

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas



Influência da disponibilidade de recursos alimentares na dinâmica populacional de roedores em áreas de campo de murundus de um cerrado no Brasil central

Ingrid de Mattos

Brasília, abril de 2014.

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Influência da disponibilidade de recursos alimentares na dinâmica populacional de roedores em áreas de campo de murundus de um cerrado no Brasil central

Ingrid de Mattos

Orientador: Prof. Dr. Jader Soares Marinho-Filho

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Brasília, abril de 2014.



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

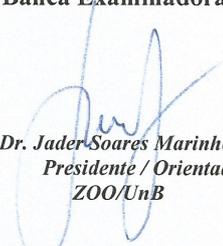
Dissertação de Mestrado

INGRID DE MATTOS

Título:

“Influência da disponibilidade de recursos alimentares na dinâmica populacional de roedores em áreas de campos de murundus de um cerrado do Brasil Central”

Banca Examinadora:



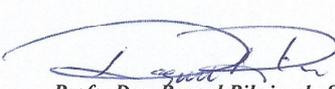
Prof. Dr. Jader Soares Marinho-Filho
Presidente / Orientador
ZOO/UnB



Prof. Dra. Maja Kajin
Membro Titular
UERJ



Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira
Membro Titular
ECL/UnB



Prof. Dra. Raquel Ribeiro da Silva
Membro Suplente
UCB

Brasília, 28 de abril de 2014.

Agradecimentos

Agradeço, primeiramente, ao meu orientador, Prof. Dr. Jader Soares Marinho-Filho, que me acompanha desde a Graduação, quando iniciei meu primeiro contato com pequenos mamíferos e com a Ecologia. Alguns anos se passaram desde então, e cá estou finalizando o Mestrado em Ecologia, o que não seria possível sem todo o apoio, confiança e oportunidades de estudo, trabalho e discussões científicas que me propiciou.

Agradeço também aos Professores membros da banca, Dr. Emerson Vieira, Dra. Maja Kajin e Dra. Raquel Ribeiro, por terem se disponibilizado a participar da defesa, e pelas críticas e sugestões, que serão importantíssimas para o aprimoramento da qualidade do meu trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, aos Professores do Programa, e aos funcionários do Departamento de Ecologia e de Zoologia.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado e à Administração e aos funcionários da Estação Ecológica de Águas Emendadas.

Agradeço especialmente à Clarisse Rocha pelas ideias, pelo grande incentivo e ajuda no planejamento/execução deste trabalho, assim como nas análises e pelas sugestões no manuscrito. Agradeço também pela amizade e solicitude.

À Professora Dra. Ivone Diniz, pelas sugestões na metodologia e pelo empréstimo de materiais.

Ao Dr. Frederico Takahashi, pela disposição e solicitude, assim como pelas sugestões nas análises estatísticas.

Ao Alex Pena, pela ajuda no delineamento amostral e sugestões de análise estatística, pela grande amizade, apoio e companheirismo.

A todos que participaram formal ou informalmente da coleta de dados, principalmente à Luisa Puppim, Marcus Celani, Victor Moura, Fernanda Marins e Davi

Valdez, pela grande ajuda e amizade. Sem vocês não teria sido possível contar tantos frutos e triar tantos artrópodes a tempo!

Aos meus colegas do Laboratório de Mamíferos e do curso de Pós-Graduação, que sempre me ajudaram prontamente em qualquer dúvida, e que me trouxeram muita alegria e descontração até nos dias mais tensos de trabalho, com bom humor e companheirismo, pela troca de ideias e discussões: Pedro de Podestá, Samuel Astete, Gabriel Penido, Leonardo Gomes, Nárjara Grossman, Leonardo Machado, Juliana Ribeiro, Vivian Ribeiro, Renata Françoso e Dênis Bonfim. Dentre eles, em especial, agradeço ao Danilo Fortunato pela importante ajuda nas análises estatísticas, e intensas discussões sobre os resultados, pelo apoio, compreensão e incentivo; e à Bárbara Zimbres e Ana Martins, pelas críticas ao manuscrito, amizade e apoio ao longo desses dois anos.

Por fim, agradeço a minha família, que sempre me apoiou em todas as minhas escolhas pessoais e profissionais, pela paciência, dedicação e amor. Ao meu pai, que sempre me incentivou a desenvolver minhas aptidões, e cujos livros de Mitologia, Ciências da Vida e do Universo, folheados e rabiscados durante minha infância, certamente pesaram no despertar e consolidação do meu interesse pela Natureza. À minha mãe, pelo cuidado, incentivo e apoio nos momentos difíceis ao longo desses dois anos. Aos meus irmãos Renan e Denis, pelo companheirismo, abertura e confiança. E aos meus avós, Ivone e Paulo, por sempre acreditarem em mim.

Dedico esse trabalho a todos que, de alguma forma, participaram dos caminhos que me guiaram até aqui.

Sumário

Agradecimentos	i
Sumário de Figuras	v
Sumário de Tabelas	viii
Sumário de Anexos.....	xi
Resumo	xiii
Abstract.....	xiv
Introdução	2
Metodologia.....	8
1. Área de Estudo.....	8
2. Amostragem	10
2.1. Captura dos animais	10
2.2. Recursos Alimentares.....	12
3. Análises Estatísticas	14
<i>Parâmetros populacionais dos roedores.....</i>	<i>16</i>
<i>Relação entre a disponibilidade de recursos e abundância dos roedores.....</i>	<i>19</i>
<i>Relação entre a disponibilidade de recursos, sobrevivência e probabilidade de captura dos roedores.....</i>	<i>20</i>
Resultados.....	20
<i>Disponibilidade de recursos alimentares</i>	<i>23</i>
<i>Abundância dos roedores</i>	<i>26</i>

<i>Relação entre a disponibilidade de recursos alimentares e a abundância de roedores</i>	30
<i>Relação entre a disponibilidade de recursos, sobrevivência e probabilidade de captura dos roedores</i>	36
Discussão	45
<i>Disponibilidade de recursos alimentares</i>	45
<i>Abundância dos roedores</i>	47
<i>Relação entre a disponibilidade de recursos alimentares e a abundância de roedores</i>	48
<i>Relação entre a disponibilidade de recursos, sobrevivência e probabilidade de captura dos roedores</i>	53
Conclusões.....	60
Referências Bibliográficas.....	63
Anexos.....	78

Sumário de Figuras

- Figura 1. Espécies objeto de estudo. *Calomys tener* (a) e *Necromys lasiurus* (b). 5
- Figura 2. Grades de estudo em campos de murundus na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Brasília, DF. Grade 1 (a), Grade 2 (b)..... 10
- Figura 3. Disposição das linhas (A a J) e pontos de armadilhagem (1 a 10) de cada uma das grades de captura. Os círculos em cinza e os quadrados em preto representam o rodízio das armadilhas a cada dois dias de amostragem. 11
- Figura 4. *Pitfall* com guarda-chuva usado para capturar artrópodes..... 12
- Figura 5. Porcentagem de fêmeas reprodutivas (cicatrizadas, perfuradas, lactantes ou grávidas) de *Calomys tener* (a) e *Necromys lasiurus* (b) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina – DF, ao longo do ano de 2012. Os números acima das barras representam o número total de fêmeas adultas capturadas em cada mês. 22
- Figura 6. Número de indivíduos jovens e adultos de *Necromys lasiurus* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, no ano de 2012, Brasília, DF..... 23
- Figura 7. Disponibilidade de artrópodes (a), de sementes de gramíneas (b) e de frutos (c) (em gramas) nas duas grades de estudo (Grade 1 – G1; Grade 2 – G2) e precipitação total (mm) (INMET – Estação A045) (Precipt.) ao longo dos meses do ano de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. 24
- Figura 8. Boxplots ilustrando a variação na disponibilidade de artrópodes (a, b), sementes de gramínea (c, d) e frutos (e, f) entre as estações do ano e entre as grades de estudo respectivamente, nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. As linhas horizontais no interior das caixas indicam a mediana das observações, as linhas tracejadas verticais - ou fios de bigode - representam o maior e o menor valor observado e os círculos pequenos acima do fio de bigode representam valores extremos ou *outliers*. 25
- Figura 9. Índice de abundância de *Calomys tener* estimado pelo Delineamento Robusto no Programa MARK (N derivado) na Grade 1 e precipitação total (mm) (INMET –

Estação A045) ao longo dos meses de estudo (janeiro a dezembro de 2012) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF..... 27

Figura 10. Índice de abundância de *Necromys lasiurus* estimada pelo Delineamento Robusto no Programa MARK (N derivado) para as duas grades de estudo e precipitação total (mm) (INMET – Estação A045) ao longo dos meses de estudo (janeiro a dezembro de 2012) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. 29

Figura 11. Boxplot do índice de abundância de *Necromys lasiurus* estimado pelo Delineamento Robusto no Programa MARK (N derivado) para as duas grades no período de estudo (janeiro a dezembro de 2012) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. As linhas horizontais no interior das caixas indicam a mediana das observações, as linhas tracejadas verticais - ou fios de bigode - representam o maior e o menor valor observado e os círculos pequenos acima do fio de bigode representam valores extremos ou *outliers*. 29

Figura 12. Índice de abundância de *Calomys tener* e disponibilidade de frutos (g) na Grade 1 ao longo dos meses de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. 33

Figura 13. Relação entre a abundância de *Calomys tener* e a disponibilidade de frutos (g) na Grade 1 nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo final (N derivado = $2.357 + 0.007(\text{fruto}) + 1.731$). 33

Figura 14. Índice de abundância de *Necromys lasiurus* e disponibilidade de sementes de gramíneas (g) na Grade 1 (a) e na Grade 2 (b) ao longo dos meses de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF..... 35

Figura 15. Relação entre a abundância de *Necromys lasiurus* e a disponibilidade de sementes (g) nas grades de estudo nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo final (N derivado $(N. \text{ lasiurus}) = 4.540 + 1.043(\text{semente}) + 7.974(\text{grade}) + 4.369$). A Grade 1 é representada pelos quadrados (com sua respectiva linha de tendência tracejada) e a Grade 2, pelos círculos (com sua respectiva linha de tendência pontilhada). 36

Figura 16. Sobrevivência de <i>Calomys tener</i> e a disponibilidade de frutos na Grade 1 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.	40
Figura 17. Relação entre a sobrevivência de <i>Calomys tener</i> e a disponibilidade de frutos na Grade 1 ao longo dos meses de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo $S(fruto)p=c(.)$	40
Figura 18. Probabilidade de captura de <i>Necromys lasiurus</i> e a disponibilidade de frutos nas grades de estudo (Grade 1 – a; Grade 2 – b) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.....	44
Figura 19. Relação entre a probabilidade de captura de <i>Necromys lasiurus</i> e a disponibilidade de frutos nas grades de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo $S(.)p=c(grade+fruto)$. Os círculos em branco representam a probabilidade de captura observada para a Grade 1, com sua linha de tendência tracejada. Os círculos pretos representam a probabilidade de captura observada para a Grade 2, com sua linha de tendência contínua.	45

Sumário de Tabelas

Tabela 1. Número de indivíduos capturados ao longo do estudo nas áreas de campos de murundus na Estação Ecológica de Águas Emendadas nos meses de janeiro a dezembro de 2012. 21

Tabela 2. Comparação de modelos populacionais gerados para *Calomys tener* durante o estudo realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, entre janeiro e dezembro de 2012 para probabilidade de sobrevivência (S) e probabilidade de captura ($p=c$) por razão de verossimilhança, a fim de extrair o N derivado, partindo do modelo global “full time variance” em direção a modelos reduzidos tirando uma variável de cada vez, tendo: par de modelos testados (Teste); variação no tempo ao longo das sessões de captura (t), constante – não há variação no parâmetro entre as sessões de captura (.); verossimilhança do modelo (V); número de parâmetros (NP); desvio do modelo (D); valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança (χ^2); graus de liberdade (gl); valor de significância do teste (p)..... 26

Tabela 3. Comparação de modelos populacionais gerados para *Necomys lasiurus* durante o estudo realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, entre janeiro e dezembro de 2012 para a probabilidade de sobrevivência (S) e probabilidade de captura (p) por razão de verossimilhança, a fim de extrair o N derivado, partindo do modelo global “full time variance” em direção a modelos reduzidos retirando uma variável de cada vez, tendo: comparação de modelos testados (Teste); variação no tempo ao longo das sessões de captura (t), ou constante, não há variação no parâmetro entre as sessões de captura (.) e variação entre grupos (g); verossimilhança do modelo (V); número de parâmetros (NP); desvio do modelo (D); valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança (χ^2); graus de liberdade (gl); valor de significância do teste (p)..... 28

Tabela 4. Comparação entre os modelos que descrevem a relação entre a abundância de *Calomys tener* e a disponibilidade de artrópodes (art), de sementes (sem) e de frutos (fru) nas grades de estudo nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, a fim de determinar a significância de cada variável de recurso para a explicação da variação do tamanho populacional da espécie. Têm-se: a descrição do modelo global usada na linguagem do Programa R, par de modelos

testados (Teste); variável testada (Var); Desvio do modelo (D), ou razão de verossimilhança entre os modelos – que tem distribuição em Qui-quadrado com 1 grau de liberdade; Desvio Residual do modelo (DR); graus de liberdade do modelo (gl), valor da significância do teste (p)..... 32

Tabela 5. Comparação entre os modelos que descrevem a relação entre a abundância de *Necromys lasiurus* e a disponibilidade de artrópodes (art), de sementes (sem) e de frutos (fru) nas grades de estudo nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, a fim de determinar a significância de cada variável de recurso para a explicação da variação do tamanho populacional da espécie. Tem-se: descrição do modelo global usado na linguagem do Programa R; par de modelos testados (Teste); variável testada (Var); Desvio do modelo (D), ou razão de verossimilhança entre os modelos – que tem distribuição em Qui-quadrado com 1 grau de liberdade; Desvio Residual do modelo (DR); graus de liberdade (gl) do modelo e valor da significância do teste (p). 34

Tabela 6. Comparação de modelos populacionais de *Calomys tener* por razão de verossimilhança para testar a significância dos recursos alimentares como sendo o fator de variação na Sobrevivência (S) ou na probabilidade de captura (p), nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, tendo: Par de modelos testados (Test); Variável testada (Var); Verossimilhança do modelo (V); Número de parâmetros do modelo (NP); Desvio do modelo (D); Valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança com um grau de liberdade entre o par de modelos (χ^2); graus de liberdade (gl); valor de significância do teste (p); disponibilidade de artrópodes (art), de sementes (sem) e de frutos (fru). 38

Tabela 7. Comparação de modelos populacionais de *Necromys lasiurus* por razão de verossimilhança para testar a significância dos recursos alimentares como sendo o fator de variação na Sobrevivência (S) ou na probabilidade de captura (p) nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, tendo: Par de modelos testados (Teste); Variável testada (Var); Verossimilhança do modelo (V); Número de parâmetros do modelo (NP); Desvio do modelo (D); Valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança com um grau de liberdade entre o par de modelos

(χ^2); graus de liberdade (gl); valor de significância do teste (p); grade (g),
disponibilidade de artrópodes (*art*), de sementes (*sem*) e de frutos (*fru*)..... 42

Sumário de Anexos

Anexo 1. Matriz de correlação de Pearson entre as variáveis explicativas a serem escolhidas para entrar nos modelos que descrevem a relação entre os parâmetros populacionais dos roedores e a disponibilidade de recursos.	78
Anexo 2. Fator de Inflação de Variância (VIF) e Parâmetro de Dispersão (θ) para os modelos globais que descrevem a relação entre a abundância de roedores (N derivado) e a disponibilidade de recursos alimentares para <i>Calomys tener</i> e para <i>Necromys lasiurus</i>	79
Anexo 3. Distribuição das variáveis “N derivado”. Distribuição normal para <i>Calomys tener</i> (a) e Gamma para <i>Necromys lasiurus</i> (b).....	80
Anexo 4. Gráficos da Função de Autocorrelação Temporal (ACF) entre as amostras mensais ao longo do ano de 2012 para as seguintes variáveis: Abundância de <i>Calomys tener</i> na Grade 1 (a); Abundância de <i>Necromys lasiurus</i> nas Grades 1 e 2, respectivamente (b,c); Massa de artrópodes nas Grades 1 e 2 (d,e); Massa de sementes nas Grades 1 e 2 (f,g); Massa de frutos nas Grades 1 e 2 (h,i).....	81
Anexo 5. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo global de <i>Calomys tener</i> ($N \text{ derivado} = \beta_0 + \beta_1(\text{artrópodes}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{fruto})$) contra os valores ajustados do modelo (a), e contra as variáveis explicativas Massa de artrópodes (b), Massa de sementes (c), Massa de frutos (d) e histograma dos resíduos do modelo global (d) para verificar as o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões.	82
Anexo 6. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo selecionado ($N \text{ derivado} = 2.357 + 0.007(\text{fruto}) + 1.731$) para <i>Calomys tener</i> contra os valores ajustados do modelo (a) e contra a variável explicativa Massa de frutos (b), e histograma dos resíduos do modelo global (c), para verificar o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões.....	83
Anexo 7. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo global ($N \text{ derivado} = \beta_0 + \beta_1(\text{artrópodes}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{fruto}) + \beta_4(\text{grid})$) de <i>Necromys lasiurus</i> contra os valores ajustados do modelo (a), e contra as variáveis explicativas Massa de artrópodes	

(b), Massa de sementes (c), Massa de frutos (d), Grades de estudo (e) – sendo a Grade 1 simbolizada pela categoria 0, e a Grade 2, pela categoria 1 – e histograma dos resíduos do modelo global (f) para verificar as o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões..... 84

Anexo 8. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo selecionado (N derivado = $4.540 + 1.043(\text{semente}) + 7.974(\text{grade}) + 4.369$) para *Necromys lasiurus* contra os valores ajustados do modelo (a) e contra as variáveis explicativas Massa de sementes (b) e Grades de estudo (c) – sendo a Grade 1 simbolizada pela categoria 0, e a Grade 2, pela categoria 1 – e histograma dos resíduos do modelo global (d), para verificar o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões. 85

Resumo

A abundância das espécies pode ser influenciada por fatores como condições climáticas, físicas e químicas do ambiente, disponibilidade de recursos, ciclo de vida de organismo e interações com competidores, predadores e parasitos, que agem nas suas taxas de natalidade, mortalidade e migração. A dinâmica entre recursos e consumidores é um processo que pode determinar e influenciar a abundância dos consumidores e logo, age sobre a estruturação das comunidades. Este trabalho teve por objetivo verificar se a disponibilidade de alimento é um fator importante na dinâmica populacional de duas espécies de roedores de áreas abertas, relacionando seus parâmetros e padrões populacionais com a disponibilidade e a variação sazonal de recursos alimentares. A sazonalidade se mostrou um fator importante para a dinâmica das espécies, direta ou indiretamente. A abundância e sobrevivência de *Calomys tener* foram positivamente influenciadas pela disponibilidade de frutos, e sua probabilidade de captura foi constante ao longo do ano. Por outro lado, a abundância de *Necromys lasiurus* foi positivamente influenciada pela disponibilidade de sementes de gramíneas, enquanto sua sobrevivência foi constante ao longo do estudo, sugerindo que há outros fatores importantes para a dinâmica dessa espécie, além de recurso alimentar. A probabilidade de captura desta espécie foi maior na área onde houve menor disponibilidade de recurso ao longo do ano, sugerindo que pode haver uma redução na capturabilidade da espécie devido a menor atratividade da isca onde há maior disponibilidade de alimento.

Palavras-chave: *Calomys tener*, *Necromys lasiurus*, sazonalidade, abundância, sobrevivência.

Abstract

Species abundances can be influenced by many factors, such as environmental climatic, physical and chemical conditions, food availability, biological characteristics of the organisms and their interactions with competitors, predators and parasites, which act on their birth, death and migration rates. The consumer-resource dynamics is a process that can regulate and determine the abundance of consumers, and therefore, act on community structure. The aim of this work was to evaluate if seasonal food availability is an important driver of population changes in abundance, survival and encounter probability of two rodent species from a grassland cerrado. Seasonality showed direct and indirect importance in both species dynamics. Abundance and survival of *Calomys tener* were both positively influenced by fruit availability, and its capture probability did not change year around. In the other hand, abundance of *Necromys lasiurus* was positively influenced by seed availability, while its survival was constant over the year, suggesting that there are other factors besides food driving population changes in this species. Its encounter probability was lower in the area with more food availability, suggesting that the bait may be less attractive to rodents, therefore, influencing the encounter parameter of *N. lasiurus*.

Key-words: *Calomys tener*, *Necromys lasiurus*, seasonality, abundance, survival.

Introdução

Estudos de dinâmica populacional investigam como e por que o tamanho das populações varia ao longo do tempo e do espaço (Turchin, 2003). Estudos empíricos sobre esse tema se iniciaram com Charles Elton (1924), ao observar a periodicidade dos padrões de abundância dos lemingues noruegueses; ao mesmo tempo, foram desenvolvidos estudos matemáticos sobre oscilações populacionais (Lotka, 1925; Volterra, 1926), ressaltando a importância da competição interespecífica na geração desses padrões. Entretanto, o debate sobre a importância dos fatores que regulam e determinam o tamanho populacional se iniciou na década de 1950: Nicholson (1954) sugeriu que as populações são sistemas auto-governantes, reguladas por mecanismos dependentes da densidade (fatores endógenos); ao passo que Andrewartha e Birch (1954) defenderam que a abundância das espécies é determinada pela interação de fatores e processos sobre a população, que passa por uma sequência repetida de retrocessos e recuperação, sendo as variações climáticas os fatores determinantes (fatores exógenos).

Recentemente, houve um consenso de que tanto fatores endógenos, quanto exógenos causam flutuações populacionais (Turchin, 2003; Previtalli *et al.*, 2009; Thibault *et al.*, 2010). Fatores endógenos representam *feedbacks* dinâmicos, ou seja, afetam e são afetados pelos números populacionais, e logo, são dependentes da densidade (Turchin, 1999). Exemplos envolvem interações bióticas como disponibilidade de alimento, predação e competição. Por outro lado, os fatores exógenos afetam o tamanho populacional, mas não são afetados por ele (Turchin, 1999), e assim, são independentes da densidade (como variações climáticas e eventos catastróficos).

Entre os fatores endógenos, as interações tróficas (recurso e/ou predação) desempenham papel importante na geração dos padrões de dinâmica temporal observados (Yoccoz, *et al.*, 2001; Turchin & Batzili, 2001; Meserve *et al.*, 2003; Previtalli *et al.*, 2009). Os efeitos *top-down* e *bottom-up* influenciam a organização das comunidades, e, neste contexto, as populações ocupam posições em redes tróficas e sua abundância ou biomassa podem ser controladas por populações de níveis tróficos superiores (efeito *top-down* de predadores em suas presas), de níveis inferiores (efeito *bottom-up* de recursos bióticos em seus consumidores) ou de mesmo nível (interações competitivas) (Ostfeld & Keesing, 2000).

A disponibilidade de recurso alimentar é, portanto, um fator que influencia a abundância e a distribuição dos consumidores (Ostfeld & Keesing, 2000), podendo gerar flutuações populacionais, ao influenciar a reprodução e sobrevivência das espécies (Bergallo & Magnusson, 1999). Entretanto, não se sabe se o impacto de um recurso numa população difere de acordo com o tipo de alimento (Marcello *et al.*, 2008). Neste contexto, a resposta de uma espécie às flutuações ambientais - como recursos alimentares - depende de fatores como a previsibilidade e intensidade dessas flutuações, da sua biologia, do seu grau de especialização a um recurso e da presença ou ausência de competidores (Leigh, 1982). Desta forma, componentes de uma comunidade podem responder diferentemente às mesmas flutuações ambientais (O'Connell, 1989).

Em ecossistemas tropicais, a sazonalidade pode ter efeitos significativos nas comunidades animais e na biologia das espécies, principalmente nas comunidades de pequenos mamíferos (Fleming, 1971; O'Connell, 1982; O'Connell, 1989; Adler, 1998; Gentile *et al.*, 2000; Bonecker *et al.*, 2009; Andreazzi *et al.*, 2011). Neste grupo, a variação na oferta de alimento pode ocasionar a flutuação das populações (O'Connell, 1989; Vieira, 1997; Layme *et al.*, 2004; Santos-Filho, 2008). Na estação de escassez de alimento, pode haver uma redução da biomassa e diminuição da atividade reprodutiva (Adler, 1998). Contrariamente, quando os recursos são abundantes, a capacidade suporte do ambiente aumenta e, logo, há um aumento da sobrevivência e da taxa de reprodução das espécies, o que é refletido no aumento das suas densidades (Adler, 1998; Andreazzi *et al.*, 2011).

No Cerrado, em que a principal variação sazonal é dada pela precipitação (Murphy & Lugo, 1986), a abundância de roedores das fisionomias savânicas é caracterizada por variação sazonal, alcançando maiores densidades na estação seca (Vieira, 2003; Ribeiro *et al.*, 2011) ou na transição entre as estações chuvosa e seca (Becker *et al.*, 2007). Este padrão pode estar relacionado à maior densidade de sementes de gramíneas disponíveis na estação de escassez de água (Alho & Pereira, 1985; Francisco *et al.*, 1995). No período de chuvas, as menores densidades de roedores podem refletir um menor sucesso de captura das armadilhas, caso as iscas se tornem menos atrativas frente ao aumento da disponibilidade de recursos preferidos (Vieira, 1997; Santos-Filho, 2008). De fato, estudos em Mata Atlântica e em Floresta Semidecídua no Mato Grosso reportaram maior disponibilidade de artrópodes e frutos

durante a estação chuvosa (Bergallo & Magnusson, 1999; Santos-Filho, 2008) e a abundância de roedores foi correlacionada com a maior oferta desses recursos em Floresta Tropical úmida (Adler, 1998) e em Mata Atlântica (Bergallo & Magnusson, 1999).

Neste contexto, ressalta-se que os estudos realizados não testam formalmente – por meio de modelos populacionais - a hipótese de que a disponibilidade de alimento no ambiente afeta o parâmetro de probabilidade de captura ou a detecção das espécies, apenas sugerem isso. A partir da comparação do número médio de capturas por indivíduos de *Necromys lasiurus* entre as estações, Becker e colaboradores (2007) sugeriram que os animais não são mais propensos a serem capturados em nenhuma das estações. Além disso, a maioria dos estudos que avaliam a influência da disponibilidade de recursos na ecologia de roedores (como dinâmica populacional, área de vida e preferência de microhabitat) em áreas abertas de cerrado se limita ao levantamento de um ou dois tipos de alimento, como frutos e/ou artrópodes (Ghizoni *et al.*, 2005; Vieira *et al.*, 2005; Andreazzi *et al.*, 2011; Vieira & Briani, 2013), não abrangendo todas as classes básicas de alimento potencialmente consumidas por onívoros (grãos, frutos e invertebrados).

As populações das espécies de roedores pertencentes à subfamília Sigmodontinae (Myomorpha, Muroidea, Cricetidae) são caracterizadas por altas densidades, baixa sobrevivência, altas taxas de substituição e crescimento populacional como uma resposta à maior disponibilidade de recurso (Bergallo & Magnusson, 1999; Gentile *et al.*, 2000, Andreazzi *et al.*, 2011). Essas características demográficas refletem padrões populacionais típicos de roedores *miomorfos* neotropicais de áreas abertas (O’Connell, 1982). Neste sentido, espécies pertencentes a gêneros amplamente distribuídos permitem comparações intragenéricas e melhor compreensão sobre a influência do clima e do habitat (condições ambientais e disponibilidade de recursos) na demografia dos roedores da América do Sul (O’Connell, 1982).

Os gêneros *Calomys* e *Necromys* são amplamente distribuídos na América do Sul (D’Elía *et al.*, 2008; Bonvicino *et al.*, 2010). *Calomys tener* (Winge, 1887) (Figura 1) distribui-se pela Argentina, Bolívia e Brasil (Oliveira & Bonvicino, 2006), onde ocorre principalmente no Cerrado, embora haja registro da espécie em áreas alteradas de Mata Atlântica (Bonvicino *et al.*, 2002). Ocorre principalmente em campos, áreas

pedregosas e arenosas (Câmara & Murta, 2003), mas também é encontrada em cerrado *sensu stricto* (Mares *et al.*, 1986). De hábito terrestre, solitário e noturno (Vieira & Baumgarten, 1995), alimenta-se de sementes, frutos, brotos, raízes e insetos (Briani *et al.*, 2004; Ramos, 2009; Paglia, *et al.*, 2012). *Necromys lasiurus* (Lund, 1841) (Fig. 1), por sua vez, ocorre no Brasil, do Paraguai até a Bolívia e no norte da Argentina. Generalista de habitat, esta espécie habita áreas de Cerrado, Floresta Amazônica, Mata Atlântica, Chaco e Caatinga (Redford & Fonseca, 1986), e é geralmente a mais abundante das formações savânicas do Cerrado do Brasil central (Marinho-Filho *et al.*, 1998; Becker *et al.*, 2007). Neste bioma, ocorre desde fitofisionomias mais fechadas como cerradão, até nos campos (Alho, 1980; Becker *et al.*, 2007). É uma espécie terrestre e principalmente diurna (Vieira & Baumgarten, 1995; Vieira *et al.*, 2010) e tem dieta generalista, com presença marcante de grãos na estação seca e de insetos na estação chuvosa (Raval, 2004; Talamoni *et al.*, 2008).

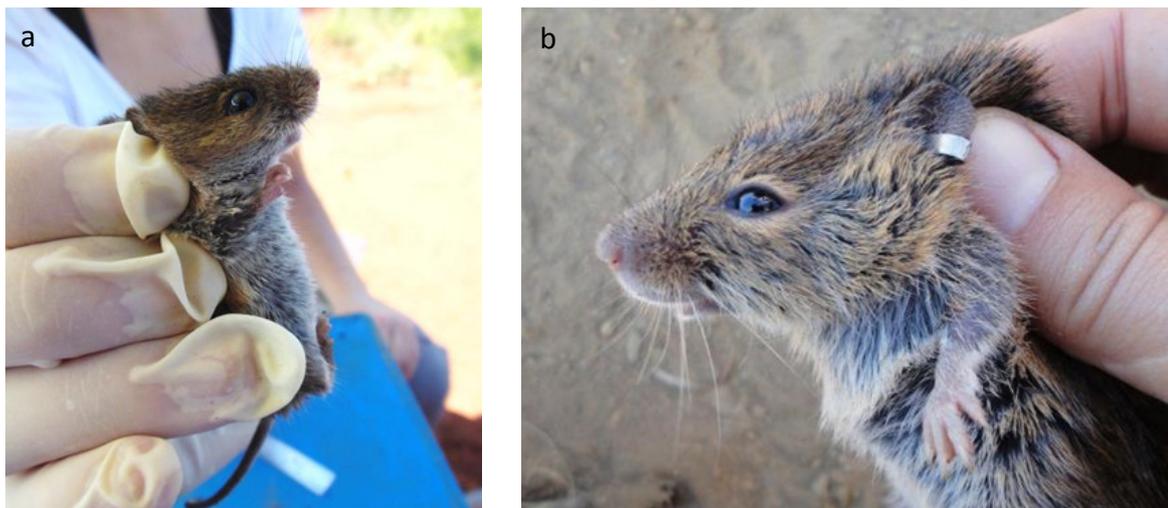


Figura 1. Espécies objeto de estudo. *Calomys tener* (a) e *Necromys lasiurus* (b).

Roedores são um bom modelo para testar hipóteses sobre flutuações populacionais e seus fatores causais, pois respondem rapidamente às mudanças ambientais (Adler, 1998). Além disso, desempenham papéis ecológicos importantes nos ecossistemas. Representam uma importante fonte de alimento para diversos grupos de predadores, como mamíferos carnívoros (Bueno & Motta-Junior, 2006; Pedó *et al.*, 2006; Bisceglia *et al.*, 2011), aves (Motta-Junior & Alho, 2000; Magrini & Facure, 2008) e serpentes (Valdujo *et al.*, 2002; Sant'Anna & Abe, 2007). Como predadores de sementes, podem também estar envolvidos tanto no controle de populações de espécies

vegetais quanto na dispersão de suas sementes (Magnusson & Sanaiotti, 1987; Pizo & Vieira, 2004; Gressler *et al.*, 2006), inclusive aumentando a diversidade de árvores em florestas tropicais (Paine *et al.*, 2007). Podem apresentar também um papel chave na persistência e promoção da diversidade de comunidades de outros granívoros, como formigas, através de interações de facilitação indireta (Davidson & Brown, 1984).

Embora o conhecimento sobre a diversidade, aspectos biológicos e populacionais de pequenos mamíferos no Brasil tenha avançado nos últimos anos (Couto & Talamoni, 2005), os dados sobre a sua biologia, história de vida e ecologia no Cerrado ainda são escassos, principalmente nas fitofisionomias abertas (O'Connell, 1982; Marinho-Filho *et al.*, 1998). Neste contexto, torna-se urgente a realização de estudos que caracterizem a distribuição e abundância das espécies nas comunidades naturais de cerrado e os fatores que afetam suas dinâmicas, principalmente a longo prazo. Dessas informações depende o manejo adequado das espécies e a tomada de decisão para a conservação dos sistemas biológicos.

Com a finalidade de contextualizar este trabalho, frente aos demais realizados na região, é importante ressaltar que ele está inserido em um estudo a longo prazo (dez anos) de duas comunidades de pequenos mamíferos em áreas de campo de murundus na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina – DF. A estrutura das comunidades, as mudanças ocorridas ao longo do tempo na dinâmica populacional e uso do microhabitat pelas espécies ocorrentes foram documentados (Ribeiro & Marinho-Filho, 2005; Ribeiro *et al.*, 2011; Rocha *et al.*, 2011; Rocha, 2011). Entretanto, estudos que caracterizem os fatores que afetam a dinâmica das populações ainda não foram realizados.

Neste contexto, o objetivo geral deste trabalho foi verificar se a disponibilidade de alimento é um fator importante na dinâmica populacional de *Calomys tener* e de *Necomys lasiurus*, relacionando seus parâmetros e padrões populacionais com a disponibilidade e a variação sazonal de recursos alimentares.

Objetivos específicos:

1. Verificar se há diferença na disponibilidade de tipos de recursos (artrópodes, frutos e sementes de gramíneas) entre as áreas, e se há variação sazonal desses recursos, usando a precipitação como um indicativo de sazonalidade.
2. Verificar se a abundância dos roedores tem relação com a precipitação, um indicativo de sazonalidade.
3. Verificar se há relação entre a disponibilidade de recursos (através da massa) e a abundância e sobrevivência de roedores.
4. Verificar se a disponibilidade de recursos influencia a probabilidade de captura dos roedores.

As hipóteses referentes aos objetivos acima descritos são:

1. A disponibilidade de recursos alimentares não varia com a precipitação, a principal variação sazonal do Cerrado.

Predição: Artrópodes e frutos estão mais disponíveis na estação chuvosa, enquanto sementes de gramíneas, na estação seca.

2. Os roedores não têm relação com a precipitação, a principal variação sazonal do Cerrado.

Predição: A abundância dos roedores varia com a precipitação, sendo maior na estação seca.

3. As populações de roedores não são influenciadas pela disponibilidade temporal de recursos num ambiente sazonal.

Predição: As espécies são mais abundantes e sobrevivem mais quando há maior disponibilidade de recursos.

4. A probabilidade de captura não é influenciada pela disponibilidade de recursos.

Predição: A probabilidade de captura é menor quando há maior disponibilidade de alimento, pois a isca pode se tornar menos atrativa.

Metodologia

1. Área de Estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), localizada em Planaltina, na porção nordeste do Distrito Federal (15°32'-15°38'S e 47°33'-47°37'W). Esta Unidade de Conservação foi criada, primeiramente, como Reserva Biológica pelo decreto nº 771, de 12 de agosto de 1968, e foi, posteriormente, modificada para a condição de Estação Ecológica pelo Decreto de Governo do Distrito Federal nº 11.137, de 16 de junho de 1988. Compreendendo 10.547,21 hectares, a ESECAE contém as principais fitofisionomias do Cerrado e abriga o divisor de águas das Bacias Tocantins (Córrego Vereda Grande, que deságua no Rio Maranhão) e Paraná (Córrego Brejinho, que deságua nos rios São Bartolomeu, Corumbá e Paranaíba) (Silva Júnior & Felfilli, 1996). Na classificação de Köppen, o clima da região é do tipo tropical Aw (Ribeiro & Walter, 1998), apresentando sazonalidade marcada, com um verão chuvoso e quente – de outubro a março – e um inverno seco e frio – de abril a setembro (Maia, 1998).

As duas áreas de estudo são caracterizadas como campo de murundus, fitofisionomia em que há ilhas de espécies arbóreas características de cerrado cercadas por campo limpo úmido dominado por ervas graminóides e arbustos. Os murundus são montes formados a partir de deposição residual de origem geomorfológica (escoamento superficial, efeitos de drenagem e água subterrânea), e podem ser subsequentemente ocupados por térmitas (Araujo Neto *et al.*, 1986). A ocorrência de arbóreas está relacionada às boas condições de drenagem e aeração do solo (latossolo vermelho-amarelo) - processo em que os térmitas podem desempenhar importante papel (Silva Júnior & Felfilli, 1996) - o que reproduz as condições típicas da vegetação do cerrado no declive adjacente (Araujo Neto *et al.*, 1986).

Essa fitofisionomia campestre pode ocorrer em duas situações principais, em que há excesso de água por:

- (1) sazonalidade (devido ao escoamento das chuvas); neste caso, há pouco contato com a água subterrânea. As ilhas são cobertas por cerrado mais graminoso e levemente lenhoso. Este é o caso das áreas de estudo.

- (2) semipermanentemente (pela água subterrânea e drenagem); Neste caso, as ilhas são cobertas por cerrado lenhoso, rodeados por depressões úmidas e gramíneas (Araujo Neto et al., 1986).

A coleta de dados foi realizada em duas grades de 1,82 ha (135 x 135 m) previamente estabelecidas em duas áreas de campo de murundus distantes 1 km entre si (sendo a Grade 1 localizada a 15°32'51''S e 47°36'55''W, e a Grade 2, a 15°32'14''S e 47°36'46''W). A Grade 1 (Figura 2a) apresenta menor número de murundus, e uma quantidade menor de estrato lenhoso. A cobertura de gramíneas (esta menos densa do que a Grade 2), herbáceas e arbustos é predominante sobre as árvores. A Grade 2 (Figura 2b), por sua vez, possui maior número de murundus, e logo, maior densidade de estrato lenhoso associado. Possui maior riqueza de espécies vegetais, atingindo mais do que o dobro do número de espécies da outra grade (Ribeiro & Marinho-Filho, 2005). Apesar disso, a cobertura de gramíneas fora dos montes de terra é mais densa do que na Grade 1. Assim, apesar de ambas as áreas pertencerem a mesma fitofisionomia, existem diferenças tanto na composição quanto na abundância de espécies vegetais e animais (Ribeiro & Marinho-Filho, 2005). Desde 2004, quando se iniciaram os estudos na área, o ambiente tem sofrido alterações como o efeito de queimadas nas áreas de cerrado adjacentes e invasão por arbóreo-arbustivas (principalmente *Trembleya sp.*), o que tem diminuído a cobertura gramínea.



Figura 2. Grades de estudo em campos de murundus na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Brasília, DF. Grade 1 (a), Grade 2 (b).

2. Amostragem

As amostragens foram realizadas de janeiro a dezembro de 2012, abrangendo as duas estações do ano. As chuvas ocorrem de outubro a março, ao passo que o período seco ocorre de abril a setembro.

2.1. Captura dos animais

Para capturar os animais, foram utilizadas 100 armadilhas (*livetraps*) do tipo Sherman (250 x 80 x 90 mm), dividida em duas grades, iscadas com uma mistura de pasta de amendoim, sardinha, fubá e banana. As armadilhas foram dispostas, mensalmente, por quatro noites consecutivas, sendo vistoriadas sempre ao amanhecer. Ao longo do estudo, evitou-se realizar a amostragem nos períodos de lua cheia, em que há muita claridade e menor atividade dos roedores (O'Farrell, 1974; Price *et al.*, 1984). O esforço amostral total foi de 4.800 armadilhas.noite.

A grade de captura possui dez linhas (de A a J), cada uma com dez pontos que distam 15m entre si. Cinquenta armadilhas foram dispostas alternadamente entre os pontos (na linha A, nos pontos ímpares; na B, nos pares; e assim sucessivamente) em

cada grade. Na metade do período de amostragem (após duas noites), as armadilhas foram trocadas de ponto (Figura 3). Desta forma, ao final de cada campanha, todos os pontos de cada grade foram amostrados igualmente, e visou-se evitar recapturas sucessivas de animais no mesmo ponto (*happy trap*) (Vieira, 1999).

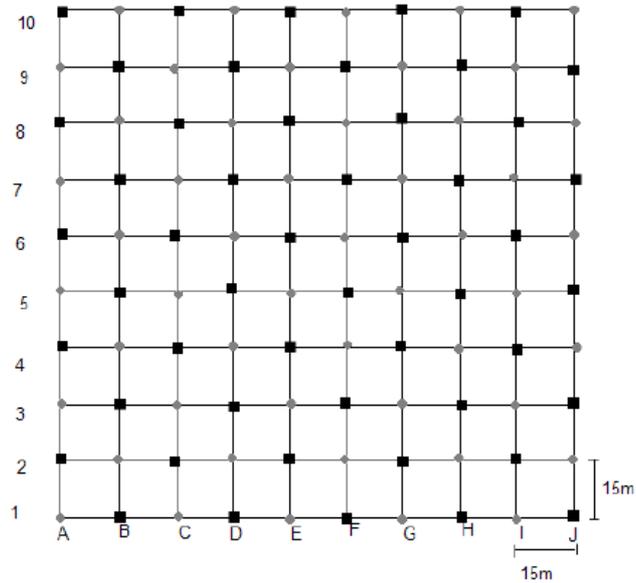


Figura 3. Disposição das linhas (A a J) e pontos de armadilhagem (1 a 10) de cada uma das grades de captura. Os círculos em cinza e os quadrados em preto representam o rodízio das armadilhas a cada dois dias de amostragem.

Os animais capturados foram marcados com brincos numerados (National Band & Tags – Mod. 1005 -1) ou com ablação de falange. Foram também identificados quanto à espécie, sexo e tiveram suas medidas biométricas aferidas (comprimento de cabeça, corpo, cauda, orelha direita, pata traseira direita). A massa corporal foi aferida com um dinamômetro com precisão de 1g e capacidade máxima de 100 g (Pesola – Micro-Line 20100). Os indivíduos foram classificados quanto aos estágios reprodutivo e de desenvolvimento. Os machos foram classificados como reprodutivos quando apresentavam os testículos na bolsa escrotal, e como não reprodutivos, quando estes estavam na cavidade intra-abdominal; as fêmeas foram consideradas reprodutivas quando apresentavam perfuração vaginal (evidência de cópula recente), quando estavam grávidas ou lactantes; e não reprodutivas quando não tinham perfuração vaginal. O estágio de desenvolvimento (adulto ou jovem) foi detectado a partir de caracteres morfológicos externos, como comprimento, proporções das medidas biométricas, pelagem e massa corporal.

2.2. Recursos Alimentares

A disponibilidade de recurso alimentar foi mensurada por meio de estimativas de massa total (em gramas/mês) de frutos, de sementes de gramíneas e de artrópodes. Esses dados foram coletados concomitantemente à amostragem de roedores (mensalmente, de janeiro a dezembro de 2012) e nas mesmas áreas de estudo.

Artrópodes

Os artrópodes foram coletados com armadilhas de queda (*pitfalls*), separados em ordem taxonômica e levados à estufa por 72 horas para secagem a 60°C. O peso seco foi mensurado em balança de precisão de 0,001g e capacidade máxima de 320g. Em cada grade, foram dispostos aleatoriamente 20 *pitfalls* (potes plásticos com volume de 500 ml, enterrados no chão até a boca) a cada mês, com uma distância mínima de 5 m entre si para garantir independência amostral. Os *pitfalls* permaneciam abertos por quatro dias consecutivos, totalizando um esforço de 1760 armadilhas.noite. A cada *pitfall* foram adicionados 250 ml de álcool 70% ou formol 10%, para que os animais capturados permanecessem conservados até o último dia de amostragem. Na época chuvosa, foram usados guarda-chuvas - feitos com arame e pratos plásticos - para evitar que os *pitfalls* alagassem (Figura 4).



Figura 4. *Pitfall* com guarda-chuva usado para capturar artrópodes.

Sementes de gramíneas

As sementes foram coletadas com o auxílio de uma rede de varredura. Esta é constituída por um saco de algodão acoplado a um aro de 30 cm de diâmetro com um cabo de madeira. A varredura foi realizada percorrendo, à altura do chão, 10 transeções (de 1 x 30 m) em cada grade, aleatoriamente, com distância mínima de 5 m entre cada. Visando minimizar o impacto dentro da área de estudo, foi estabelecido que as transeções de varredura situar-se-iam nas bordas de cada área (35 x 140m). Em laboratório, as sementes foram separadas do resto do material (galhos, artrópodes, folhas) e levadas à estufa para secagem por 72 horas a 60°C. O peso seco foi aferido em balança de precisão.

Frutos

A massa mensal de frutos foi mensurada a partir do acompanhamento quinzenal da fenologia reprodutiva de 10 indivíduos (quando presentes) de cada espécie vegetal que ofertasse frutos carnosos ou secos. Os indivíduos foram escolhidos ao longo das linhas das grades à medida que apareciam, e aqueles que eram, evidentemente, muito jovens para entrar em fase reprodutiva ao longo do período de estudo foram excluídos.

A cada campanha, observou-se se os indivíduos estavam frutificando. Esta fenofase foi classificada em ausência ou presença de frutos – neste caso, todos foram contados diretamente ou estimados pelo método de contagem visual da copa sugerido por Chapman *et al.* (1992). Este método consiste em: selecionar três ramos de mesmo nível de ramificação (primário, secundário, terciário e assim por diante) distribuídos esparsamente pela planta, dos quais se obtêm o número médio de frutos por ramo. Assim feito, conta-se o número de ramos deste nível de ramificação existente no indivíduo. Por fim, a média do número de frutos por ramo é então multiplicada pelo número de ramos da árvore. São incluídos na contagem somente os ramos saudáveis.

Uma amostra de 10 frutos de cada espécie foi coletada para pesagem (preferencialmente de indivíduos não marcados) à medida que as espécies foram frutificando. A massa média dos frutos de cada espécie foi multiplicada pelo número mensal médio de frutos dos indivíduos marcados.

Com o objetivo de quantificar a contribuição de cada espécie-recurso para a oferta mensal de frutos (em gramas), a densidade de espécies vegetais foi estimada através do estabelecimento de seis parcelas de 4 x 4 m durante 11 meses, dispostas aleatoriamente em cada grade (totalizando 1056 m²/grade). Em cada parcela foi registrado o número de indivíduos de cada espécie vegetal. Ao final, foram registrados o número total de indivíduos de cada espécie numa área de 1056 m² (5.8% da área de cada grade).

A partir disso, para cada mês, multiplicou-se o número total de indivíduos de cada espécie encontrado nas parcelas (1056 m²) pela média mensal de frutos da espécie correspondente.

Finalmente, para se estimar a disponibilidade mensal de frutos (em gramas), multiplicou-se este total mensal de frutos produzidos por cada espécie pela média da massa (g) dos 10 frutos coletados de cada espécie, e então, somou-se toda a massa de frutos de todas as espécies.

3. Análises Estatísticas

O esforço de captura foi calculado como sendo o número de armadilhas usadas multiplicado pelo número de dias de exposição em cada grade. O sucesso de captura foi calculado como o total de capturas dividido pelo esforço de captura multiplicado por 100.

Todas as análises para testar as hipóteses foram feitas separadamente para cada espécie de roedor (*Calomys tener* e *Necromys lasiurus*). Cada mês foi considerado uma amostra e cada grade de captura, uma repetição. Assim, ao final de doze meses de estudo, o tamanho amostral foi 24. Entretanto, no caso de *C. tener*, as análises se restringiram à Grade 1, pois na Grade 2 o número de capturas desta espécie foi muito pequeno, o que impediu a realização das estimativas dos parâmetros populacionais.

Para verificar se houve relação entre a disponibilidade de recursos e a precipitação, usada como um indicativo de sazonalidade, já que é a principal variação ambiental sazonal do Cerrado (e assim, testar a Hipótese 1) foi feita uma correlação de Pearson. Ainda, para verificar se houve diferença na disponibilidade de recursos entre as grades, foi utilizado o teste t de Student pareado.

Para verificar se a abundância dos roedores teve relação com a precipitação, a principal variação sazonal do Cerrado (ou seja, testar a Hipótese 2), foi feita uma correlação de Pearson.

Todas as análises realizadas para testar as Hipóteses 3 e 4 (que verificam a influência da disponibilidade de recursos nos parâmetros populacionais dos roedores) foram feitas por Modelos Lineares Generalizados (*Generalized Linear Models*, GLM). Os modelos globais para testar cada hipótese serão descritos posteriormente.

Segundo Quinn & Keough (2002), essa análise permite que a variável dependente tenha outra distribuição que não a normal, e usa a Máxima Verossimilhança (MV) como método estatístico para estimar os parâmetros de um modelo. A MV consiste em encontrar estimativas de um ou mais parâmetros – dado uma amostra de observações de uma população – que maximizem a probabilidade de observar aqueles dados. Para determinar os estimadores de Máxima Verossimilhança, é necessário encontrar a função de verossimilhança, que provê a verossimilhança dos dados observados (e assim, a estatística amostral) para todos os valores possíveis dos parâmetros que se pretende estimar.

Um GLM é um modelo linear porque a variável resposta é descrita como uma combinação linear das variáveis preditoras. É constituído por três componentes:

1. Componente aleatório – é a variável resposta e sua distribuição de probabilidade, que deve pertencer à família exponencial de distribuições (que inclui normal, binomial, gamma e binomial negativa). A distribuição de probabilidade da família exponencial pode ser definida pelo parâmetro natural, uma função da média, e pelo parâmetro de dispersão, uma função da variância que é necessário para produzir erros-padrão para estimativas da média.
2. Componente sistemático – representa as variáveis preditoras do modelo. Podem ser variáveis contínuas e/ou categóricas ou interações entre elas.
3. Função de ligação – liga o componente aleatório ao sistemático; ou seja, liga os valores esperados de Y aos preditores por meio da função abaixo, em que $g(\mu)$ é a função de ligação e $\beta_0, \beta_1, \beta_2 (\dots)$, os parâmetros a serem estimados.

$$g(\mu) = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \varepsilon$$

Todas as comparações entre os ajustes dos modelos foram feitas por razão de verossimilhança, G^2 (*Likelihood ratio test* ou LRT). Esta é dada por: $G^2 = -2(\log\text{-verossimilhança do modelo reduzido} - \log\text{-verossimilhança do modelo completo})$, e representa a diferença do desvio (*Deviance*) entre os modelos completo e reduzido. O desvio é uma medida importante, pois num GLM, é o análogo à soma de quadrados residuais ($SS_{Residual}$) e logo, mede a variação não explicada por um modelo. O valor da estatística G^2 tem distribuição assintótica em χ^2 , com nível de significância de 5%. O LRT é, então, um teste de hipóteses que visa verificar a significância de uma variável para o ajuste de um modelo. Por exemplo, ao comparar os modelos completo $g(\mu) = \beta_0 + \beta_1 X_1$ e reduzido $g(\mu) = \beta_0$, o LRT testaria a hipótese nula de que $\beta_1=0$, ou seja, de que não há relação entre a variáveis resposta e preditora (Quinn & Keough, 2002).

Parâmetros populacionais dos roedores

A probabilidade de sobrevivência (S), a probabilidade de captura (p) e a abundância (dada como tamanho populacional ou N derivado) das duas espécies de roedores foram estimadas pelo Delineamento Robusto (*Robust Design* - RD) de Pollock, implementado no programa MARK, versão 6.1 (White & Burnham, 1999; Cooch & White, 2012).

Para gerar os modelos populacionais que estimam os parâmetros (β) que relacionam a sobrevivência e probabilidade de captura com variáveis explicativas, este programa faz uso de Modelos Lineares Generalizados com distribuição binomial (ideal para dados de probabilidade, binários), também chamado de regressão logística. A função de ligação do componente sistemático (variáveis preditoras – que podem ser tempo, variáveis ambientais, por exemplo) ao componente aleatório (probabilidades de sobrevivência ou de captura) é logit (Cooch & White, 2012). Esta função de ligação é dada por $g(\mu) = \log[\mu/(1- \mu)]$ (Quinn & Keough, 2002).

O RD é uma combinação dos modelos de captura aberta - Cormack-Jolly-Seber (CSJ) - e fechada. Esse modelo adequa-se a estudos de longo prazo com k ocasiões primárias de captura, dentro das quais existem múltiplas ocasiões secundárias. Estas são tão próximas no tempo que pode-se assumir que não há perdas (por emigração ou morte) ou ganhos (por nascimentos ou imigração); ou seja, a população é considerada fechada. As ocasiões primárias são tão distantes temporalmente que há a possibilidade

de ganhos e perdas, e logo, a população é considerada aberta. Dentro de cada sessão primária (com múltiplas sessões secundárias) é possível estimar abundância e probabilidade do animal ser capturado pelo menos uma vez, por meio de modelos de captura-recaptura desenvolvidos para populações fechadas. Os intervalos maiores entre as ocasiões primárias permitem estimar a probabilidade de sobrevivência, emigração temporária da área de estudo e imigração de animais marcados de volta à área de estudo (Kendall *et al.*, 1995).

O RD tem alguns pressupostos, que são combinações das premissas dos modelos de captura aberta e fechada (Kendall *et al.*, 1995):

1. O destino dos animais é independente entre os indivíduos em relação as probabilidade de captura e de sobrevivência.
2. A população não muda dentro de cada ocasião primária (não há perdas ou ganhos).
3. As capturas não influenciam no destino dos animais (não há mortes nas armadilhas), que são imediatamente soltos após a coleta dos dados.
4. Todos os animais tem a mesma probabilidade de sobreviver entre as ocasiões primárias.
5. As marcações são iguais, não são perdidas e nem confundidas.

No programa MARK, o Delineamento Robusto Fechado foi usado com a especificação “Huggins p e c”, em que há como estimar a probabilidade de captura (p), de recaptura (c) e o tamanho populacional (N). Neste tipo modelo, a verossimilhança é condicionada ao número de animais detectados, e assim, o tamanho populacional (N) é estimado como um parâmetro derivado. Este N derivado é estimado como sendo $M_{t+1}/[1-(1-p)^k]$, em que o numerador é o número de indivíduos que sabe-se que estiveram na população; e o denominador, a estimativa de probabilidade de captura dada pelo histórico de captura dos animais que nunca foram capturados nos k eventos - representado por 0000... k (Cooch & White, 2012).

Quanto maior o número de parâmetros, maior é o ajuste de um modelo. Entretanto, aumentando o número de parâmetros, aumenta-se também a sua incerteza (Burnham & Anderson, 2002). Assim, com o intuito de minimizar o número de parâmetros dos modelos e assim potencializar a capacidade de estimar os parâmetros de

interesse (S , p , N derivado), assumiu-se que não houve emigração nem imigração ao longo das ocasiões (modelo *no movement*) e considerou-se a probabilidade de captura como sendo igual à de recaptura ($p=c$), ou seja, assumiu-se que não houve resposta comportamental dos animais à captura (*trap happy* e *trap shy*).

Todas as análises no MARK foram realizadas a partir dos históricos de captura de todos os indivíduos (machos, fêmeas, adultos e jovens) contendo 52 ocasiões (13 primárias com 4 secundárias cada). O mês de dezembro de 2011 foi incluído na base de dados somente para que fosse possível estimar a sobrevivência das espécies em janeiro de 2012. Todos os modelos foram construídos a partir da modificação da Matriz de Desenho (*Design Matrix*).

Para comparar os modelos populacionais e selecionar aquele que contém as variáveis mais importantes para explicação da variação dos dados, verificando a significância da retirada de cada variável para essa explicação, foi usada a razão de verossimilhança. Como este método permite comparação apenas entre modelos hierárquicos (Zuur *et al.*, 2007), adotou-se o procedimento de modelagem dos parâmetros (S e p) em dois passos (Richmond *et al.*, 2010), o que garantiu a hierarquia entre os modelos. Primeiramente, modelou-se a probabilidade de captura (partindo do modelo completo com variação no tempo e entre grades) mantendo-se a sobrevivência variando no tempo e entre grades. Ao chegar a um modelo de $S(\text{completo})p=c(\text{variáveis mais importantes})$, partiu-se para a modelagem de S . Assim, o modelo global para sobrevivência seria $S(\text{completo})p=c(\text{variáveis mais importantes})$, e este foi então reduzido por comparações hierárquicas com modelos menos parametrizados. O modelo que melhor explica a variação na Sobrevivência e na probabilidade de captura, ou o modelo final, foi considerado como aquele contendo apenas as variáveis cuja contribuição fosse significativa para a explicação da variação nos dados (ou seja, com valor de p menor do que 0.05). Assim, as variáveis com maior valor de p foram retiradas.

Para *Calomys tener*, o conjunto de modelos foi construído a partir do modelo global $S(t)p=c(t)$, sendo que os parâmetros de sobrevivência (S) e probabilidade de captura ($p=c$) variavam somente no tempo ou eram constantes, sem nenhuma influência de fatores biológicos. Para *Necomys lasiurus*, os parâmetros S e p variavam entre grades de captura, no tempo ou eram constantes, partindo o modelo global

$S(g+t)p=c(g+t)$. Como não houve interação entre grades e tempo, o modelo aditivo foi escolhido como o modelo global.

O N derivado gerado pelo melhor modelo (mais parcimonioso) sem a influência de variáveis ambientais foi usado como a variável dependente nas análises descritas a seguir.

Relação entre a disponibilidade de recursos e abundância dos roedores

As análises desta etapa do trabalho foram realizadas no programa estatístico R (R Development Core Team 2012, versão 3.0.1), com o auxílio do pacote nlme (Pinheiro *et al.*, 2014).

Para verificar a relação entre a abundância dos roedores e a disponibilidade de artrópodes, frutos e sementes (representada como massa mensal em gramas) (e assim, testar a Hipótese 3), foram usados Modelos Lineares Generalizados. A variável resposta da equação foi a abundância (ou tamanho populacional derivado), e os recursos (massa de artrópodes, de sementes e de frutos) entraram como variáveis explicativas. A distribuição da variável tamanho populacional para *Necromys lasiurus* foi *Gamma* (Anexo 3), uma distribuição relativamente comum para dados de abundância de mamíferos (Halley & Inchausti, 2002). A função de ligação do componente aleatório (tamanho populacional) ao componente sistemático (recursos) foi *Identity*. A distribuição do tamanho populacional de *Calomys tener* foi normal (Anexo 3), então, foi usado um GLM com distribuição *Gaussian* e função de ligação *Identity*. A função de ligação *Identity* modela a média e os valores esperados de Y, e é dada por: $g(\mu) = \mu$. A adequação das distribuições de Y usadas nos modelos foi verificada pela comparação do parâmetro de dispersão dado para cada família de distribuição com o parâmetro de dispersão calculado a partir dos valores de *Residual Deviance* / graus de liberdade, gerados no *output* do modelo. A função de ligação foi escolhida pela inspeção visual dos gráficos dos resíduos x valores ajustados dos diferentes modelos contendo as funções de ligação (*log*, *Identity* e *inverse*).

A exploração dos dados, verificação de premissas e adequação dos modelos foi realizada conforme indicado por Zuur *et al.* (2010), usando os pacotes stats, car (Fox & Weisenberg, 2011) e nlme (Pinheiro *et al.*, 2014) do programa R (disponíveis no

Anexo). Os modelos globais desta análise estão descritos abaixo e foram validados através da inspeção visual dos resíduos para verificar se estes são aleatórios, normais e homocedásticos.

- $N \text{ derivado}_{(Calomys tener)} = \beta_0 + \beta_1(\text{artrópode}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{fruto}) + \varepsilon$
- $N \text{ derivado}_{(Necromys lasiurus)} = \beta_0 + \beta_1(\text{artrópode}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{fruto}) + \beta_4(\text{grade}) + \varepsilon$. Neste modelo, as grades foram incluídas como variáveis *dummy*, sendo a Grade 1 - categoria 0, e Grade 2 – categoria 1.

A comparação dos modelos sequencialmente reduzidos para verificar a importância de cada variável de recurso para a explicação da variação dos dados de abundância dos roedores foi realizada por razão de verossimilhança (Zuur *et al.*, 2007; Zuur *et al.*, 2010). O melhor modelo foi considerado como aquele que só contivesse variáveis cuja contribuição fosse significativa para explicação da variação dos dados.

Relação entre a disponibilidade de recursos, sobrevivência e probabilidade de captura dos roedores

Para verificar a influência da disponibilidade dos recursos alimentares na sobrevivência (e testar a Hipótese 3) e probabilidade de captura das duas espécies de roedores (e testar a Hipótese 4), foram criados modelos populacionais no MARK (também pelo Delineamento Robusto) contendo as variáveis de recursos como fatores causadores da variação temporal nos parâmetros. Essas variáveis foram retiradas sucessivamente dos modelos e os modelos reduzidos foram comparados com os mais completos por razão de verossimilhança. O mesmo protocolo de seleção por dois passos já descrito foi usado. Os modelos globais desta análise foram:

- $S(\text{artrópode} + \text{semente} + \text{fruto}) p=c(\text{artrópode} + \text{semente} + \text{fruto})$ para *Calomys tener*;
- $S(\text{grade} + \text{artrópode} + \text{semente} + \text{fruto}) p=c(\text{grade} + \text{artrópode} + \text{semente} + \text{fruto})$ para *Necromys lasiurus*. As grades foram incluídas como variáveis *dummy*, sendo a Grade 1 - categoria 1, e Grade 2 – categoria 0.

Resultados

O sucesso de captura foi de cerca de 13% e variou entre as estações sendo maior na seca (~16%) do que na chuva (~7%).

Houve um total de 554 capturas de 144 indivíduos, distribuídos entre as espécies: *Calomys expulsus* (Lund, 1841), *C. tener* (Winge, 1887), *Necomys lasiurus* (Lund, 1840) e *Cerradomys scotti* (Langguth & Bonvicino, 2002). *Necomys lasiurus* foi a espécie mais abundante neste estudo, correspondendo a 65% do número de capturas, seguida de *C. tener* (29%). *Calomys expulsus* e *C. scotti*, juntos, corresponderam a apenas 6% das capturas. Apesar disso, a ocorrência das duas espécies mais abundantes variou entre as grades (Tabela 1). As análises foram realizadas apenas para as duas espécies mais abundantes.

Tabela 1. Número de indivíduos capturados ao longo do estudo nas áreas de campos de murundus na Estação Ecológica de Águas Emendadas nos meses de janeiro a dezembro de 2012.

Espécie	Grade 1		Grade 2		Total
	Chuva	Seca	Chuva	Seca	
<i>Calomys tener</i>	13	15	11	3	42
<i>Necomys lasiurus</i>	14	13	32	34	93

Fêmeas reprodutivas de *Calomys tener* foram capturadas ao longo de todo o ano, mas houve um pico de reprodução no final da estação chuvosa e no meio da estação seca (Figura 5a). Porém, fêmeas grávidas foram capturadas somente em janeiro e março, uma em cada mês (final da estação chuvosa). Foram capturados somente dois indivíduos jovens desta espécie, um em abril e outro em agosto. Fêmeas reprodutivas de *Necomys lasiurus* também foram capturadas ao longo de todo o ano, mas durante a estação chuvosa, quase todas as fêmeas capturadas estavam reprodutivas (Figura 5b). Fêmeas grávidas desta espécie só foram encontradas em janeiro (n=1), fevereiro (n=2), março (n=1) e outubro (n=1) (estação chuvosa). Indivíduos jovens foram capturados entre o final da estação chuvosa e início da estação seca (de março a julho) (Figura 6).

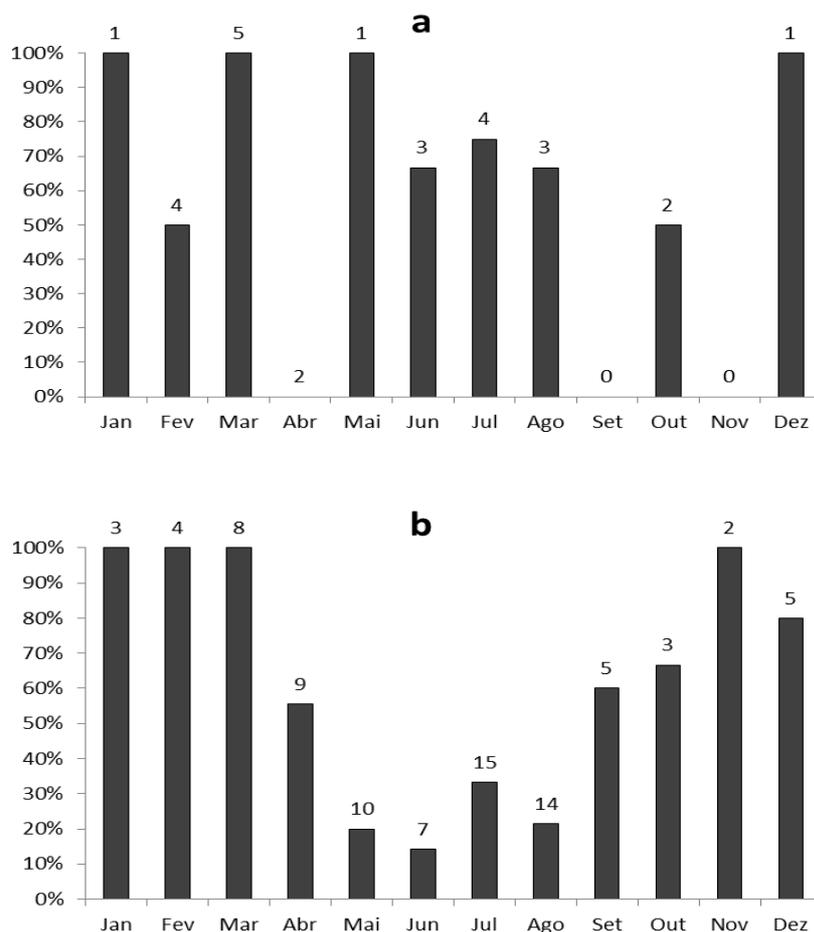


Figura 5. Porcentagem de fêmeas reprodutivas (cicatrizadas, perfuradas, lactantes ou grávidas) de *Calomys tener* (a) e *Necromys lasiurus* (b) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina – DF, ao longo do ano de 2012. Os números acima das barras representam o número total de fêmeas adultas capturadas em cada mês.

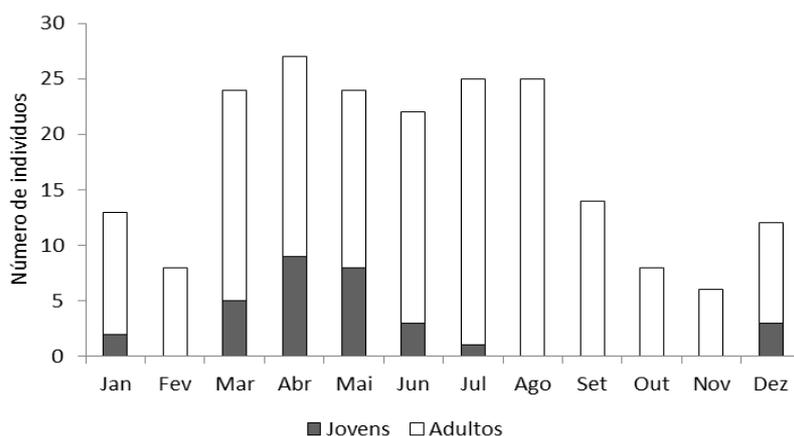


Figura 6. Número de indivíduos jovens e adultos de *Necromys lasiurus* na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, no ano de 2012, Brasília, DF.

Disponibilidade de recursos alimentares

O padrão de variação da disponibilidade de recursos (em gramas) ao longo do ano diferiu entre as classes de recurso (Figura 7). A disponibilidade de artrópodes não foi correlacionada com a precipitação ($r = 0.137$; $t = 0.651$; $gl = 22$; $p = 0.522$) - ou seja, não houve influência da sazonalidade (Fig. 8a). Entretanto, a maior disponibilidade deste recurso foi na transição entre as estações chuvosa e seca, entre os meses de março e maio (Fig. 7a). A massa de artrópodes variou entre as grades ($t = 2.231$; $gl = 11$; $p = 0.047$), sendo que a Grade 1 apresentou uma massa média de artrópodes cerca de 30.5% maior do que Grade 2 (média Grade 1 = 4.794g; média Grade 2 = 3.674g) (Fig. 8b). Por outro lado, a disponibilidade de sementes de gramíneas e de frutos foi negativamente correlacionada com a precipitação ($r_{semente} = -0.509$; $t = -2.777$; $gl = 22$; $p = 0.011$; $r_{fruto} = -0.535$; $t = -2.971$; $gl = 22$; $p = 0.007$), sendo maior na estação seca (Fig.8c,e para sementes e frutos respectivamente). Não houve diferença na disponibilidade de sementes entre as grades ($t = 0.139$; $gl = 11$; $p = 0.891$) (Fig.8d), enquanto a disponibilidade média de frutos foi maior na Grade 2 ($t = -4.680$; $gl = 11$; $p = 0.0006$), esta apresentando em média 78.4% a mais de gramas de frutos que a Grade 1 (Fig.8f) (média Grade 1 = 755.307g; média Grade 2 = 1347.317g).

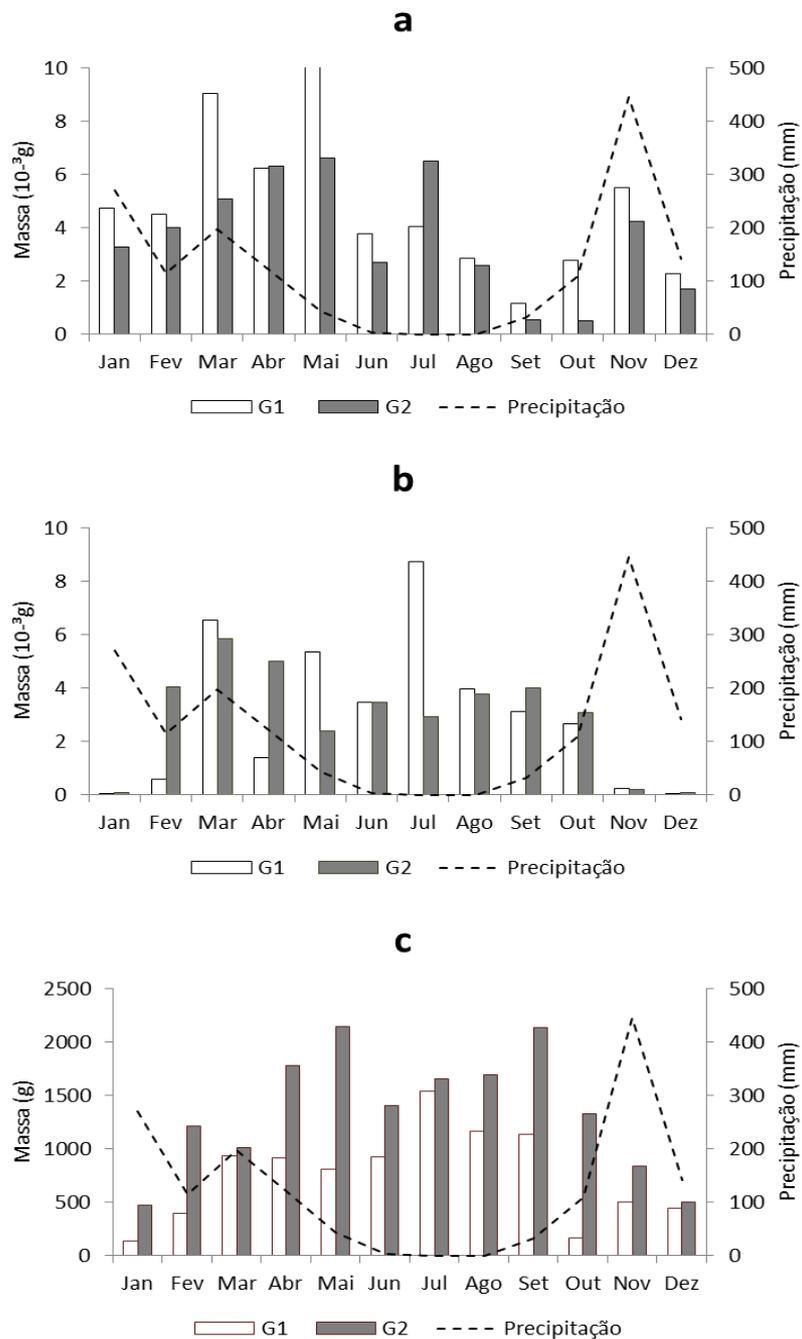


Figura 7. Disponibilidade de artrópodes (a), de sementes de gramíneas (b) e de frutos (c) (em gramas) nas duas grades de estudo (Grade 1 – G1; Grade 2 – G2) e precipitação total (mm) (INMET – Estação A045) (Precipt.) ao longo dos meses do ano de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.

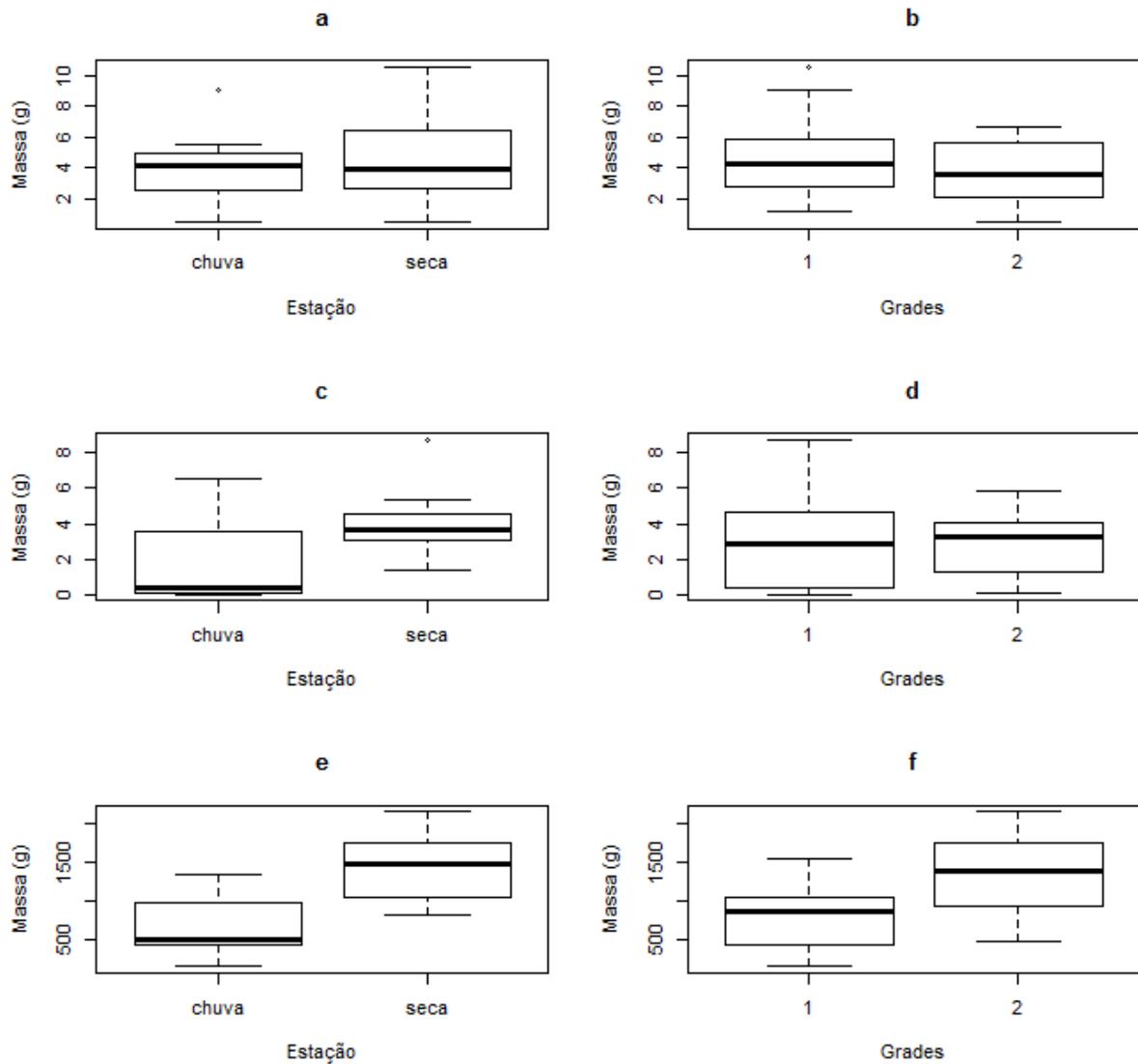


Figura 8. Boxplots ilustrando a variação na disponibilidade de artrópodes (a, b), sementes de gramínea (c, d) e frutos (e, f) entre as estações do ano e entre as grades de estudo respectivamente, nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. As linhas horizontais no interior das caixas indicam a mediana das observações, as linhas tracejadas verticais - ou fios de bigode - representam o maior e o menor valor observado e os círculos pequenos acima do fio de bigode representam valores extremos ou *outliers*.

Abundância dos roedores

O melhor modelo populacional para se estimar a abundância (N derivado) de *Calomys tener* foi o que apresentou variação na sobrevivência ao longo do tempo e probabilidade de captura constante [$S(t)p=c(.)$] (Tabela 2). A abundância de *C. tener* (N derivado) foi negativamente correlacionada com a precipitação ($r = -0.725$; $t = -3.333$; $gl = 10$; $p = 0.007$) e logo, foi maior na estação seca, com a população atingindo um máximo de indivíduos entre julho e agosto, conforme mostra a Figura 9.

Tabela 2. Comparação de modelos populacionais gerados para *Calomys tener* durante o estudo realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, entre janeiro e dezembro de 2012 para probabilidade de sobrevivência (S) e probabilidade de captura ($p=c$) por razão de verossimilhança, a fim de extrair o N derivado, partindo do modelo global “full time variance” em direção a modelos reduzidos tirando uma variável de cada vez, tendo: par de modelos testados (Teste); variação no tempo ao longo das sessões de captura (t), constante – não há variação no parâmetro entre as sessões de captura ($.$); verossimilhança do modelo (V); número de parâmetros (NP); desvio do modelo (D); valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança (χ^2); graus de liberdade (gl); valor de significância do teste (p).

Modelos	Teste	V	NP	D	χ^2	Gl	p
M1= $S(t)p=c(t)$		0.000	27	287.989			
M2= $S(t)p=c(.)$ †	M1,M2	0.059	14	307.951	19.962	13	0.096
M3= $S(.)p=c(.)$	M2,M3	1.000	2	331.302	23.351	12	0.025*

*Valor significativo.

†Modelo escolhido.

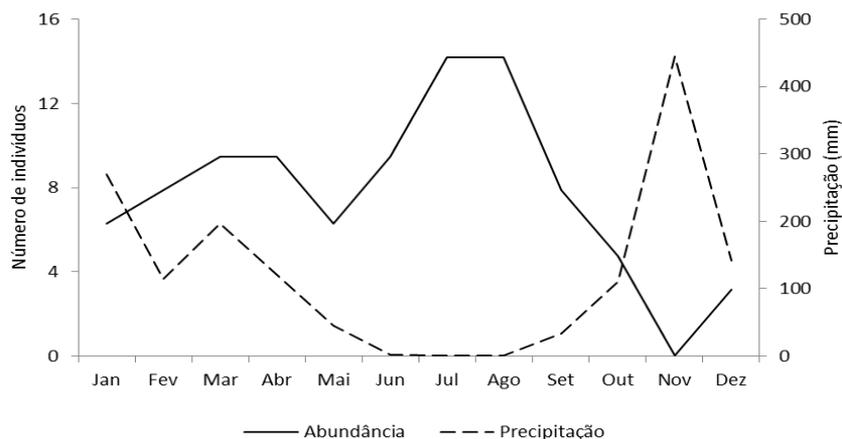


Figura 9. Índice de abundância de *Calomys tener* estimado pelo Delineamento Robusto no Programa MARK (N derivado) na Grade 1 e precipitação total (mm) (INMET – Estação A045) ao longo dos meses de estudo (janeiro a dezembro de 2012) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.

O melhor modelo populacional para se estimar a abundância (N derivado) de *N. lasiurus* foi aquele que apresentou variação temporal na sobrevivência e variação temporal e entre grades na probabilidade de captura ($S(t)p=c(g+t)$) (Tabela 3). A abundância dessa espécie (N derivado) não foi correlacionada com a precipitação ($r = -0.094$; $t = -0.443$; $gl = 22$; $p = 0.662$), e nas duas grades a população atingiu um pico no final da estação chuvosa, no mês de março (Figura 10). Entretanto, a abundância desta espécie foi maior na Grade 2 (Figura 11).

Tabela 3. Comparação de modelos populacionais gerados para *Necromys lasiurus* durante o estudo realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, entre janeiro e dezembro de 2012 para a probabilidade de sobrevivência (S) e probabilidade de captura (p) por razão de verossimilhança, a fim de extrair o N derivado, partindo do modelo global “full time variance” em direção a modelos reduzidos retirando uma variável de cada vez, tendo: comparação de modelos testados (Teste); variação no tempo ao longo das sessões de captura (t), ou constante, não há variação no parâmetro entre as sessões de captura (.) e variação entre grupos (g); verossimilhança do modelo (V); número de parâmetros (NP); desvio do modelo (D); valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança (χ^2); graus de liberdade (gl); valor de significância do teste (p).

Modelos	Teste	V	NP	D	χ^2	gl	p
<u>Etapa 1. Modelagem de p</u>							
M1=S(g+t)p=c(g+t)†		0.191	29	1301.008			
M2=S(g+t)p=c(g)	M1,M2	0.000	16	1387.432	86.424	13	<0.0001*
M3=S(g+t)p=c(t)	M1,M3	0.000	28	1321.500	20.492	1	<0.0001*
<u>Etapa 2. Modelagem de S</u>							
M4=S(g)p=c(g+t)	M1,M4	0.440	17	1325.988	24.980	12	0.015*
M5=S(t)p=c(g+t)††	M1,M5	0.514	28	1301.307	0.299	1	0.585
M6=S(.)p=c(g+t)	M5,M6	1.000	16	1326.504	25.197	12	0.014*

*Valor significativo.

†Modelo escolhido para a próxima etapa.

††Modelo final escolhido.

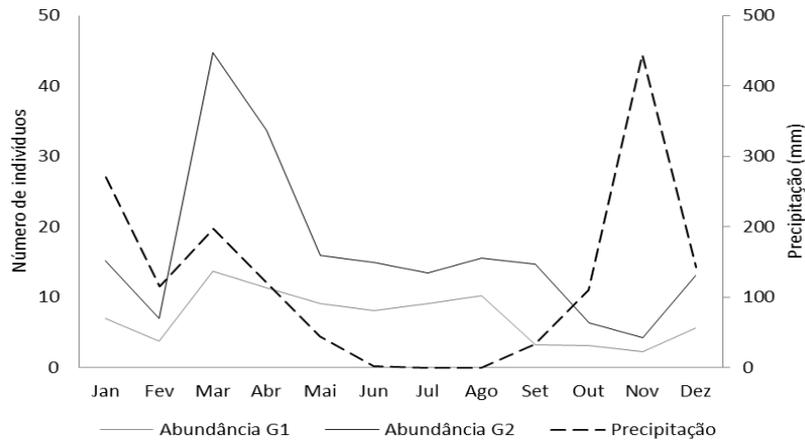


Figura 10. Índice de abundância de *Necromys lasiurus* estimada pelo Delineamento Robusto no Programa MARK (N derivado) para as duas grades de estudo e precipitação total (mm) (INMET – Estação A045) ao longo dos meses de estudo (janeiro a dezembro de 2012) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.

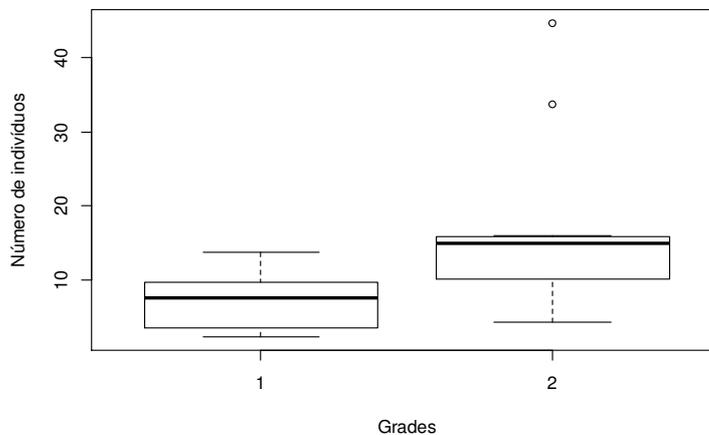


Figura 11. Boxplot do índice de abundância de *Necromys lasiurus* estimado pelo Delineamento Robusto no Programa MARK (N derivado) para as duas grades no período de estudo (janeiro a dezembro de 2012) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. As linhas horizontais no interior das caixas indicam a mediana das observações, as linhas tracejadas verticais - ou fios de bigode - representam o maior e o menor valor observado e os círculos pequenos acima do fio de bigode representam valores extremos ou *outliers*.

Relação entre a disponibilidade de recursos alimentares e a abundância de roedores

Na exploração dos dados, verificou-se a existência de correlação (ou multicolinearidade) entre alguns dos pares de variáveis explicativas (Anexo 1). A precipitação (mm) foi positiva e significativamente correlacionada com estação do ano; por outro lado, foi significativa e negativamente correlacionada com a disponibilidade de sementes e de frutos, enquanto estas duas variáveis tiveram uma correlação significativa e positiva entre si. A partir disso, as variáveis estação do ano e precipitação foram retiradas do conjunto de variáveis explicativas dos modelos, pois, além de serem redundantes, a sua variação também foi refletida na variação dos recursos (sementes e frutos) (Anexo 1).

No conjunto de variáveis restantes (resposta e explicativas) não houve correlação temporal entre as amostras mensais, que foram então consideradas independentes, conforme mostram os gráficos de Função de Autocorrelação (ACF) da (Anexo 4). Assim, os modelos globais usados para verificar a existência de uma relação entre abundância de roedores (N derivado) e a disponibilidade de recurso alimentar para cada espécie foram:

- N derivado (*C. tener*) = $\beta_0 + \beta_1(\text{artrópode}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{fruto}) + \epsilon$;
- N derivado (*N. lasiurus*) = $\beta_0 + \beta_1(\text{artrópode}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{frutos}) + \beta_4(\text{grade}) + \epsilon$;

A colinearidade entre as variáveis sementes e frutos foi aceitável pois a manutenção de ambas nos modelos globais geraram um Fator de Inflação de Variância (VIF) menor do que 10 (Anexo 2), conforme indicado por Quinn e Keough (2002).

A inspeção visual dos resíduos do modelo global de *C. tener* (Anexo 5) e de *N. lasiurus* (Anexo 7) mostrou que não houve quebra das premissas. A dispersão dos resíduos foi homogênea para todos os gráficos. A distribuição adotada no GLM também foi adequada para as duas espécies (*Gaussian* – ou normal – para *C.tener* e *Gamma* para *N. lasiurus*, conforme ilustra o Anexo 3), pois o valor do parâmetro de dispersão do modelo global foi semelhante ao dado pela família usada ($\theta_{\text{Gaussian}} = 9.271$; $\theta_{\text{Gamma}} = 0.300$) (Anexo 2). Sendo assim, pôde-se iniciar a comparação dos modelos reduzidos para verificar a significância da retirada de cada variável de recurso alimentar para a

explicação da variação da abundância de *C. tener* e de *N. lasiurus* (Tabelas 4 e 5, respectivamente). Ao final deste processo, os modelos que melhor explicaram essa relação para *C. tener* e para *N. lasiurus* foram:

- N derivado (*C. tener*) = $2.357 + 0.007(\text{fruto}) + 1.731$;
- N derivado (*N. lasiurus*) = $4.540 + 1.043(\text{semente}) + 7.974(\text{grade}) + 4.369$;

Para *C. tener*, encontrou-se uma relação positiva entre a abundância e disponibilidade de frutos (Figura 13), em que, a cada grama de recurso disponível no ambiente ($p_{\text{fruto}} = 0.0003$), houve um incremento médio de 0.007 indivíduos na população. Os valores observados dessas variáveis sugerem essa relação (Figura 12). A variação na abundância de *N. lasiurus*, contrariamente, foi melhor explicada pela disponibilidade de sementes de gramíneas ($p_{\text{semente}} = 0.017$) e pela Grade ($p_{\text{grade}} = 0.001$), relação que pode ser observada na Figura 15. Houve também uma relação positiva entre as variáveis: a cada grama de semente de gramínea disponível, houve, em média, um incremento de aproximadamente 1 indivíduo na população, sendo que a Grade 2 apresentou, em média, cerca de 8 indivíduos a mais do que a Grade 1. Essa relação é sugerida pelo gráfico dos valores observados das variáveis de abundância de *N. lasiurus* e disponibilidade de sementes (Figura 14). Os dois modelos selecionados foram adequados, ou seja, não houve ferimento de premissas de homocedasticidade e normalidade conforme mostrou a análise da inspeção visual da dispersão dos resíduos do modelo para *C. tener* e *N. lasiurus* (Anexo 6 e Anexo 8, respectivamente).

Tabela 4. Comparação entre os modelos que descrevem a relação entre a abundância de *Calomys tener* e a disponibilidade de artrópodes (art), de sementes (sem) e de frutos (fru) nas grades de estudo nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, a fim de determinar a significância de cada variável de recurso para a explicação da variação do tamanho populacional da espécie. Têm-se: a descrição do modelo global usada na linguagem do Programa R, par de modelos testados (Teste); variável testada (Var); Desvio do modelo (D), ou razão de verossimilhança entre os modelos – que tem distribuição em Qui-quadrado com 1 grau de liberdade; Desvio Residual do modelo (DR); graus de liberdade do modelo (gl), valor da significância do teste (p).

Descrição do modelo global						
M1 < glm(formula = cal\$N ~ art + sem + fru, family = gaussian(link = "identity"), data = cal)						
Modelos	Teste	Var	D	DR	gl	p
M1 = N ~ art + sem + fru				74.172	8	
M2 = N ~ art + sem	M1,M2	fru	-16.938	91.110	9	0.176
M3 = N ~ art + fru	M1,M3	sem	-7.285	81.458	9	0.375
M4 = N ~ sem + fru †	M1,M4	art	-4.049	78.221	9	0.509
M5 = N ~ sem	M4,M5	fru	-26.208	104.429	10	0.0825
M6 = N ~ fru †	M4,M6	sem	-4.021	82.242	10	0.496
M7 = N ~ 1	M6,M7	fru	-103.619	185.861	11	0.0003*

*Valor significativo.

†Modelo escolhido para a próxima etapa.

Significância do modelo: $p = 0.0003$

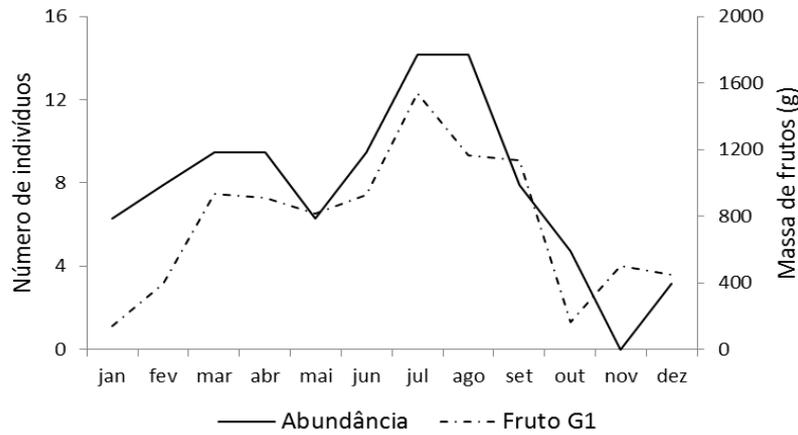


Figura 12. Índice de abundância de *Calomys tener* e disponibilidade de frutos (g) na Grade 1 ao longo dos meses de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.

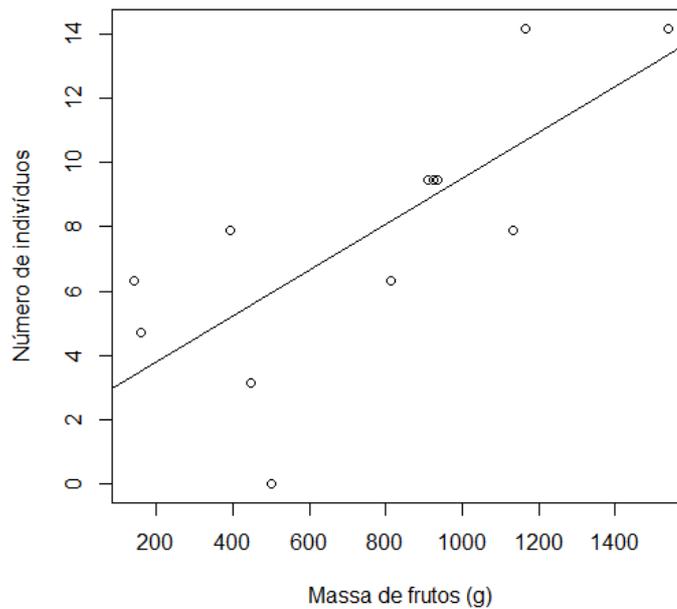


Figura 13. Relação entre a abundância de *Calomys tener* e a disponibilidade de frutos (g) na Grade 1 nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo final ($N_{\text{derivado}} = 2.357 + 0.007(\text{fruto}) + 1.731$).

Tabela 5. Comparação entre os modelos que descrevem a relação entre a abundância de *Necromys lasiurus* e a disponibilidade de artrópodes (art), de sementes (sem) e de frutos (fru) nas grades de estudo nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, a fim de determinar a significância de cada variável de recurso para a explicação da variação do tamanho populacional da espécie. Tem-se: descrição do modelo global usado na linguagem do Programa R; par de modelos testados (Teste); variável testada (Var); Desvio do modelo (D), ou razão de verossimilhança entre os modelos – que tem distribuição em Qui-quadrado com 1 grau de liberdade; Desvio Residual do modelo (DR); graus de liberdade (gl) do modelo e valor da significância do teste (*p*).

Descrição do modelo global						
M1 < glm(formula = N ~ art + sem + fru + factor(grade), family = Gamma(link = "identity"), data = nec)						
Modelos	Teste	Var	D	DR	gl	<i>p</i>
M1 = N ~ art + sem + fru + grade				5.780	19	
M2 = N ~ art + sem + fru	M1,M2	grade	-3.234	9.015	20	0.001*
M3 = N ~ art + sem + grade †	M1,M3	fru	-0.013	5.793	20	0.837
M4 = N ~ art + fru + grade	M1,M4	sem	-0.230	6.010	20	0.382
M5 = N ~ sem + fru + grade	M1,M5	art	-0.584	6.364	20	0.163
M6 = N ~ art + sem	M3,M6	grade	-3.737	9.530	21	<0.001*
M7 = N ~ art + grade	M3,M7	sem	-0.839	6.632	21	0.085
M8 = N ~ sem + grade †	M3,M8	art	-0.571	6.364	21	0.155
M9 = N ~ sem	M8,M9	grade	-3.180	9.545	22	0.001*
M10 = N ~ grade	M8,M10	sem	-1.713	8.077	22	0.017*
M11 = N ~ 1	M11,M8		5.751	12.115	23	<0.0001**

* Valor significativo.

† Modelo escolhido para a próxima etapa.

** Significância do modelo final: $p = 0.0001$

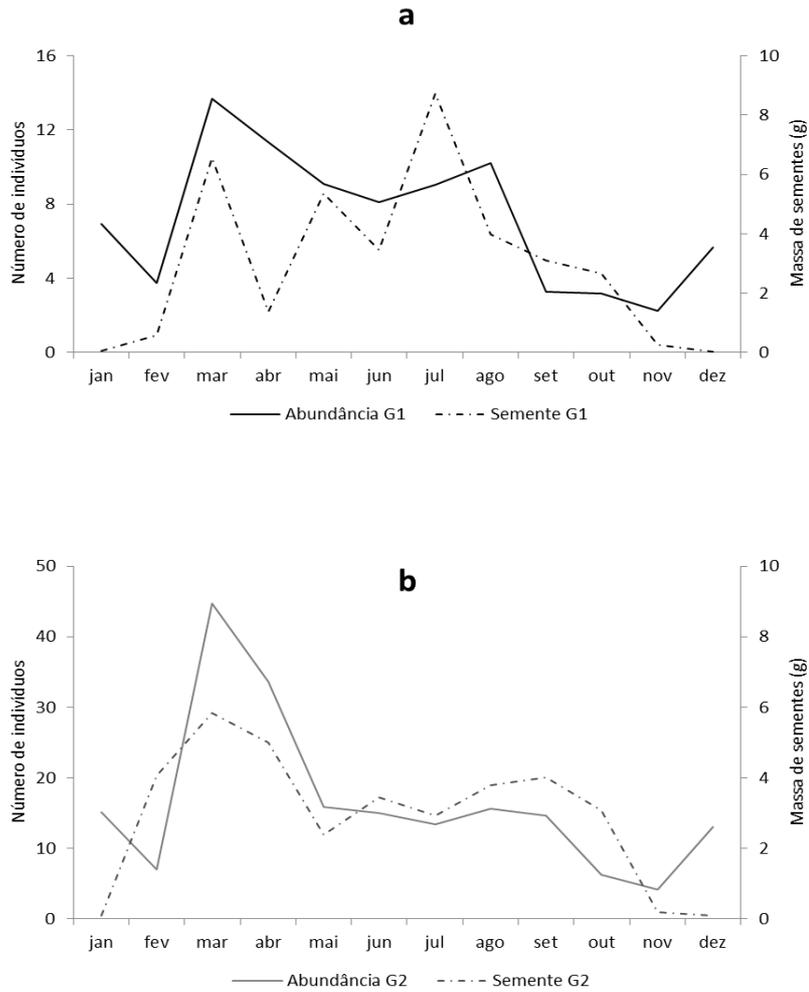


Figura 14. Índice de abundância de *Necromys lasiurus* e disponibilidade de sementes de gramíneas (g) na Grade 1 (a) e na Grade 2 (b) ao longo dos meses de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.

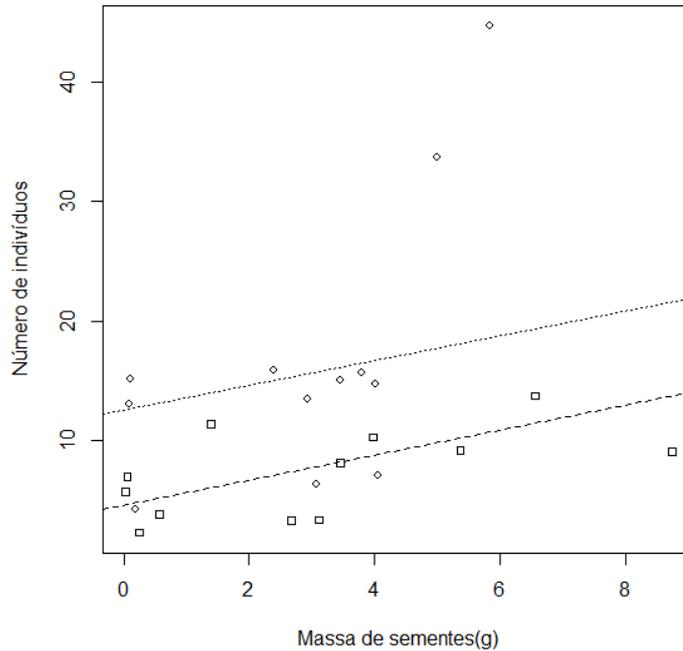


Figura 15. Relação entre a abundância de *Necromys lasiurus* e a disponibilidade de sementes (g) nas grades de estudo nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo final (N derivado $(N. lasiurus) = 4.540 + 1.043(\text{semente}) + 7.974(\text{grade}) + 4.369$). A Grade 1 é representada pelos quadrados (com sua respectiva linha de tendência tracejada) e a Grade 2, pelos círculos (com sua respectiva linha de tendência pontilhada).

Relação entre a disponibilidade de recursos, sobrevivência e probabilidade de captura dos roedores

A comparação dos modelos populacionais gerados no Programa MARK com o objetivo de verificar a relação entre a disponibilidade de recursos alimentares e os parâmetros de sobrevivência e probabilidade de captura dos roedores demonstrou que as espécies são influenciadas pelos recursos de formas diferentes. A sobrevivência de *Calomys tener* foi influenciada positivamente pela disponibilidade de frutos ($\beta_{\text{fruto}} = 0.003$; Erro-padrão = 0.001; $p_{\text{fruto}} < 0.001$), enquanto a probabilidade de captura não foi influenciada pelos recursos, sendo constante ao longo do estudo (0.213) (Tabela 6). Essa relação pode ser observada na Figura 17. Houve um aumento na sobrevivência

dessa espécie ao longo da estação seca (Figura 16). As equações do modelo selecionado para descrever a relação entre os parâmetros populacionais de *Calomys tener* e a disponibilidade de alimento estão descritas abaixo.

- $\text{logit}(S) = -2.029 + 0.003(\text{fruto}) + 0.861$;
- $\text{logit}(p) = -1.305 + 0.166$;

Tabela 6. Comparação de modelos populacionais de *Calomys tener* por razão de verossimilhança para testar a significância dos recursos alimentares como sendo o fator de variação na Sobrevivência (S) ou na probabilidade de captura (p), nos meses de janeiro a dezembro de 2012 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, tendo: Par de modelos testados (Test); Variável testada (Var); Verossimilhança do modelo (V); Número de parâmetros do modelo (NP); Desvio do modelo (D); Valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança com um grau de liberdade entre o par de modelos (χ^2); graus de liberdade (gl); valor de significância do teste (p); disponibilidade de artrópodes (*art*), de sementes (*sem*) e de frutos (*fru*).

Modelos populacionais	Teste	Var	V	N	D	χ^2	p
Etapa 1. Modelagem de p							
M1=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(<i>art+sem+fru</i>)			0.012	8	316.460		
M2=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(<i>art+sem</i>) [†]	M1,M2	<i>fru</i>	0.036	7	316.696	0.236	0.627
M3=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(<i>art+fru</i>)	M1,M3	<i>sem</i>	0.031	7	316.947	0.487	0.485
M4=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(<i>sem+fru</i>)	M1,M4	<i>art</i>	0.023	7	317.568	1.108	0.292
M5=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(<i>art</i>) [†]	M2,M5	<i>sem</i>	0.099	6	316.978	0.282	0.595
M6=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(<i>sem</i>)	M2,M6	<i>art</i>	0.073	6	317.569	0.872	0.350
M7=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(.) [†]	M5,M7	<i>art</i>	0.215	5	317.693	0.715	0.398
Etapa 2. Modelagem de S							
M8=S(<i>art+sem</i>)p=c(.)	M7,M8	<i>fru</i>	0.103	4	321.396	3.703	0.054
M9=S(<i>art+fru</i>)p=c(.) [†]	M7,M9	<i>sem</i>	0.654	4	317.694	0.001	0.974
M10=S(<i>sem+fru</i>)p=c(.)	M7,M10	<i>art</i>	0.390	4	318.727	1.034	0.309

Modelos populacionais	Teste	Var	V	N	D	χ^2	p
M11=S(<i>art</i>)p=c(.)	M9,M11	<i>fru</i>	0.003	3	330.726	13.032	<0.001*
M12=S(<i>fru</i>)p=c.)††	M9,M12	<i>art</i>	1.000	3	319.021	1.327	0.249
M13=S(.)p=c(.)	M12,M13	<i>fru</i>	0.006	2	331.302	12.281	0.0005**

*Valor significativo.

†Modelo selecionado para a próxima etapa de comparação.

††Modelo final selecionado.

** Significância do modelo final selecionado: $p = 0.0005$

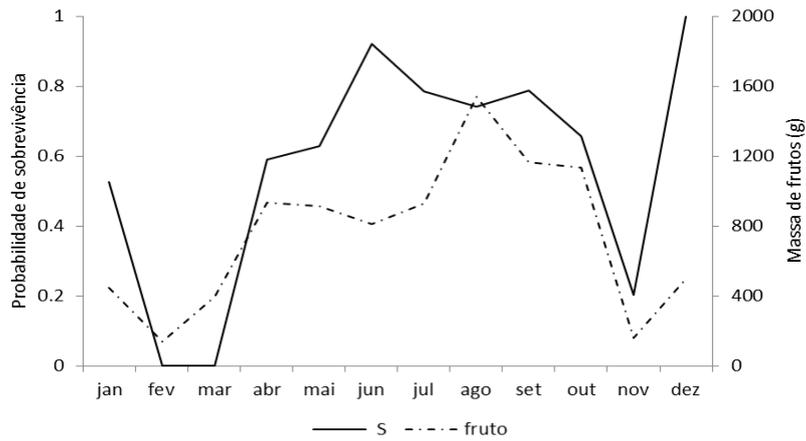


Figura 16. Sobrevivência de *Calomys tener* e a disponibilidade de frutos na Grade 1 na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.

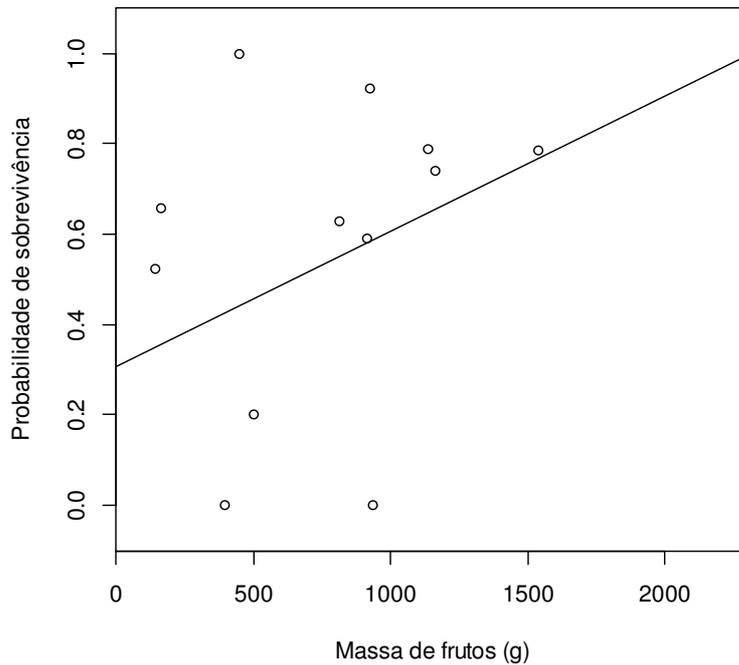


Figura 17. Relação entre a sobrevivência de *Calomys tener* e a disponibilidade de frutos na Grade 1 ao longo dos meses de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo $S(fruto)p=c(.)$.

A sobrevivência de *Necromys lasiurus* não foi influenciada pela disponibilidade de recursos, e foi constante ao longo do período de estudo (0.565) (Tabela 7). Entretanto, ao longo do processo de comparação entre os modelos populacionais (Tab. 7), verifica-se que a retirada da variável disponibilidade de artrópodes é marginalmente significativa ($p_{\text{artrópodes}} = 0.072$) para explicar a variação na sobrevivência desta espécie. Assim, vale ressaltar que possa existir uma influência desse recurso na sobrevivência de *N. lasiurus*, mas que não pôde ser explicitamente detectada pelo processo de comparação entre os modelos. A probabilidade de captura, por sua vez, foi influenciada positivamente pela disponibilidade de frutos ($\beta_{\text{fruto}} = 0.001$; Erro-padrão = 0.000; $p_{\text{fruto}} < 0.001$) e variou entre as grades, sendo maior na Grade 1 ($\beta_{\text{grade}} = 1.087$; Erro-padrão = 0.172; $p_{\text{grade}} < 0.001$). Desta forma, observa-se que os roedores dessa espécie foram mais capturáveis quando houve maior disponibilidade de frutos (Figura 19), e isso é sugerido pelos valores observados de cada uma dessas variáveis (Figura 18). As equações do modelo selecionado para descrever a relação entre os parâmetros populacionais de *Necromys lasiurus* e a disponibilidade de alimento estão descritas abaixo.

- $\text{logit}(S) = 0.261 + 0.132$;
- $\text{logit}(p) = -1.542 + 1.087(\text{Grade}) + 0.001(\text{Fruto}) + 0.396$;

Tabela 7. Comparação de modelos populacionais de *Necromys lasiurus* por razão de verossimilhança para testes como sendo o fator de variação na Sobrevivência (S) ou na probabilidade de captura (p) nos meses de janeiro a maio de Águas Emendadas, tendo: Par de modelos testados (Teste); Variável testada (Var); Verossimilhança do melhor modelo (NP); Desvio do modelo (D); Valor do teste Qui-quadrado da razão de verossimilhança com um grau de liberdade (gl); valor de significância do teste (*p*); grade (g), disponibilidade de artrópodes (*art*), de sementes (*sem*) e frutos (*fru*).

Modelos populacionais	Teste	Var	V	NP	D
Etapa 1. Modelagem de p					
M1=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>g+art+sem+fru</i>)			0.023	10	1390.458
M2=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>g+art+sem</i>)	M1,M2	<i>fru</i>	0.000	9	1405.392
M3=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>g+art+fru</i>)	M1,M3	<i>sem</i>	0.045	9	1391.204
M4=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>g+sem+fru</i>) †	M1,M4	<i>art</i>	0.066	9	1390.458
M5=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>art+sem+fru</i>)	M1,M5	<i>g</i>	0.000	9	1426.698
M6=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>g+sem</i>)	M4,M6	<i>fru</i>	0.000	8	1405.408
M7=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>g+fru</i>) †	M4,M7	<i>sem</i>	0.125	8	1391.246
M8=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>sem+fru</i>)	M4,M8	<i>g</i>	0.000	8	1427.661
M9=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>g</i>)	M7,M9	<i>fru</i>	0.000	7	1410.025
M10=S(<i>g+art+sem+fru</i>)p=c(<i>fru</i>)	M7,M10	<i>g</i>	0.000	7	1432.011

Modelos populacionais	Teste		V	NP	D	χ^2	<i>p</i>
Etapa 2. Modelando S							
M11=S(<i>g+art+sem</i>)p=c(<i>g+fru</i>)	M7,M11	<i>fru</i>	0.199	7	1392.389	1.143	0.285
M12=S(<i>g+art+fru</i>)p=c(<i>g+fru</i>)	M7,M12	<i>sem</i>	0.151	7	1392.941	1.695	0.193
M13=S(<i>g+sem+fru</i>)p=c(<i>g+fru</i>)	M7,M13	<i>art</i>	0.064	7	1394.665	3.419	0.064
M14=S(<i>art+sem+fru</i>)p=c(<i>g+fru</i>)†	M7,M14	<i>g</i>	0.219	7	1392.200	0.955	0.328
M15=S(<i>art+sem</i>)p=c(<i>g+fru</i>)†	M14,M15	<i>fru</i>	0.506	6	1392.589	0.388	0.533
M16=S(<i>art+fru</i>)p=c(<i>g+fru</i>)	M14,M16	<i>sem</i>	0.360	6	1393.268	1.067	0.302
M17=S(<i>sem+fru</i>)p=c(<i>g+fru</i>)	M14,M17	<i>art</i>	0.077	6	1396.341	4.140	0.042*
M18=S(<i>art</i>)p=c(<i>g+fru</i>)†	M15,M18	<i>sem</i>	1.000	5	1393.278	0.689	0.406
M19=S(<i>sem</i>)p=c(<i>g+fru</i>)	M15,M19	<i>art</i>	0.200	5	1396.497	3.980	0.048*
M20=S(.)p=c(<i>g+fru</i>)††	M18,M20	<i>art</i>	0.549	4	1396.520	3.242	0.072

*Valor significativo.

†Modelo selecionado para a próxima etapa de comparação.

††Modelo final selecionado.

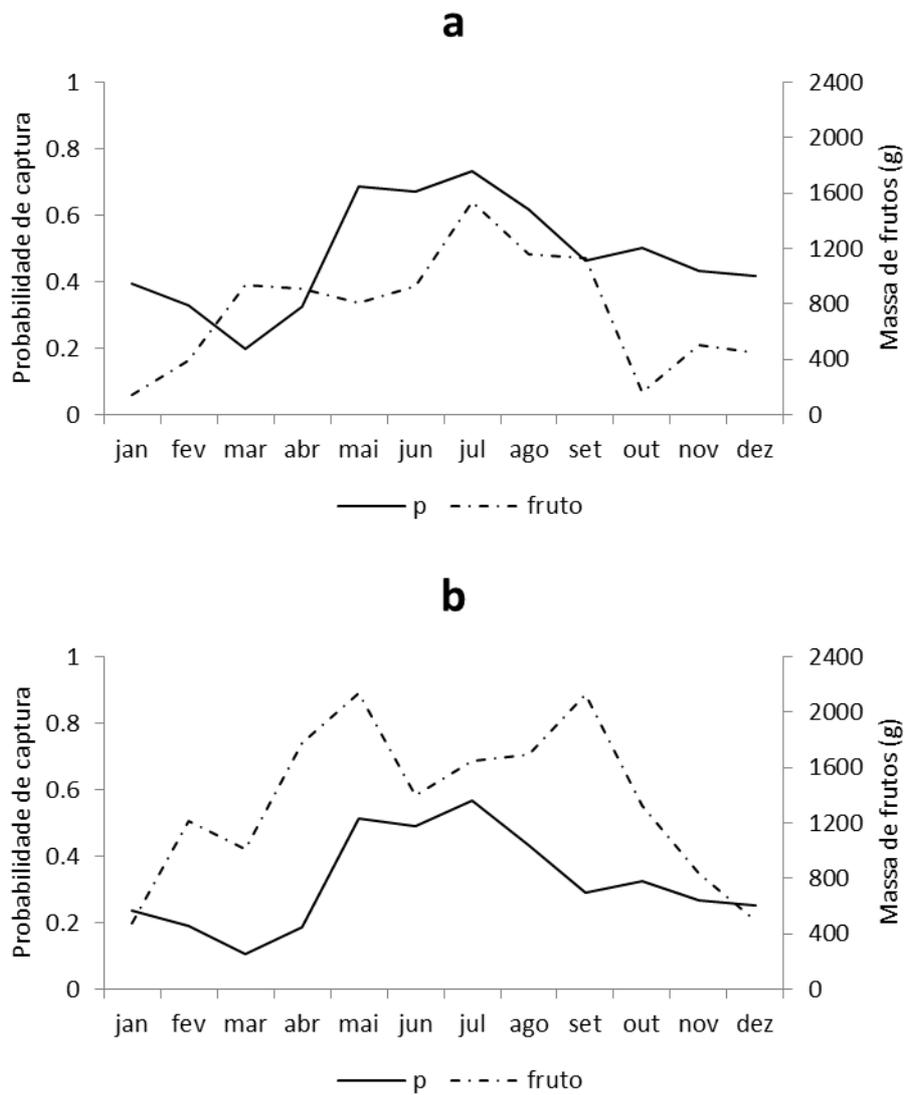


Figura 18. Probabilidade de captura de *Necromys lasiurus* e a disponibilidade de frutos nas grades de estudo (Grade 1 – a; Grade 2 – b) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF.

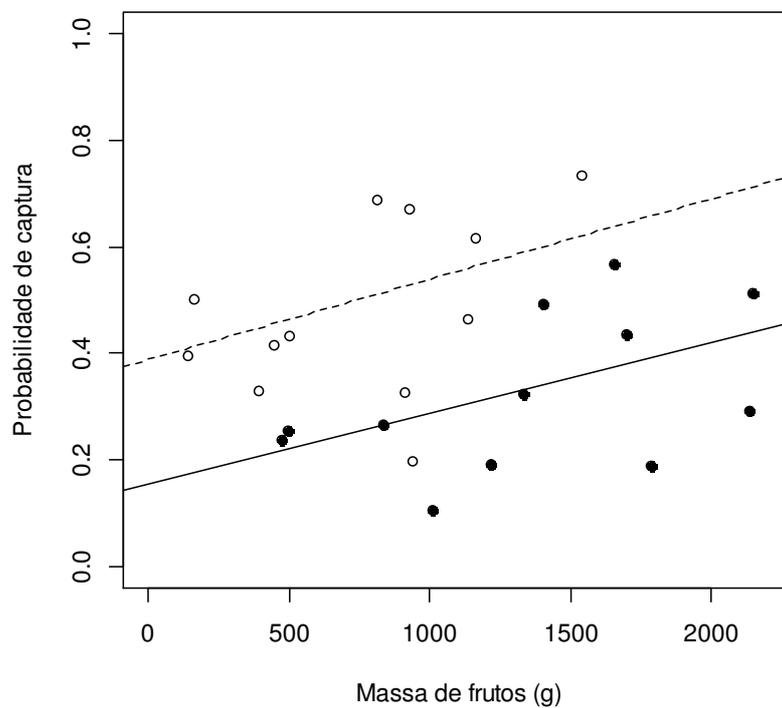


Figura 19. Relação entre a probabilidade de captura de *Necromys lasiurus* e a disponibilidade de frutos nas grades de estudo na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF, estimada pelo modelo $S(.)p=c(\text{grade}+\text{fruto})$. Os círculos em branco representam a probabilidade de captura observada para a Grade 1, com sua linha de tendência tracejada. Os círculos pretos representam a probabilidade de captura observada para a Grade 2, com sua linha de tendência contínua.

Discussão

Disponibilidade de recursos alimentares

A hipótese de que a disponibilidade de recursos alimentares não varia com a precipitação, a principal variação sazonal do Cerrado (Hipótese 1), foi corroborada para artrópodes e rejeitada para sementes de gramíneas e frutos.

A disponibilidade de artrópodes não apresentou variação sazonal, não sendo correlacionada com a precipitação. Este padrão foi contrário ao encontrado em outros trabalhos em ambientes tropicais (Bergallo & Magnusson, 1999; Santos-Filho *et al.*,

2008), em que a disponibilidade de artrópodes foi significativamente maior na estação chuvosa. Entretanto, Pinheiro e colaboradores (2002) verificaram que a abundância de artrópodes (insetos) num cerrado do Brasil Central variou ao longo do ano dependendo da ordem taxonômica, e que a estação seca não coincidiu com o declínio geral das populações. Coleoptera e Hemiptera apresentaram uma severa redução em abundância durante a época de escassez de água, ao passo que Hymenoptera teve um pico na mesma época. O padrão para aquelas duas ordens supracitadas também foi corroborado por Camargo e colaboradores (2014), embora tenham avaliado a disponibilidade de artrópodes como biomassa, ao invés de abundância. O efeito da sazonalidade na abundância de insetos em florestas tropicais no Panamá foi intensamente discutido por Wolda (1980) e por Wolda e Fisk (1981), que também observaram uma grande variedade de padrões, dependendo da Ordem, como: pouca variação ao longo do ano (para Blattaria), picos de abundância na estação chuvosa e até na estação seca (para Homoptera), ambas como uma possível estratégia de evitação/redução de potencial competição interespecífica. Nesse contexto, a variação mais ou menos contínua encontrada para a disponibilidade total de artrópodes neste trabalho pode ser devida à combinação dos diferentes padrões de abundância das ordens de artrópodes e logo, da sua disponibilidade/abundância, estimada pela massa em gramas.

Houve uma diferença significativa na disponibilidade de artrópodes entre as grades de estudo, sendo que a Grade 1 apresentou aproximadamente 30.5% a mais de artrópodes disponíveis ao longo dos meses do que a Grade 2. Esta diferença pode estar relacionada à maior abundância de Hymenoptera na Grade 1.

A disponibilidade de sementes de gramíneas foi negativamente correlacionada com a precipitação, e logo, foi maior na estação seca. O mesmo padrão foi observado em outros trabalhos em savanas tropicais, em que a densidade de sementes de gramíneas foi maior na estação seca (O'Connell, 1981; Perez & Santiago, 2001; Francisco *et al.*, 2005).

A frutificação nos campos de murundus ocorreu durante todo o ano, porém, a disponibilidade de frutos foi negativamente correlacionada com a precipitação, e concentrou-se na estação seca. Este padrão foi semelhante ao encontrado em outros estudos em Floresta Atlântica (Bergallo & Magnusson, 1999) e em áreas de cerrado no Brasil Central, em que sementes e frutos da maioria das espécies lenhosas foram

marcadamente dispersos durante o final da estação seca e início da estação chuvosa (Salazar *et al.*, 2012). Outros estudos em cerrado (Batalha & Montavani, 2000; Munhoz & Felfili, 2007) e em mata ciliar no Mato Grosso do Sul (Reys *et al.*, 2005) apontam uma concentração da produção de frutos zoocóricos na estação chuvosa e uma produção de frutos anemocóricos e autocóricos, na estação seca (Batalha & Montavani, 2000; Reys *et al.*, 2005). Numa área de campo sujo no Distrito Federal, Munhoz & Felfili (2007) observaram, entretanto, uma redução na produção de frutos novos para espécies anemocóricas, zoocóricas e autocóricas durante a estação seca, porém os frutos maduros perduraram até meados de setembro. Em áreas de Floresta úmida pré-montana e de savana na Venezuela, O'Connell (1981) registrou maior disponibilidade de frutos ao longo da estação chuvosa, padrão diferente do encontrado neste trabalho.

A maior disponibilidade de frutos observada durante a estação seca pode estar relacionada ao tipo de fitofisionomia da área de estudo e sua composição florística. Em formações abertas do Cerrado - como é o caso do campo de murundus - há maior número de espécies anemocóricas e autocóricas (Munhoz & Felfili, 2007), e a reprodução e dispersão de suas sementes é favorecida durante a estação seca pelas condições ambientais, como baixa pluviosidade, baixa umidade relativa e ventos fortes (Augspurger & Franson, 1987; Reys *et al.*, 2005). A maior disponibilidade de frutos na Grade 2 é devido ao maior número de murundus nesta área, o que implica em maior número de árvores.

Abundância dos roedores

As flutuações populacionais de roedores podem ser ocasionadas por uma diversidade de fatores, como variações na precipitação (Brown & Ernest, 2002; Klinger, 2007; Meserve *et al.*, 2011), variações na disponibilidade de alimento (Adler, 1998; Jaksic & Lima, 2003; Ghizoni *et al.*, 2005; Klinger, 2007; Lobo & Millar, 2013; Prevedello *et al.*, 2013) e outras interações ecológicas como predação (Meserve *et al.*, 2003;) e competição (Lobo & Millar, 2013). Muitas vezes, interações complexas envolvendo vários níveis tróficos podem levar a padrões populacionais não muito claros, e que variam entre os anos, o que só é possível verificar com estudos de longo prazo (Previtali *et al.*, 2009; Thibault *et al.*, 2010; Lobo & Millar, 2013). Neste contexto, Klinger (2007) sugeriu que a dinâmica populacional de muitas espécies de pequenos mamíferos neotropicais é uma combinação dos resultados dos efeitos

independentes da densidade diretos e indiretos que amplificam influências densidade-dependentes nas taxas demográficas. Apesar disso, a dinâmica de populações de muitas espécies de roedores neotropicais é marcada pela sazonalidade.

A hipótese de que os roedores não têm relação com a precipitação, a principal variação sazonal do Cerrado (Hipótese 2), foi rejeitada para *Calomys tener*, mas aceita para *Necomys lasiurus*. *Calomys tener* foi negativamente influenciado pela precipitação, a principal variação sazonal do Cerrado, apresentando picos populacionais entre julho e agosto. *Necomys lasiurus*, por outro lado, não apresentou padrão sazonal, muito embora tenha tido um pico de abundância na transição entre as estações chuvosa e seca. O mesmo padrão para as duas espécies foi observado por Rocha (2011) num estudo de 6 anos de duração na mesma área. Becker e colaboradores (2007) também observaram o mesmo padrão para *N. lasiurus*, ao passo que outros trabalhos relataram a ocorrência desta espécie em altas densidades durante a estação seca (Vieira, 1997; Feliciano *et al.*, 2002;). A marcada sazonalidade nos padrões populacionais é uma tendência bem documentada para roedores em ambientes savânicos (O'Connell, 1982; Mares & Ernest, 1995; Vieira, 1997) e campos antrópicos em floresta atlântica (Gentile *et al.*, 2000; Feliciano *et al.*, 2002; Bonecker *et al.*, 2009) e tem sido atribuída à variações na disponibilidade de alimento (Francisco *et al.*, 1995; Castellarini & Polop, 2002; Ghizoni *et al.*, 2005; Santos-Filho *et al.*, 2008; Bonecker *et al.*, 2009) ou a efeitos indiretos da variação na precipitação como destruição de ninhos (Klinger, 2007).

Relação entre a disponibilidade de recursos alimentares e a abundância de roedores

Um efeito positivo da disponibilidade de alimento na abundância e reprodução de roedores tem sido registrado em diversos ecossistemas (Prevedello *et al.*, 2013), desde florestas temperadas (King, 1983; Ostfeld & Keesing, 2000; Lobo & Millar, 2013), passando por florestas tropicais (Fleming, 1971; O'Connell, 1989; Adler, 1998), florestas semidecíduas no Pantanal (Andreazzi *et al.*, 2011), até ambientes desérticos (Ernest *et al.*, 2000). A magnitude deste efeito variou entre os ambientes, e dependeu não só de uma regulação *bottom-up*, mas também da competição com outros consumidores de mesmo nível trófico e até da resposta numérica de predadores ao aumento da abundância de consumidores (Ostfeld & Keesing, 2000; Prevedello *et al.*, 2013). Desta forma, a predação pode mitigar o efeito direto do aumento da disponibilidade de alimento nos números populacionais de roedores (King, 1983;

Ostfeld & Keesing, 2000; Prevedello *et al.*, 2013). Um estudo realizado numa floresta de coníferas no Canadá investigou o efeito da massiva produção de pinhões (*mast*) pelas árvores na dinâmica populacional do roedor cricetídeo *Peromyscus maniculatus* (Wagner, 1845), e revelou a importância de cadeias multitróficas na produção dos padrões populacionais observados (Lobo & Millar, 2013).

As duas espécies aqui estudadas foram significativamente influenciadas pela disponibilidade de recursos alimentares, desta forma, a hipótese de que as populações de roedores não são influenciadas pela disponibilidade temporal de recursos foi rejeitada, quando se refere à abundância das espécies (Hipótese 3). Porém, houve variação na importância de cada classe de recurso (artrópodes, sementes de gramíneas ou frutos) dependendo da espécie, e isso provavelmente está relacionado à sua biologia, suas necessidades fisiológicas e seus hábitos alimentares.

A abundância de *Calomys tener* foi positivamente relacionada à disponibilidade de frutos. O gênero *Calomys* tem sido classificado como onívoro, mas estudos mostram que pode existir uma tendência à granivoria, folivoria e até à insetivoria, dependendo da espécie e do tipo de habitat em que ocorre (Castellarini *et al.*, 1998; Campos *et al.*, 2001; Castellarini *et al.*, 2003; Vieira & Briani, 2013). Em regiões agrícolas nos pampas argentinos, *Calomys laucha* (Fisher, 1814) foi considerado um generalista de dieta, porém um especialista de habitat, em que sua especialidade era habitat alterado – os campos cultivados (Castellaniri *et al.*, 2003). Em outra localidade, também na Argentina, *Calomys venustus* (Thomas, 1894) foi classificado como onívoro com tendência à folivoria na primavera e outono, e à granivoria no verão, sendo que o uso dos recursos variou entre as estações e não se deu de acordo com sua disponibilidade no ambiente (Castellarini *et al.*, 1998).

Num experimento de adição de alimento também nos pampas argentinos, o aumento da abundância de *C. venustus* foi relacionado ao aumento da biomassa de plantas e ao aumento do consumo de matéria vegetal (*Diplotaxis tenuifolia*, uma herbácea) e artrópodes (Castellarini & Polop, 2002). Num deserto na Argentina, *Calomys musculinus* (Thomas, 1913) mostrou tendências à granivoria, enquanto *Akodon molinae* (Contreras, 1968), à insetivoria. Adicionalmente, a intensidade do uso de cada classe de recurso pode variar entre as estações do ano (Castellarini *et al.*, 1998; Campos *et al.*, 2001), de acordo com sua disponibilidade no ambiente. Este fato tanto evidencia

uma capacidade de oportunismo das espécies, caso consumam as classes de itens alimentares de acordo com sua disponibilidade no ambiente (Castellarini *et al.*, 2003; Talamoni *et al.*, 2008; Vieira & Briani, 2013), quanto podem revelar uma seletividade na dieta, caso o consumo de determinados itens se dê independentemente de sua disponibilidade no ambiente (Castellarini *et al.*, 1998).

Um estudo avaliou o efeito do fogo na dieta de algumas espécies de áreas abertas de cerrado e observou que *Calomys tener* e *C. expulsus* consumiram invertebrados tanto em áreas queimadas quanto não queimadas, entretanto, o consumo desta classe de recurso foi significativamente maior em áreas recentemente queimadas em comparação às outras duas espécies estudadas – *Necomys lasiurus* e *Cerradomys scotti* -, o que reforça seu potencial como um oportunista e generalista (Vieira & Briani, 2013).

Em geral, a importância da disponibilidade de frutos na dinâmica populacional de roedores tem sido registrada mais frequentemente para ambientes florestais – floresta tropical, semidecídua, de galeria (O'Connell, 1989; Adler, 1998; Bergallo & Magnusson, 1999; Casella & Cáceres, 2006; Andreazzi *et al.*, 2011). Entretanto, ambientes florestais têm sido mais estudados do que áreas abertas. Em florestas tropicais no Panamá, populações de *Proechimys semispinosus* (Thomomys, 1860) foram limitadas por frutos até na estação de maior disponibilidade de recursos (Adler, 1998). Numa floresta semidecídua no sudeste do Brasil, *Akodon paranaensis* (Christoff *et al.*, 2000) se alimentou de frutos numa proporção de 25%, apesar de pertencer a um gênero tipicamente classificado como insetívoro (Casella & Cáceres, 2006). Também numa floresta semidecídua, mas no Pantanal do Mato Grosso do Sul, Andreazzi e seus colaboradores (2011) sugeriram que *Oecomys mamorae* (Thomas, 1906) reproduziu-se marcadamente na estação chuvosa devido à maior disponibilidade de frutos, sendo caracterizado como frugívoro-granívoro.

Em formações abertas, folhas, sementes de gramíneas e artrópodes tem sido mais frequentemente registrados como os recursos importantes para roedores (Castellarini *et al.*, 1998; Campos *et al.*, 2001; Vieira, 2003; Vieira & Briani, 2013), o que vale para o gênero *Calomys*. Entretanto, numa área de cerrado em São Paulo, Vieira (2003) encontrou que sementes e frutos de dicotiledôneas foram os recursos mais usados por *Oryzomys subflavus* (= *Cerradomys subflavus*; Wagner, 1842), ao passo que

Ramos (2007) registrou alto consumo de frutos por *Calomys tener* (principalmente *Miconia* sp.) em áreas de cerrado em Minas Gerais, corroborando a evidência encontrada no presente estudo de que frutos são um recurso importante para roedores, mesmo em áreas abertas.

A abundância de *Necromys lasiurus* foi positivamente relacionada à disponibilidade de sementes de gramíneas. A importância de sementes – e de material vegetal, em geral – para populações desta espécie já foi registrada anteriormente (Vieira, 2003; Talamoni *et al.*, 2008; Vieira & Briani, 2013). No entanto, outros estudos mostram que artrópodes também tem papel importante na dieta (Ramos, 2007; Talamoni *et al.*, 2008) e nas densidades dessa espécie, especialmente na estação chuvosa (Vieira *et al.*, 2003; Layme *et al.*, 2004; Talamoni *et al.*, 2008). Proteína animal é um componente nutricional importante para a reprodução de roedores, e pode estar relacionado ao padrão sazonal da reprodução de algumas espécies, conforme demonstrado por Tabacaru e colaboradores (2010) num estudo que avaliou a reprodução sazonal do roedor cricetídeo *Peromyscus maniculatus* em relação à composição de proteína animal na dieta. A importância de sementes, ou grãos, nos números populacionais de roedores pode também estar relacionada às demandas energéticas necessárias ao aumento da atividade reprodutiva, conforme sugerido por Butet (1985a). Vieira (2003), num cerrado em São Paulo, verificou que *N. lasiurus* é uma espécie generalista em relação aos hábitos alimentares. Em sua dieta, registrou tanto sementes quanto partes vegetativas de monocotiledôneas e de dicotiledôneas, e, no estudo, foi a única espécie a consumir quantidades significativas de artrópodes. Já num cerrado no Distrito Federal, contrariamente, essa espécie foi mais especialista na dieta, consumido itens vegetais em maior proporção do que itens animais (Vieira & Briani, 2013).

O aumento na abundância de roedores pode ser resultado da reprodução e/ou da entrada de indivíduos na população por imigração. Neste estudo não foram incluídos parâmetros de migração nos modelos populacionais, o que representa uma limitação para a interpretação da real variação dos números populacionais das espécies. Assim, neste trabalho considera-se que os ganhos e perdas são devido somente à reprodução.

Foram capturados indivíduos jovens de *C. tener* somente em abril e em agosto. Ainda, Rocha (2011) verificou que fêmeas dessa espécie apresentam uma média de 4 filhotes por ninhada, com os filhotes desmamando e apresentando características

reprodutivas (machos escrotados) por volta do vigésimo dia. Assim, como o desenvolvimento dos filhotes é rápido, o aumento dos números populacionais pode ser reflexo da reprodução.

Quase todas as fêmeas capturadas na estação chuvosa estavam reprodutivas (lactantes, cicatrizadas ou perfuradas), mas foram encontradas ao longo de todo o ano. Fêmeas grávidas foram encontradas somente nos meses de janeiro e março. Na mesma área de estudo, Rocha (2011) observou que o número de indivíduos reprodutivos de *C. tener* foi significativamente maior na estação chuvosa, mas os jovens foram capturados a partir de abril, sendo mais frequentes de junho a setembro. Isso evidencia que o aumento do tamanho populacional durante a estação seca pode ser devido, principalmente, ao recrutamento de jovens na época de maior disponibilidade de frutos. Esta estratégia reprodutiva poderia maximizar a sobrevivência dos jovens. Talvez a sobrevivência desta classe etária seja menor na estação chuvosa, por isso não são tão frequentemente encontrados na área de estudo, já que há indivíduos reproduzindo-se durante os meses chuvosos. Alguns trabalhos relatam tanto a diminuição do número de tocas disponíveis quanto o aumento da destruição de ninhos durante a estação chuvosa (Alho & Pereira, 1985; D'Andrea *et al.*, 2007), porém, é provável que essa condição adversa seja mais importante em ambientes sazonalmente alagáveis.

Indivíduos jovens de *N. lasiurus* foram capturados ao longo de todo o ano, mas foram mais frequentes no final da estação chuvosa. No mesmo local, Rocha (2011) verificou que o tamanho médio da ninhada desta espécie é de 4.7 filhotes, que alcançam o desmame e saem do ninho por volta da terceira semana de vida, mas os machos apresentam características reprodutivas somente a partir da quinta semana. Assim, o seu desenvolvimento parece ser um pouco mais lento do que o de *C. tener*.

Da mesma forma, fêmeas reprodutivas (lactantes, cicatrizadas ou perfuradas) foram encontradas ao longo de todo o ano. Porém, a proporção de fêmeas reprodutivas foi maior na estação chuvosa, e fêmeas grávidas foram encontradas somente nos meses de fevereiro, março e outubro. De fato, na mesma área de estudo, Rocha (2011) observou que *N. lasiurus* reproduziu-se ao longo de todo ano, porém, a reprodução concentrou-se na estação chuvosa. Para esta espécie, aparentemente o recrutamento de jovens é um fator importante no aumento populacional, pois foram registrados mais indivíduos jovens do que para *C. tener*.

Para as duas espécies, considerando-se que o recurso alimentar mais importante para explicar a abundância de cada uma delas em campos de murundu esteja mais disponível na estação seca (frutos para *C. tener* e sementes de gramíneas para *N. lasiurus*), concentrar a atividade reprodutiva no final da estação chuvosa representaria uma estratégia evolutivamente vantajosa, pois possibilita que o recrutamento ocorra durante a época de maior disponibilidade de recursos. Assim, os indivíduos jovens subadultos podem se desenvolver e amadurecer num período nutricionalmente favorável (a estação seca). A maior permanência de *N. lasiurus* na área de estudo durante a estação seca, encontrada por Rocha (2011) e também por Feliciano e colaboradores (2002), em áreas de pasto abandonado na Mata Atlântica no Rio de Janeiro, reforça essa idéia.

Relação entre a disponibilidade de recursos, sobrevivência e probabilidade de captura dos roedores

Tratando-se da sobrevivência das espécies, a hipótese de que as populações de roedores não são influenciadas pela disponibilidade temporal de recursos (Hipótese 3) foi rejeitada para *Calomys tener*, mas aceita para *Necromys lasiurus*. A sobrevivência de *Calomys tener* foi influenciada positivamente pela disponibilidade de frutos. Na mesma área de estudo, Rocha (2011) encontrou que a sobrevivência aparente de *C. tener* variou entre as estações do ano, sendo maior na estação seca ao longo de 6 anos. Isso pode ser devido à maior disponibilidade de frutos na época de escassez de água na área, o que corrobora o resultado encontrado no presente estudo. Como os frutos foram o recurso mais importante para explicar tanto a sobrevivência quanto a abundância dessa espécie, é provável que o aumento nos números populacionais durante a estação seca se dê tanto por recrutamento de novos indivíduos quanto por uma alta sobrevivência de jovens e adultos. Um efeito positivo da disponibilidade de frutos na sobrevivência de roedores foi encontrado num estudo que buscou avaliar o efeito de eventos extremos (inundações e furacões) na dinâmica populacional de *Heteromys desmarestianus* (Gray, 1868) em Belize (Klinger, 2007). O autor observou que a frutificação cessou após um furacão, o que resultou numa queda acentuada na sobrevivência dos jovens e conseqüentemente, um declínio extremo nas densidades dessa espécie (Klinger, 2007). *Oecomys mamorae*, numa floresta semidecídua no Pantanal, apresentou altas taxas de sobrevivência durante a estação seca, e os autores sugeriram que foi devido à frutificação de palmeiras nessa

época (Andreazzi *et al.*, 2011). Contrariamente, um experimento de adição de alimento com frutos nativos da região em ilhas no Panamá com Floresta tropical úmida verificou que o aumento das densidades de *Proechimys semispinosus* foi devido ao aumento da produção de jovens, mas não por aumento na sobrevivência (Adler, 1998).

Para *Calomys tener*, a hipótese de que a probabilidade de captura não é influenciada pela disponibilidade de recursos (Hipótese 4) foi aceita. A probabilidade de captura desta espécie foi constante ao longo do estudo, e esse resultado corrobora o encontrado por Rocha (2011) para *C. tener* no mesmo local. Um trabalho que visou detectar as fontes de variação na probabilidade de captura e caracterizar as respostas espécie-específicas em estudos de marcação-recaptura com pequenos mamíferos verificou que o modelo com probabilidade de captura constante foi frequentemente selecionado como o mais apropriado para amostras pequenas, refletindo a dificuldade de detecção de variações nesse parâmetro populacional em conjuntos de dados pequenos (Hammond & Anthony, 2006). Além disso, as espécies de cricetídeos, entre os quais se inclui *C. tener*, apresentaram os maiores valores de probabilidade de captura, seguidos por heteromídeos, sciurídeos e leporídeos, em ordem decrescente (Hammond & Anthony, 2006).

A sobrevivência de *Necromys lasiurus* não variou ao longo dos meses, sendo considerada constante. Contrariamente, num estudo de 6 anos na mesma área, Rocha (2011) encontrou que a sobrevivência dessa espécie variou entre as estações e entre os anos, não havendo um padrão sazonal regular que caracterize esse parâmetro. Isso sugere que pode haver vários fatores influenciando a sobrevivência desta espécie, como condições climáticas, variação na pressão de predação entre os anos, disponibilidade de abrigo, e disponibilidade de recurso alimentar. Além disso, a disponibilidade de artrópodes foi marginalmente significativa para explicar a variação na sobrevivência dessa espécie, o que sugere uma possível importância deste recurso como um dos fatores determinantes desse parâmetro demográfico. A sobrevivência estimada pelo modelo que continha o efeito da disponibilidade de artrópodes variou pouco entre os meses (indo de 0.495 até 0.712, variando numa magnitude de aproximadamente 0.1 de um mês para o outro). Logo, é possível que o modelo não tenha distinguido esta diferença de um mês para o outro e assim, a sobrevivência seja aparentemente constante; ainda, os artrópodes podem ter uma importância pequena na sobrevivência,

frente a um contexto multifatorial. Desta forma, fica evidente que estudos futuros (com maior tamanho amostral) são necessários para confirmar essa influência.

Outros trabalhos encontraram uma influência positiva de artrópodes na sobrevivência de roedores, principalmente na estação chuvosa: num cerrado em Minas Gerais, foi registrado maior consumo de artrópodes na dieta de *N. lasiurus* durante a estação chuvosa para indivíduos reprodutivos (Talamoni *et al.*, 2008); numa savana amazônica, Ghizoni e colaboradores (2005) encontraram uma forte relação entre a disponibilidade de artrópodes e a densidade e taxa de crescimento populacional de *N. lasiurus*; também numa área de Floresta Atlântica em São Paulo, artrópodes foram um recurso alimentar bastante usado por quase todas as espécies de roedores estudadas, e seu consumo foi independente da sua disponibilidade no ambiente, o que evidencia a importância nutricional desta classe de alimento para algumas espécies (Pinotti *et al.*, 2011).

No presente estudo, não houve diferença na disponibilidade de artrópodes entre as estações, mas tanto sementes de gramíneas quanto frutos foram mais abundantes durante a estação seca e recursos vegetais já foram descritos como importantes para a demografia de *N. lasiurus* (Vieira & Briani, 2013). Neste contexto, os artrópodes podem representar uma fonte de alimento alternativa e eventualmente importante durante a estação chuvosa, tendo efeito positivo na sobrevivência de *Necromys*. No entanto, os resultados do presente trabalho, associados aos de Rocha (2011), sugerem que outros fatores (embora não testados), além da disponibilidade de recursos, estejam influenciando a sobrevivência desta espécie, como estrutura do hábitat, predação ou disponibilidade de abrigo. Ademais, a importância desses fatores deve variar sazonalmente e interanualmente, pois a sobrevivência de *Necromys* foi maior na estação seca do que na chuvosa, mas esse efeito variou entre os anos (Rocha, 2011).

Essa falta de padrão sugere que existam múltiplos fatores afetando a dinâmica populacional dessa espécie. Estudos de longo prazo no Chile e em desertos dos Estados Unidos mostram que, a depender do ano e das condições climáticas – eventos de El Niño – a precipitação pode influenciar positivamente os roedores, mediante o aumento na produtividade primária (Brown & Ernest, 2002; Jaksic & Lima, 2003; Meserve *et al.*, 2003; Previtali *et al.*, 2009); porém, a predação também pode exercer importante papel no controle dos números populacionais, principalmente em anos de alta produtividade

(Brown & Ernest, 2002; Meserve et al., 2003). A predação também foi considerada o fator mais importante para gerar padrões de flutuação populacional de roedores da família Arvicolinae na Fenoscândia (Finlândia, Suécia e Noruega) (Turchin & Hanski, 2001). A estrutura do habitat também pode estar relacionada à disponibilidade de abrigo para as espécies (Simonetti, 1989; Vieira *et al.*, 2005), e mediar a competição entre espécies granívoras (Price, 1978; Kotler & Brown, 1988).

Para *Necromys lasiurus*, a hipótese de que a probabilidade de captura não é influenciada pela disponibilidade de recursos (Hipótese 4) foi rejeitada. A probabilidade de captura desta espécie variou entre as grades de estudo, sendo maior na Grade 1, e foi influenciada positivamente pela disponibilidade de frutos. A disponibilidade de frutos – um recurso descrito como importante para esta espécie (Vieira *et al.*, 2005) – foi maior na Grade 2, o que pode ter tornado a isca menos atrativa, e, logo, interferido negativamente na capturabilidade desta espécie. Assim, como a Grade 1 apresentou menor quantidade de recursos, nela os animais foram mais capturáveis. A diminuição da detecção de pequenos mamíferos quando há maior oferta de recursos tem sido sugerida em alguns trabalhos (O’Connell, 1989; Santos-Filho *et al.*, 2008). Apesar disso, a disponibilidade de recursos não tem sido efetivamente incluída como um parâmetro nos modelos populacionais que estimam a variação da probabilidade de captura. Ou seja, essa hipótese da diminuição da atratividade da isca em épocas de maior abundância de recursos não é de fato testada nos trabalhos. No presente estudo, uma influência negativa da disponibilidade de recursos na probabilidade de captura não foi encontrada, mas essa relação pode ser sugerida como uma explicação para a diferença neste parâmetro entre as grades.

Por outro lado, encontrou-se uma influência positiva da disponibilidade de frutos na probabilidade de captura de *N. lasiurus*. Este resultado contraria o argumentado anteriormente, e poderia ser apenas um artefato do modelo, a não ser que estivesse ligado ao padrão de movimentação dos indivíduos em relação à disposição dos murundus (onde concentram-se os frutos). Ou seja, a influência positiva da disponibilidade de frutos na probabilidade de captura *Necromys lasiurus* pode estar relacionada à estrutura espacial do habitat, no que diz respeito à distribuição dos murundus (onde há maior número de árvores, e logo, maior disponibilidade de frutos) na matriz gramínea nas grades. Se a disponibilidade de frutos nos murundus

influenciasse positivamente a distância percorrida pelos indivíduos nas grades, isso poderia ser refletido indiretamente no aumento da probabilidade de captura. Rocha e colaboradores (2011) encontraram uma relação positiva dessa espécie com o número de murundus na mesma área, porém não foi encontrada diferença na distância máxima percorrida entre as estações, e nem na área de vida (Rocha, 2011). Seria esperado encontrar uma relação inversa entre o tamanho da área de vida ou entre a distância máxima percorrida e a disponibilidade de recursos (Pyke *et al.*, 1977).

Em campos de murundus, os montes de terra sustentam a maior densidade de árvores, e, assim, concentram espacialmente a disponibilidade de frutos. Embora não tenha sido detectado um efeito da disponibilidade de frutos na abundância e nem na sobrevivência de *N. lasiurus* neste estudo, sendo uma espécie onívora, claramente frutos podem representar um recurso importante. A disponibilidade de frutos foi considerada uma característica importante do microhabitat para essa espécie em cerrado (Vieira *et al.*, 2005), e frutos já foram registrados em sua dieta, sugerindo até um potencial como dispersor de sementes de *Miconia albicans* em enclaves de cerrado na Amazônia (Magnusson & Sanaiotti, 1987). Henriques e Alho (1991) encontraram uma relação da espécie com maior diversidade vegetal e maior cobertura de ervas, arbustos e árvores, que são fontes de frutos. Neste contexto, o deslocamento dos indivíduos entre os murundus em busca de frutos poderia ocasionar uma maior detecção dessa espécie, por simplesmente aumentar a área coberta por estações de captura, e conseqüentemente, aumentar a probabilidade de um indivíduo encontrar uma armadilha pelo caminho. Para confirmar esta hipótese, seria necessário verificar detalhadamente os padrões de uso do habitat nesse gradiente ambiental matriz graminosa-murundus, o que pode ser feito com a metodologia de carretel (*spoon-and-line device*). Esta metodologia possibilita adquirir informações sobre ecologia e história natural de pequenos mamíferos que não seria possível de outra forma (Briani *et al.*, 2001).

É importante ressaltar que no presente estudo não foi possível incluir na modelagem populacional os parâmetros de migração e de resposta comportamental das espécies à captura (a probabilidade de captura foi considerada igual à de recaptura, ou seja, não foi considerado haver animais *trap happy* ou *trap shy*). A estimativa da probabilidade de sobrevivência e de captura seriam mais verossimilhantes se houvesse

inclusão destes parâmetros nos modelos, o que não foi possível devido ao baixo número de indivíduos capturados. Assim, os resultados aqui discutidos possuem essa ressalva.

As duas grades apresentaram diferenças na abundância de espécies de roedores e isso pode estar relacionado às características do ambiente, como estrutura do habitat e disponibilidade de recursos, e ao efeito dessas características na habilidade competitiva das espécies. A Grade 2 possui uma cobertura de gramíneas mais densa do que a Grade 1, que foi exposta a fogo acidental algumas vezes desde que se iniciaram os estudos de monitoramento populacional de pequenos mamíferos na área em 2004 (Ribeiro & Marinho-Filho, 2004).

A cobertura de gramíneas é uma característica estrutural de habitat importante para *Necromys lasiurus* (Vieira, 2003; Layme *et al.*, 2004; Vieira *et al.*, 2005; Rocha *et al.*, 2011; Vieira & Briani, 2013), assim como a cobertura por arbustos e ervas (Vieira & Baumgarten, 1995) e a diversidade vegetal (Henriques & Alho, 1991). A cobertura vegetal é crítica para essa espécie essencialmente diurna e crepuscular (Vieira & Baumgarten, 1995), pois fornece refúgio contra predadores que forrageiam em áreas abertas e que se alimentam seletivamente de presas maiores – como a coruja-buraqueira (*Athene cunicularia*) (Marti, 1974; Bueno & Motta-Júnior, 2008), uma espécie diurna e crepuscular (Thomsen, 1871) – e o lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*) (Dietz, 1984; Bueno & Motta-Júnior, 2006). Neste caso, *N. lasiurus* tem massa corporal muito maior do que *C. tener*, atingindo aproximadamente quatro vezes a massa corporal desta espécie (dados não publicados). Além disso, como *N. lasiurus* foi a espécie mais abundante do estudo, e predadores como o gavião-de-cauda-branca (*Buteo albicaudatus*) podem se alimentar seletivamente de presas mais abundantes (Granzinelli & Motta-Júnior, 2006), pode existir uma pressão de predação maior sobre essa espécie.

A importância de refúgios foi sugerida por um estudo que encontrou uma associação entre *N. lasiurus* e a disponibilidade de abrigos numa área de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal (Vieira *et al.*, 2005). Outros trabalhos mostram que características estruturais de habitat como essas são, de fato, essenciais para aliviar a pressão de predação sobre pequenos mamíferos (Simonetti, 1989; Morris & Davidson, 2000). Assim, sugere-se que a menor abundância de *N. lasiurus* na Grade 1 em relação à 2 seja explicada pela menor cobertura de gramíneas, o que imporia forte pressão de predação à esta espécie, mais abundante e de maior massa corporal. Essa pressão pode

não ser tão forte sobre *Calomys tener*, que é uma espécie noturna (Vieira & Baumgarten, 1995) e de menor massa corporal. Entretanto, na área de estudo, possivelmente o principal predador de *C. tener* seja a coruja-do-celeiro (*Tyto alba*), uma ave noturna que se alimenta predominantemente de pequenos mamíferos, mas possui dieta seletiva quanto a espécie de roedor – sendo *C. tener* sua principal presa (Bonvicino & Bezerra, 2003) – tamanho e idade (sendo os indivíduos jovens e de menor massa corporal mais frequentemente consumidos) (Bueno & Motta-Júnior, 2008).

Adicionalmente, estudos que avaliam o efeito do fogo em comunidades de roedores no Cerrado mostram que *Calomys* é um gênero beneficiado por esse distúrbio (Vieira, 1999; Vieira & Briani, 2013). Vieira & Briani (2013) verificaram que aumentos na abundância de *Calomys tener* logo após queimadas ocorrem devido à sua capacidade de adaptação de hábitos alimentares às mudanças na disponibilidade de recursos decorrentes de eventos pós-fogo (os artrópodes foram o recurso menos impactado pelo distúrbio): os indivíduos modificaram a dieta de uma prevalência de material vegetal antes do fogo para uma dieta de itens animais após a queimada (Vieira & Briani, 2013).

A abundância de *C. tener* foi maior justamente na área perto da qual houve alguns eventos de fogo (Grade 1). Além disso, no final do ano de 2013, houve um grande incêndio na ESECAE que queimou totalmente as duas grades de estudo, e o mesmo padrão populacional registrado por Vieira e Briani (2013) foi observado – um grande aumento na abundância de *Calomys tener* concomitantemente ao desaparecimento de *Necromys lasiurus* (dados não publicados).

A disponibilidade de frutos foi maior também na grade em que *Necromys* prevaleceu. As sementes foram o recurso que melhor explicou a variação na abundância desta espécie, enquanto os frutos foram o recurso mais importante para *C. tener* (para explicar a variação na abundância e na sobrevivência). Embora a relação entre estes parâmetros populacionais de *C. tener* e a disponibilidade de recursos não tenha sido verificada para a Grade 2, é de se esperar que siga o mesmo padrão da Grade 1. Neste sentido, o fato de *C. tener* ser menos abundante na grade em que há maior disponibilidade do recurso que lhe é mais importante (frutos), sugere que existam outros fatores determinantes para a abundância de roedores em cada grade de estudo além de recursos alimentares. Esses fatores podem estar relacionados com a estrutura do habitat,

competição entre as espécies e pressão de predação nas áreas (Brown *et al.*, 2001; Gutiérrez *et al.*, 2010).

Neste contexto, é possível que *Necromys lasiurus* exclua competitivamente *Calomys tener* do ambiente que lhe é mais favorável quanto à disponibilidade de alimento (Grade 2). Essas espécies têm hábitos alimentares semelhantes, indo da frugivoria à granivoria, com registros de insetivoria (Vieira, 2003; Talamoni *et al.*, 2008; Paglia *et al.*, 2012; Vieira & Briani, 2013), e isso os torna potenciais competidores. Espécies coexistentes devem diferir minimamente em suas necessidades ecológicas para evitar exclusão competitiva (Pianka, 1974), e a segregação temporal observada entre elas no período de atividade é um mecanismo que pode evitar isso (Vieira & Baumgarten, 1995). Entretanto, dependendo das condições ambientais, as pressões competitivas podem variar, favorecendo uma ou outra espécie. Como *N. lasiurus* é mais relacionado à maior cobertura de gramíneas (Henriques & Alho, 1991; Vieira, 2003; Vieira *et al.*, 2005; Rocha *et al.*, 2011) e presença de murundus (Rocha *et al.*, 2011), enquanto *Calomys tener*, à menor cobertura de gramíneas (Rocha *et al.*, 2011) e à ambientes mais alterados (Mills *et al.*, 1991; Castellarini *et al.*, 2003; Vieira & Briani, 2013), os padrões de abundância observados nas grades podem refletir as diferenças estruturais no habitat que são mais favoráveis à prevalência de uma espécie sobre outra.

Conclusões

A disponibilidade de recursos alimentares é um fator importante na dinâmica populacional de roedores, influenciando os números populacionais através de reprodução, sobrevivência e migração. Entretanto, a extensão em que cada classe de recurso afeta as populações de uma comunidade depende da biologia das espécies, do seu grau de especialização aos recursos e das interações com competidores.

Neste trabalho, a sazonalidade mostrou-se como uma importante fonte de variação ambiental direta e indireta na ecologia de roedores em campos de murundus do Cerrado, mediada pela variação na disponibilidade de recursos alimentares. Para *Calomys tener*, houve influência da sazonalidade na sua abundância e sobrevivência, e isso foi devido à maior disponibilidade de frutos na estação seca. Contrariamente, *Necromys lasiurus* não apresentou padrão sazonal na abundância, embora tenha sido

relacionado positivamente à disponibilidade de sementes – um recurso sazonal –, ao passo que sua sobrevivência foi constante ao longo do ano. Estes resultados sugerem que existam outros fatores determinantes para a dinâmica de *N. lasiurus*, e que os recursos alimentares representam apenas uma das fontes de explicação para os padrões observados.

A diminuição da atratividade da isca frente à maior disponibilidade de alimento no ambiente pode representar um problema metodológico em estudos populacionais. Desta forma é importante incorporar quantitativamente a disponibilidade de recurso como uma variável explicativa para a probabilidade de captura em modelos populacionais. Neste trabalho, a hipótese de que a probabilidade de captura é negativamente influenciada pela disponibilidade de recurso alimentar foi corroborada para *N. lasiurus*, pois esta espécie foi menos detectável na grade em que houve maior disponibilidade de alimento e na qual foi mais abundante, sugerindo que neste caso a isca foi menos atrativa.

Adicionalmente, o resultado inesperado da influência positiva da disponibilidade de frutos na probabilidade de captura de *N. lasiurus* pode estar relacionado ao uso do habitat na área pela espécie e ao seu padrão de movimentação entre a matriz gramínea e os murundus, onde concentram-se os frutos. Assim, esse resultado traz à tona a necessidade de realização de estudos detalhados sobre movimentação das espécies na área e que englobem tanto a disponibilidade temporal quanto espacial de recursos alimentares na dinâmica das populações.

A maioria dos estudos que tratam da influência da disponibilidade de alimento na dinâmica populacional de roedores mede apenas a variação em algumas classes de recursos. Como pequenos mamíferos neotropicais são, em geral, onívoros, estudos como este (ao medir a fonte de variação em pelo menos três classes básicas de recursos) representam um avanço no conhecimento acerca deste tema. Adicionalmente, associados à disponibilidade de alimento, estudos de hábitos alimentares permitiriam uma melhor compreensão das relações de nicho entre as espécies e como elas partilham os recursos.

Por fim, a diferença na abundância das espécies entre as áreas, que são estruturalmente distintas, associada às relações específicas desses números

populacionais com a disponibilidade de recursos alimentares, sugere que podem existir outros fatores afetando a dinâmica dessas populações além da disponibilidade de alimento, dentre os quais se destacariam a estrutura do habitat, as pressões de predação e o potencial competitivo entre as espécies.

Desta forma, estudos que englobem hipóteses sobre a importância de cada um desses fatores, como dieta das espécies, detalhamento do seu uso do espaço e experimentos de *plots* de exclusão de predadores e de competidores, podem ajudar a elucidar as causas das flutuações populacionais desses organismos nas áreas de estudo e as estratégias de coexistência entre as espécies.

Referências Bibliográficas

- ADLER, G. H. 1998. Impacts of resource abundance on populations of a tropical forest rodent. *Ecology*, 79: 242-254.
- ALHO, C. J. R. 1980. Small mammal population of Brazilian cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia*, 41: 223-230.
- ALHO, C. J. R. & PEREIRA, L. A. 1985. Population ecology of a cerrado rodent community in a central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 45: 597-607.
- ANDREAZZI, C. S.; RADEMAKER, V.; GENTILE, R.; HERRERA, H. M.; JANSEN, A. M. & D'ANDREA, P. S. 2011. Population ecology of small rodents and marsupials in a semi-deciduous tropical forest of the southeast Pantanal, Brazil. *Zoologia*, 28: 762-770.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
- ARAÚJO NETO, M. D., FURLEY, P. A., HARIDASAN, M. & JOHNSON, C. E. 1986. The *murundus* of the *cerrado* region of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2:17-35.
- AUGSPURGER, C. K. & FRANSON, S. E., 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area and morphology. *Ecology*, 68: 27-42.
- BATALHA, M. A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plants species at the pé-de-gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): A comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, 60: 129-145.
- BECKER, R. G.; PAISE, G.; BAUMGARTEN, L. C. & VIEIRA, E. M. 2007. Estrutura de comunidades de pequenos mamíferos e densidade de *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmonontinae) em áreas abertas de Cerrado no Brasil central. *Mastozoologia Neotropical*, 14: 157-168.

- BERGALLO, H. G. & MAGNUSSON, W. E. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 80: 472-486.
- BISCEGLIA, S. B. C.; PEREIRA, J. A.; TETA, P.; QUINTANA, R. D. 2011. Rodent selection by Geoffroy's cats in a semi-arid scrubland of central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 75: 1024-1028.
- BONECKER, S. T.; PORTUGAL, L. G.; COSTA-NETO, S. F. & GENTILE, R. 2009. A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. *Mammalian Biology*, 74: 467-477.
- BONVICINO, C. R. & BEZERRA, A. M. R. 2003. Use of regurgitated pellets of Barn Owl (*Tyto alba*) for inventoring small mammals in the Cerrado of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38: 1-5.
- BONVICINO, C. R.; LINDBERGH, S. M. & MAROJA, L. S. 2002. Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Revista Brasileira de Biologia*, 62: 765-774.
- BONVICINO, C. R.; OLIVEIRA, J. A. & GENTILE, R. 2010. A new species of *Calomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Eastern Brazil. *Zootaxa*, 2336:19-25.
- BROWN, J. H.; WHITHAM, T. G.; ERNEST, K. M. & GEHRING, C. A. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science*, 293: 643-650.
- BROWN, J. H. & ERNEST, K. M. 2002. Rain and Rodents: Complex dynamics of desert consumers. *BioScience*, 52: 978-987.
- BRIANI, D. C.; PALMA, A. R. T.; VIEIRA, E. M. & HENRIQUES, R. P. B. 2004. Post-fire succession of small mammals in the cerrado of Central Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1023-1037.

- BRIANI, D. C.; VIEIRA, E. M. & VIEIRA, M. V. 2001. Nests and nesting sites of Brazilian forest rodents (*Nectomys squamipes* and *Oryzomys intermedius*) as revealed by a spool-and-line device. *Acta Theriologica*, 46: 331-334.
- BUENO, A. A. & MOTTA-JUNIOR, J. C. 2006. Small mammal selection and functional response in the diet of the Maned Wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), in southeast Brazil. *Mastozoologia Neotropical*, 13: 11-19.
- BUENO, A. A. & MOTTA-JUNIOR, J. C. 2008. Small mammal prey selection by two owl species in southeastern Brazil. *Journal of Raptor Research*, 42: 248-255.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference*. 2nd ed. Springer-Verlag, New York, NY.
- BUTET, A. 1985a. Stratégie d'utilisation des ressources et déterminisme des choix alimentaires d'un rongeur polyphage (*Apodemys sylvaticus*, L.): L'approche énergétique. *Acta Oecologica/OEcologia Generalis*, 7: 243-262.
- CÂMARA, T. & MURTA, R. 2003. *Mamíferos da Serra do Cipó*. Belo Horizonte, PUCMinas, Museu de Ciências Naturais, Belo Horizonte, 129p.
- CAMARGO, N. F., RIBEIRO, J. F., DE CAMARGO, A. J. A. & VIEIRA, E. M. 2014. diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriologica*, 59: 183-191.
- CAMPOS, C.; OJEDA, R.; MONGE, S. & DACAR, M. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology*, 26: 142-149.
- CASELLA, J. & CÁCERES, N. C. 2006. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 1: 5-11.

- CASTELLARINI, F.; AGNELLI, H. L. & POLOP, J.J. 1998. Study on the diet and feeding preferences of *Calomys venustus* (Rodentia, Muridae). *Mastozoologia Neotropical*, 5: 5-11.
- CASTELLARINI, F.; DELLAFIORE, C. & POLOP, J. 2003. Feeding habits of small mammals in agroecosystems of central Argentina. *Mammalian Biology*, 68: 91-101.
- CASTELLARINI, F. & POLOP, J.J. 2002. Effects of extra food on population fluctuation patterns of the muroid rodent *Calomys venustus*. *Austral Ecology*, 27: 273-283.
- CHAPMAN, C. A.; CHAPMAN, L. J., WANGHAM, R., HUNT, K., GEBO, D. AND GARDNER, L. 1992. Estimators of Fruit Abundance of Tropical Trees. *Biotropica*, 24: 527-531.
- COOCH, E. & WHITE, G. 2012. Program Mark: A gentle introduction. 13th Edição.
- COUTO, D. & TALAMONI, S. A. 2005. Reproductive condition of *Akodon montensis* (Thomas) and *Bolomys lasiurus* (Lund) (Rodentia, Muridae) based on histological and histometric analyses of testes and external characteristics of gonads. *Acta Zoológica*, 86: 111-118.
- DAVIDSON, D. W.; INOUE, R. S. & BROWN, J. H. 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology*, 65: 1780-1786.
- D'ANDREA, P. S.; GENTILE, R.; MOROJA, L. S.; FERNANDES, F. A.; COURA, R. & CERQUEIRA, R. 2007. Small mammal populations of an agroecosystem in the Atlantic Forest domain, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67: 179-186.
- D'ELÍA, G.; PARDIÑAS, U. F. J.; JAYAT, J. P. & SALAZAR-BRAVO, J. 2008. Systematics of *Necromys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): species limits and groups, with comments on historical biogeography. *Journal of Mammalogy*, 89: 778-790.

- DIETZ, J. M. 1984. Ecology and social organization of the Maned Wolf (*Chrysocyon brachyurus*). Smithsonian Contributions to Zoology, 392: 1-51.
- ELTON, C. 1924. Periodic fluctuation in the number of animals: their causes and effects. British Journal of Experimental Biology, 2: 119-163.
- ERNEST, S. K.; BROWN, J. H. & PARMENTER, R. R. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. Oikos, 88: 470-482.
- FELICIANO, B. R.; FERNANDEZ, F. A. S.; FREITAS, D. & FIGUEIREDO, M. S. L. 2002. Population dynamics of small rodents in a grassland between fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. Mammalian Biology, 67: 304-314.
- FLEMING, T. H. 1971. Population ecology of three species of neotropical rodents. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 143p.
- FOX, J. & WEISBERG, S. 2011. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- FRANCISCO, A. L.; MAGNUSSON, W. E. & SANAIOTTI, T. M. 1995. Variation in growth and reproduction of *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian Savanna. Journal of Tropical Ecology, 11: 419-428.
- GENTILE, R.; D'ANDREA P. S.; CERQUEIRA R. & SANTORO, M. L. 2000. Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five-year study. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 35: 1-9.
- GHIZONI JR, I. R.; LAYME, V. M. G.; LIMA, A. P. & MAGNUSSON, W. E. 2005. Spatially explicit population dynamics in a declining population of the tropical rodent, *Bolomys lasiurus*. Journal of Mammalogy, 86: 677-682.
- GRANZINOLLI, M. A. M. & MOTTA-JUNIOR, J. C. 2006. Mammal selection by the white-tailed hawk in southeastern Brazil. The Wilson Journal of Ornithology, 118: 91-98.

- GRESSLER, E.; PIZO, M. A. & MORELLATO, P. C. 2006. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29: 509-530.
- GUTIÉRREZ, J. R.; MESERVE, P. L.; KELT, D. A.; ENGILIS JR. A.; PREVITALI, M. A.; MILSTEAD, W. B. & JAKSIC, F. M. Long-term research in Bosque fray Jorge National Park: Twenty years studying the role of biotic and abiotic factors in a Chilean semiarid scrubland. 2010. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83: 69-98.
- HALLEY, J. & INCHAUSTI, P. Lognormality in ecological time series. 2002. *Oikos*, 99: 518-530.
- HAMMOND, E. L. & ANTHONY, R. G. 2006. Mark-recapture estimates of population parameters for selected species of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 87: 618-627.
- HENRIQUES, R. P. B. & ALHO, C. J. 1991. Microhabitat selection by two rodent species in the cerrado of Central Brazil. *Mammalia*, 55(1): 49-56.
- JAKSIC, F. M. & LIMA, M. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology*, 28: 237-251.
- KENDALL, W. L.; POLLOCK, K. H. & BROWNIE, C. 1995. A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics*, 51: 293-308.
- KING, C. M. 1983. The relationship between beech (*Nothofagus sp.*) seedfall and populations of mice (*Mus musculus*) and the demographic and dietary responses of stoats (*Mustela erminea*) in three New Zealand Forests. *Journal of Animal Ecology*, 52: 141-166.
- KLINGER, R. 2007. Catastrophes, disturbances and density-dependence: population dynamics of the spiny pocket mouse (*Heteromys desmarestianus*) in a Neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 507-518.

- KOTLER, B. P. & BROWN, J. S. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 281-307.
- LAYME, V. M. G.; LIMA, A. P. & MAGNUSSON, W. E. 2004. Effects of fire, food availability and vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 183-187.
- LEIGH, E. G. Jr. 1982. Introduction. Pp. 11-17, *In*: Leigh, E. G. JR.; Rand, A. S. & Windsor, D. M. (Eds.). *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 468p.
- LOBO, N. & MILLAR, J. 2013. Indirect and mitigated effects of pulsed resources on population dynamics of a northern rodent. *Journal of Animal Ecology*, 82: 814-825.
- LOTKA, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland, USA.
- MAGNUSSON, W. E. & SANAIOTTI, T. M. 1987. Dispersal of *Miconia* seeds by the rat *Bolomys lasiurus*. *Journal of Tropical Ecology*, 3: 277-278.
- MAGRINI, L & FACURE, K. G. 2008. Barn owl (*Tyto alba*) predation on small mammals and its role in the control of hantavirus natural reservoirs in a periurban area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 733-740.
- MAIA, J. M. F. 1998. Variações sazonais das relações fotossintéticas, hídricas e de crescimento de *Caryocar brasiliense* e *Rapanea guianensis* em um cerrado *sensu stricto*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília. 76 p.
- MARCELLO, G. J.; WILDER, S. M. & MEIKLE, D. B. 2008. Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 77: 41-46.
- MARES, M.A.; ERNEST, K. A. & GETTINGER, D. 1986. Small mammal community structure and composition in the Province of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 289-300.

- MARINHO-FILHO, J. S.; RODRIGUES, F. H. G.; GUIMARÃES M. M. & REIS, M. L. 1998. Os mamíferos da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. Pp. 34-63. *In*: Marinho-Filho, J. S.; Rodrigues, F. H. G.; Guimarães M. M. (Eds.) Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas: História Natural e Ecologia em um fragmento de cerrado do Brasil Central. Governo do Distrito federal, Brasília.
- MARTI, C.D. 1974. Feeding ecology of four sympatric owls. *The Condor*, 76: 45-61.
- MESERVE, P. L.; KELT, D.A.; MILSTEAD, W. B. & GUTIÉRREZ, J. R. 2003. Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience*, 53: 633-646.
- MESERVE, P. L.; KELT, D. A.; PREVITALI, M. A.; MILSTEAD, W. B. & GUTIÉRREZ, J. R. 2011. Global climate change and small mammal populations in north-central Chile. *Journal of Mammalogy*, 92: 1223-1235.
- MILLS, J. N.; ELLIS, B. A.; MCKEE, K. T.; MAIZTEGUI, J. I. & CHILDS, J. E. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 72: 470-479.
- MORRIS, D. W. & DAVIDSON, D. L. 2000. Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology*, 81: 2061-2066.
- MOTTA-JUNIOR, J. C. & ALHO, C. J. R. 2000. Ecologia alimentar de *Athene cunicularia* e *Tyto alba* (Aves: Strigiformes) nas Estações Ecológica de Jataí e Experimental de Luiz Antônio, SP. *In*: Santos, J. E. & Pires, J. S. R. (Eds.) 2000. Estação Ecológica de Jataí. Volume I. São Carlos: RIMA, 346 p.
- MUNHOZ, C. B. R. & FELFILI, J. M. 2007. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a Savanah (Campo Sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67: 299-307.
- MURPHY, P. G. & LUGO, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 67-88.

- NICHOLSON, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9-65.
- O'CONNELL, M. A. 1981. Population ecology of small mammals from northern Venezuela. Unpublished Ph.D. dissertation, Texas Tech University, Lubbock, 283p.
- O'CONNELL, M. A. 1982. Population biology of North and South American grassland rodents: a comparative review. Pp. 167-185. *In*: Mares, M. A. & Genoways, H. H. (Eds.). *Mammalian biology in South America*. Special Publications Series, Pymatuning Lab. Ecol., University of Pittsburgh, 6:1-539.
- O'CONNELL, M. A. 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *Journal of Mammalogy*, 70: 532-548.
- O'FARRELL, M. 1974. Seasonal activity patterns of rodents in a Sagebrush Community. *Journal of Mammalogy*, 55: 809-823.
- OLIVEIRA, J. A. & BONVICINO, C. R. 2006. Ordem Rodentia. Pp: 347-399. *In*: Reis, N. R.; Peracchi, A. L.; Pedro, W. A. & Lima, I. P. (Eds.) *Mamíferos do Brasil*. Londrina. 427p.
- OSTFELD, R. S. & KEESING, F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 232-236.
- PAGLIA, A. P., FONSECA, G. A. B., RYLANDS, A. B., HERRMANN, G., AGUIAR, L. M. S., CHIARELLO, A. G., LEITE, Y. L. R., COSTA, L. P., SICILIANO, S., KIERULFF, M. C. M., MENDER, S. L., TAVARES, V. C., MITTERMEIER, R. A. & PATTON, J. L. 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2ª Edição / 2nd Edition. *Occasional Papers in Conservation Biology*, No. 6. Conservation International, Arlington, VA. 76p.
- PAINE, C. E, TIMOTHY & BECK, H. 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology*, 88: 3076-3087.

- PEDÓ, E., TOMAZZONI, A. C., HARTZ, S. M. & CHRISTOFF, A. U. 2006. Diet of crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnivora, Canidae), in a suburban area of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 637-641.
- PEREZ, E. M. & SANTIAGO, E. 2001. Dinamica estacional del banco de semillas em uma sabana em los llanos orientales de Venezuela. *Biotropica*, 33: 435-446.
- PIANKA, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71: 2141-2145.
- PINHEIRO, F.; DINIZ, I. R.; COELHO, D. & BANDEIRA, M. P. S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27: 132-136.
- PINHEIRO, J.; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D. AND R CORE TEAM 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-115, <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- PINOTTI, B. T.; NAXARA, L. & PARDINI, R. 2011. Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 46: 1-9.
- PIZO, M. A. & VIEIRA, E. M. 2004. Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology*, 64: 669-676.
- PREVEDELLO, J. A.; DICKMAN, C.R.; VIEIRA, M. V. & VIEIRA, E. M. 2013. Population responses of small mammals to food supply and predators: a global meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 82: 927-936.
- PREVITALI, M. A.; LIMA, M.; MERSERVE, P. L.; KELT, D. A. & GUTIÉRREZ, J. R. 2009. Population dynamics of two simpatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology*, 90: 1996-2006.

- PRICE, M. V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology*, 59: 910-921.
- PRICE, M. V., WASER, N. M. & BASS, T. A. 1984. Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. *Journal of Mammalogy*, 65: 353-356.
- PYKE, G. H.; PULLIAM, H. R. & CHARNOV, E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52: 137-154.
- QUINN, G. P. & KEOUGH, M. J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press. 537p.
- RAMOS, V. N. 2007. *Ecologia alimentar de pequenos mamíferos de áreas de cerrado no Sudeste do Brasil. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 77 p.*
- RAVAL, S. 2004. "Necromys lasiurus" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 30, 2012 at http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Necromys_lasiurus.html
- REDFORD, K. H. & FONSECA, G. A. B. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica*. 18: 126-135.
- REYS, P.; GALETTI, M.; MORELLATO, P. C. & SABINO, E. J. Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no Rio Formoso, Mato Grosso do Sul. 2005. *Biota Neotropica*, 5: 1-10.
- RIBEIRO, J. F. & B. M. T., WALTER. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado, Pp. 87-167. *In*: S. M. Sano & S. P. Almeida (Eds). *Cerrado, ambiente e flora*. Planaltina, Embrapa, 556p.
- RIBEIRO, R. & MARINHO-FILHO, J. 2005. Estrutura de comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 898-907.

- RIBEIRO, R.; ROCHA, C. R. & MARINHO-FILHO, J. 2011. Natural history and demography of *Thalpomys lasiotis* (Thomas, 1916), a rare and endemic species from the Brazilian savanna. *Acta Theriologica*, 56: 275-282.
- RICHMOND, O. M. W.; HINES, J. E. & BEISSINGER, S. R. 2010. Two-species occupancy models: a new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications*, 20: 2036-2046.
- ROCHA, C. R., 2011. Dinâmica populacional de roedores de um cerrado do Brasil Central. Tese (Doutorado em Ecologia). Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília. 142p.
- ROCHA, C. R.; RIBEIRO, R.; TAKAHASHI, F. S. C. & MARINHO-FILHO, J. 2011. Microhabitat use by rodent species in a central Brazilian cerrado. *Mammalian Biology*, 76: 651-653.
- SALAZAR, A.; GOLDSTEIN, G., FRANCO, A. C. & WILHELM, F. M. 2012. Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology*, 213: 273-287.
- SANT'ANNA, S. S. & ABE, A. S. 2007. Diet of the rattlesnake *Crotalus durissus* in southeastern Brazil (Serpentes, Viperidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 42: 169-174.
- SANTOS-FILHO, M.; SILVA, D. J. & SANAIOTTI, T. M. 2008. Variação sazonal na riqueza e na abundância de pequenos mamíferos, na estrutura da floresta e na disponibilidade de artrópodes em fragmentos florestais no Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 8: 115-120.
- SILVA, J.M.C. & FELFILI, J.M. 1996. A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas. Linha Gráfica Ed., Brasília.
- SIMONETTI, J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *OIKOS*, 56: 309-318.

- TABACARU, C. A.; MILLAR, J. S.; LONGSTAFFE, F. J. & ANSELL, A. K. 2010. Seasonal breeding in relation to dietary animal protein in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Canadian Journal of Zoology*, 88: 520-526.
- TALAMONI, S. A.; COUTO, D.; CORDEIRO JUNIOR, D. A. & DINIZ, F. M. 2008. Diet of some species of Neotropical small mammals. *Mammalian Biology*, 73: 337-341.
- THIBAUT, K. M.; ERNEST, M.; WHITE, E. P.; BROWN, J. H. & GOHEEN, J. R. 2010. Long-term insights into the influence of precipitation on community dynamics in desert rodents. *Journal of Mammalogy*, 91: 787-797.
- THOMSEN, L. 1971. Behavior and ecology of Burrowing Owls on the Oakland Municipal Airport. *The Condor*, 73: 177-192.
- TURCHIN, P. 1999. Population regulation: a synthetic view. *Oikos*, 84: 153-159.
- TURCHIN, P. 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press. Princeton and Oxford, 451p.
- TURCHIN, P. & BATZILI, G. O. 2001. Availability of food and the population dynamics of Arvicoline rodents. *Ecology*, 82: 1521-1534.
- TURCHIN, P. & HANSKI, I. 2001. Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters*, 4: 267-276.
- VALDUJO, P. H.; NOGUEIRA, C. & MARTINS, M. 2002. Ecology of *Bothrops neuwiedi pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. *Journal of Herpetology*, 36: 269-276.
- VIEIRA, E. M. 1999. Small mammal communities and fire in the Brazilian Cerrado. *Journal of Zoology*, 249: 75-81.

- VIEIRA, E. M. & BAUMGARTEN, L. C. 1995. Daily activity patterns of small mammals in a cerrado area from Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 255-262.
- VIEIRA, E. M. & BRIANI, D. C. 2013. Short-term effects of fire on small rodents in the Brazilian Cerrado and their relation with feeding habits. *International Journal of Wildland Fire*, 22: 1063-1071.
- VIEIRA, E. M.; IOB., G.; BRIANI, D. C. & PALMA, A. R. T. 2005. Microhabitat selection and daily movements of two rodents (*Necomys lasiurus* and *Oryzomys scotti*) in Brazilian Cerrado, as revealed by spoon-and-line device. *Mammalian Biology*, 70: 359-365.
- VIEIRA, M. V. 1997. Dynamics of a rodent assemblage in a cerrado of southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57: 99-107.
- VIEIRA, M. V. 2003. Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38: 7-15.
- VOLTERRA, V. 1926. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. *In*: Chapman, R., N. *Animal Ecology*. McGraw Hill, New York.
- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, (Suppl): S120-S139.
- WOLDA, H. 1980. Seasonality of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 49(1): 277-290.
- WOLDA H. & FISK F. W. (1981) Seasonality of tropical insects. II. Blattaria in Panamá. *Journal of Animal Ecology*, 50: 827-838.
- YOCCOZ, N. G.; STENSETH, N. C.; HENTTONEN, H. & PRÉVOT-JULLIARD, A. C. 2001. Effects of food addition on the seasonal density-dependent structure of bank vole *Clethrionomys glareolus* populations. *Journal of Animal Ecology*, 70: 713-720.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N. & ELPHICK, C. S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology & Evolution*, 1: 3-14.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N. & SMITH, G. M. 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer. 672p.

Anexos

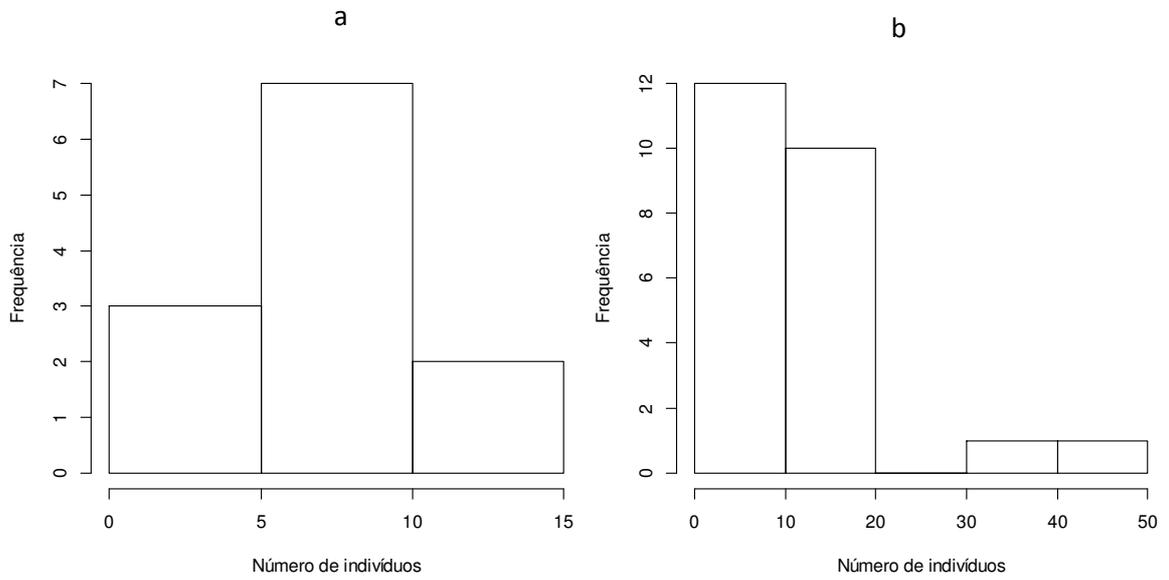
Anexo 1. Matriz de correlação de Pearson entre as variáveis explicativas a serem escolhidas para entrar nos modelos que descrevem a relação entre os parâmetros populacionais dos roedores e a disponibilidade de recursos.

	Coeficiente de correlação de Pearson (r)				
	Estação	Precipitação(mm)	Artrópodes (g)	Sementes (g)	Frutos (g)
Estação	1.00	0.71*	-0.11	-0.44*	-0.69**
Precipitação(mm)	0.71	1.00	0.14	-0.51*	-0.54
Artrópodes (g)	-0.11	0.14	1.00	0.27	0.03
Sementes (g)	-0.44	-0.51*	0.27	1.00	0.53*
Frutos (g)	-0.69	-0.54*	-0.03	0.53*	1.00

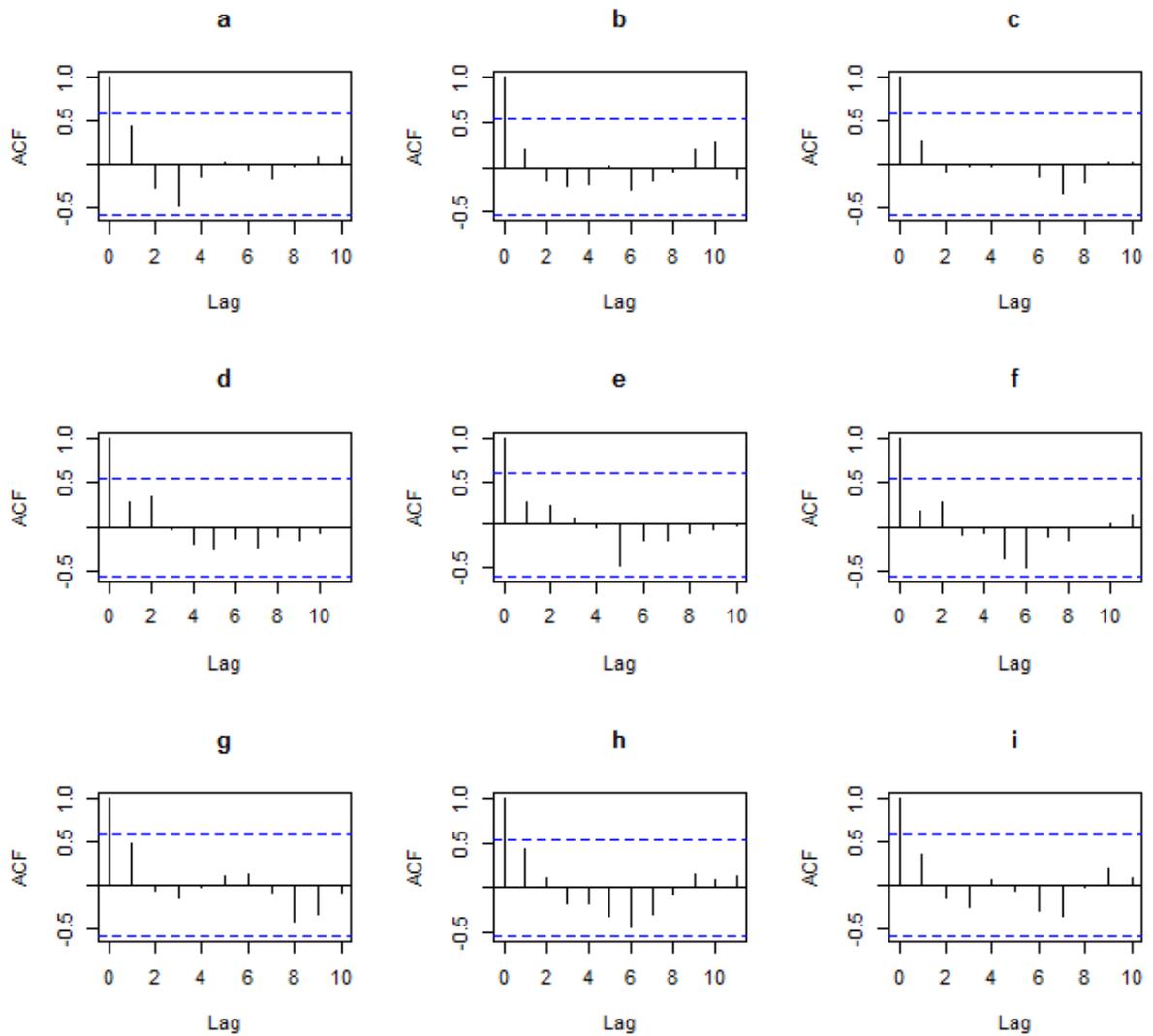
*Coeficientes que apresentaram correlação significativa.

Anexo 2. Fator de Inflação de Variância (VIF) e Parâmetro de Dispersão (θ) para os modelos globais que descrevem a relação entre a abundância de roedores (N derivado) e a disponibilidade de recursos alimentares para *Calomys tener* e para *Necromys lasiurus*.

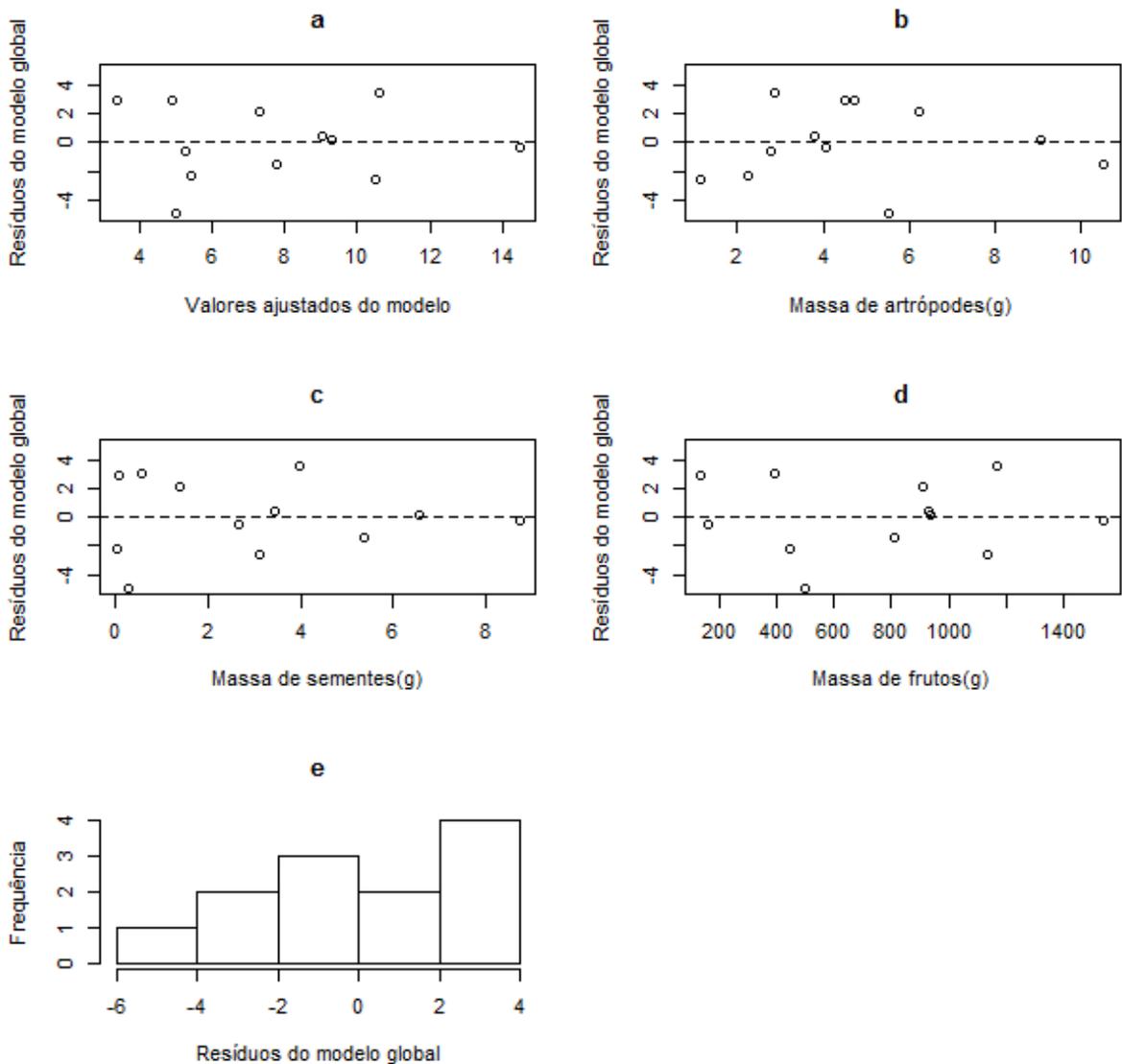
Modelos	VIF				
	θ	Artrópodes	Sementes	Frutos	Grade
N derivado (<i>C. tener</i>) ~ artrópodes (g) + sementes (g) + frutos (g)	9.271	1.258	2.957	2.665	-----
N derivado (<i>N. lasiurus</i>) ~ artrópodes (g) + sementes (g) + frutos (g) + grade	0.304	1.050	2.073	2.600	1.402



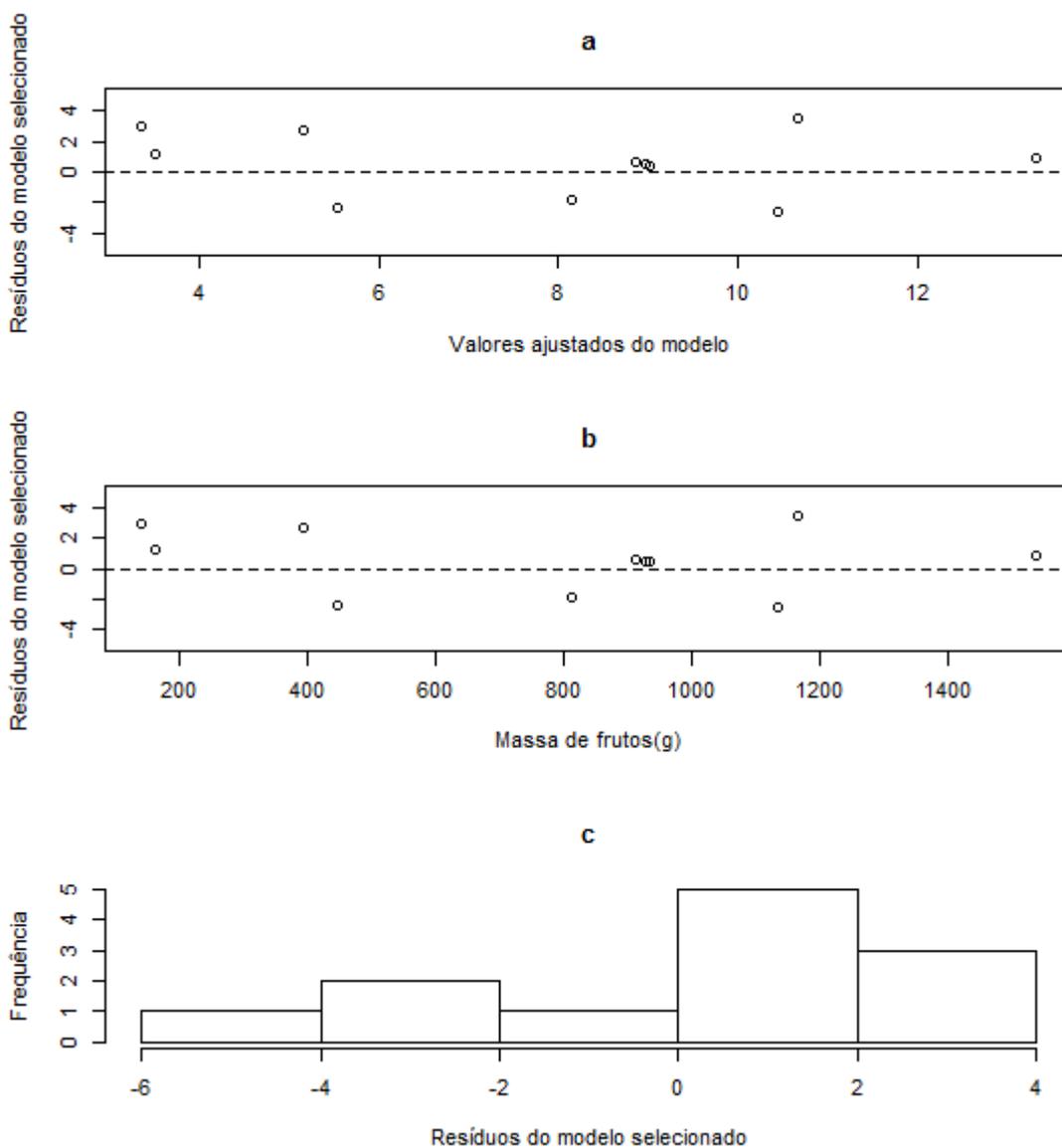
Anexo 3. Distribuição das variáveis “N derivado”. Distribuição normal para *Calomys tener* (a) e Gamma para *Necromys lasiurus* (b).



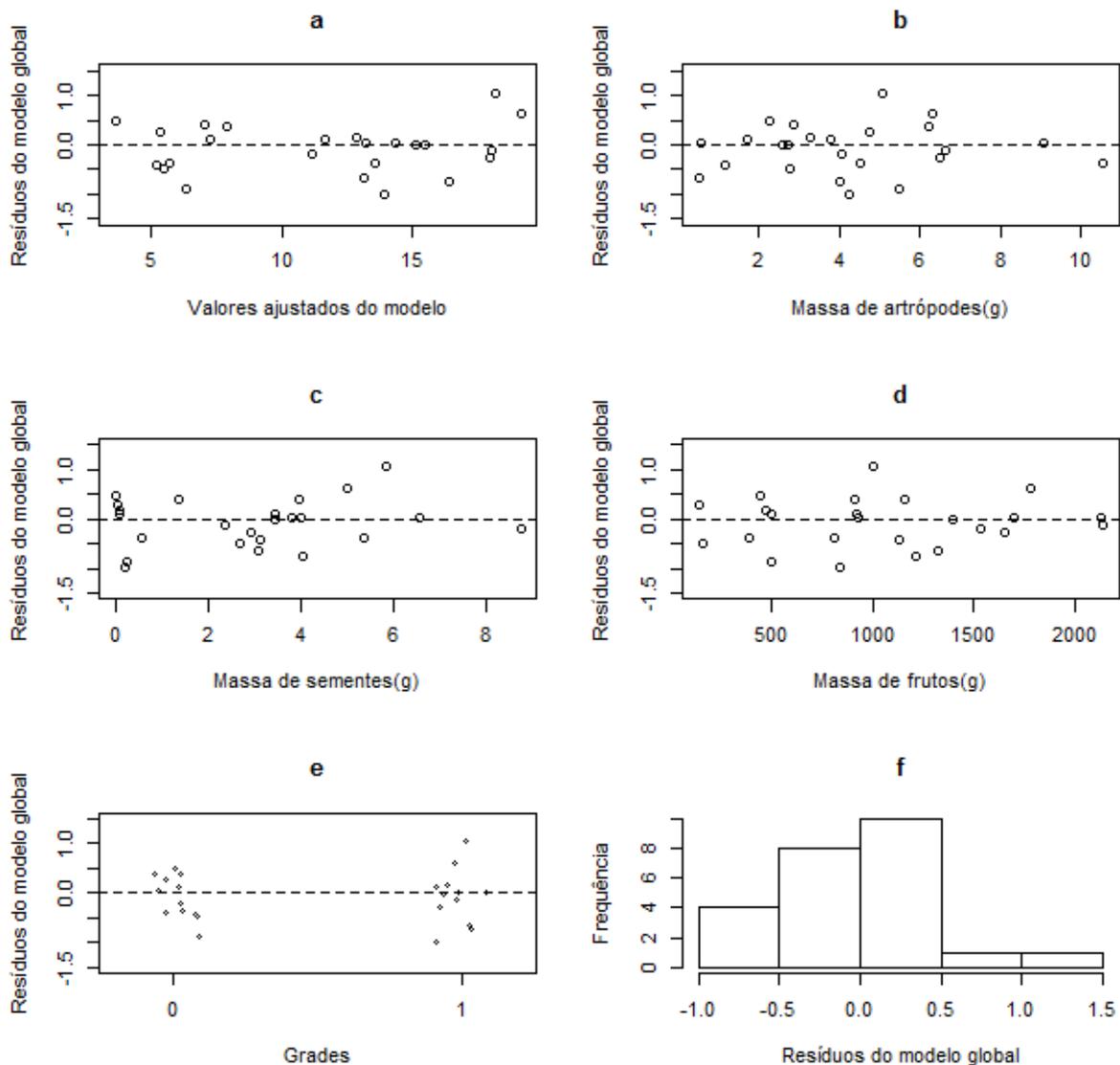
Anexo 4. Gráficos da Função de Autocorrelação Temporal (ACF) entre as amostras mensais ao longo do ano de 2012 para as seguintes variáveis: Abundância de *Calomys tener* na Grade 1 (a); Abundância de *Necromys lasiurus* nas Grades 1 e 2, respectivamente (b,c); Massa de artrópodes nas Grades 1 e 2 (d,e); Massa de sementes nas Grades 1 e 2 (f,g); Massa de frutos nas Grades 1 e 2 (h,i).



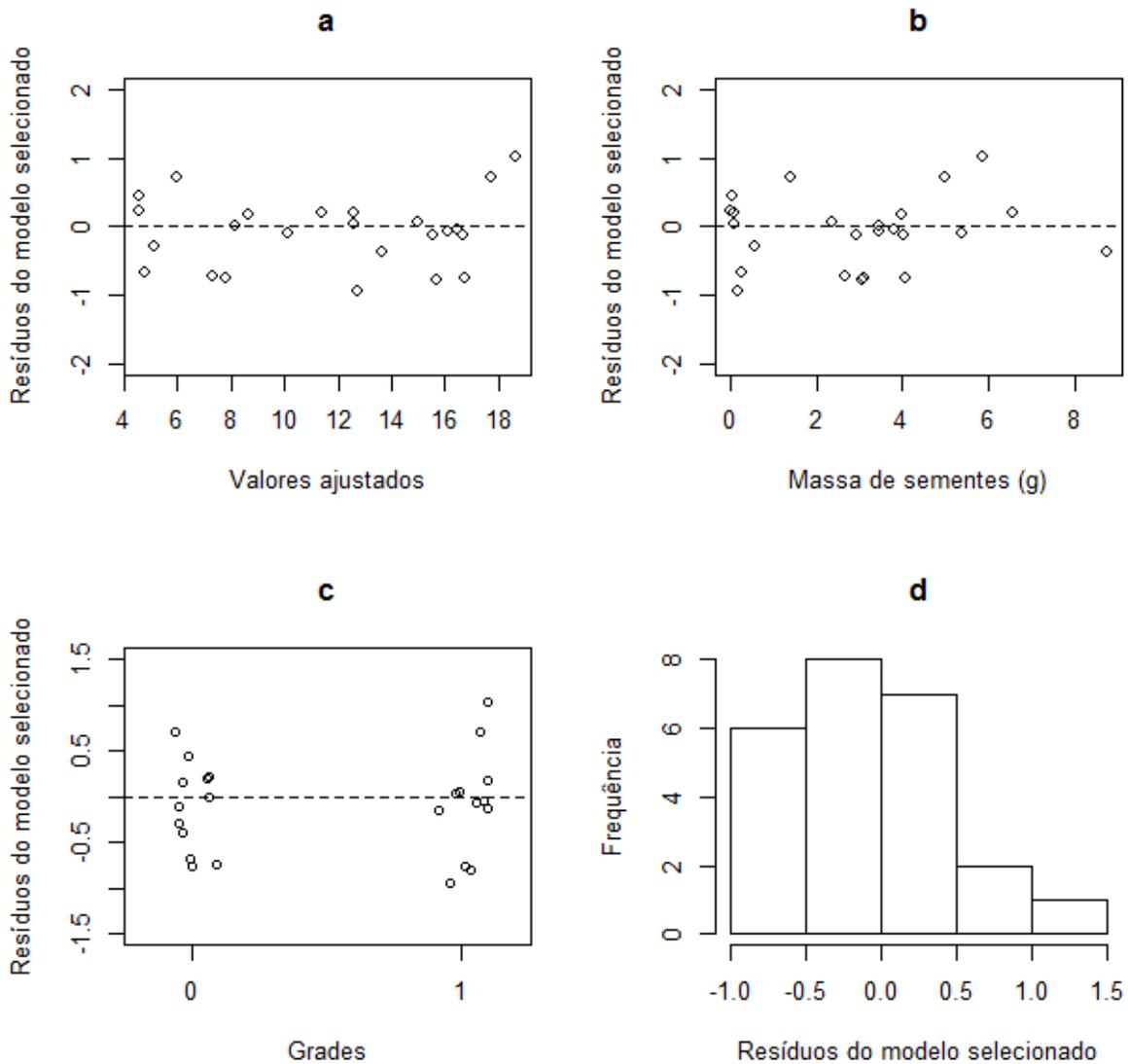
Anexo 5. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo global de *Calomys tener* (N derivado $= \beta_0 + \beta_1(\text{artrópodes}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{fruto})$) contra os valores ajustados do modelo (a), e contra as variáveis explicativas Massa de artrópodes (b), Massa de sementes (c), Massa de frutos (d) e histograma dos resíduos do modelo global (e) para verificar as o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões.



Anexo 6. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo selecionado (N derivado = $2.357 + 0.007(\text{fruto}) + 1.731$) para *Calomys tener* contra os valores ajustados do modelo (a) e contra a variável explicativa Massa de frutos (b), e histograma dos resíduos do modelo global (c), para verificar o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões.



Anexo 7. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo global (N derivado = $\beta_0 + \beta_1(\text{artrópodes}) + \beta_2(\text{semente}) + \beta_3(\text{fruto}) + \beta_4(\text{grid})$) de *Necromys lasiurus* contra os valores ajustados do modelo (a), e contra as variáveis explicativas Massa de artrópodes (b), Massa de sementes (c), Massa de frutos (d), Grades de estudo (e) – sendo a Grade 1 simbolizada pela categoria 0, e a Grade 2, pela categoria 1 – e histograma dos resíduos do modelo global (f) para verificar as o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões.



Anexo 8. Gráficos de dispersão dos resíduos do modelo selecionado (N derivado = $4.540 + 1.043(\text{semente}) + 7.974(\text{grade}) + 4.369$) para *Necomys lasiurus* contra os valores ajustados do modelo (a) e contra as variáveis explicativas Massa de sementes (b) e Grades de estudo (c) – sendo a Grade 1 simbolizada pela categoria 0, e a Grade 2, pela categoria 1 – e histograma dos resíduos do modelo global (d), para verificar o cumprimento das premissas de normalidade, homocedasticidade e ausência de padrões.

