Small Carnivore Conservation*:52 & 53:4–12

Amorim FW, De Ávila RS, De Camargo AJA, Vieira AL, Oliveira PE. 2009. A hawkmoth crossroads? Species richness, seasonality and biogeographical affinities of Sphingidae in a Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography* 36:662–674.

- Ancrenaz M, Hearn AJ, Ross J, Sollmann R, Wilting A. 2012. Handbook for wildlife monitoring using camera-traps.pdf. Página (Secretariat BI, editor). BBEC II Secretariat, c/o Natural Resources Office, Chief Minister's Department, Sabah, Malaysia. Disponível em <http://www.bbec.sabah.gov.my>.
- Angelici FM, Gaubert P. 2013. *Genetta maculata* Large-spotted Genet (Blotched Genet). Pages 232–236 in Kingdon, J. and Hoffmann, M. (Eds). The Mammals of Africa. 5: Carnivores, Pangolins, Equids and Rhinoceroses. Bloomsbury Publishing, London, UK.
- Angelici FM, Luiselli L. 2005. Habitat associations and dietary relationships between two genets. *Revue d Ecologie* 60:341–354.
- Anu A, Sabu TK, Vineesh P. 2009. Seasonality of Litter Insects and Relationship with Rainfall in a Wet Evergreen Forest in South Western Ghats. *Journal of Insect Science* 9:1–10.
- Arlettaz R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal Animal Ecology*. 68(3): p. 460–71.
- Auer SK, Martin TE. 2013. Climate change has indirect effects on resource use and overlap among coexisting bird species with negative consequences for their reproductive success. *Global Change Biology* 19:411–419.
- Bailey LL, MacKenzie DI, Nichols JD. 2014. Advances and applications of occupancy models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1269–1279.

- Baldwin RA, Bender LC. 2008. Distribution, occupancy, and habitat correlates of American martens (*Martes americana*) in rocky mountain national park, colorado. *Journal of Mammalogy* 89:419–427.
- Bayliss J et al. 2014. The discovery, biodiversity and conservation of Mabu forest—the largest medium-altitude rainforest in southern Africa. *Fauna & Flora International* 48:177–185.
- Bayliss J et al. 2014. The discovery, biodiversity and conservation of Mabu forest—the largest medium-altitude rainforest in southern Africa. *Fauna & Flora International* 48:177–185.
- Beier P, Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. *The Journal of Wildlife Management*.
- Bekele T, Afework B, Balakrishnan M. 2008a. Feeding ecology of the African Civet *Civettictis civetta* in the Menagesha–Suba State Forest, Ethiopia. *Small Carnivores Conservation* 39:19-24.
- Bekele T, Afework B, Balakrishnan M. 2008b. Scent-marking by the African Civet *Civettictis civetta* in the Menagesha-Suba State Forest, Ethiopia. *Small Carnivores Conservation* 38:29-33.
- Berhanu A, Bekele A, Balakrishnan M. 2013. Home range and movement patterns of African Civet *Civettictis civetta* in Wondo Genet, Ethiopia. *Small Carnivore Conservation* 48:83–86.

- Bischof R., H. Ali, M. Kabir, S. Hameed, and M. A. Nawaz. 2014. Being the underdog: an elusive small carnivore uses space with prey and time without enemies. *Journal of Zoology*. 293(1):40–48.
- Bolton M. 1973. Notes on the current status and distribution of some larger mammals in Ethiopia. *Mammalia* 37:562- 586.
- Bothma JD. 1971. Food habits of some carnivora (Mammalia) from Africa. *Annals of the Transvaal Museum*. 27:15–25.
- Bothma JDP. 1971. Food habits of some carnivora (Mammalia) from Africa. *Annual Transfer Museum* 27:15- 25.
- Bouley P, Poulos M, Branco R, Carter NH. 2018. Post-war recovery of the African lion in response to large-scale ecosystem restoration. *Biological Conservation* 227:233–242. Elsevier. Disponível em <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.08.024>.
- Brown JH. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124:225–279
- Burton AC, Sam MK, Kpelle DG, Balangtaa C, Buedi EB, Brashares JS. 2011. Evaluating persistence and its predictors in a West African carnivore community. *Biological Conservation* 144:2344–2353. Elsevier Ltd. Disponível em <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.014>.
- Caro TM, Stoner CJ. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation* 110:67–75.
- Carvalho F. et al. 2016. A conservation assessment of *Genetta genetta*.

- Chesson P. 1991. A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution* 6:26–28.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Reviews of Ecological Systems, California* 343-368.
- Cheyne SM et al. 2016. Predicted distribution of the otter civet *Cynogale bennettii* (Mammalia: Carnivora: Viverridae) on Borneo. *Raffles Bulletin of Zoology*:126–131.
- Clavel J, Julliard R, De Victor V. 2010. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 9: 8-222.
- Communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 1-32.
- Connell JH. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122:661–696.
- Cutler TC, Swan DE. 1999. Using remote photography in wildlife ecology: a review. *Wildlife Society Bulletin* 27:571–581
- Darnell AM, Graf JA, Somers MJ, Slotow R, Gunther MS. 2014. Space use of African wild dogs in relation to other large carnivores. *PLoS ONE* 9.
- Debinski D, Holt R. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14:342–355
- Delibes M, Gaubert P. 2013. Common Genet *Genetta genetta*. In: Kingdon J, Hoffmann M (Eds.), *The Mammals of Africa*, 5. Carnivores, Pangolins, Equids, and Rhinoceroses. Bloomsbury, London, UK:224–229.

- Di Bitetti MS, De Ângelo CD, Di Blanco YE, Paviolo A. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36:403–412.
- Diefenbach DR, Hansen LA, Warren RJ, Conroy MJ. 2006. Spatial Organization of a Reintroduced Population of Bobcats. *Journal of Mammalogy* 87:394–401.
- Djagoun CAMS, Gaubert P. 2009. Small carnivorans from southern Benin: A preliminary assessment of diversity and hunting pressure. *Small Carnivore Conservation*:1–11.
- Donovan TM a, Hines J. 2007. EXERCISE 3: Single-species, single-season occupancy models (no covariates) Please cite this work as: Donovan, TM, Hines J. 2007. Exercises in occupancy modeling and estimation.:1–74. Disponível em <http://www.uvm.edu/envnr/vtcfwru/spreadsheets/occupancy.htm>.
- Easter T, Bouley P, Carter N. 2019. Opportunities for biodiversity conservation outside of Gorongosa National Park, Mozambique: A multispecies approach. *Biological Conservation* 232:217–227. Elsevier. Disponível em <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.007>.
- Eisenberg J, Kleliman DG. 1972. Olfactory Communication in Mammals. *Annual Review of Ecology and Systematic* 3:1-32.
- Estes RD. 1991. *The Behaviour Guide to African Mammals*. University of California Press, Berkeley, CA, USA.
- Estes RD. 2012. *The Behavior Guide to African Mammals, Including Hoofed Mammals, Carnivores, and Primates 20th Anniv.* University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, and London, England. FSC,

- Eubanks Md, Denno RF. 1999. The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect 80:1253–1266.
- Eubanks MD, Denno RF. 1999. The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecological Society of America* 80:1253–1266.
- Fa JE, Brown D. 2009. Impacts of hunting on mammals in African tropical moist forests: a review and synthesis. *Mammal Society, Mammal Review* 39:231–264.
- Farris ZJ, Gerber BD, Valenta K, Rafaliarison R, Claude J, Larney E, Rajaonarivelo T, Randriana Z, Wright PC, Chapman CA. 2017. occupancy and co-occurrence in Madagascar. *Biological Conservation* 210:116–124.
- Farris ZJ, Gerber BD, Valenta K, Rafaliarison R, Claude J, Larney E, Rajaonarivelo T, Randriana Z, Wright PC, Chapman CA. 2017. Threats to a rainforest carnivore community: A multi-year assessment of occupancy and co-occurrence in Madagascar. *Biological Conservation* 210:116–124.
- Fiske I, Chandler R. 2019. Overview of Unmarked: An R Package for the Analysis of Data from Unmarked Animals:5–9.
- Fouquet A, Francesco G, Haigh A, Gemmill N. 2010. Using ecological niche modelling to infer past, present and future environmental suitability for *Leiopelma hochstetteri*, an endangered New Zealand native frog. *Biological Conservation* 143:1375–1384. Elsevier Ltd. Disponível em <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.012>.

- Fuller TK, Bikrevicius AR, Kat PW. 1990. Movements and behaviour of large spotted genets (*Genetta maculata* Grey 1830) Near Elmentia, Kenya (Mammalia; Viverridae). *Tropical Zoology* 3:13–19.
- Futuyma DJ, Moreno G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Ecology System* 19:207–33.
- Gaubert P, Fernandes CA, Bruford MW, Veron G. 2004. Genets (Carnivora, Viverridae) in Africa: An evolutionary synthesis based on cytochrome b sequences and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society* 81:589–610.
- Gaubert P, Papes M, Peterson AT. 2006. Natural history collections and the conservation of poorly known taxa: Ecological niche modeling in central African rainforest genets (*Genetta spp.*). *Biological Conservation* 0:106–117.
- Gaubert P, Veron G, Tranier M. 2002. Genets and “genet-like” taxa (Carnivora, Viverrinae): phylogenetic analysis, systematics and biogeographic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 134:317–334.
- Gehring TM, Swihart RK. 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 109:283–295.
- Gerber BD, Karpanty SM, Kelly MJ. 2012. Evaluating the potential biases in carnivore capture-recapture studies associated with the use of lure and varying density estimation techniques using photographic-sampling data of the Malagasy civet. *Population Ecology* 54:43–54.

- Gerber LR, Sabo JL. 2007. Predicting extinction risk in spite of predator-prey oscillations. *Ecology. Application* 17:1543–1554.
- Gittleman JL, Funk SM, Macdonald DM, Wayne RK. 2001. *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- González-Maya JF, Schipper GJ, Benítez A. 2009. Activity patterns and community ecology of small carnivores in the Talamanca region, Costa Rica. *Patrones de actividad y ecología de la comunidad de pequeños carnívoros de la región de Talamanca, Costa Rica*. *Small Carnivore Conservation* 41:9–14.
- Goswami A, Friscia A. 2010. *Carnivore Evolution: New View on phylogeny: Form and Function*. Cambridge University Press, UK.
- Graham MH. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809–2815.
- Grobler H, Hall-Martin A, Walker C. 1988. *Predators of Southern Africa: A Field Guide*. Southern Book Publishers, Johannesburg, South Africa.
- Grubb P, Jones TS, Davies AG, Edberg E, Starin ED, Hill JE. 1998. *Mammals of Ghana, Sierra Leone and the Gambia*. The Tendrine Press, Cornwall.
- Gu W, Swihart RK. 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife–habitat models. *Biological Conservation* 116(2):195-203.
- Guillera-arroita G. 2012. Designing studies to detect differences in species occupancy: power analysis under imperfect detection. *Methods in Ecology and Evolution* 3:860–869.

- Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993–1009.
- Habtamu T, Bekele A, Ahmed R, Gadisa T, Tolemariam T, Belay B. 2017. Diets of the African Civet *Civettictis civetta* (Schreber 1778) in selected coffee forest habitat, southwestern Ethiopia. *African Journal of Ecology*:1–7.
- Heilbrun RD, NJ. Silvy, MJ. Peterson ME, Tewes. 2006. Estimating bobcat abundance using automatically triggered cameras. *Wildlife Society Bulletin* 34:69–73.
- Herrero J, Cavallini P. 2007. *Genetta genetta* (The IUCN Red List of Threatened Species 2007) (p. e.T41698A10521935).
- Hill AK. 2016. Size and Dominance. *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*:1–8.
- Hoffmann AA, Blows MW. 1994. Species borders: Ecological and evolutionary perspectives. *Trends Ecology and Evolution* 9:223–227.
- Hoffmann M, Cronin DT, Hearn G, Butynski TM, Do E, San L. 2004. A review of evidence for the presence of Two-spotted Palm Civet *Nandinia binotata* and four other small carnivores on Bioko, Equatorial Guinea Does Two-spotted Palm Civet occur on Bioko. *Small Carnivore Conservation* 52 & 53:13–23.
- Hon J et al. 2016. Predicted distribution of the bay cat *Catopuma badia* (Mammalia: Carnivora: Felidae) on Borneo. *Raffles Bulletin of Zoology* 33:42–49.
- Huey RB. 2005. Physiological Consequences of Habitat Selection. *The American Naturalist* 137:91–115. Disponível em <http://links.jstor.org/sici?sici=0003-0147%28199106%29137%3CS91%3APCOHS%3E2.O.C0%3B2->.

- Hunt RM. 1996. Biogeography of the Order Carnivora. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Cornell University Press, New York:451–485.
- Hutterer R, Ray JC. 1997. Bat predation by small carnivores in a central African rainforest. *Zeitschrift fur Säugetierkunde* 62:86–92.
- IUCN. 2015. 2015 IUCN Red List of Threatened Species.
- IUCN. 2016. 2016 IUCN Red List of Threatened Species.
- Jennings AP, Mathai J, Brodie J, Giordano AJ, Veron G. 2013. Predicted distributions and conservation status of two threatened Southeast Asian small carnivores: the banded civet and Hose's civet. *Mammalia* 77:261–271.
- Josse E, Bach P, Dagorn L. 1998. Simultaneous observations of tuna movements and their prey by sonic tracking and acoustic surveys. *Hydrobiologia* 371 & 372:61–69.
- Julliard R, Jiguet F. & Couvet D. 2003. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* 10:148–54.
- King CM. 1989. The advantages and disadvantages of small size to weasels, *Mustela* species. In: Gittleman JL (ed) *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, New York:302-334
- Kingdon J. 1997. *The Kingdon field guide to African mammals*. Academic Press, London, U.K.
- Kingdon J. 1997. *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Academic Press, San Diego, USA.

- Le Roux PC, McGeoch MA. 2008. Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology* 14:2950–2962.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Legault A, Theuerkauf J, Chartendrault V, Rouys S, Saoumoé M, Verfaille L, Desmoulins F, Barré N, Gula R. 2013. Using ecological niche models to infer the distribution and population size of parakeets in New Caledonia. *Biological Conservation* 167:149–160. Elsevier Ltd. Disponível em <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.07.041>.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD. 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462:1052–1055.
- Long RA, Donovan TM, Buzas JS. 2011. Predicting carnivore occurrence with noninvasive surveys and occupancy modeling. *Landscape Ecology* 26:327–340.
- Lukoschek V, McCormick MI. 2001. Ontogeny of diet changes in a tropical benthic carnivorous fish, *Parupeneus barberinus* (Mullidae): relationship between foraging behaviour, habitat use, jaw size, and prey selection. *Marine Biology* 138:1099–1113.
- Luseba D, Merwe V Der. 2006. Ethnoveterinary medicine practices among Tsonga speaking people of South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 122:115–122.
- MacArthur R. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

- Macdonald, DW, Rushton S. 2003. Modelling space use and dispersal of mammals in real landscapes: a tool for conservation. *Journal Biogeography*. 30:607–620.
- MacKenzie DI, Bailey LL, Nichols JD. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species. *Journal of Animal Ecology* 73:546–555.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83:2248–2255.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Página (Inc E, editor).
- MacKenzie DI, Nichols JD, Sutton N, Kawanishi K, Bailey LL. 2005. Improving inferences in population studies of rare species special feature. *Ecology* 86:1101–1113.
- MacKenzie DI, Royle JA. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42:1105–1114.
- Mackenzie DI. 2012. PRESENCE User Manual.
- Mallick JK. 2006. Civet conservation:1–4.
- Mazerolle MMJ. 2019. Package ‘AICcmodavg’.
- Meehl GA, Stocker TF, Collins WD, Friedlingstein P, Gaye AT. 2007. The physical science basis. Contribution of working group to the fourth assessment report of the

intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Melese D, Suryabhadgavan K V, Gelet M, Balakrishnan M. 2014. Remote sensing and geographic information system-based African civet habitat mapping in Andracha. *Journal of Applied Remote Sensing* 8:1–14.

Meredith MM. 2019. Package ‘ wqid ’.

Msuha MJ, Carbone C, Pettorelli N, et al. 2012. Conserving biodiversity in a changing world: Land use change and species richness in northern Tanzania. *Biodiversity and Conservation* 21:2747–59. Disponivel em: <http://doi.org/10.1007/s10531-012-0331-1>

Msuha MJ, Carbone C., Pettorelli N, Durant SM. 2012. Conserving biodiversity in a changing world: land use change and species richness in northern Tanzania. *Biodiversity Conservation*. 21, 2747–2759.

Mudappa D, Kumar A, Chellam R. 2010. Diet and fruit choice of the brown palm civet *Paradoxurus jerdoni*, a viverrid endemic to the Western Ghats rainforest, India. *Tropical Conservation Science* 3:282–300.

Mullu D, Balakrishnan M. 2015. Seasonal and Spatial Differences in Feeding Ecology and Behavior of the African Civet *Civettictis civetta* in Arba Minch Forest, Arba Minch, Ethiopia. *Global Journal of Human-Social Science* 15.

Munuera DC, Llobet FL. 2004. Space use of common genet *Genetta genetta* in a Mediterranean habitat of northeastern Spain: differences between sexes and seasons. *Acta Theriol (Warsz)* 49(4):491–502

- Nichols JD, Bailey LL, Allan F, Jr OC, Talancy NW, Grant EHC, Gilbert AT, Annand EM, Thomas P. 2008. Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology* 45:1321–1329.
- Nichols JD, Karanth KU. 2002. Statistical concepts; assessing spatial distribution. Karanth and J. D. Nichols, editors. *Monitoring tigers and their prey*. Centre for Wildlife Studies, Bangalore, India:29–28.
- Nouhuys S Van. 2016. *Metapopulation Ecology*.
- Nowak RM. 1999. *Walker's Mammals of the World*, sixth ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Nowak RM. 2005. *Walker's carnivores of the World*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- O'Connell AF, Karanth KU, Nichols JD. 2011. *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*.
- Oliveira VF. 2015. *A coexistência de predadores de topo em bromélias*. São Paulo: Curso de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade de São Paulo.
- Palmer MS, Packer C, Swanson A, Kosmala M, Arnold T. 2018. Evaluating relative abundance indices for terrestrial herbivores from large-scale camera trap surveys. *African Journal of Ecology* 56:791–803.
- Palomares F, Delibes M. 1994. Spatio-temporal ecology and behavior of European genets in southwestern Spain. *Journal of Mammalogy* 75:714-724.

- Pereira P, Alves AA da SJ, Fonseca C, Matos M. 2012. Coexistence of carnivores in a heterogeneous landscape: habitat selection and ecological niches. *Ecology Research* 27:745–753.
- Persson L. 1985. Asymmetrical competition: Are larger animals competitively superior? *American Naturalist* 126:261–266.
- Pimm SL, Jones HL, Diamond J. 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist* 132:757-85.
- Pimm SL, Raven P. 2000. Biodiversity – extinction by numbers. *Nature* 403:843–845.
- Pimm SL. 2008. Biodiversity: Climate Change or Habitat Loss — Which Will Kill More Species? *Current Biology* 18:117–119.
- Plano de Maneio-PNG. 2016. Plano de Maneio Parque Nacional da Gorongosa.
- Powell RA. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. Em: Boitani, L. and Fuller, T. K. (eds), *Research techniques in animal ecology. Controversies and consequences*. Columbia University. Press:65–110.
- Prugh LR., Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105:20770–5.
- Pugh M. 1998. *Civet Farming. An Ethiopian Investigation*. World Society for the Protection of Animals, London 272- 273.
- Putman RN. 1984. Facts from faeces. *Mammalian Review* 14:79-97.

- R Core Team .2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rabinowitz AR. 1991. Behavior and movement of sympatric Civet species in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Journal of Zoology* 223:281-298.
- Ralls K. 1971. Mammalian scent marking. *Science* 171:443–449.
- Ramesh T, Downs CT. 2014. Modelling large spotted genet (*Genetta tigrina*) and slender mongoose (*Galerella sanguinea*) occupancy in a heterogeneous landscape of South Africa.
- Ramesh T, Kalle R, Sankar K, Qureshi Q. 2012. Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal of Zoology* 287(4):269–275.
- Randall RM. 1977. Aspects of the Ecology of Civets *Civettictis civetta*. M.Sc. Thesis, University of Pretoria, Pretoria.
- Ray JC, Hunter L., Zigouris J. 2005. Setting conservation and research priorities for larger African carnivores (Vol. 24). Wildlife Conservation Society New York. Disponível em: http://programs.wcs.org/Portals/42/Publications/WCS_WorkingPaper_24_web.pdf.
- Ray JC. 1995. *Civettictis civetta*. *Mammalian Species* 488:1-7.
- Ray JC. 2005. Large carnivorous animals as tools for conserving biodiversity: assumptions and uncertainties. In: Ray JC et al (eds) *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington.

- Rhodes JR. 2005. The Ecology, Management and Monitoring of Wildlife Populations in Fragmented Landscapes-a Koala Case Study. Richmond OM, Hines JE, Beissinger SR. (2010). Two-species occupancy models: a new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications* 20(7):2036-2046.
- Richmond OMW, Fish US, Service W, Hines JE, States U, Survey G, Beissinger SR. 2010. Two-species occupancy models: A new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications* 20:2036–2046.
- Ritchie EG, Johnson CN. 2009. REVIEW AND Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12:982–998.
- Roberts CW, Pierce BL, Braden AW, Lopez RR, Silvey NJ, Frank PA, Ransom JR. 2006. Comparison of camera and road survey estimates for white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 70:263–267
- Roberts PD, Somers MJ, White RM, Nel JAJ. 2007. Diet of the South African large-spotted genet *Genetta tigrina* (Carnivora, Viverridae) in a coastal dune forest. *Acta Theriologica* 52:45–53.
- Roberts PD. et al. 2016. A conservation assessment of *Genetta tigrina*.
- Robinson SK, Terborgh J. 1995. Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology* 64:1–11.

- Rocha-mendes F, Mikich SB, Quadros J, Santos AR. 2011. Feeding ecology of carnivores (Mammalia, Carnivora) in Atlantic Forest remnants, Southern Brazil. *Biota Neotropica* 10:21–30.
- Roemer GW, Gompper ME, Valkenburgh BVAN. 2009. The Ecological Role of the Mammalian Mesocarnivore. *BioScience* 59:165–173.
- Rosalino L. M. and Santos-Reis M. 2002. Feeding habits of the common genet *Genetta genetta* (Carnivora: Viverridae) in a semi natural landscape of central Portugal. *Mammalia* 66: 195–205.
- Rosenzweig ML. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rosevear DR. 1974. *The Carnivores of West Africa*. British Museum of Natural History, London.
- Rota CT, Wikle CK, Kays RW, Forrester D, Mcshea WJ, Parsons AW, Joshua J. 2016. A two-species occupancy model accommodating simultaneous spatial and interspecific dependence. *Ecological Society of America* 0:1–22.
- Roux R, Zemouche J, Blomsterberg S, Strauss W, Madikiza Z, Somers M, Gaubert P, San EDL. 2016. A conservation assessment of *Genetta maculata*. *The Red List of Mammals of South Africa, Swaziland and Lesotho*.
- Rovero F, Martin E, Rosa M, Ahumada JA, Spitale D. 2014. Estimating Species Richness and Modelling Habitat Preferences of Tropical Forest Mammals from Camera Trap Data. *PLoS ONE* 9.

- Royle JA, Ke M. 2007. A bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models. *Ecology* 88:1813–1823.
- Sadegh M, Nguyen A, Kosmala M, Swanson A, Palmer MS. 2018. Wild animals in camera-trap images with deep learning. *Ecology* 115: E5716–E5725.
- San DLE, Gaubert P, Whibesilassie WD, Ray J. 2015. *Civettictis civetta*, African Civet. The IUCN Red List of Threatened Species 0:1–9. Disponível em <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T41695A45218199.en>.
- Schipper J et al. 2013. Small Carnivore Conservation habitat parameters affecting their distribution. *Small Carnivore Conservation* 48:1019–5041.
- Schoener TW. 1974. Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology* 6:265–307.
- Schoener TW. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122:240–285.
- Schoener TW. 2009. Ecological niche, 3-13. Em: *The Princeton guide to ecology* (S.A. Levin, eds.). Princeton University Press, New Jersey.
- Schreiber A, Riffel M, Rompaey, H V. 1989. Weasels, Civets, Mongooses, and their Relatives. An Action Plan for the Conservation of Mustelids and Viverrids. IUCN.
- Schuette P, Wagner AP, Wagner ME, Creel S. 2013. Occupancy patterns and niche partitioning within a diverse carnivore community exposed to anthropogenic pressures. *Biological Conservation* 158:301–312.

Scotson L, Johnston LR, Iannarilli F, Wearn OR, Mohd-azlan J, Wong WM, Gray TNE, Dinata Y, Suzuki A, Willard CE. 2017. Best practices and software for the management and sharing of camera trap data for small and large scales studies. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 3:158–172.

Scott JM, Heglund PJ, Morrison ML, Haufler JB, Raphael MG, Wall WA, Samson FB. 2002. *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington, D.C., USA.

Siepielski AM, McPeck MA. 2010. On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology* 11(9):3153-3164.

Simberloff D, Dayan T, Jones C, Ogura G. 2000. Character displacement and release in the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus*. *Ecology* 81:2086–2099.

Siviero MCB. 2012. Caracterização de micro-habitats do guaxinim (*Procyon cancrivorus*) em remanescentes de vegetação na região de Campinas, São Paulo (Mammalia: Carnivora).

Skinner JD, Chimimba CT. 2005. *The Mammals of the Southern African Subregion*. Cambridge University Press, Cambridge.

Skinner JD, Smithers RHN. 1990. *The Mammals of the Southern African Subregion*. University of Pretoria, Pretoria.

Stalmans M, Beilfuss R. 2008. *Landscapes of the Gorongosa National Park Prepared for the Gorongosa Research Center by Dr. Marc Stalmans International Conservation Services -*

South Africa Department of Scientific Services, Gorongosa National Park July 2008 A full description of the s.

Stalmans ME, Massad TJ, Peel MJS, Tarnita CE, Pringle M. 2019. War-induced collapse and asymmetric recovery of large-mammal populations in Gorongosa National Park, Mozambique. *PLoS ONE* 14:1–18.

Steen DA, McClure CJW, Brock JC, Craig Rudolph D, Pierce JB, Lee JR. et al. 2014. Snake co-occurrence patterns are best explained by habitat and hypothesized effects of interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology* 83:286–295.

Steen DA, McClure CJW, Brock JC, Rudolph DC, Pierce JB, Lee JR, Humphries WJ, Gregory BB, Sutton WB, Smith LL, Baxley DL, Stevenson DJ, Guyer C. 2014. Snake co-occurrence patterns are best explained by habitat and hypothesized effects of interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology* 83(1):286–95. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12121>.

Steenweg R, Whittington J, Hebblewhite M, Forshner A, Johnston B, Petersen D, Shepherd B, Lukacs PM. 2016. Camera-based occupancy monitoring at large scales: Power to detect trends in grizzly bears across the Canadian Rockies. *BIOC* 201:192–200. Elsevier Ltd. Disponível em <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.020>.

Storm FRM, Langkjaer MRE. 2018. Diet and gut microbiome of African viverrids. University of Copenhagen.

St-Pierre C, Ouellet JP, Crete M. 2006. Do competitive intraguild interactions affect space and habitat use by small carnivores in a forested landscape? *Ecography* 29:487–496.

- Sunarto S, Kelly MJ, Parakkasi K, Hutajulu MB. 2015. Cat coexistence in central Sumatra: ecological characteristics, spatial and temporal overlap, and implications for management. *Journal of Zoology* 296:104–115.
- Swanepoel LH, Power RJ, Government SA, San EDL. 2016. *Civettictis civetta* – African Civet. *The Red List of Mammals of South Africa, Swaziland and Lesotho*:1–9.
- Taylor ME. 1986. Aspects of the biology of the four-toed mongoose *Bdeogale crassicauda*. *Cimbebasia* 22:187-193.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, Nature Publishing Groupature 427:145–148.
- Tobler MW, Carrillo-Percestequi SE, Leite Pitman R, Mares R, Powell G. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169–178.
- Tobler MW, Carrillo-Percestequi SE, Pitman RL., Mares R, Powell G. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169–178.
- Tyre AJ, Tenhumberg B, Field SA, Niejalke D, Parris K, Possingham HP. 2003. Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecological Applications* 13(6):1790-1801.
- Verner J, Morrison, ML, Ralph CJ. 1986. *Wildlife 2000: Modeling Habitat Relationships of Terrestrial Vertebrates*. (Eds.), University of Wisconsin Press.

- Visser ME, Holleman LJM. 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 268:289–294.
- Voigt W, Perner J, Davis AJ et al. 2003. Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology* 84:2444–2453.
- Walter GH. 1988. Competitive exclusion, coexistence and community structure. *Acta Biotheoretica* 281–313.
- Wearn OR, Glover-kapfer P. 2017. Camera-trapping page 1.
- Widdows CD, Roberts PD, Maddock AH, Carvalho F, Gaubert P, San EDL. 2016. *Genetta tigrina* – Cape Genet. The Red List of Mammals of South Africa, Swaziland and Lesotho.:1–6.
- Wiens JA. 1989. The ecology of bird communities. Foundations and patterns. In R. S. K. Barnes, H. J. B. Birks, E. F. Connor, and R. T. Paine, editors. *Cambridge studies in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1.
- Wilson JW, Primack RB. 2019. *Conservation Biology in Sub-Saharan Africa*. Open Book, Cambridge, UK. Disponível em <https://doi.org/10.11647/OBP.0177>.
- Wintle BA, Kavanagh RP, McCarthy MA, Burgman MA. (2005). Estimating and dealing with detectability in occupancy surveys for forest owls and arboreal marsupials. *Journal of Wildlife Management* 69(3):905-917.

- Wong G, Sáenz J, Escobar-Lasso S, Gil-Fernández M, Gómez-Hoyos DA, Carrillo-Jiménez E, Fonseca LG. 2017. Distribution and hotspots of the feeding areas of jaguars on sea turtles at a national park in Costa Rica. *Neotropical Biology and Conservation* 12:2–11.
- Wozencraft WC. 2005. Order Carnivora. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Third edition. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA, :532–628.
- Zemouche J. 2018. Trophic ecology of rusty-spotted genet *Genetta maculata* and slender mongoose *Herpestes sanguineus* in Telperion Nature Reserve, with a focus on dietary segregation as a possible mechanism of coexistence By. University of the Witwatersrand.
- Zuberogoitia I, Zabala J, Garin I, Aihartza J. 2002. Home range size and habitat use of male common genets in the Urdaubai biosphere reserve, Northern Spain. *Z Jagdwiss* 48:107–113. doi: 10.1007/BF02193549.

Apêndices

Apêndice 1. Teste de correlação de pearson das covariaves dos modelos

| | Npfrut | Nroed | charcos | dveg |
|----------------|---------------|--------------|----------------|-------------|
| Npfrut | 1 | | | |
| Nroed | 0,2 | 1 | | |
| charcos | 0,26 | 0,38 | 1 | |
| dveg | 0,03 | 0,44 | 0,53 | 1 |

Apêndice 2. Abundância de roedores

| Habitat | Meses | | | | | |
|----------------|--------------|---------|--------------|---------|---------------|---------|
| | Junho | | Julho | | Agosto | |
| | Abundância | Riqueza | Abundância | Riqueza | Abundância | Riqueza |
| Miombo | 12 | 3 | 8 | 3 | 7 | 2 |
| Savana | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Planície | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Especies identificadas a nível de gêneros: *Mastomys*, *Saccostomys*, *Acomys*, *Staetomys*, *Uramys*.

Apêndice 3. Abundância de plantas frutíferas

| Habitat | Meses | | | | | |
|----------|------------|---------|------------|---------|------------|---------|
| | Junho | | Julho | | Agosto | |
| | Abundância | Riqueza | Abundância | Riqueza | Abundância | Riqueza |
| Miombo | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Savana | 0 | 0 | 25 | 5 | 0 | 0 |
| Planície | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |

Especies identificadas: *Philenoptera*, *Zisiphus mucronata*, *Strychnos spinosa*, *Vangueria infausta*, *Crossopteryx febrífuga*

Apêndice 4. Densidade media das árvores por habitat

| Habitat | Densidade média de árvores/parcela(1ha) |
|----------|-----------------------------------------|
| Miombo | 130,6 |
| Savana | 57,9 |
| Planície | 12 |

Apêndice 5. Modelos criados e respectivas hipóteses

| Modelos | Hipóteses |
|----------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| $\Psi_{(.)} p_{(.)}$ | A ocupação das espécies não é explicada por variáveis do habitat e a detecção delas não varia com o tempo |
| $\Psi_{(.)} p_{(tempo)}$ | A ocupação das espécies não é explicada por nenhuma variável do habitat, mas a detecção delas varia com o tempo |
| $\Psi_{(Nroed)} p_{(.)}$ | A ocupação das espécies é explicada pela abundância de roedores e a detecção delas não varia com o tempo |
| $\Psi_{(Npfrut)} p_{(.)}$ | A ocupação das espécies é explicada pela abundância de plantas frutíferas e a detecção delas não varia com o tempo |
| $\Psi_{(charcos)} p_{(.)}$ | A ocupação das espécies é explicada pelas distâncias aos charcos e a detecção delas não varia com o tempo |

| | |
|------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| $\Psi_{(dveg)} p(.)$ | A ocupação das espécies é explicada pela variação da densidade de árvores e a detecção delas não varia com o tempo |
| $\Psi_{(habitat)} p(.)$ | A ocupação das espécies é explicada pelo tipo de habitat e a detecção delas não varia com o tempo |
| $\Psi_{(Nroed)} p(tempo)$ | A ocupação das espécies é explicada pela abundância de roedores e a detecção delas varia com o tempo |
| $\Psi_{(Npfrut)} p(tempo)$ | A ocupação das espécies é explicada pela abundância de plantas frutíferas e a detecção delas varia com o tempo |
| $\Psi_{(charcos)} p(tempo)$ | A ocupação das espécies é explicada pela distância aos charcos mais próximos e a detecção delas varia com o tempo |
| $\Psi_{(dveg)} p(tempo)$ | A ocupação das espécies é explicada pela variação da densidade de árvores e a detecção delas varia com o tempo |
| $\Psi_{(habitat)} p(tempo)$ | A ocupação das espécies é explicada pelo tipo de habitat e a detecção delas varia com o tempo |
| $\Psi_{(charcos + dveg)} p(tempo)$ | A ocupação das espécies é explicada pelo efeito combinado entre distâncias aos charcos e a variação na densidade de árvores e a detecção delas varia com o tempo |
| $\Psi_{(Nroed+ Npfrut)} p(tempo)$ | A ocupação das espécies é explicada pelo efeito combinado entre abundância de roedores e a abundância de plantas frutíferas e a detecção delas varia com o tempo |