



Universidade de Brasília

Departamento de Pós-graduação em Ecologia

Uso de hábitat em diferentes escalas, distribuição da diversidade e nicho isotópico de comunidades de pequenos mamíferos do Cerrado central



Juliana Fernandes Ribeiro

Orientador: Prof. Dr. Emerson M. Vieira

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Junho de 2015



Tese de Doutorado

JULIANA FERNANDES RIBEIRO

Título:

“Uso de hábitat em diferentes escalas, distribuição da diversidade e nicho isotópico de comunidades de pequenos mamíferos do Cerrado central”

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira
Presidente
ECL/UnB

Prof. Dr. Carlos Eduardo de Viveiros Grelle
Membro Titular
UFRJ

Prof. Dr. Reuber Albuquerque Brandão
Membro Titular
FT/UnB

Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira
Membro Titular
FUP/UnB

Prof. Dr. Marcus Vinicius Vieira
Membro Titular
UFRJ

Prof. Dr. Pedro de Podestá
Suplente
Zoo/UnB

Brasília, 18 de junho de 2015.

As ilustrações científicas utilizadas na capa foram modificadas de:

Eisenberg, J. F. & Redford, K. H. 1999. Mammals of the Neotropics: The central Neotropics. Vol. 3. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago: The University of Chicago Press.

Massoia, E., Forasiepi, A. & Teta, P. 2000. Los Marsupiales de la Argentina. L.O.L.A. (Literature of Latin America)

Emmons, L.H. & F. Feer. 1997. Neotropical Rainforest Mammals a field guide.

Ribeiro, J. A. & Walter, B. M. T. 2008. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S. M., Almeida, S. P & Ribeiro, J. F. (Organizadores) Cerrado: Ecologia e Flora. Embrapa Informações Tecnológica, Brasília, DF, 406p.

Sete Cantigas Para Voar

Cantiga de campo
De concentração
A gente bem sente
Com precisão
Mas recordo a tua imagem
Naquela viagem
Que eu fiz pro sertão
Eu que nasci na floresta
Canto e faço festa
No seu coração
Voa, voa, azulão...

Cantiga de roça
De um cego apaixonado
Cantiga de moça
Lé do cercado
Que canta a fauna e a flora
E ninguém ignora
Se ela quer brotar
Bota uma flor no cabelo
Com alegria e zelo
Para não secar
Voa, voa no ar...

Cantiga de ninar
A criança na rede
Mentira de água
É matar a sede:
Diz pra mãe que eu fui para o açude
Fui pescar um peixe
Isso eu num fui não
Tava era com um namorado
Pra alegria e festa
Do meu coração
Voa, voa, azulão...

Cantiga de índio
Que perdeu sua taba
No peito esse incêndio
Céu não se apaga
Deixe o índio no seu canto
Que eu canto um acalanto
Faço outra canção
Deixe o peixe, deixe o rio
Que o rio é um fio de inspiração
Voa, voa, azulão...

Vital Farias

Agradecimentos

Esse trabalho é dedicado com todo amor do meu coração aos meus pais, Liane Fernandes e Octacilio Rosa Ribeiro, e ao meu irmão Mathias Fernandes Ribeiro. Pelo amor, parceria e compreensão incondicional e infinita. Mesmo longe vocês sempre estão muito perto, amo vocês de paixão!

Agradeço as Unidades de Conservação Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, ao Parque Nacional de Brasília e ao Parque Estadual de Terra Ronca pela liberação do projeto (ICmbio) e ao auxílio. Assim como agradeço ao Ibama – Sisbio pela liberação da licença de captura e coleta.

Agradeço aos órgãos de fomento que me concederam a bolsa de estudos e pesquisa CNPq e Capes, sem esse apoio não seria possível.

Agradeço ao Departamento de pós-graduação em Ecologia da UnB, pelo apoio financeiro garantindo minhas participações em congressos nacionais e internacionais, bem como nas traduções de artigos científicos e em auxílio de campo.

Agradeço aos principais órgãos financiadores desse projeto CNPq, Finep, Peld e PpBio. Com certeza esse apoio foi extremamente fundamental para a execução desse estudo.

Agradeço a banca examinadora composta pelos Doutores Marcus Vieira, Carlos Grelle, Reuber Brandão, Ludgero Vieira e Pedro De Podestà por terem aceitado o convite e pelas contribuições.

Agradeço a Professora Dra. Mercedes Bustamante pelo apoio e confiança.

Agradeço ao meu Orientador Dr. Emerson M. Vieira que me ensina a fazer ciência há nove anos. Muito obrigada pela parceria, confiança, investimento e dedicação em me orientar, ou desorientar da melhor forma possível. Desde a graduação me ensinando a trabalhar no campo, na elaboração dos desenhos amostrais, nos métodos analíticos, nas buscas contextuais e em apoios financeiros. No mestrado estimulando minha independência científica, me ensinando a enriquecer e ampliar meu banco de dados. Assim como no doutorado, confiando em mim a responsabilidade em executar e participar ativamente do projeto da Rede Sisbiota – ComCerrado, o qual enriqueceu meu conhecimento sobre o Cerrado, com projetos de pesquisa com grande número de profissionais, ampliou minha rede de parcerias científicas. Além de me ensinar a valorizar e respeitar meu trabalho. Valeu Emerson!!!

Agradeço a todas as pessoas que foram fundamentais nesse estudo, seja na construção das ideias, na coleta dos dados, na elaboração analítica e na construção desse estudo.

- A Guilherme R. C. C. Santoro adorei te ter como parceiro de campo. Compartilhamos momentos inesquecíveis, repletos de gargalhadas, choros, fúradas, correrias, sinceridade e parceria. Além dos aprendizados eternos, das discussões científicas e fonéticas, dos ensinamentos Herpetológicos, tu foste meu irmão calango mais sagaz, além de amigo, meu fiel escudeiro. Obrigada! Espero finalizar estudos sobre o método rapeld de amostragem e artigos multi-taxa contigo.

- Ao André Guaraldo por desde o início da nossa bela amizade formada na Comunidade Rúcua, sempre me estimular cientificamente com novas metodologias, por nossas discussões teóricas e metodológicas e por toda a parceria isotópica!

- A Dra. Gabriela Nardoto por ter sido informalmente minha co-orientadora me auxiliando desde o início na execução dos métodos isotópicos, bem como na elaboração das hipóteses e pelas contribuições. Além da confiança em me convidar para contribuir no projeto de ciência forense. Obrigada!

- Ao Yuri Salmona pela ajuda nas análises das imagens de satélite.

- A Rosinha, Maria Rosa Zanatta, pela ajuda fundamental na identificação das 230 espécies de plantas. Obrigada pela parceria no Herbário!

- Ao Vinicius Moraes pela ajuda na triagem, pesagem e identificação dos invertebrados das 156 amostras analisadas. Espero continuarmos essa parceria, avaliando padrões ecológicos com os invertebrados. Valeu pela força em não permitir que desista desse recurso.

Agradeço a todas as parcerias criadas para trabalhos atuais e futuros, que foram criados através desse estudo. Como Alexandra Bezerra, com a descrição de uma nova espécie de *Thrichomys*. Ao Pedro Leitão, com a modelagem da diversidade beta espacial com alta definição espectral. Ao Marcelo Weksler pela confirmação das identificações taxonômicas e pelos dados filogenéticos.

Agradeço com todo meu carinho aos amigos e irmãos de coração que conheci em Brasília. A todos que me ajudaram nas batalhas diárias de um doutorado, as mudanças de cronogramas, as adaptações metodológicas, as dificuldades logísticas e analíticas. A todos que me acalmaram cedendo um ombro amigo, ou palavras de conforto. As parcerias lúdicas, essenciais para viver esses anos de pós-graduação com plena saúde mental. Seja em churrascos, ou nas rodas de viola, ou nos esportes, ou nas mesas dos botecos. Aos amigos criados e amados fundamentais para minha serenidade Daniel Gaúcho, Tatajuba Françoso, Juju Bragança, Leozinho Gomes, Ana H Bello,

Luander (Luane & Neander), Zuca, Dany Beh sta, Hugo Vidal, Carol Oliveira, GuiDelphis, JulinhoBio, Kid, Rossano, Reuber, Ingrid, Cla & Xexa, Julinha Proença, Ary, Vivian, Pedrão, Ana Martins & família, Dé, MandiocaMan, Guarimba, Renatinha, Paullitcha e Tata.

As amigas e amigos antigos da querência amada que sempre me apoiaram apesar da distância nosso carinho, intimidade e sintonia não se abalaram (Simi, Lulu gurias, Bb's, Tchurminha da praia e Veiarada da Unisinos). Valeu por toda torcida!

Agradeço a todos que me ajudaram no campo, seja apenas por um dia, ou durante uma campanha para nunca mais voltar. Matheus Siqueira, Paullinha Jesuíno, Tayna, Thigo Furtado, Danilo Fortunato, Thiago Fila, Babi & Pedrinho, Ingridalva, Clarisse Rocha, Alexandre Portella, Gabriel Penido, Dennis, Denis, Leo Machado, Nayara e Anna.

Aos mateiros queridos de Terra Ronca Seu Geraldo e Maurinho, bem como a Dona Aparecida que sempre alegrava o dia com seu bolo de mandioca.

Valeu pelo aprendizado pessoal!

Índice

Abstract	12
Capítulo I.....	27
Diversidade de pequenos mamíferos terrestres em diferentes escalas espaciais no Cerrado do Brasil central.....	27
Introdução	288
Métodos	311
Resultados	39
Discussão	47
Referências bibliográficas.....	52
Capítulo II.....	63
O efeito da estrutura do hábitat em diferentes escalas e de recursos alimentares na abundância de pequenos mamíferos terrestres no Cerrado.....	63
Resultados	79
Discussão	90
Referências bibliográficas.....	95
Capítulo III.....	111
Isotopic niche of small terrestrial mammals from a neotropical savanna (Cerrado)	111
Capítulo IV.....	160
Efeito das estratégias de locomoção e da complexidade estrutural da vegetação no nicho trófico de comunidades de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado.....	160
Introdução	161
Métodos	165
Resultados	167
Discussão	176
Referências bibliográficas.....	179
Considerações finais	188

Resumo Geral

Compreender os fatores que colaboram para a co-ocorrência de espécies em um local ou região é de extrema importância para a conservação e manejo dos pequenos mamíferos terrestres do Cerrado brasileiro. Essas espécies possuem adaptações morfológicas distintas que permite selecionar habitats em diferentes escalas espaciais, apresentar diferenças na utilização dos recursos alimentares, bem como possuem distintas capacidades de locomoção para explorarem o ambiente. No presente estudo avaliamos a diversidade e distribuição desse grupo nas diferentes formações vegetais do bioma e em distintas escalas espaciais. A diversidade beta foi alta entre formações vegetais em uma mesma área e entre as áreas, indicando a relevância de processos locais e regionais na estruturação dessas comunidades e na abundância das espécies. Ao avaliarmos o uso do habitat em diferentes escalas e dos recursos alimentares, verificamos que as características do habitat em diferentes escalas espaciais são importantes para a estruturação das comunidades, bem como na seleção do habitat por determinadas espécies. Os recursos alimentares (i.e., frutos e invertebrados) não apresentaram relação com a estrutura das comunidades, nem com a abundância das espécies. Além disso, avaliamos quais são os grupos de recursos alimentares consumidos que foram assimilados através dos isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) e como esses animais os exploram nas diferentes formações vegetais e épocas do ano. As espécies de pequenos mamíferos terrestres são onívoras, porém algumas tendem à frugivoria (i.e., *Oecomys bicolor*, *Rhipidomys macrurus* e *Nectomys squamipes*), e outras à insetivoria (i.e., *Monodelphis domestica*, *Gracilinanus agilis*, *Thrichomys apereoides* e *Oxymycterus delator*). Além disso, algumas espécies apresentaram grande plasticidade na dieta, de acordo com a época do ano e com a formação vegetal, enquanto outras não alteram a

origem dos recursos. Essa plasticidade pode ser devido à disponibilidade e diversidade dos recursos alimentares. Avaliamos também se pequenos mamíferos que utilizam os estratos verticais (i.e., escansoriais-arborícolas) são mais seletivos na dieta e mais frugívoros que os exclusivamente terrestres. Além disso, verificamos a relação da complexidade estrutural da vegetação com o nicho isotópico das comunidades de cada formação vegetal (i.e., florestal, savânica e campestre). Nossas hipóteses foram corroboradas, com o hábito de locomoção terrestre provavelmente mais relacionada à facilidade de capturar as presas potenciais. A amplitude do nicho isotópico das comunidades de cada formação vegetal seguiu o gradiente de complexidade da vegetação, sendo maior na formação florestal, seguida pela savânica e menor na campestre. Locais com maiores possibilidades de recursos alimentares (i.e., formação florestal) proporcionam uma maior sub-divisão do nicho, com maior empacotamento do nicho isotópico.

Palavras-chave: marsupiais, roedores, Cerrado, diversidade, abundância, hábitat, escalas espaciais, isótopos estáveis, nicho trófico.

Abstract

Understanding the factors that contribute to the co-occurrence of species in a site or region is of utmost importance for the conservation and management of non-volant small mammals in the Brazilian Cerrado. These species have different morphological adaptations, which allow them to select specific habitat features at different spatial scales, to show differences in the use of food resources, and also to rely on distinct mobility strategies to explore the environment. In this study we evaluated the diversity and distribution of this group in different vegetation types of the Brazilian Cerrado at distinct spatial scales. The estimated beta diversity was high between vegetation formations within the same area and also between geographical areas, revealing the importance of both local and regional processes in structuring these communities. We also evaluated the habitat use at different scales and also its relation with the availability of food resources. The results indicated that the habitat characteristics at different spatial scales are important to the structure of the communities, as well as habitat selection by certain species. Food resources (i.e., fruits and invertebrates) were not associated with the structure of the communities, nor with the species abundance. In addition, we assessed which groups of food sources are assimilated through stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and how these animals exploit them in the different vegetation types and seasons. According to our results, the species of non-volant small mammals are omnivorous, but some tend to frugivory (i.e., *Oecomys bicolor*, *Rhipidomys macrurus* and *Nectomys squamipes*), whereas others are more insectivorous (i.e., *Monodelphis domestica*, *Gracilinanus agilis*, *Thrichomys apereoides* and *Oxymycterus delator*). In addition, some species showed a greater plasticity in the diet, changing their feeding habits according to the season and the formation vegetation, while others do not alter the origin of the food sources. This plasticity may be due to the availability and

variety of food resources. We evaluated also whether small mammals that use the vertical strata (i.e., arboreal-scansorials) are more selective in food-item selection and more frugivorous than exclusively terrestrial species. In addition, we investigated the relation between the structural complexity of the vegetation and the communities' isotopic niche at each vegetation type (i.e., forest, savanna and grassland). Our hypotheses were supported, with insectivore habits of terrestrial species probably related to the ease of capturing potential prey. The range of isotopic niche of the mammalian communities at each plant formation followed the plant complexity gradient, being higher in the forests, followed by savanna and lower in the grasslands. Sites with greater availability of food resources (i.e., forests) provided greater niche sub-division, with a higher packing within the isotopic niche dimension.

Key words: marsupials, rodents, Cerrado, diversity, abundance, habitat, spatial scales, stable isotopes, trophic niche.

Introdução geral

Os pequenos mamíferos terrestres (i.e. os marsupiais e roedores) formam um dos grupos de mamíferos de maior diversidade do planeta (Wilson & Reeder 2005) e com ampla distribuição global. Esse grupo é essencial para a manutenção da integridade na maioria dos ecossistemas naturais, agindo como dispersores de esporos de fungos (Maser & Maser 1988, Pyares & Longland 2001) e sementes (Vander Wall 1993, Vander Wall et al. 2001). Além disso, influenciam a ocorrência e abundância não só de plantas, como também de invertebrados (Careya et al. 1999, Gunther et al. 1983) e representam as principais presas para diversos predadores (Careya et al. 1992, Forsman et al. 1984, Zielinski et al. 1983).

Os pequenos mamíferos terrestres são, em geral, bem distribuídos no Cerrado, a formação savânica mais rica do mundo. O manejo e a conservação de áreas de Cerrado tem relevância mundial, especialmente pelo fato do bioma ser considerado um dos 25 *hotspots* mundiais para a conservação (Myers et al. 2000). O Cerrado é extremamente heterogêneo nas escalas locais e regionais (Ratter et al. 2003), apresentando gradientes de vegetação campestres, savânicos e florestais distribuídos horizontalmente na paisagem. Existem no Cerrado no mínimo 251 espécies de mamíferos, sendo que os pequenos mamíferos terrestres são representados por 26 espécies de marsupiais (*Didelphimorphia*) e 78 roedores (*Rodentia*) (Paglia et al. 2012).

As espécies desse grupo possuem adaptações morfológicas distintas, o que as permite selecionarem habitats específicos no Cerrado (Eisenberg 1989, Pardini et al. 2009). Cada espécie pode selecionar diversas e distintas características do habitat em diferentes escalas espaciais (i.e. macro-habitat – paisagem, meso-habitat e micro-habitat) (Lacher & Alho 1989, Rosenzweig & Winakur 1969, Dueser & Shugart 1978,

Dalmagro & Vieira 2005, Stapp 1997, Chambers & Dickman 2002, Moura et al. 2005, Finlayson et al. 2008). Além disso, as espécies possuem capacidades e estratégias de locomoção distintas, podendo ocorrer, nas diversas fitofisionomias do Cerrado. As espécies sendo caracterizadas como terrestres, escansoriais, arborícolas, fossoriais e semi-aquáticas (Eisenberg & Redford 1999, Nowak 1999). Além do espaço, há também a possibilidade de partilha dos recursos alimentares, com espécies onívoras tendendo à frugivoria, herbivoria, insetivoria, folivoria ou granivoria (Paglia et al. 2012). A compreensão dos fatores que colaboram para a co-ocorrência de mais espécies em um local ou região são de extrema importância para a conservação e manejo dos pequenos mamíferos terrestres.

Os fatores que contribuem para a diversidade taxonômica podem ser características próprias de cada espécie, como capacidade de dispersão; ou ambientais, como, a heterogeneidade, isolamento e história biogeográfica dos habitats. A relevância desses pode variar em diferentes escalas espaciais. Deste modo, a própria avaliação da diversidade pode variar ao longo de diferentes escalas espaciais, englobando a escala local (α - alfa), entre locais (β - beta) e na região (γ - gama) (Whittaker 1960, 1972). Isso é, essas medidas indicam a diversidade em cada comunidade (alfa), o grau de diferenciação na composição entre comunidades utilizando o componente de diversidade beta (entre grupos) (Whittaker 1972, Veech et al. 2002, Magurran 2004) e a diversidade de toda uma região (gama).

O entendimento da variação da diversidade entre as comunidades da fauna é fundamental para sabermos quais processos espaciais influenciam o grupo taxonômico, especialmente em vista dos processos atuais de perda e fragmentação de habitat naturais (Holt & Gaines 1992). A compreensão dos fatores que colaboram para a co-ocorrência de mais espécies em um local ou região são de extrema importância para a conservação

e manejo dos pequenos mamíferos terrestres. A avaliação das escalas espaciais de diversidade auxilia as estratégias de conservação tanto locais quanto regionais (Gering et al. 2003, Chandy et al. 2006). Desta forma, investigamos a diversidade de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado em diferentes escalas espaciais. Com intuito de contribuir para o conhecimento ecológico destes animais e para a tomada de medidas conservacionistas focadas na preservação da diversidade do grupo, bem como do Cerrado como um todo.

As variáveis variam conforme as escalas espaciais, desta forma podem influenciar ou modificar outros fatores que contribuem para o conhecimento da conservação das comunidades dos pequenos mamíferos terrestres e do ecossistema como um todo. Dentre tais fatores, se destaca a variação das características do habitat em diferentes escalas (e.g. paisagem – macrohabitat, meso-habitat e micro-habitat) relacionada com a abundância de espécies. O entendimento dos fatores que influenciam a abundância das espécies de pequenos mamíferos terrestres como a heterogeneidade estrutural do habitat e a abundância e distribuição dos recursos alimentares são importantes para a diversidade do grupo (Stevens & Tello 2011).

A heterogeneidade estrutural do habitat envolve uma gama de variáveis, permitindo às espécies se especializarem em diferentes ambientes e dividirem os recursos disponíveis (Cramer & Willig 2002, Paglia 1995, William et al. 2002). A disponibilidade e diversidade de alimentos ao longo de gradientes ambientais permitem que mais espécies coexistam (Brown & Lieberman 1973, Mares & Williams 1977). Além disso, o aumento da disponibilidade e diversidade de alimentos em épocas específicas do ano pode levar algumas espécies a se comportarem como especialistas, estreitando seu nicho ecológico (Bolnick et al. 2003, 2010, Camargo et al. 2014).

Uma das formas de avaliar a utilização dos recursos alimentares pelos animais é por meio da análise da assimilação isotópica. Atualmente, os isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) são utilizados para entender como os animais exploram os habitats e quais são os grupos de recursos alimentares assimilados (Kelly 2000, Fry 2006, DeNiro & Epstein 1981, DeNiro & Epstein 1978, Peterson & Fry 1987, Post 2002b). Adicionalmente, podemos investigar diversas hipóteses ecológicas através da descrição e análise da posição das espécies ao longo do espaço de nicho isotópico (Post et al. 2000, Nakagawa et al. 2007, Crawford et al. 2008, Layman et al. 2007, Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002).

As análises de isótopos estáveis consistem na avaliação da variação da proporção de dois isótopos de um dado elemento em relação a um valor padrão de referência (Allègre 2008). Essa variação é expressa pela razão entre a proporção existente do isótopo mais pesado e o mais leve como, por exemplo, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. A proporção (delta δ) é representada pelo símbolo do isótopo mais pesado, e.g., $\delta^{13}\text{C}$. Os processos de fracionamento são decorrentes dos eventos biológicos, como a fotossíntese para o carbono e a transferência de matéria ao longo da cadeia trófica do nitrogênio (Fry 2006).

O processo de fracionamento do carbono é vinculado à fotossíntese, através da fixação do carbono atmosférico por diferentes vias metabólicas. As plantas lenhosas (metabolismo C_3) absorvem o carbono por um processo denominado Ciclo de Calvin, já as gramíneas (metabolismo C_4) processam o CO_2 em uma cadeia de reações químicas mais extensa (Ciclo de Hatch-Slack). Cada tipo de metabolismo promove distintos fracionamentos isotópicos do carbono, sendo que plantas C_3 apresentam $\delta^{13}\text{C}$ mais negativos (na ordem de -29‰) e plantas C_4 têm $\delta^{13}\text{C}$ em torno de -13‰ (White 2009).

O nitrogênio, por outro lado, indica a transferência de matéria ao longo da cadeia trófica. A incorporação na cadeia trófica ocorre em larga escala através da fixação realizada por bactérias simbiontes, resultando em um valor de $\delta^{15}\text{N}$ do solo mais positivo em relação ao N^2 atmosférico (0‰). Assim, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ tornam-se maiores à medida que os compostos nitrogenados passam para os níveis tróficos superiores da cadeia alimentar (Post 2002). É importante conhecer previamente a taxa de renovação (ou *turnover*) específica do tecido estudado, isto é, o tempo que os isótopos levam desde a sua ingestão pelo organismo até a sua incorporação em cada tecido e subsequente excreção (Hobson & Clark 1992a).

No presente estudo, investigamos o nicho trófico através do nicho isotópico de espécies de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado. Além disso, avaliamos as dietas isotópicas de acordo com a formação vegetal e com a época do ano. Verificamos também a variação do nível trófico e da amplitude do nicho isotópico entre os grupos de espécies com distintas estratégias de locomoção (espécies escansoriais-arborícolas e pelas exclusivamente terrestres). Adicionalmente, testamos uma possível relação entre a complexidade estrutural da vegetação do Cerrado e o nicho isotópico das comunidades dos ambientes florestais, savânicos e campestres.

A proposta deste estudo é abordar fatores que possam influenciar a diversidade e distribuição espacial, bem como o nicho trófico de pequenos mamíferos terrestres no bioma Cerrado. A tese está estruturada em quatro capítulos. No Capítulo I avaliamos a distribuição da diversidade de pequenos mamíferos terrestres em diferentes escalas espaciais. No Capítulo II investigamos a estruturação da comunidade de pequenos mamíferos terrestres no Cerrado de acordo com o hábitat em diferentes escalas espaciais e com a disponibilidade e diversidade de alimentos. Avaliamos também a seleção desses recursos, seja, características do hábitat, de abrigos e alimentares por cada espécie.

No Capítulo III descrevemos a dieta e o nicho isotópico das espécies de pequenos mamíferos terrestres, de acordo com a formação vegetal (i.e. campestre, savânica e florestal) e época do ano (i.e. seca e chuvosa). Avaliamos também a porcentagem de contribuição dos principais grupos de itens alimentares (i.e., invertebrados, frutos C₃ e sementes C₄). Já no Capítulo IV, investigamos a distribuição e amplitude do nicho trófico das espécies escansoriais - arborícolas e terrestres. Avaliamos a hipótese de uma relação entre arborealidade e grau de frugivoria, com a expectativa de que animais arborícolas seriam mais frugívoros e animais terrestres mais insetívoros. Além disso, verificamos se a complexidade estrutural das formações vegetais acarreta uma maior diversidade trófica.

Referências bibliográficas

- Allègre, C. J. 2008. *Isotope Geology*. Cambridge University Press, New York.
- Bolnick, D.I., Ingram, T., Stutz, W.E., Snowberg, L.K., Lau, O.L. & Paull, J.S. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 277:1789–1797.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. & Forister, M.L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161:1–28.
- Brown, J. H. & Lieberman, G.A. 1973. Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54:788-797.

- Camargo, N.F., Ribeiro, J.F., 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.
- Careya, B., Horton S.P. & Biswell B.L. 1992. Northern spotted owls: influence of prey base and landscape character. *Ecological Monographs* 62:223-250.
- Careya, B., Kershner J., Biswell N.D. & Toledo D. 1999. Ecological scale and forest development: squirrels, dietary fungi, and vascular plants in managed and unmanaged forests. *Wildlife Monographs* 142:1-71.
- Chambers, L.K. & Dickman, C.R. 2002. Habitat selection of the long-nosed bandicoot, *Perameles nasutas* (Mammalia, Peramylidae), in a patchy urban environment. *Austral ecology* 27:334-342.
- Chandy, S., Gibson D.A. & Robertson P.J. 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology* 43:792-801.
- Cramer, M.J. & Willig, M.R. 2002. Habitat Heterogeneity, Habitat Associations, and Rodent Species Diversity in a Sand: Shinnery -Oak Landscape. *Journal of Mammalogy* 83(3):743-753.
- Crawford, K., McDonald R.A. & Bearhop S. 2008. Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal. Rev.* 38:87-107.
- Dalmagro, A.D. & Vieira, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of araucaria forest in southern Brazil. *Austral ecology* 30:353-362.

- DeNiro, M.J. & Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42:495-506.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48:341-351.
- Dueser, R.D. & Shugart, H.H. 1978. Microhabitat in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59:89-98.
- Eisenberg, F.J. *Mammals of the neotropics: the northern neotropics*. United States of America. The University Chicago Press, 1989. 449 p.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics: The central Neotropics*. Vol. 3. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago: The University of Chicago Press.
- Finlayson, G.R., Vieira, E.M., Priddel, D., Wheeler, R., Bentley, J. & Dickman, C.R. 2008. Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: a case study using medium-sized marsupials. *Biological conservation* 141:320-331.
- Forsman, D., Meslow, E. C. & Wight, H. M. 1984. Distribution and biology of the spotted owl in Oregon, USA. *Wildlife Monographs* 87:1-64.
- Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer Science Business Media, New York, USA.
- Gering, J.C., Crist, T.O. & Veech, J.A. 2003. Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. *Conservation Biology* 17(2):488-499.
- Gleason, H.A. 1922. On the relationship between species and area. *Ecology* 3:158-162.

- Gunthepr, M., Horna B. S. & Babb D. 1983. Small mammal populations and food selection in relation to timber harvest practices in the western Cascade Mountains, Washington, USA. *Northwest Science* 57:32-44.
- Hobson, K. A. & Clark, R.G. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *The Condor* 94:181-188.
- Holt, R.D. & Gaines M.S. 1992. The influences of regional process on local communities: examples from an experimentally fragment landscape.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology Revue Canadienne De Zoologie* 78:1-27.
- Lacher, T.E.Jr. & Alho, C.J.R. 1989. Microhabitat use among small mammals in the Brazilian pantanal. *Journal of mammalogy* 70:396-401.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C.G. & Post, D.M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88:42-48.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Mares, M.A. & Williams, D.F. 1977. Experimental support for food particle size resource allocation in heteromyid rodents. *Ecology* 58:1186-1190.
- Maser, C. & Maser, Z. 1988. Interactions among squirrels, mycorrhizal fungi, and coniferous forests in Oregon USA. *Great Basin Naturalist* 48:358-369.

- Moura, M., Caparelli, A.C., Freitas, S.R. &Vieira, M.V. 2005. Scale-dependent habitat selection in three Didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the atlantic forest of Brazil. *Journal of tropical ecology* 21:337-342.
- Myers, M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A.B. & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nakagawa M., Hyodo F. & Nakashizuka T. 2007. Effect of forest use on trophic levels of small mammals: an analysis using stable isotopes. *Can. J. Zool.*85:472-8.
- Nowak, R.M. 1999. Walker's Mammals of the World, Volume 1. 6th edition. Gunther, P.M., Horn, B.S., Babb, G.D. 1983. Small mammal populations and food selection in relation to timber harvest practices in the western Cascade Mountains. *Northwest Science* 57: 32-44.
- Paglia, A.P., Fonseca G.A.B. da, 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., Mendes S.L., Tavares V.daC., Mittermeier R.A. & Patton J.L. 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2^a Edição / 2nd Edition. Occasional Papers in Conservation Biology, No. 6. Conservation International, Arlington, VA. 76pp.
- Paglia, A.P., Marco Júnior, P., Costa, F.M., Pereira, R.F. & Lessa, G. 1995. Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12:67-79.
- Pardini R., Faria D., Accacio G.M., Laps R.R., Mariano-Neto E., Paciencia M.L.B., Dixo M. & Baumgarten M. 2009. The challenge of maintaining biodiversity in the Atlantic forest: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist

- species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* 142:1178-1190.
- Peterson, B.J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:290–320.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718.
- Post, D.M., Pace, M.L. & Hairston, N.G. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405:1047-1049.
- Post, D.M. 2002b. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumption. *Ecology* 83:703-718.
- Pyares, & Longlan W.S. Patterns of ectomycorrhizal fungi consumption by small mammals in remnant old-growth forests of the Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy* 82:681-689.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the brazilian cerrado vegetation iii: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh journal of botany* 60(1):57-109.
- Rosenzweig, M.L. & Winakur, J. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environ-mental complexity. *Ecology* 50:558-572.
- Stapp, P. 1997. Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanisms across multiple scales. *Journal of mammalogy* 78:1128-43.

- Stevens, R.D. & Tello J.S. 2011. Diversity begets diversity: relative roles of structural and resource heterogeneity in determining rodent community structure. *Journal of Mammalogy* 92(2):387-395.
- Vander Wall, S.B. 1993. Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). *Oecologia* 96:246-252.
- Vander Wall, S.B., Thayer T.C., Hodge S.B. Beck M.J. & Roth J.K. 2001. Scatter-hoarding behavior of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Western North American Naturalist* 61:109-113.
- Vander Zanden, M.J. & Vadeboncoeur, Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83(8):2152-2161.
- Veech, J.A., Summerville K.S., Crist T.O. & Gering J.C. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99:3-9.
- White, W. M. 2009. Stable isotope geochemistry. Pages 371-429 *in* *Geochemistry* (W. M. White, Ed.). Wiley-Blackwell, Oxford.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Williams, S.E., Marsh, H. & Winter, J. 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* 83(5):1317-1329.

Wilson, D.E. & Reeder, D.M. 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, Third edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

Zielinski, W.J., Spencer W.D. & Barrett R.H. 1983. Relationship between food habits and activity patterns of pine martens. *Journal of Mammalogy* 64:387-396.

Capítulo I

Diversidade de pequenos mamíferos terrestres em diferentes escalas espaciais no Cerrado do Brasil central

As abordagens dos estudos sobre a diversidade em diferentes escalas espaciais refletem processos distintos. De uma maneira geral, na escala local há uma forte influência dos processos ecológicos, enquanto na escala regional é maior a relevância de processos biogeográficos da comunidade. No presente estudo avaliamos como varia a diversidade alfa e beta de pequenos mamíferos terrestres em diferentes mosaicos e formações vegetais do Cerrado, em distintas escalas espaciais. Comparamos a similaridade na composição de espécies (diversidade beta – *turnover* de espécies) entre habitats da mesma formação vegetal e habitats de formações distintas. Para isso, amostramos três Unidades de Conservação do Cerrado, o Parque Estadual Terra Ronca, o Parque Nacional de Brasília e o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. Em cada área instalamos 13 parcelas, totalizando 17.888 armadilhas-noite por localidade. Classificamos essas parcelas por formações florestais (mata seca, mata de galeria e cerradão), savânicas (cerrado *sensu stricto*, cerrado ralo, cerrado rupestre e cerrado denso) ou campestres (campo úmido, campo rupestre, campo sujo e campo limpo). A diversidade foi maior conforme o aumento na complexidade dos habitats, ou seja, ao longo do gradiente campo-floresta. A composição de espécies foi diferente entre as formações savânicas das diferentes áreas. As composições de espécies foram similares entre algumas formações vegetais distintas entre as diferentes áreas, devido à similaridade de alguma estrutura física do habitat, e.g. presença de rochas expostas ou clareiras em matas. Além disso, sugerimos um alto *turnover* entre as parcelas e entre as

áreas. Desta forma, a alta diversidade de pequenos mamíferos terrestres é causada pela heterogeneidade espacial do Cerrado em pequena e ampla escala espacial.

Introdução

O bioma Cerrado é um mosaico composto por diversas formações vegetais, constituídas tanto de ambientes abertos (i.e., campo limpo, campo rupestre, campo úmido), quanto savânicas (i.e., cerrado *sensu stricto*, cerrado denso e parque cerrado) e florestais (i.e., matas de galeria, mata seca e cerradão) (Eiten 1972). Essa alta diversidade estrutural da paisagem resulta em uma alta diversidade biológica (Eiten 1978; Ribeiro & Walter 2008). Como resultado, o Cerrado é considerado a savana mais rica do mundo em espécies vegetais (Mendonça et al. 1998) e em vertebrados em geral (Marinho-Filho et al. 2002, Silva 1995, Nogueira et al. 2011, Colli et al. 2002, Valdujo et al. 2012). Esse padrão se mantém para os pequenos mamíferos terrestres, i.e. marsupiais e roedores, que apresentam alta riqueza no bioma (Marinho-Filho et al. 2002).

Existe hoje um razoável conhecimento sobre a composição de comunidades de pequenos mamíferos terrestres no Cerrado (e.g. Mares et al. 1986, Alho 1994, Lacher & Alho 2001, Vieira & Palma 2005) assim como a respeito do uso do hábitat por essas espécies. A distribuição dessas espécies não é homogênea ao longo do Cerrado, devido à seletividade no uso de micro e macro-hábitats da maioria das espécies (Mares et al. 1989, Marinho-Filho et al. 1994, Vieira & Palma 2005, Alho et al. 1986, Bonvicino et al. 1996, Mares et al. 1986). Ainda há, no entanto, uma carência de estudos sobre as variações dos padrões de diversidade locais (alfa, α), entre locais (beta, β) e regionais (gama, γ) no bioma (mas ver Marinho-Filho et al. 1994, Vieira & Palma 2005, Carmignotto 2004). Apesar desse assunto ser bastante debatido na literatura ecológica sobre padrões espaciais de diversidade (Whittaker 1960, MacArthur 1965, Magurran

1988, Hunter 1996, Rodríguez & Ojeda 2011), não há estudos com esse grupo no Cerrado, a despeito da sua diversidade e grau de ameaça. Compreender como a diversidade se distribui entre habitats, paisagens e regiões é fundamental para a tomada de medidas de conservação.

As abordagens sobre a distribuição da diversidade em diferentes escalas espaciais refletem processos distintos. Na escala local, há geralmente uma forte influência dos processos ecológicos, enquanto na escala regional é maior a relevância de processos biogeográficos nas comunidades (Ricklefs 1987, Srivastava 1999, Shurin & Allen 2001, Hillebrand & Blenckner 2002). Diferenças na riqueza de espécies em um mesmo tipo de habitat, porém situados em regiões geográficas distintas, sugerem que fatores espaciais de larga escala estejam influenciando as assembléias locais (Ricklefs 2006). Esses fatores podem estar ligados à história evolutiva e geográfica da região.

No Cerrado, as características estruturais de uma determinada fisionomia podem ser regionalmente diferentes. Desta forma, a diversidade beta de pequenos mamíferos terrestres pode ser influenciada por essa mudança na estrutura da vegetação. Avaliar a relação entre a dissimilaridade nas comunidades e as distâncias geográficas e ecológicas reforça a compreensão de como as espécies respondem aos habitats e ao ambiente conforme a paisagem. De acordo com *distance decay*, a similaridade entre as comunidades está inversamente associada à distância geográfica (Tobler 1970). No Cerrado pode ocorrer essa relação, devido à sua heterogeneidade ambiental em pequena e ampla escala (Ratter et al. 2003). Mas a heterogeneidade ambiental em pequena escala do Bioma pode refletir uma alta diferenciação das comunidades em pequena distância.

Outro aspecto menos abordado é referente à partição da diversidade, mais recentemente resgatada (Lande 1996), porém também descrita por MacArthur et al.

(1966) (mas ver Carmignotto & Aires 2011, Carmignotto 2004). Com o auxílio da partição, a diversidade alfa e a beta podem ser quantificadas e interpretadas, avaliando escalas espaciais, temporais e efeitos do uso da terra (Loreau 2000, Wagner et al. 2000, Fournier & Loreau 2001, Gering & Crist 2002, Crist et al. 2003, Gering et al. 2003, Martin et al. 2005, Roschewitz et al. 2005, Summerville & Crist 2005). Essa última abordagem permite comparações diretas entre comunidades e identificação das fontes geradoras da diversidade em diferentes escalas espaciais, contribuindo para definir esforços adequados para a conservação (Veech et al. 2002).

Os pequenos mamíferos terrestres pode servir como modelo para se estudar padrões de diversidade em escalas locais e regionais no bioma Cerrado. Esse grupo faunístico apresenta uma distribuição heterogênea no bioma, acompanhando a própria variabilidade ambiental do Cerrado (Marinho-Filho et al. 1994, Vieira & Palma 2005, Carmignotto 2004). Deste modo, o conhecimento desses padrões em diferentes escalas espaciais é importante, pois em escala local demonstra a importância dos diferentes tipos de habitats no incremento da riqueza específica do grupo (Lacher et al. 1989, Bonvicino et al. 1996, Rodrigues et al. 2002). A identificação dos padrões regionais é importante para avaliar a relevância das diversas regiões para a conservação do grupo e do bioma.

No presente estudo, investigamos a distribuição da diversidade de pequenos mamíferos terrestres em diferentes escalas espaciais no bioma do Cerrado. Nos propusemos avaliar as variações na diversidade de espécies entre habitats de uma mesma formação vegetal, habitats de formações distintas (i.e. abertas, savânicas e florestais) e entre regiões dentro do bioma. Deste modo, pretendemos identificar fatores que contribuam para uma maior diversidade do grupo no Cerrado. Especificamente, pretendemos testar a validade das seguintes hipóteses:

(i) A diversidade local (alfa) dos pequenos mamíferos terrestres aumenta de acordo com o aumento da complexidade estrutural das formações vegetais dos shábitats, isso ao longo de um gradiente campo-floresta (Vieira & Palma 2005, Fonseca & Redford 1984, Nitikman & Mares 1987, Mares & Ernest 1995, mas ver Carmignoto 2004).

(ii) Os hábitats da mesma formação vegetal são mais similares (menor diversidade beta de pequenos mamíferos terrestres) do que hábitats de formações vegetais distintas (Ribeiro 2010, Mendonça 2010, Carmignotto 2004, Vieira & Palma 2005, Marinho-Filho et al. 1994, Mares et al. 1986, Alho 1994, Lacher & Alho 2001).

(iii) independentemente do tipo de formação vegetal, a variação da diversidade de pequenos mamíferos terrestres entre as formações contribui mais para a diversidade do bioma do que a variação entre hábitats do mesmo tipo, mesmo em regiões distintas (conforme sugerido por Mendonça 2010, Carmignotto 2004, Vieira & Palma 2005, Marinho-Filho et al. 1994). A composição de espécies de áreas campestres deve diferir da composição de áreas florestais, por exemplo, por causa da alta seletividade das espécies por determinadas formações (Bonvicino et al. 1996, Lacher & Alho 2001, Carmignotto 2004, Carmignoto & Aires 2011).

Métodos

Área de Estudo

O presente projeto foi desenvolvido no âmbito do Programa SISBIOTA - ComCerrado - Diversidade biológica do Cerrado: estrutura e padrões. Desta forma, as áreas de estudo e pontos de amostragem foram definidos em comum acordo com a coordenação do projeto, pois os mesmos locais foram amostrados para diferentes grupos taxonômicos.

Amostramos três áreas distintas do Cerrado (Figura 1), o Parque Estadual Terra Ronca – PETER (13°44'46.60"S 46°23'17.52"O) localizado no município de São

Domingos em Goiás, com 57.018 ha e 600 – 700 m de altitude. O Parque Nacional de Brasília - PNB (15°42'33.64"S 47° 58'52.41"O), em Brasília no Distrito Federal, com aproximadamente 42.000 ha e 1,100 – 1,200 m de altitude. O Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros – PNCV (14°05'05.32"S 47° 42'18.67"O) localizado no município de Alto Paraíso em Goiás, com 65.514 ha e 1,100 – 1,300 m de altitude.

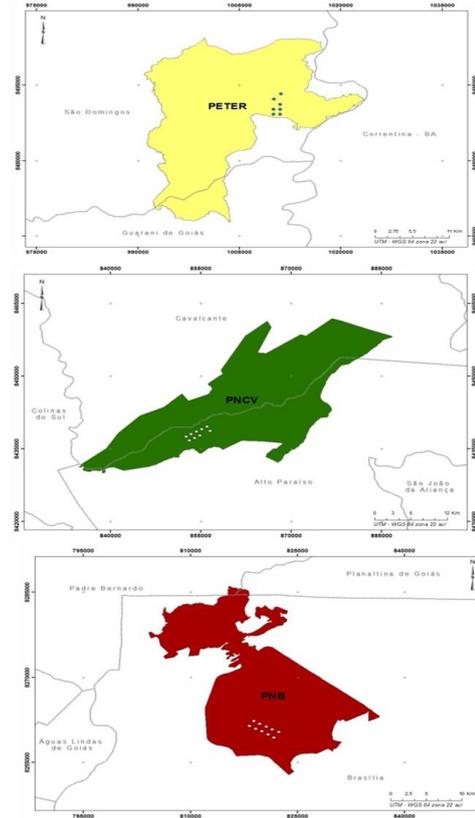
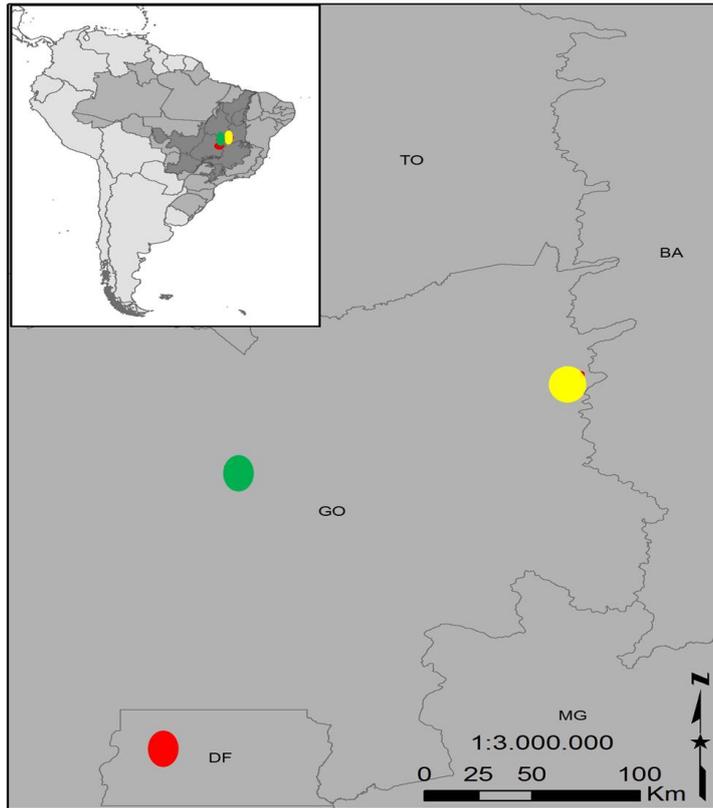


Figura 1. Localização do Brasil na América Latina, com o bioma Cerrado em destaque (cinza escuro). Os pontos são as áreas amostradas em vermelho é o Parque Nacional de Brasília (PNB), em verde o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV) e em amarelo o Parque Estadual de Terra Ronca (PETER).

Todas as regiões amostradas estão localizadas na região central do bioma Cerrado, (i.e. Distrito Federal e Goiás). No entanto, estas áreas estão em três regiões com distintas características florísticas e edáficas, centro-oeste (PNCV), centro-sudeste (PNB) e norte-nordeste (PETER) (Ratter et al. 2003). O clima das áreas é tropical chuvoso (AW segundo a classificação de Köppen). Esse clima apresenta uma estação seca, no período entre abril/maio até agosto/setembro, caracterizada pelos déficits hídricos na maioria dos solos e outra estação chuvosa que ocorre entre setembro/outubro até abril/maio.

Delineamento amostral

Amostramos cada área uma vez em cada estação do ano (i.e. chuvosa e seca) nos anos de 2012 e 2013. Em cada área amostrada instalamos um módulo RAPELD (Método Rapeld modificado – Margnussen et al. 2005), que consistiu de duas trilhas principais de 5 km paralelas e distantes 1 km uma da outra. A cada 1 km da trilha principal instalamos trilhas perpendiculares (denominadas parcelas) de 270 m de comprimento acompanhando a curva de nível do ponto inicial (i.e. uma mesma altitude para toda a parcela), onde fizemos a amostragem de pequenos mamíferos terrestres (i.e. marsupiais e roedores). Mas quando um rio cruzava a trilha principal (5 km), adicionávamos outra parcela de amostragem, para garantir as amostragens em matas de galeria. Deste modo, cada módulo (um em cada área) consistia de 13 parcelas de amostragem distantes entre 300 e 1.000 m, para manter a independência amostral.

Em cada parcela, instalamos armadilhas de interceptação e queda (*pitfall*) (oito baldes de 60 litros), armadilhas *livetraps* do tipo *tomahawk* (5) e *sherman*® (25 pequenas – 9 cm x 9.5 cm x 23 cm e 5 grandes - 11 cm x 12.5 cm x 37 cm). Instalamos as armadilhas do tipo *tomahawk* e *sherman* no solo, dispostas alternadamente a 10 m

cada. Para a instalação das armadilhas de queda (*pitfall*), realizamos transecções lineares de 25 m compostas por quatro baldes distantes 5 m interligados com cerca guia (50 cm de altura). Essas transecções com as armadilhas de queda eram dispostas perpendicularmente no início e no fim da transecção linear de 270 m das *shermans* e *tomahawk*. As amostragens em cada parcela eram de oito noites, totalizaram 1.376 armadilhas-noite por parcela e 17.888 armadilhas-noite por módulo. O esforço total do estudo foi de 53.644 armadilhas-noite.

Para otimizar a captura dos pequenos mamíferos terrestres utilizamos isca “generalista”, composta pela mistura de banana, óleo de bacalhau, fubá e essência de baunilha. Registramos a espécie, o sexo, estado reprodutivo, medidas corporais, presença de ectoparasitas e peso de todos os indivíduos capturados. Espécimes testemunhos de todas as espécies foram coletados para confirmar a identificação. Os espécimes de marsupiais e roedores que coletamos foram preservados em sua maioria em via seca (taxidermizados). Os espécimes foram tombados na coleção de mastozoologia da Universidade de Brasília - UnB. Além disso, as identificações estão sendo confirmadas por intermédio da taxonomia alfa e ferramentas moleculares (auxílio do Dr. Marcelo Weksler – FioCruz-Rio).

Análises dos dados

Para verificarmos a suficiência do esforço e comparar as riquezas de espécies entre as formações vegetais de todas as áreas fizemos uma curva de rarefação (interpolação) e extrapolação (Colwell et al. 2004, 2012). As curvas de rarefação e extrapolação foram baseadas em amostras, cada amostra sendo uma campanha realizada em cada parcela (total de campanhas por parcela foram quatro). A rarefação baseada em amostras gera o número de espécies esperado baseado no incremento do número de amostras (Gotelli &

Colwell 2001, Colwell et al. 2004). Isso porque a comparação direta do número observado de espécies ignora as diferenças entre esforços amostrais, entre as distribuições de abundância entre as espécies, assim como diferenças na densidade de indivíduos entre parcelas, podendo levar a conclusões espúrias (Gotelli & Colwell 2001, Buddle et al. 2005). Utilizamos os intervalos de confiança de 84%, mais apropriados para detectar diferenças com nível de significância (α) igual a 5% (Payton et al. 2004).

Utilizamos a abundância total das espécies em uma análise de ordenação com base no índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957), através do método de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS, na sigla original em inglês), para evidenciar padrões de similaridade em composição de espécies entre as áreas, tanto na mesma formação vegetal como entre as distintas. Essa similaridade intra e entre as formações vegetais foi testada com uma Análise de Similaridade (ANOSIM), com o auxílio do software PAST (Hammer et al. 2001). Para comparar quais os fatores foram relevantes para a diferenciação entre as composições de espécies, realizamos essa análise de similaridade duas vezes. Na primeira testamos a significância do agrupamento das parcelas amostradas em função da formação amostral, independente da área. Na segunda, testamos o agrupamento dessas em função da área, independentemente da formação vegetal.

Avaliamos a diversidade local e regional das comunidades de pequenos mamíferos terrestres em diferentes escalas espaciais utilizando a partição aditiva e multiplicativa da diversidade de maneiras diferentes. Na primeira delas, com três níveis hierárquicos, as parcelas amostrais foram as unidades básicas, as formações vegetais as unidades intermediárias e os módulos (áreas) como nível superior (Figura 2A). Também realizamos para cada formação vegetal (i.e. campestre, savânica e florestal), a fim de comparar os padrões de variação espacial entre as formações (Figura 2B). Neste caso,

para a análise de cada formação havia dois níveis hierárquicos, as parcelas como unidades básicas e os módulos como nível superior.

Na partição aditiva da diversidade, a diversidade regional (diversidade γ) é o resultado da soma das diversidades α (local) média e β . Desta forma a diversidade β (variação na composição das comunidades) é a diferença entre as diversidades locais de níveis hierárquicos adjacentes (Lande 1996, Veech et al. 2002). Com isso, o beta aditivo corresponde ao número efetivo de espécies exclusivas de um determinado local (Chao et al. 2012). Já a partição multiplicativa da diversidade, a diversidade regional é o produto das diversidades α (local) média e β , podendo ser interpretada como a diferenciação entre as comunidades (Jost 2007, Whittaker 1972). Desta forma, o beta aditivo e multiplicativo quantificam diferentes aspectos e respondem diferentes questões (Chao et al. 2012). Essa relação pode ser replicada para diferentes escalas, havendo, para cada nível espacial, um valor de diversidade alfa e de diversidade beta (Figura 2).

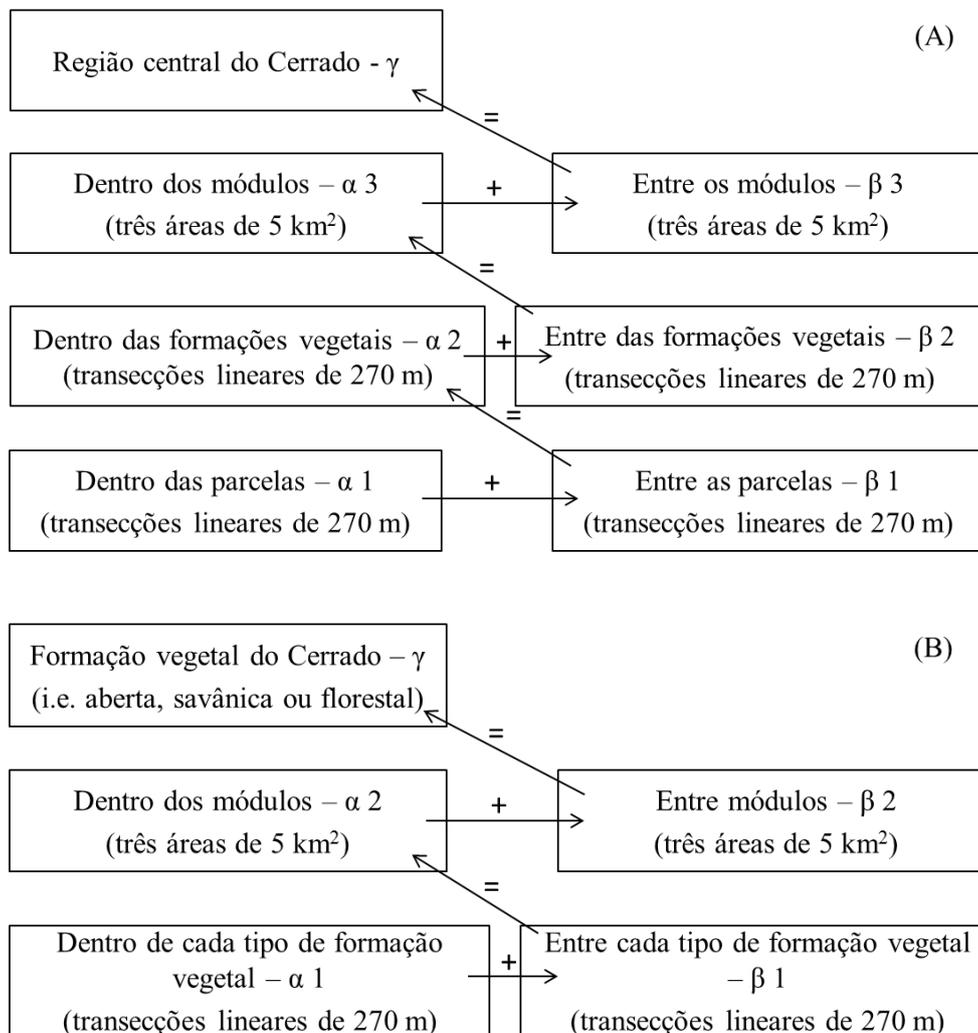


Figura 2. Representação esquemática dos níveis hierárquicos das análises de partições de diversidades realizadas para (A) a região central do Cerrado e (B) para cada formação. Os níveis indicados são α_1 = número de espécies nas parcelas; α_2 = número de espécies em cada formação vegetal; α_3 = número de espécies em cada módulo (área); β_1 = entre as parcelas da mesma região ($\beta_1 = \gamma_1 - \alpha_{m1}$; onde α_m = média dos valores de alfa no nível indicado); β_2 = diversidade beta entre as formações vegetais ($\beta_2 = \gamma_2 - \alpha_{m2}$); β_3 = diversidade beta entre os módulos ($\beta_3 = \gamma_3 - \alpha_{m3}$); γ = número total de espécies considerando as três regiões amostradas).

Avaliamos cada componente da diversidade através de modelo nulo (Crist et al. 2003), que consiste na aleatorização dos indivíduos entre as amostras, preservando a abundância total de cada espécie e o tamanho das amostras. Repetimos essa aleatorização 10.000 vezes, para obtermos os valores esperados ao acaso para cada componente. A partir desses valores calculamos a probabilidade destes serem maiores que os observados ($p_{\text{esp}>\text{obs}}$). Consideramos que exista diferença significativa entre os valores observados e esperados quando o valor de $p_{\text{esp}>\text{obs}}$ era ≥ 0.975 ou ≤ 0.025 (alfa = 0.05). Valores intermediários de $p_{\text{esp}>\text{obs}}$ indicam que a diversidade observada não difere daquela que seria esperada ao acaso (Crist et al. 2003). Para as análises consideramos os valores de ordem (q) iguais a 0 (riqueza), próximo de 1 (diversidade de Shannon) e igual a 2 (Simpson), indicando um gradiente decrescente de sensibilidade às espécies raras (ver Jost 2007, Chao et al. 2012). Calculamos os valores com o programa PARTITION v.2 (Veech & Crist 2009).

Resultados

Obtivemos 816 capturas de 735 indivíduos, com taxa de recaptura de 9.93%. O sucesso de captura foi maior nas *pitfalls* com 2,19%, modelo *Tomahawk* com 1,78%, modelo Sherman grande com 1,28% e Sherman pequena com 1,03%. Registramos 26 espécies de pequenos mamíferos terrestres nas três áreas amostradas (módulos). Dentre estas espécies, seis eram Didelphimorphia e 20 Rodentia (Tabela 1). Obtivemos um sucesso de captura total de 1,37%, sendo 1,19% para o PETER, 0,88% para o PNB e 2,04% para o PNCV.

Tabela 1. Espécies registradas com a abundância de indivíduos, a riqueza nas três áreas amostradas do Cerrado brasileiro e o número de parcelas de cada formação vegetal amostrada (C – campestre, F – Florestal e S – savânica).

Espécies	PETER			PNB		PNCV		
	C	F	S	F	S	C	F	S
Didelphimorphia								
<i>Didelphis albiventris</i>			1				3	2
<i>Cryptonanus agricolai</i>					1	1		
<i>Gracilinanus agilis</i>		2		7	6	3	8	2
<i>Thylamys velutinus</i>			9			1	1	3
<i>Monodelphis americana</i>				1	3			
<i>Monodelphis domestica</i>		3						10
Rodentia								
<i>Oxymycterus nasutus</i>	26	5				2	41	1
<i>Oxymycterus</i> sp.						1		1
<i>Thalpomys cerradensis</i>	1	3	41					
<i>Necomys lasiurus</i>	5	4		2	43	26	38	18
<i>Calomys expulsus</i>		1	27		17	4	3	2
<i>Calomys tener</i>	1	1	27		21	7	2	6
<i>Cerradomys scotti</i>	1		4	1	17	2	7	5
<i>Euryoryzomys lamia</i>				1		2	3	
<i>Hylaeamys megacephalus</i>				2			1	
<i>Oligoryzomys fornesi</i>		2		6			18	
<i>Oligoryzomys nigripes</i>		7		11	2	2	32	3
<i>Nectomys rattus</i>		5						
<i>Nectomys squamipes</i>		12		13			23	
<i>Oecomys bicolor</i>				2			6	
<i>Rhipidomys macrurus</i>		3		1			8	
<i>Galea flavidens</i>								1
<i>Carterodon sulcidens</i>						1		
<i>Thrichomys apereoides</i>		6	11			3	4	57
<i>Thrichomys</i> sp.		3						
<i>Clyomys laticeps</i>			1		1			1
Abundância	34	57	121	47	111	55	198	112
Riqueza	2	9	5	8	5	7	11	7
Número de parcelas	2	4	7	3	10	4	4	5

Quando observamos a riqueza nas curvas de interpolação e extrapolação para todas as áreas, não há clara diferença entre as três formações vegetais, apresentando sobreposição entre os intervalos de confiança (Figura 3). Porém, há uma clara tendência de menor riqueza nos ambientes campestres em comparação, principalmente, com os florestais. A riqueza dos ambientes savânicos e campestres foi semelhante (Figura 3). A extrapolação indicou que ambientes florestais atingiram a assíntota, mas os outros dois, especialmente os savânicos, não (Figura 3).

As comunidades parecem se agrupar mais em função da formação vegetal do que da região geográfica amostrada (NMDS - Stress = 0.17, Eixo 1 = 0.34 e Eixo 2 = 0.17) (Figura 4). Além disso, algumas formações vegetais distintas de áreas diferentes apresentaram comunidades de pequenos mamíferos terrestres mais similares do que da mesma formação. No entanto, a tendência foram formações distintas serem mais diferentes na composição de espécies, e formações similares de diferentes regiões não. Apenas entre os ambientes savânicos houve diferenças significativas entre todas as áreas amostradas (Anosim: $R = 0.78$, $P < 0.01$, Tabela 2). Detectamos diferenças significativas nas composições tanto entre as formações (Anosim: $R = 0.50$, $P < 0.01$) quanto entre as áreas (Anosim: $R = 0.39$, $P < 0.01$).

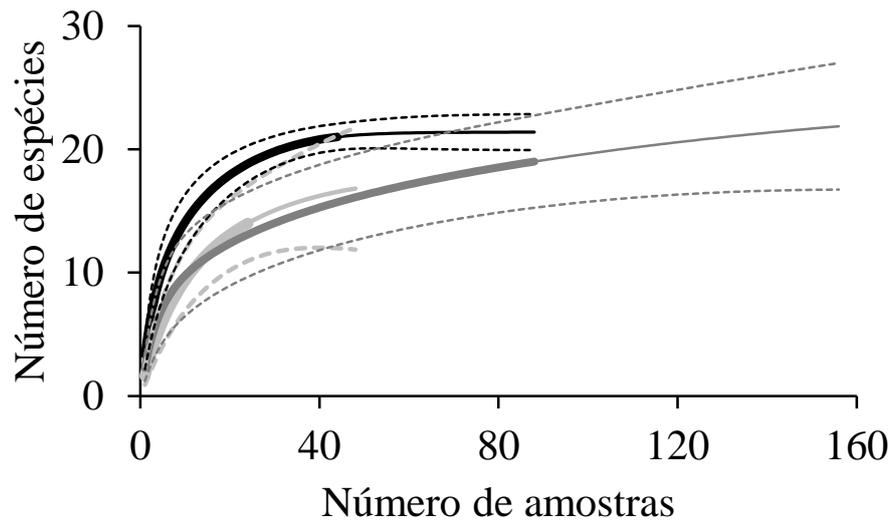


Figura 3. Curva de rarefação (linhas espessas) e extrapolação (linhas finas) por amostra das espécies de pequenos mamíferos terrestres nas diferentes formações vegetais de Cerrado amostradas. As linhas pretas indicam os ambientes florestais, as linhas cinza-escuro os savânicos e as linhas cinza-claro os campestres. As linhas pontilhadas são os intervalos de confiança de 84% obtidos através do método de *bootstrap*, com 10.000 permutações.

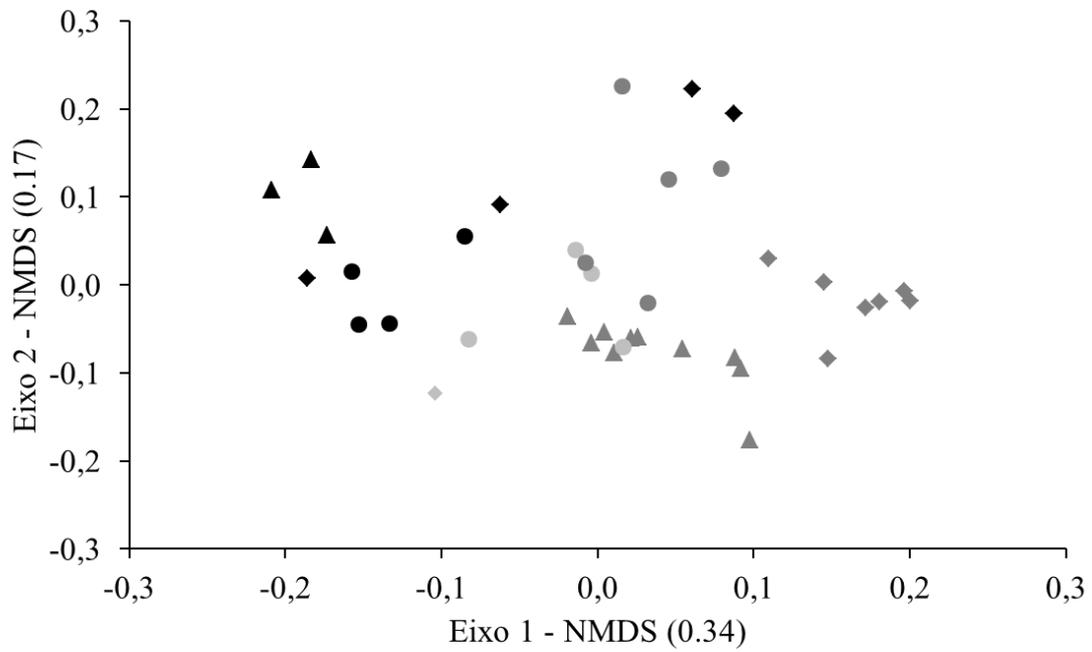


Figura 4. Escalonamento multi-dimensional não métrico (NMDS, do original em inglês) das composições de espécies das comunidades de pequenos mamíferos terrestres nas diferentes formações vegetais, i.e. florestal (preto), savânica (cinza escuro) e campestre (cinza claro). Os diferentes símbolos são as áreas (PNB = triângulo, PETER = losango, PNVC = círculo).

Tabela 2. Associação entre as formações vegetais (C = campestre, S = savânica e F = florestal) das três áreas amostradas (TR = PETER, B = PNB e CV = PNCV). Os valores acima da diagonal principal da matriz indicam o valor do coeficiente do R e abaixo da mesma indicam a probabilidade estatística (valor de *P*). Os valores que estão em negrito são significativos. Os quadrantes indicados em cinza claro representam os valores estatísticos e probabilísticos das áreas campestres, em cinza escuro savânicos e circundado em preto os florestais. Os códigos referem-se à combinação das siglas das formações vegetais com as áreas.

	C_TR	C_CV	F_TR	F_CV	F_B	S_TR	S_CV	S_B
C_TR		1,00	0,50	0,57	1,00	1,00	0,89	0,89
C_CV	0,06		0,53	0,92	1,00	0,96	0,49	0,26
F_TR	0,13	0,02		0,46	0,21	0,82	0,48	0,92
F_CV	0,07	0,02	0,06		0,70	1,00	0,83	0,86
F_B	0,09	0,02	0,22	0,02		1,00	0,97	0,98
S_TR	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01		0,86	0,79
S_CV	0,05	0,06	0,01	0,01	0,01	0,01		0,60
S_B	0,01	0,08	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	

Em relação à análise de partição aditiva da diversidade para todas as formações nossos resultados indicaram que a diversidade alfa 1 (parcelas) e beta 1 (entre parcelas) não diferiu significativamente do esperado. Já as diversidades beta 2 (entre formações) e o beta 3 (entre módulos) foram significativamente maiores que o esperado (Tabela 3). Esse padrão foi similar quando analisamos separadamente cada formação, ou seja, beta 2 (entre módulos) significativamente maior que o esperado (Tabela 3). Somente a formação savânica, quando analisada separadamente, indicou uma diversidade observada beta 1 (entre parcelas) menor do que a esperada.

Na partição multiplicativa (ou no $q = 0$, Riqueza) todos os níveis hierárquicos do beta foram significativamente maiores que o esperado para todas as formações vegetais analisadas e para a formação florestal. Porém, para as áreas campestres e savânicas somente beta 2 (entre módulos) foi significativamente maior que o esperado. Na partição utilizando Shannon ou ordem $q = 1$, todos os níveis hierárquicos de beta foram significativamente maiores tanto quando analisamos todas as formações, como para a formação florestal e savânica separadamente. Apenas a formação campestre não indicou diferença no beta 1 (entre parcelas) somente no beta 2 (entre áreas). Na partição utilizando Simpson ou ordem $q = 2$, obtivemos uma diversidade entre parcelas significativamente maior que o esperado, quando analisamos a formação florestal separadamente (beta 1). Para todas as formações analisadas juntas, tanto o beta 2 (entre formações) e beta 3 (entre módulos) foi significativamente maior que o esperado. Em todas as formações analisadas separadamente indicaram diversidade entre módulos maior e significativa (beta 2) que o esperado ao acaso (Tabela 3).

Tabela 3. Comparação entre a diversidade esperada e a observada considerando a partição aditiva, com os valores de ordem (q) iguais a 0 (riqueza), próximo de 1 (diversidade de Shannon) e igual a 2 (Simpson). Indicamos a diversidade de espécies em três níveis hierárquicos, (i.e. parcela, todas as formações vegetais e os módulos). Também estão indicados os valores obtidos para as comparações considerando os três tipos de formações vegetais isoladamente. Deste modo, com dois níveis hierárquicos (i.e. parcelas e módulos). O asterisco indica diferenças significativas que podem ser menores ($*<$) ou maiores ($*>$) do que o esperado ao acaso ($P < 0,05$).

Níveis	Aditiva	$q = 0$ (Riqueza)	$q = 1$ (Shannon)	$q = 2$ (Simpson)
Todas as formações				
α 1	5,95*<	5,95*<	4,18*<	3,18*<
β 1	5,30*<	1,89	1,44*<	1,22*<
α 2	11,25*<	11,25*<	6,02*<	3,89*<
β 2	7,08*>	1,63*>	1,73*>	2,01*>
α 3	18,33*<	18,33*<	10,41*<	7,80*<
β 3	7,67*>	1,42*>	1,37*>	1,43*>
Áreas campestres				
α 1	5,00*<	5,00*<	3,02*<	2,12*<
β 1	4,00	1,80	1,25*<	1,08*<
α 2	9,00*<	9,00*<	3,79*<	2,29*<
β 2	5,00*>	1,56*>	1,52*>	1,66*>
Áreas savânicas				
α 1	5,32*<	5,32*<	3,91*<	3,12*<
β 1	5,01*<	1,94	1,37*<	1,25*<
α 2	10,33*<	10,33*<	5,36*<	3,91*<
β 2	6,67*>	1,65*>	1,68*>	1,87*>
Áreas florestais				
α 1	7,73*<	7,73*<	5,70*<	4,65*<
β 1	5,94	1,77*>	1,61*>	1,55*>
α 2	13,67*<	13,67*<	9,20*<	7,19*<
β 2	7,33*>	1,54*>	1,34*>	1,27*>

Discussão

Os resultados não indicam relação direta entre o gradiente de riqueza e de complexidade, com o número de espécies aumentando conforme a complexidade das formações vegetais do Cerrado. Isso ocorreu porque, as formações florestais apresentaram riqueza aparentemente maior que formações campestres, porém similar às savânicas. Além disso, formações vegetais, do mesmo tipo e de tipos diferentes, indicaram uma associação entre as composições das espécies das diferentes áreas. Para as formações savânicas indicaram diferença nas composições de espécies entre as diferentes áreas amostradas, sugerindo uma peculiaridade desta formação vegetal. Podemos sugerir, com base nesses dados, que há maior diferença nas comunidades (diversidade beta) entre as diferentes formações vegetais e também entre as diferentes regiões do Bioma.

Riqueza de espécies entre as formações

Os padrões de riqueza indicam um possível suporte à hipótese (i), onde a diversidade local (alfa) dos habitats aumenta de acordo com o aumento da complexidade, i.e. ao longo do gradiente campo-floresta (Vieira & Palma 2005, Mares et al. 1986). A riqueza de espécies interpolada das formações florestais tem pouca sobreposição com os ambientes campestres e savânicos. Porém, o esforço amostral foi menor nos ambientes campestres e maior nos savânicos. O fato de áreas florestais terem uma maior riqueza de espécies do que as áreas savânicas e campestres pode ser explicado pela complexidade do habitat favorecer maior diversidade de pequenos mamíferos terrestres (August 1986). Isso porque a estrutura vertical do habitat é mais complexa, disponibilizando maior diversidade de micro-habitats e suportando variadas formas de exploração dos recursos (MacArthur & MacArthur 1961). Assim, o

particionamento de nicho é maior em ambientes florestais, i.e. os nichos são mais estreitos nesta formação vegetal (Willis et al. 2005). A maioria dos estudos realizados no Cerrado aponta a mata de galeria como a fitofisionomia que abriga o maior número de espécies de pequenos mamíferos (Fonseca & Redford 1984, Nitikman & Mares 1987, Mares & Ernest 1995, mas ver Carmignoto 2004). No nosso estudo esse padrão não está muito claro, apesar dos ambientes florestais (i.e. mata de galeria e mata seca) indicarem maior riqueza pelos resultados da rarefação. Além disso, na partição da diversidade os alfas 1 da formação florestal foram maiores que das outras formações. No entanto, essa baixa dissimilaridade da riqueza quando comparada a outras formações, pode ser devido ao fato das matas de galerias e matas secas não estarem em bom estado de conservação, devido aos decorrentes incêndios no Cerrado, assim como o impacto do gado no Parque Estadual de Terra Ronca (PETER). De modo que todas as matas possuem grandes clareiras e, ou então são extremamente estreitas.

O efeito da complexidade de matas sobre a riqueza ocorre para as aves (Silva 1997, Silva & Bates 2002) e plantas lenhosas (i.e. árvores e arbustos grandes) (Cesar 1994, Pereira et al. 1993). Para a herpetofauna, porém, ambientes savânicos são os mais especiosos (Colli et al. 2002, Nogueira et al. 2005, Nogueira et al. 2009). Já para os morcegos, por outro lado, apresentam riqueza similar entre ambientes florestais e savânicos no PNB (Fortunato 2013). Deste modo, a riqueza de espécies em cada grupo taxonômico responde de forma distinta de acordo com as limitações impostas por cada tipo de hábitat e biologia das espécies.

Composição das espécies entre as formações vegetais

As composições das comunidades foram distintas tanto para formações vegetais (independente das regiões), como entre as regiões (independentes das formações). Desta

forma, indicando as peculiaridades do Cerrado em diferentes escalas espaciais. Conforme a formação e a área, as composições de espécies entre as formações vegetais do mesmo tipo foram similares entre algumas áreas, ou diferentes em outras. Somente as formações savânicas das diferentes áreas foram distintas. Desta forma, os ambientes savânicos podem ser os mais sensíveis à perda de espécies com impactos ambientais. Além disso, formações savânicas e campestres suportam maior número de espécies endêmicas (Carmignotto 2004, Marinho-Filho et al. 2002). Deste modo, apenas para as formações campestres e florestais suportamos a hipótese (ii) que habitats da mesma formação são mais similares que habitats de formações distintas (Ribeiro 2010, Mendonça 2010, Carmignotto 2004, Vieira & Palma 2005, Marinho-Filho et al. 1994, Mares et al. 1986, Alho 1994, Lacher & Alho 2001).

Esse padrão pode ser explicado pela diferença na estrutura física de cada tipo de formação savânica nas diferentes regiões do Cerrado. De modo que cada região do Cerrado apresenta uma característica única de estruturação do habitat que pode permitir a ocorrência de espécies diferentes. A similaridade dos ambientes florestais com os savânicos e campestres se deve provavelmente pela ocorrência de espécies generalistas devido à baixa qualidade de conservação dos ambientes florestais estudados. A presença de *Necromys lasiurus*, uma espécie oportunista, pode indicar alterações ambientais. Essa espécie não é encontrada em matas bem conservadas, apesar de ocorrer em diferentes tipos de habitats (Alho et al. 1986, Lacher & Alho 2001, Palma 2002), mas com maior abundância em cerrado *s.s.* (Henriques & Alho 1991), como no nosso estudo.

Além disso, as matas secas com afloramentos de calcários permite a ocorrência de espécies associadas a rochas em cerrado rupestre, como *Monodelphis americana* e *Thrichomys apereoides* (Alho 2005, Lacher & Alho 1989, 2001, Palma 2002).

Correspondentemente, a similaridade entre ambientes florestais e campestres se deve pela presença de *Oxymycterus delator*, gênero associado a áreas campestres inundadas próximas a matas de galeria (Alho et al. 1986). Esse padrão de ocorrência de um pequeno número de espécies tanto em ambientes florestais quanto nas fisionomias campestres foi apontado por Carmignoto (2004).

Mesmo ocorrendo um padrão de similaridade entre as comunidades de diferentes formações, a maioria dos pequenos mamíferos terrestres é seletiva na escolha do hábitat (Lacher & Alho 2001). De modo geral, as comunidades de diversos grupos faunísticos no Cerrado podem ser divididas em comunidades de espécies florestais e savânicas (e.g. pequenos mamíferos [Bonvicino et al. 1996, Lacher & Alho 2001, Carmignotto 2004], lagartos [Nogueira 2006], borboletas [Brown & Gifford 2002], florística [Ratter 1997]). Uma possível explicação para esse padrão dos grupos taxonômicos é que há muito tempo ocorrem ilhas ou “refúgios” florestais ao longo do Cerrado (Brown 1979). Deste modo, formando esse mosaico de ambientes no Bioma que provavelmente seja um fator central para a alta diversidade e endemismo no Cerrado, conservando e selecionando simultaneamente linhagens de mamíferos de florestas e de áreas campestres (Brown & Gifford 2002).

Diversidade em diferentes escalas

A diversidade alfa aumenta conforme a escala espacial aumenta, essas mudanças nos padrões observados da diversidade são direcionadas por diferentes processos (Chandy et al. 2006). O baixo valor de alfa na escala das parcelas pode ocorrer se for forte a interação interespecífica e processos regulatórios, de acordo com o padrão observado (Loreau 2000). Podemos sugerir que outros fatores locais de interações interespecíficas (i.e., segregação do nicho trófico) atuem na estruturação observada na comunidade de

pequenos mamíferos terrestres nas pequenas escalas. Na escala regional as interações interespecíficas são menos relevantes e outros fatores, como clima, topografia ou características do solo podem controlar o padrão observado (Huston 1999, Loreau 2000). Provavelmente, no presente estudo, o valor alto para a diversidade alfa na escala regional se deve à diversidade estrutural do Cerrado. Isso ocorre, pois o Cerrado contempla diversas formações em pequena escala, enquanto em larga escala apresenta grande variação das características estruturais nas mesmas formações entre diferentes localidades.

A partição de diversidade de pequenos mamíferos terrestres indicou que o intercâmbio das espécies entre diferentes formações vegetais e entre áreas distintas concentram uma maior diversidade no bioma. Este padrão sugere que o *turnover* das espécies ao longo do gradiente de formações do Cerrado central é mais importante para a estruturação da biodiversidade regional do que da diversidade de cada formação e cada área. O *turnover* nas diferentes escalas espaciais para cada formação indica que somente os ambientes florestais mostraram diferença do beta tanto local quanto regionalmente. Os ambientes savânicos e campestres, por outro lado, apresentaram diferenças na diversidade beta apenas na escala regional.

A diversidade beta na escala da paisagem é resultante de dois mecanismos não exclusivos. Primeiro, se as espécies forem especialistas no hábitat, o aumento da heterogeneidade do hábitat pode resultar em um maior beta. Segundo, a limitação da dispersão pode permitir um maior beta, principalmente quando ocorre grande variação dos tipos de hábitat no espaço (Mouquet & Loreau 2003, Freestone & Inouye 2006). A análise de partição aditiva da diversidade de pequenos mamíferos terrestres sugere maior diversidade beta entre as parcelas e entre os módulos (i.e., áreas estudadas) que o esperado ao acaso. Pardini & Umetsu (2006) indicaram para a Mata Atlântica, também

através da partição aditiva, uma maior diversidade encontrada localmente, seguida pela diversidade entre amostras do mesmo tipo de hábitat e a menor parte da diversidade representada pelas diferenças entre hábitats. Desta forma, a conformação e estruturação das características físicas do Bioma promovem diferentes respostas à diversidade de espécies. Como o Cerrado é mais heterogêneo em pequena e larga escala que a Mata Atlântica, era esperado uma maior diversidade beta em ambas as escalas. Isso ocorreria porque a heterogeneidade do hábitat é considerada um preditor da diversidade beta entre as localidades dentro de uma região (Veech & Crist 2010).

Com isso, para manter uma maior diversidade de espécies no Cerrado é necessário que ocorra a conservação de áreas heterogêneas em pequena e larga escala. Sugerimos que futuras propostas para conservar a diversidade de pequenos mamíferos terrestres devam abranger a uma maior heterogeneidade ambiental presente nas localidades. Assim a heterogeneidade florística da vegetação do Cerrado deve ser priorizada nos planos de conservação, bem como a implantação e estabelecimento de muitas unidades de conservação distribuídas ao longo do Bioma. Deste modo, essas futuras ações conservacionistas garantirão a permanência de espécies generalistas e especialistas de pequenos mamíferos terrestres nos diferentes hábitats do Cerrado. Aparentemente essas medidas são necessárias para a conservação adequada da diversidade de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado.

Referências bibliográficas

Alho, C.J.R. 1981. Small mammal populations of Brazilian Cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia* 41(1):223-230.

- Alho, C.J.R., Pereira, L.A. & Pádua, A.C. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in the Cerrado biome of Central Brazil. *Mammalia* 50(4):447-460.
- Alho, J.C.R. 2005. Intergradation of habitats of non-volant small mammals in the patchy cerrado landscape. *Arquivos do museu Nacional* 63(1):41-48.
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64(6):1495-1507.
- Bonvicino, C.R., Cerqueira, R. & Soares, V.A. 1996. Habitat use by small mammals of upper Araguaia River. *Revista Brasileira de Biologia* 56(4):761-767.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol Monogr* 27:325-349.
- Brown Jr., K.S. 1979. *Ecologia Geográfica e Evolução nas Florestas Neotropicais*. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, Brazil.
- Brown, K.S., Jr. & Gifford, D.R. 2002. Lepidoptera in the Cerrado landscape and conservation of vegetation, soil and topographical mosaics. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds P.S. Oliveira & R.J. Marquis) pp. 201–22. Columbia University Press, New York.
- Buddle, C.M., Béguin, J., Bolduc, E., Mercado, A., Sackett, T.E., Selby, R.D., Varady-Szabo, H. & Zeran, R.M. 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *Canadian Entomologist* 137:120-127.
- Carmignotto, A.P. & Aires, C.C. 2011. Mamíferos não voadores (Mammalia) da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins. *Biota Neotropica* 11:307-322.

- Carmignotto, A.P. 2004. Pequenos mamíferos terrestres do bioma Cerrado: padrões faunísticos locais e regionais. Tese de doutorado. Pós-Graduação em Zoologia, Universidade de São Paulo. pp. 404.
- Cesar, P.C.M. 1994. Vegetation communities and soils in the National Park of Brasília. PhD Thesis, University of Edinburgh, UK.
- Chandy, S., Gibson, D.J. & Robertson, P.A. 2006. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology* 43:792-801.
- Chao, A., Chiu, C. & Hsieh, T.C. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93(9):2037-2051.
- Colli, G.R., Bastos, R.P. & Araújo, A.B. 2002. The character and dynamic of the Cerrado Herpetofauna, p 223-241. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds). *The Cerrados of Brazil – Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.-Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L. & Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5:3-21.
- Colwell, R.K., Mao, C.X. & Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717-2727.
- Crist, T.O. et al. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *Am. Nat.* 162:734-743.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-341.
- Eiten, G. 1978. Delimitation of Cerrado Concept. *Vegetatio* 36:169-178.

- Fonseca, G.A.B. & Redford, K.R. 1984. The mammals of IBGE's ecological reserve and an analysis of the role of gallery forests in increasing diversity. *Revta bras. Biol.* 44:517-523.
- Fortunato, D.S. 2013. Importância da heterogeneidade de habitats na estruturação da diversidade α e β de morcegos Phyllostomidae no Cerrado. Mestrado, Universidade de Brasília, p. 65.
- Fournier, E. & Loreau, M. 2001. Respective roles of hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Land. Ecol.* 16:17-32.
- Freestone, A.L. & Inouye, B.D. 2006. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology* 87:2425-2432.
- Gering, J.C. & Crist, T.O. 2002. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters* 5:433-444.
- Gering, J.C., Crist, T.O. & Veech, J.A. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17:488-499.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Hammer, O. Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontologica Electronica* 4: 1-9.
- Henriques, R.P.B. & Alho, C.J.R. 1991. Microhabitat Selection By Two Rodent species in the cerrado of Central Brazil. *Mammalia* 55(1)49-56.

- Hillebrand, H. & Blenckner, T. 2002. Regional and local impact on species diversity – from pattern to process. *Oecologia* 132:479-491.
- Hunter, M.L.Jr. 1996. *Fundamentals of conservation biology*. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts.
- Huston, M.A. 1999. Local Processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plant and animals. *Oikos* 86:393-401.
- Johnson, M.A., Saraiva, P.M. & Coelho, D. 1999. The role of gallery forests in the distribution of cerrado mammals. *Rev. Bras. Biol.* 59(3):421-427.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427-2439.
- Kelt, D.A., Meserve, P.L. & Lang, B.K. 1994. Quantitative habitat associations of small mammals in a temperate rainforest in southern Chile: empirical patterns and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy* 75:890-904.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1:147-155.
- Lacher, T.E. & Alho, C.J.R. 1989. Microhabitat use among small mammals in the Brazilian Pantanal. *Journal of Mammalogy* 70:396-401.
- Lacher, T.E. Jr. & Alho, C.J.R. 2001. Terrestrial small mammal richness and habitat associations in an Amazon forest-Cerrado contact zone. *Biotropica* 33(1):171-181.
- Lacher, T.E., Mares, M.A. & Alho, C.J.R. 1989. The structure of a small mammal community in a Central Brazilian savanna. In: *Advances in Neotropical Mammalogy*. (Redford, K.H. & J.F. Eisenberg, eds.). pp. 137-162. The Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.

- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5-13.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecol. Lett.* 3:73-76.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R., Recher, H. & Cody, M. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *Am. Nat.* 100:319-332.
- MacArthur, R.H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review* 40:510-533.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mares, M.A., Ernest, K.A. & Gettinger, D.D. 1986. Small mammal community structure and composition in the Cerrado Province of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 2:289-300.
- Mares, M.A. & Ernest, K.A. 1995. Population and Community Ecology of Small Mammals in a Gallery Forest of Central Brazil. *Journal of Mammalogy* 76(3):750-768.
- Mares, M.A., Braun, J.K. & Gettinger, D. 1989. Observations on the distribution and ecology of the mammals of the Cerrado grasslands of central Brazil. *Annals of the Carnegie Museum* 58:1-60.
- Marinho-Filho, J., Reis, M.L., de Oliveira, P.S., Vieira, E.M. & Paes, M.N. 1994. Diversity standards and small mammal numbers: conservation of the Cerrado biodiversity. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66:149-157.

- Marinho-Filho, J., Rodrigues, F.H.G. & Juarez, K.M. 2002. The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. P. 266-284. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds). *The Cerrados of Brazil – Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- Martin, L.M, Moloney, K.A. & Wilsey, B.J. 2005. An assessment of grassland restoration using species diversity components. *J. Appl. Ecol.* 42:327-336.
- Mendonça, A.F. 2010. Comunidades de pequenos mamíferos e uso do espaço em uma paisagem heterogênea de Cerrado e *Pinus* spp. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Pp. 182.
- Mendonça, R., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Silva Júnior, M.C., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S. & Nogueira, P.E. 1998. Flora vascular do Cerrado. In: Sano S. and Almeida S. eds, *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina-DF. pp. 287-556.
- Mouquet, N. & Loreau, M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *Am. Nat.* 162:544-557.
- Nitikman, L.Z. & Mares, M.A. 1987. Ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *Annals of Carnegie Museum* 56(2):75-95.
- Nogueira, C. C. 2006. Diversidade e Padrões de Distribuição da Fauna de Lagartos do Cerrado. 295 p. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Nogueira, C., Colli, G.R., Costa, G. & Machado, R.B. 2010. Diversidade de reptéis Squamata e evolução do conhecimento faunístico no Cerrado. p. 333-376. In: Diniz I.R., J. Marinho-Filho, Machado R.B. & Cavaslcanti R.B. *Cerrado conhecimento científico quantitativo como subsídio para ações de conservação*.

- Nogueira, C., Valdujo, P.H. & França, F.G.R. 2005. Habitat variation and lizard diversity in a Cerrado area of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40(2):105-112.
- Nogueira, C.C., Ribeiro, S., Costa, G.C. & Colli, C.R. 2011. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography* 38:1907-1922.
- Nogueira, C., Colli, G.R. & Martins, M. 2009. Local richness and distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology* 34:83-96.
- Palma, A.R.T. 2002. Estrutura de comunidades de pequenos mamíferos no Cerrado. Brasília. 126p. Doctoral Thesis. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília
- Pardini, R. & Umetsu, F. 2006. Non-volant small mammals from the Morro Grande Forest Reserve – distribution of species and diversity in an Atlantic Forest area. *Biota Neotrop.* 6(2):1-22.
- Payton, M.E., Greenstone, M.H. & Schenker, N. 2004. Overlapping confidence intervals or standard error interval: what do they mean in terms of statistical significance. *Journal of Insect Science* 3:1-6.
- Pereira, B.A.S., Silva, M.A. & Mendonça, R.C. 1993. Reserva Ecológica do IBGE, Brasília (DF): Lista das plantas vasculares. Rio de Janeiro, Brazil: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE).
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot.* 80: 223-230.

- Ratter, J. A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation iii: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh journal of botany* 60(1):57-109.
- Ribeiro, J.A. & Walter, B.M.T. 2008. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano, S. M., Almeida, S. P & Ribeiro, J. F. (Organizadores) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Embrapa Informações Tecnológica, Brasília, DF, 406p.
- Ribeiro, R. 2010. Padrões de riqueza e distribuição de espécies de pequenos mamíferos terrestres do cerrado: uma ferramenta para modelagem e avaliação do sistema de unidades de conservação. Tese de doutorado. Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília. Pp.173.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.
- Ricklefs, R.E. 2006. Evolutionary Diversification and the Origin of the Diversity-Environment Relationship. *Ecology* 87:S3-S13.
- Rodrigues, F.H.G, Bezerra, A.M.R., Carmignotto, A.P., Coelho, D., Jacomo A.T.A., Garboggini, H., Pagnozzi, J.& Silveira, L. 2002. Composição e caracterização da fauna de mamíferos do Parque Nacional das Emas, Goiás. *Revista Brasileira de Zoologia* 19(2):589-600.
- Rodríguez, D. & Ojeda, R.A. 2011. Patterns of diversity of the Monte Desert small mammals across multiple spatial scales. *Journal of Arid Environments* 75:424-431.
- Roschewitz, I., Gabriel, G., Tschardtke, T. & Thies, C. 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *J. Appl. Ecol.* 42:873-882.

- Shurin, J.B. & Allen, E.G. 2001. Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional levels. *American Naturalist* 158:624-637.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. 2002. Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience* 52(3):225-234.
- Silva, J.M.C. 1995. Biogeographic analysis of the South America. *Steenstrupia* 21:69-92.
- Silva, J.M.C. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America. *Biodiversity and Conservation* 6:435-450.
- Srivastava, D.S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal Animal Ecological* 68:1-16.
- Summerville, K.S. & Crist, T.O. 2005. Temporal scaling of species accumulation in forest Lepidoptera. *Biodiv. Cons.* 14:3393-3406.
- Tobler, W.R. 1970. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Econ. Geogr.* 46:234-240.
- Veech, J.A. & Crist, T.O. 2010. Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91(7): 1988-1992.
- Veech, J.A. & Crist, T.O. 2009. Partition 3.0 Software for the partitioning of species diversity. Available: <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.html>.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O. & Gering, J.C. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99:3-9.
- Vieira, E. M. & Palma, A. R. T. 2005. Pequenos mamíferos de Cerrado: distribuição dos gêneros e estrutura das comunidades nos diferentes habitats. *In*: Aldicir Scariot; Jeanine M. Felfili; José Carlos Sousa-Silva. (Org.). *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 265-282.

- Wagner, H. H. et al. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecol.* 15:219-227.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12:213-251.
- Willis, K.J., Gillson, L., Brncic, T. & Figueroa-Rangel, B. 2005. Providing baselines for biodiversity measurement. *Trends in Ecology and Evolution* 20:107-108.

Capítulo II

O efeito da estrutura do habitat em diferentes escalas e da oferta de recursos alimentares na abundância de pequenos mamíferos terrestres no Cerrado

A coexistência das espécies pode ser auxiliada pela utilização diferenciada de diversos aspectos do nicho, incluindo características do hábitat e recursos alimentares. As peculiaridades na seleção do hábitat e preferências por determinadas características pode ocorrer de diferentes formas conforme a escala espacial. Outro fator que influencia na abundância das espécies é a disponibilidade de alimento, tanto em termos de quantidade (biomassa), como de diversidade dos itens alimentares (espécies de frutos e Ordens de invertebrados). Nós avaliamos a contribuição da estrutura do hábitat em diferentes escalas espaciais, i.e. macro-hábitat (medidas da paisagem) e meso-hábitat (estrutura da vegetação), dos recursos alimentares e do espaço na estrutura das comunidades de pequenos mamíferos terrestres. Avaliamos também a relação da abundância das espécies com cada escala do hábitat macro-hábitat, meso-hábitat e micro-hábitat (estrutura da vegetação pontual), bem como a influência dos alimentos. O estudo foi realizado em três áreas do Cerrado brasileiro, totalizando 39 comunidades de pequenos mamíferos terrestres, das quais consideramos nas análises uma espécie de Marsupial e 10 de Roedores (mínimo de 25 capturas). A partição da variância na estrutura na comunidade teve contribuição na explicação pelas escalas espaciais mutualmente (22%), e independentemente no macro-hábitat (17%) seguido do meso-hábitat (9%). As espécies foram seletivas na escolha de determinadas características do hábitat nas três escalas espaciais analisadas. De modo que as espécies indicaram preferência por determinadas fisionomias (paisagem), por específicos ambientes e por características pontuais para forrageamento, abrigo e reprodução. Deste modo, na escala

macro-habitat algumas espécies foram associadas às áreas campestres (i.e. *Calomys expulsus*, *C. tener* e *Thalpomys cerradensis*), florestais (i.e. *Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys fornesi*, *O. nigripes* e *Oxymycterus delator*), rupestre (*Thrichomys apereoides*), veredas (*O. delator*) e ambientes mais heterogêneos (*N. lasiurus*). Na escala do meso-habitat, algumas espécies selecionaram ambientes mais protegidos com maior densidade de sub-bosque, número e altura de árvores (*Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys fornesi*, *O. nigripes* e *T. cerradensis*), enquanto outras com maior cobertura herbácea e abertura da copa (*O. delator* e *T. cerradensis*). No micro-habitat algumas espécies associaram-se a locais com mais rocha (*T. apereoides*), maiores cobertura herbácea (*O. delator* e *N. lasiurus*) e abertura da copa (*C. expulsus* e *T. cerradensis*). Já os recursos alimentares não foram associados às abundâncias das espécies.

Palavras-chave: Marsupiais, Roedores, seleção de habitat, escalas espaciais, recursos alimentares.

Introdução

A estrutura das comunidades de plantas e animais pode ser explicada pela heterogeneidade espacial de diversas maneiras. Como nos modelos clássicos, nos quais a variância da ocorrência e/ ou abundância dos organismos é explicada pelas características do habitat (Whittaker 1956, Bray & Curtis 1957), ou pelas interações bióticas (i.e. competição e predação) (Schoener 1983, Langeland 1982) podem variar no espaço de uma maneira aleatória (Dray et al. 2012). Enfim, a identificação e comparação dos diversos componentes que contribuem individualmente ou em conjunto é importante na explicação da influência do meio ambiente e espaço na estruturação das comunidades (Chase & Myers 2011, Gravel et al. 2006, Leibold & McPeck 2006).

Um dos aspectos importantes na estruturação das comunidades é a seleção de hábitat, que ocorre quando um indivíduo escolhe uma área com características específicas, podendo afetar sua taxa de crescimento, sobrevivência e reprodução (Fretwell 1972). Essa seleção do hábitat geralmente não é aleatória, visto que alguns animais utilizam e/ou exploram, de forma recorrente, determinados tipo de hábitat mais do que outros. Essa é uma característica importante da autoecologia dos pequenos mamíferos terrestres e muito utilizada como modelo para determinar as distribuições e interações entre as populações e as comunidades (Jorgensen 2004). A ocorrência desses pequenos mamíferos terrestres é sensível a diferentes características do hábitat (Kingston & Morris 2000, Lidicker & Peterson 1999).

Essas características do hábitat, que influenciam a ocorrência e a abundância das espécies, podem ocorrer em diferentes escalas espaciais (Owen 1972). Visto que um animal possui percepção espacial do ambiente, de acordo com suas necessidades e preferências. Deste modo, a seleção de hábitat pode ocorrer de uma forma hierárquica na qual o organismo pode escolher o local onde vive, pode fazer escolhas por determinadas porções desse local e realizar associações com determinadas estruturas físicas presentes nesse local (Charnov & Orians 1982). Basicamente, uma primeira escala de uso seria a área física ou geográfica de ocorrência da população, a segunda representada por locais dentro da área de vida do indivíduo e a terceira seria a área de utilização (Johnson 1980). Morris (1987) definiu três escalas principais: o macro-hábitat, que significa o hábitat na escala geográfica (fisionomias distintas); meso-hábitat que é a área preferencial dentro da fisionomia; e o micro-hábitat, composto pelas escolhas individuais de diferentes variáveis ambientais (escala mais fina) (Dueser & Shugart 1978).

Algumas espécies de pequenos mamíferos terrestres preferem características específicas do hábitat mais frequentemente do que outras, sugerindo que esses animais são capazes de indicar a qualidade do ambiente (Simonetti 1989). Tanto para roedores (Lacher & Alho 1989, Rosenzweig & Winakur 1969, Dueser & Shugart 1978, Dalmagro & Vieira 2005, Stapp 1997), quanto para marsupiais (Chambers & Dickman 2002, Moura et al. 2005, Finlayson et al. 2008) já foi reconhecido que algumas espécies possuem hábitats preferenciais em alguma escala. Geralmente, o hábitat preferencial de um indivíduo é uma parcela específica dentro da sua área de vida (i.e., micro-hábitat e meso-hábitat), usada tanto para a proteção contra predadores naturais (Wywiałowski 1987, Moura et al. 2005), como para o forrageamento (Greene & Stamps 2001, Morris 1992, Malcolm 1995).

No bioma do Cerrado, o qual possui uma grande heterogeneidade ambiental em pequena e grande escala geográfica (Ratter et al. 2003), sabemos que a ocorrência das espécies de pequenos mamíferos terrestres pode ser influenciada pelo tipo de fitofisionomia (i.e. macro-hábitat; Alho 1993, 2005, Mares et al. 1986, Henriques et al. 1997, Lacher Jr. & Alho 2001) ou pelo micro-hábitat (Vieira et al 2005). No entanto, não há estudos com pequenos mamíferos terrestres no Cerrado que abordem a seleção de hábitats em diferentes escalas espaciais (i.e., micro-hábitat, meso-hábitat e macro-hábitat) de forma conjunta e que tenham considerado medidas da paisagem. Mesmo em outros biomas, são poucos os estudos conduzidos até hoje que investigaram os efeitos das medidas da paisagem na ocorrência dessas espécies (e.g. Mata Atlântica [Vieira et al. 2009, Umetsu & Pardini 2007, Umetsu et al. 2008, Stevens & Husband 1998, Castro & Fernandez 2004, Pardini et al. 2005] e Amazônia – [Gascon et al. 1999]). O entendimento do papel destas medidas de paisagem é importante, entre outros motivos,

devido à crescente fragmentação e perda dos habitats naturais, visando compreender quais parâmetros da paisagem são fundamentais para a conservação das espécies.

Outro fator que pode influenciar a abundância dos pequenos mamíferos terrestres é a quantidade e diversidade de alimentos disponíveis. A disponibilidade de recursos (i.e. alimento e abrigo) é o principal fator que limita a distribuição dos organismos (Lack 1954). Aparentemente, a maior contribuição na partição dos recursos em comunidades de pequenos mamíferos terrestres está associada à partilha da dimensão do habitat, em comparação à dimensão dos alimentos (Schoener 1974, Rosenzweig, Smigel & Kraft 1975, Grant 1978, Meserve 1981). No entanto, vários estudos indicam que o recurso alimentar teve maior efeito nas comunidades de pequenos mamíferos granívoros em desertos (Brown 1973, 1975, 1978, Brown & Lieberman 1973, Mares & Williams 1977, Reichman 1977, Reichman & Oberstein 1977). Isso indica que espécies com dieta mais específicas podem ser estruturadas pela ocorrência desses alimentos. Por outro lado, a maior riqueza de espécies onívoras, isso pode explicar a fraca relação dos pequenos mamíferos terrestres com os recursos alimentares, além de dificultar a avaliação do grande espectro de possibilidades alimentares.

Algumas espécies podem responder diretamente à abundância de alimentos, aumentando sua densidade em locais com maior abundância do alimento. Como o roedor *Necromys lasiurus*, o qual pode estar associado, em micro-escala, a locais de maior disponibilidade de refúgios (proteção) e de frutos (Vieira et al. 2005). Já em outro estudo, essa espécie esteve relacionada com a biomassa de invertebrados em uma escala macro (Layme et al. 2004). De forma similar, em área de floresta na Amazônia, algumas espécies de marsupiais e roedores estavam diretamente relacionadas à biomassa de invertebrados e, ou frutos (Lambert et al. 2006). Além disso, pode ocorrer uma variação

sazonal na seleção de hábitat de acordo com a disponibilidade de alimentos (Stapp 1997). Entender como populações de pequenos mamíferos terrestres respondem à disponibilidade de recursos é importante para a manutenção e conservação dessas espécies.

No presente estudo, investigamos há seleção de características do hábitat por 11 espécies de pequenos mamíferos terrestres no Cerrado brasileiro, em três escalas distintas, macro-hábitat (medidas da paisagem), meso-hábitat (transecções lineares de 250 m) e micro-hábitat (pontos de armadilhagem). Avaliamos também a relação entre a disponibilidade e a diversidade de alimentos com a abundância dessas espécies.

Esperamos que a estrutura das comunidades de pequenos mamíferos terrestres seja explicada tanto pelas características do hábitat nas diferentes escalas espaciais (Schoener 1974, Rosenzweig, Smigel & Kraft 1975, Grant 1978), como pelos recursos alimentares (Brown 1973, 1975, 1978, Brown & Lieberman 1973, Mares & Williams 1977, Reichman 1977, Reichman & Oberstein 1977). Possivelmente, a heterogeneidade do Cerrado em diferentes escalas (Ratter et al. 2003) influencia a ocorrência das espécies (Alho 1993, 2005, Mares et al. 1986, Henriques et al. 1997, Lacher Jr. & Alho 2001). Além disso, a abundância dos itens alimentares, seja frutos e/ou invertebrados, deve proporcionar maior capacidade de suporte para espécies com hábitos mais especialistas, já que a diversidade de recursos alimentares contribuiria para a ocorrência de espécies mais generalistas.

Esperamos que as relações de cada espécie com determinadas características do macro-hábitat (i.e. medidas da paisagem, 15 ha) e do meso-hábitat (transecção linear de 250 m) nos indique sua formação vegetal e seu local preferencial, respectivamente. Além disso, esperamos uma associação com o macro-hábitat (i.e. paisagem), de maneira

que habitats mais heterogêneos (com maior diversidade de formações vegetais) favoreçam maior abundância de espécies generalistas. Na escala do micro-habitat, nossas expectativas são que as espécies estejam associadas as características do ambiente que promovam alguma proteção contra predadores (Lacher & Alho 1989, Rosenzweig & Winakur 1969, Dueser & Shugart 1978, Dalmagro & Vieira 2005, Stapp 1997, Chambers & Dickman 2002, Moura et al. 2005, Finlayson et al. 2008). Além disso, essas características ambientais podem indicar, estruturalmente, os locais preferidos para forrageamento, abrigos e reprodução.

Métodos

Área de Estudo

O presente projeto foi desenvolvido em colaboração com o Projeto SISBIOTA - ComCerrado - Diversidade biológica do Cerrado: estrutura e padrões. Desta forma, as áreas de estudo e pontos de amostragem foram definidos em comum acordo com a coordenação do projeto, pois os mesmos locais foram amostrados por diferentes grupos taxonômicos. Os detalhes dessas áreas e descrição geral dos métodos foram apresentados no Capítulo 1.

Espécies estudadas

Avaliamos somente as espécies com no mínimo 25 capturas, um marsupial (*Gracilinanus agilis*) e dez roedores (*Calomys expulsus*, *C. tener*, *Thalpomys cerradensis*, *Necromys lasiurus*, *Oxymycterus delator*, *Cerradomys scotti*, *Oligoryzomys nigripes*, *O. fornesi*, *Nectomys squamipes* e *Thrichomys apereoides*). Deste modo, foi possível analisar dados confiáveis sobre a estrutura da comunidade e as preferências particulares de cada espécie. Oito espécies ocorreram nas três áreas estudadas, porém *Thalpomys cerradensis* foi capturado apenas em uma área (PETER) e

Thrichomys apereoides e *Oxymycterus delator* foram capturados em duas (PNCV e PETER).

Gracilinanus agilis é um pequeno marsupial (16 g) com hábito escansorial (Emmons & Feer 1997), que se alimenta de invertebrados e frutos (Bocchiglieri et al. 2010, Martins & Bonato 2004, Martins et al. 2006, Camargo et al. 2011, 2013) e ocorre principalmente em ambientes florestais do Cerrado (Alho 1993, Vieira & Palma 2005). As espécies terrestres de pequenos roedores *C. expulsus* (19 g) e *C. tener* (10 g) e *T. cerradensis* (35 g) ocorrem em ambientes campestres e savânicos (Alho et al. 1986, Andrade et al. 2004, Mares et al. 1986, Vieira & Baumgarten 1995) e pelo menos os *Calomys* spp consomem invertebrados e frutos (Marinho-Filho et al. 2002, Ramos & Facure 2009).

Outro roedor, *N. lasiurus* (45 g), é uma das poucas espécies com atividade diurna (Vieira et al. 2010), generalista no uso do hábitat e ocorrendo em áreas campestres, savânicas e florestais (Alho et al. 1986, Henriques & Alho 1991, Marinho-Filho et al. 1994, Marinho-Filho et al. 1998) e se alimenta de invertebrados, frutos e grãos (Borchert & Hansen 1983, Couto & Talamoni 2005). *Cerradomys scotti* (80 g) é essencialmente terrestre (Bonvicino et al. 2008). Espécies desse gênero são conhecidas por habitarem formações campestres do Cerrado e ecótonos com áreas florestais e possuírem dieta baseada em frutos e invertebrados (Percequillo et al. 2008). Mas *C. scotti*, especificamente, é classificada como frugívoro-granívora (Paglia et al. 2012).

Oxymycterus delator possui tamanho médio (74 g) e hábito semi-fossorial (Paglia et al. 2012). As espécies do gênero são caracterizados por ocorrerem em campos úmidos (Mares et al. 1986, Alho et al. 1986) e possuírem dieta composta por sementes, frutos, mas principalmente por invertebrados (Mares et al. 1986, Suarez 1994). As

espécies escansoriais *O. nigripes* (14 g) e *O. fornesi* (10 g) (Vieira & Monteiro-Filho 2003), ocorrem em ambientes florestais do Cerrado (Alho 1982, Nitikman & Mares 1987). O roedor semi-aquático *Nectomys squamipes* (220 g) ocorrem em áreas florestais do Cerrado (Alho et al. 1986) e se alimentam de invertebrados, peixes, crustáceos (Ernest & Mares 1986). Já o echimídeo *Thrichomys apereoides* (230 g), com hábito escansorial, ocorre em ambientes rupestres contemplando o gradiente de complexidade de campestre a florestal do Cerrado (Alho 1993). A dieta da espécie é baseada principalmente por invertebrados, porém consome frutos e sementes (Lessa & Costa 2009).

Variáveis de macro-habitat - Medidas da paisagem

Analisamos as imagens de satélite *Rapideye* com cinco bandas espectrais e resolução espacial de 5 m, de 2012. Identificamos as fitofisionomias e usos do solo presentes em cada módulo com o *software ERDAS 9.3.*, onde realizamos uma classificação supervisionada, ISODATA, com 30 pré-classes, posteriormente agrupadas em cinco classes. Desta forma, classificamos as fitofisionomias e usos do solo em cada módulo (5 km²). Ao longo das parcelas (i.e. transecções lineares de 250 m) fizemos um *buffer* de 150 m de raio, onde calculamos a área de cada fitofisionomias (i.e. cerrado s.s., campo, vereda, cerrado rupestre e floresta).

Com isso, verificamos a heterogeneidade da paisagem nesta área de 150 m de raio com o índice de diversidade de Shannon (modificado de Turner 1989, para exponencial do índice de Shannon, ver Jost 2006), utilizando o número de fitofisionomias e seu tamanho. Estimamos a dominância (D) entre as fitofisionomias presentes nessa área do *buffer* (Turner 1989). Além disso, calculamos o NDVI (Índice de vegetação por diferença normalizada), o qual sugere a intensidade da cobertura da vegetação (Huete &

Liu 1994, Jiang et al. 2006). Esse índice é correlacionado com diversas características estruturais da vegetação, como propriedades do dossel, área foliar, cobertura fractal da vegetação, condição da vegetação e biomassa (Huete & Liu 1994). *Variáveis de meso-habitat e micro-habitat*

As variáveis ambientais foram estimadas em todas as parcelas amostradas na época seca de 2012. Avaliamos 15 pontos ao longo de cada parcela, ou seja, em cada transecção linear de armadilhas de intercepção e queda e a cada duas estações de armadilhas *livetraps* (Figura 1). Os pontos avaliados eram quadrantes de 8 x 8 m, distantes 10 m entre cada. As variáveis ambientais avaliadas foram: abertura da copa, número de árvores (mínimo de 16 cm de perímetro a 30 cm do solo), altura das árvores, cobertura do sub-bosque, cobertura herbácea, e porcentagem de rocha exposta (Tabela 1).

Na escala do meso-habitat consideramos como unidade amostral a parcela. Deste modo, nossa variável resposta era a soma das primeiras capturas de cada espécie e de todas as campanhas na parcela. Utilizamos como variáveis explanatórias a média dos 15 quadrantes onde realizamos as medições estruturais do habitat em cada parcela amostrada. Na seleção de micro-habitat de cada espécie consideramos como unidade amostral o ponto de medição das variáveis ambientais, ou quadrante. A variável resposta foi a soma das primeiras capturas de todas as campanhas associados aos quadrantes (Figura 1). A variável explanatória eram as variáveis ambientais avaliadas em cada quadrante.

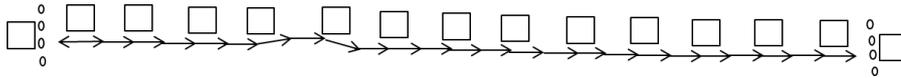


Figura 1. Desenho amostral da parcela, círculos são as armadilhas de intercepção e queda (*pitfall*), setas armadilhas são *livetrap* (modelos *Sherman*® e/ou *Tomahawk*®) e os quadrados são os quadrantes onde avaliamos as características do hábitat e onde estimávamos os frutos. A distância entre cada *livetrap* é de 10 m.

Tabela 1. Descrição do método utilizado para estimar as variáveis ambientais em um quadrante de 8 x 8 m, realizadas em 15 pontos em todas as parcelas. Os pontos eram nas transecções de armadilha de queda e entre dois pontos de captura.

Variáveis	Descrição
ABCO (%)	Valor médio de abertura da copa obtido em quadro direções (seguindo os pontos cardeais) estimado com o auxílio de um densiômetro convexo (Krebs 1994).
NARV	Número de árvores (perímetro > 16 m a 30 cm de altura) presentes no quadrante.
ALTA (m)	Valor médio da altura estimada das árvores presentes no quadrante.
HERB (%)	Cobertura herbácea avaliada com o auxílio de uma tela de 0,25 m ² dividida por fios de <i>nylon</i> formando 50 aberturas quadradas (0,05 m ²), seguindo Freitas et al. (2002). Essa tela era mantida a 50 cm de altura e paralela ao chão, a proporção das aberturas preenchidas por vegetação em relação ao total era considerada uma estimativa da cobertura herbácea no solo. Consideramos o valor médio obtido das quatro medições (pontos cardeais) a 4 m de distância do ponto central do quadrante.
SBSQ (%)	Para avaliarmos a densidade do sub-bosque utilizamos a mesma técnica da cobertura herbácea, porém com a tela 50 cm de altura e perpendicular ao solo.

ROCH (%)

Estimamos a porcentagem de rocha exposta no quadrante.

Recursos alimentares

Estimamos a disponibilidade de alimentos, i.e. biomassa seca de frutos zoocóricos e de invertebrados, em todas as parcelas e campanhas amostradas. Consideramos como unidade amostral a média da disponibilidade entre as campanhas de cada espécie de fruto ou da Ordem de invertebrados. A partir dessa média, calculamos a diversidade de Shannon Verdadeiro dos itens alimentares em cada parcela (exponencial do índice de Shannon, ver Jost 2006).

Contabilizamos os frutos em 15 pontos ao longo da parcela em quadrantes de 8 x 8 m, os mesmos das avaliações de micro-hábitat (Figura 1). Para todas as espécies vegetais que estivessem frutificando durante a campanha contabilizamos os frutos, coletamos amostras (i.e. parte vegetativa e reprodutiva) para posterior identificação da espécie e verificamos a biomassa seca do fruto (após duas noites na estufa a 60°C).

Em relação à amostragem de invertebrados, instalamos 30 armadilhas de queda (*pitfalls*, copos de 350 ml), duas em cada transecção de armadilha interceptação e queda e uma em cada ponto de armadilha. Os *pitfalls* permaneciam em campo durante três noites, de modo que nosso esforço em cada parcela e campanha era de 90 armadilhas-noite. Para garantir a captura dos invertebrados adicionávamos nos copos 200 ml da solução composta por água, formol (10%), sal e algumas gotas de detergente. Posteriormente, esse material era triado, identificado até Ordem e verificamos a biomassa após três noites de secagem em estufa a 60°C.

Análise dos dados

Para avaliar as escalas espaciais do macro-hábitat, meso-hábitat e dos alimentos utilizamos a parcela como unidade amostral. Na escala do macro-hábitat os valores das medidas da

paisagem estimadas ou os valores médios no *buffer* de 150 m. No caso do meso-hábitat consideramos a média dos valores dos quadrantes de cada parcela. Na matriz de alimento, utilizamos a média da disponibilidade de cada item de cada campanha, assim como o valor médio de diversidade de itens alimentares (exponencial do índice de Shannon, ver Jost 2006).

Primeiramente, transformamos as variáveis da matriz do macro-hábitat e do meso-hábitat de proporção para o arco-seno da raiz quadrada (Sokal & Rolf 1969). Posteriormente, todas as variáveis das matrizes explanatórias foram padronizadas para distribuição em Z (Zar 1999) (pacote “vegan” [Oksanen et al. 2005]). Em todas as análises, realizamos a seleção de variáveis (*forward selection*) para as matrizes explanatórias. Essa seleção se baseia em dois critérios, sendo um o alfa do grau de significância e o outro o maior R^2 ajustado das variáveis significativamente correlacionadas com a variável resposta através do teste de permutação de Monte Carlo (realizada no pacote “vegan” e no “packfor” do Programa R 3.1.2.[Blanchet et al. 2008, Braak & Smilauer 2002, Dray et al. 2011, Legendre & Legendre 2012]). Além disso, transformamos todas as matrizes respostas com os dados de abundância das espécies para uma matriz de distância de Hellinger, visando eliminar qualquer disparidade entre os valores (Rao 1995, Legendre & Legendre 2012, Legendre & Gallanger 2001).

Avaliamos os efeitos da correlação espacial entre os pontos amostrados em todas as análises, utilizando PCNM (*Principal coordinates of neighbor matrices*) realizado nos pacotes “packfor” e “PCNM” do Programa R 3.1.2. (Borcard & Legendre 2002, Borcard et al. 2004). Essa análise decompõe o espectro das relações espaciais entre os locais de amostragem, criando variáveis que correspondem a todas as escalas espaciais que podem ser percebidos em um determinado conjunto de dados. Para isso, construímos primeiramente as matrizes espaciais baseadas nos dados das coordenadas geográficas (UTM) das parcelas (para as análises de macro-hábitat e meso-hábitat) e dos pontos de avaliação do hábitat. A PCNM utiliza uma análise de coordenadas principais (PCoA) com a matriz truncada de distância

Euclideana entre os locais. Desta forma, utilizamos na matriz espacial somente os autovetores (*scores*) dos eixos do PCNM que foram selecionados pelo modelo *forward selection*.

Posteriormente, avaliamos se ocorria correlação espacial através da relação dos resíduos do modelo da RDA com os *scores* do PCNM selecionados por meio de uma RDA e Anova por teste de permutação de Monte Carlo (9,999 aleatorizações). Caso a relação dos escores fosse significativa, os escores foram usados como co-variável do modelo da RDA.

Realizamos a análise de partição da variação para quantificar o efeito relativo das diferentes matrizes de variáveis explanatórias (i.e., macro-hábitat, meso-hábitat, alimentos e da matriz espacial) nas variáveis respostas (i.e., abundâncias das 11 espécies de pequenos mamíferos) (Borcard et al. 1992, Peres-Neto et al. 2006). Essa análise é baseada no método de ordenação canônica RDA (Análise de Redundância Canônica) (Peres-Neto et al. 2006), onde a proporção explicada pela variância de cada matriz de variáveis explanatórias é descrita pelo R^2 ajustado de acordo com a correção de Ezekiel (Peres-Neto et al. 2006). Os níveis de significância foram calculados a partir da Anova por testes de permutação (N = 9999) (Borcard et al. 2011).

Para avaliarmos uma possível seleção por determinadas características do hábitat, nas escalas do macro-hábitat e meso-hábitat por cada espécie. Primeiramente, realizamos uma PCA para cada escala espacial, com todas as medidas de macro-hábitat (i.e. proporção de Cerrado *s.s.*, Campo, Floresta, Vereda e Cerrado rupestre, Shannon e NDVI) e meso-hábitat (ABCO, NARV, ALTA, SBSQ, HERB e ROCH), para evitar a colinearidade entre as variáveis de cada matriz e entre as matrizes dos distintos hábitats. Em seguida utilizamos os *scores* que mais explicaram a variância de cada matriz como variáveis explanatórias. Com isso, realizamos uma RDA para avaliar a relação entre a variável resposta, sendo abundância das espécies com as explanatórias, sendo o número de eixos necessários para explicar no

mínimo 70% da variação. Calculamos os níveis de significância a partir da Anova por testes de permutação (9,999 aleatorizações).

Na análise da escala mais fina do hábitat, o micro-hábitat, realizamos primeiramente a seleção das variáveis explanatórias através do *forward selection* (Braak & Smilauer 2002). Essas variáveis explanatórias foram padronizadas para distribuição de Z (Zar 1999). Verificamos se havia correlação espacial através dos *scores* da PCNM selecionados (*forward.sel*) com os resíduos do modelo. Verificamos a relação das abundâncias com as variáveis explanatórias, e controlamos o efeito do espaço através da Análise de Redundância Canônica (RDA), testando o nível de significância dos eixos e variáveis com Anova por testes de permutação (9,999 aleatorizações).

Para avaliarmos a influência dos recursos alimentares na abundância das espécies, consideramos as capturas realizadas durante cada campanha, de forma que cada campanha foi considerada uma unidade amostral. Padronizamos as variáveis explanatórias (i.e. biomassa de invertebrados, biomassa de frutos e diversidade de itens) para a distribuição de Z (Zar 1999). Além disso, verificamos se havia correlação espacial através dos autovetores (*scores*) da PCNM selecionados (*forward.sel*) com os resíduos do modelo. Avaliamos a relação das abundâncias com as variáveis explanatórias, e controlamos o efeito do espaço (i.e., co-variável) através da Análise de Redundância Canônica (RDA), testando o nível de significância dos eixos e variáveis com Anova por testes de permutação (9,999 aleatorizações).

Resultados

Partição da variação

Em relação à partição da variação, a matriz dos alimentos não esteve associada com a matriz de abundância das espécies de acordo com o *forward selection*. As variáveis selecionadas para a realização da partição estão na Tabela 2. A matriz espacial não estava correlacionada com os resíduos do modelo da partição da variância (RDA Anova $F_5 = 1.39$, $P = 0.08$, Residual $_{35} = 0.20$). Deste modo, desconsideramos a influência dos alimentos e do espaço na análise de partição da variância. De acordo com os resultados da partição da variância as matrizes que explicaram a estrutura da comunidade foram as diferentes escalas do hábitat ($SS = 22.98$) tanto o macro-hábitat (R^2 ajustado = 17%, $P < 0.01$), como o meso-hábitat (R^2 ajustado = 9%, $P < 0.01$) (Figura 1). Ambas escalas explicaram, em conjunto, 22% da variância na estrutura da comunidade de pequenos mamíferos, sendo 48% no total (Figura 1).

Tabela 2. Relação das variáveis ambientais selecionadas de cada matriz de dados

(*forward.sel*) para a realização da partição da variância.

Variáveis ambientais	R ² adj	F	P
<i>Macro-hábitat</i>			
NDVI	0,152	7,830	0,001
Cerr. Rupestre	0,235	5,009	0,001
Vereda	0,312	5,039	0,001
Floresta	0,369	4,115	0,001
Shannon	0,392	2,292	0,035
<i>Micro-hábitat</i>			
ALTA	0,079	4,279	0,001
HERB	0,173	5,183	0,001
ROCH	0,246	4,483	0,001
NARV	0,313	4,403	0,001

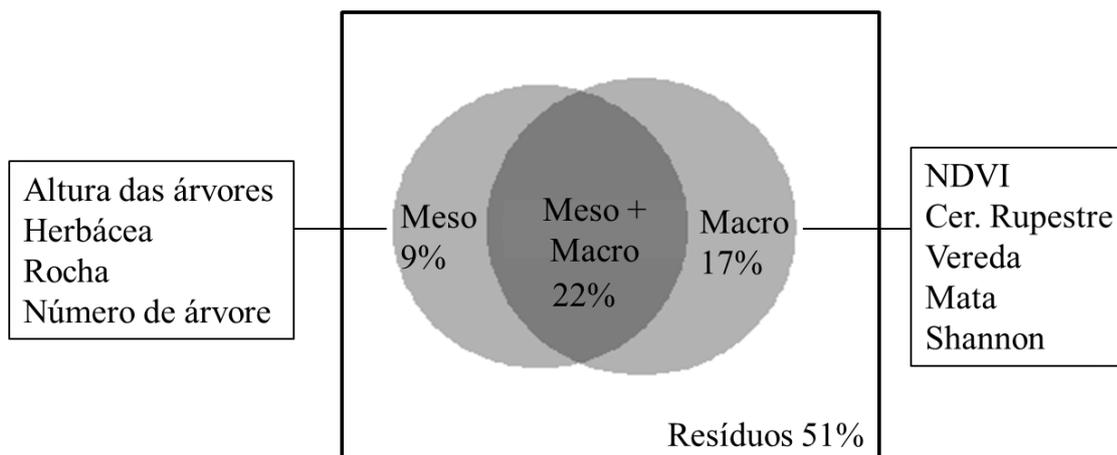


Figura 1. A partição da variância de acordo com o diagrama de Venn para a composição da comunidade de pequenos mamíferos entre as matrizes de variáveis do hábitat. Os valores indicados são os R^2 canônicos ajustados.

Seleção de hábitat pelas espécies

Houve uma influência da estrutura espacial nos resíduos do modelo das abundâncias das 11 espécies de pequenos mamíferos relacionadas com características do hábitat ($F_4 = 1.72$, $P = 0.02$, $\text{Residual}_{34} = 0.25$). Deste modo, retiramos o efeito do espaço utilizando as variáveis selecionadas (*scores* do PCNM) para avaliar a seleção de hábitat em diferentes escalas pelas espécies.

De acordo com os resultados da RDA, as variáveis ambientais estiveram associadas com as abundâncias das espécies ($F_6 = 4.22$, $P < 0.001$). As variáveis ambientais explicaram 37% da variância total dos dados, sendo que a co-variável espacial explicou 23% dessa variância dos dados e 40% não foi explicado pelas variáveis consideradas (Figura 2). Os três eixos canônicos da RDA explicaram 87% da variância dos dados e foram significativos (RDA1 – 43%, $F_1 = 10.76$, $P < 0.001$; RDA2 – 25%, $F_1 = 6.40$, $P < 0.001$; RDA3 – 20%, $F_1 = 4.50$, $P < 0.002$; $\text{Residual}_{28} = 0.24$). Dentre os descritores testados, ou seja, os *scores* das PCAs das variáveis ambientais em duas escalas (macro-hábitat e meso-hábitat), cinco de seis variáveis estiveram significativamente associados com as espécies (MesoPC1: $F_1 = 5.21$, $P < 0.001$; MesoPC2: $F_1 = 4.69$, $P < 0.001$; MesoPC3: $F_1 = 3.20$, $P < 0.003$; MacroPC1: $F_1 = 9.39$, $P < 0.001$; MacroPC2: $F_1 = 1.98$, $P < 0.05$). Somente o terceiro eixo da PCA do macro-hábitat não foi significativo (MacroPC3: $F_1 = 0.85$, $P = 0.58$).

A respeito da relação das espécies de pequenos mamíferos com as variáveis explanatórias, o primeiro eixo da RDA, gerado a partir da composição das comunidades desses animais, teve relação positiva com o MacroPC1. Esse eixo foi negativamente associado com a proporção de campo e positivamente com floresta e NDVI. Deste modo, as espécies negativamente relacionadas com o RDA1 estiveram associadas às áreas campestres (i.e. *Calomys expulsus*, *C. tener* e *Thalpomys cerradensis*). Já as espécies com maior

associação com áreas florestais foram *Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys fornesi*, *O. nigripes* e *Oxymycterus delator* (Figura 2).

As espécies com associações mais fortes e positivas com o segundo eixo da RDA foram *O. delator* e *T. cerradensis*. O segundo eixo da RDA foi inversamente associado com a MesoPC1, MacroPC2 e MacroPC3. Logo, de acordo os *scores* das variáveis (Tabela 3), esses dois roedores estiveram associados, na escala do meso-hábitat, à áreas com copas mais abertas (ABCO), maior cobertura herbácea (HERB) e com menor densidade de árvores (NARV). Já na escala do macro-hábitat, *T. cerradensis* e *O. delator* estiveram associados com maiores proporções de floresta, vereda e NDVI e negativamente com a proporção de cerrado rupestre e heterogeneidade da paisagem (Shannon) (Figura 2).

Já *Thrichomys apereoides* e *Necromys lasiurus*, estiveram negativamente associadas ao segundo eixo da RDA. Essas espécies, na escala do meso-hábitat, estiveram associadas com áreas de menores cobertura de copa, pouca cobertura herbácea (HERB) e maior densidade arbórea (NARV). Na escala do macro-hábitat essas espécies estiveram associadas com menores proporções florestais, menor NDVI e menor proporção de vereda, porém estiveram associados positivamente com a proporção de cerrado rupestre e com a heterogeneidade da paisagem (Shannon).

As espécies associadas negativamente ao terceiro eixo foram *Nectomys squamipes*, *O. fornesi*, *O. nigripes*, *Thalpomys cerradensis* e *Thrichomys apereoides*, de modo que todas estão relacionadas a ambientes com árvores mais altas e maior densidade de sub-bosque. Já *N. lasiurus* e *O. delator* estão positivamente associadas ao terceiro eixo da RDA. Desta forma, essas duas espécies possuem preferências por áreas com árvores mais baixas e menor densidade de sub-bosque. O terceiro eixo da RDA está associado negativamente com a

variável MesoPC2, que respresenta associação positiva com a altura das árvores (ALTA) e densidade do sub-bosque (SBSQ) (Tabela 3).

Tabela 3. Auto-valores da PCA das variáveis ambientais de cada escala espacial analisada.

Os valores em negrito são as variáveis com maior variância explicada em cada eixo da PCA.

Variáveis ambientais	PC1	PC2	PC3
<i>Macro-hábitat</i>	35%	26%	16%
Campo	-1,25	-0,23	-0,11
Cerrado s.s.	-0,79	-0,59	0,44
Floresta	1,20	-0,74	0,20
Vereda	0,80	0,33	-1,18
Cerr. Rupestre	0,19	1,31	0,18
Shannon	0,61	0,84	0,96
NDVI	1,01	-0,89	0,29
<i>Meso-hábitat</i>	40%	27%	16%
ABCO	-1,44	-0,08	-0,20
NARV	1,46	-0,41	0,07
ALTA	-0,15	1,43	-0,06
SBSQ	0,05	1,20	-0,23
HERB	-1,33	-0,54	-0,07
ROCH	0,31	-0,22	-1,53

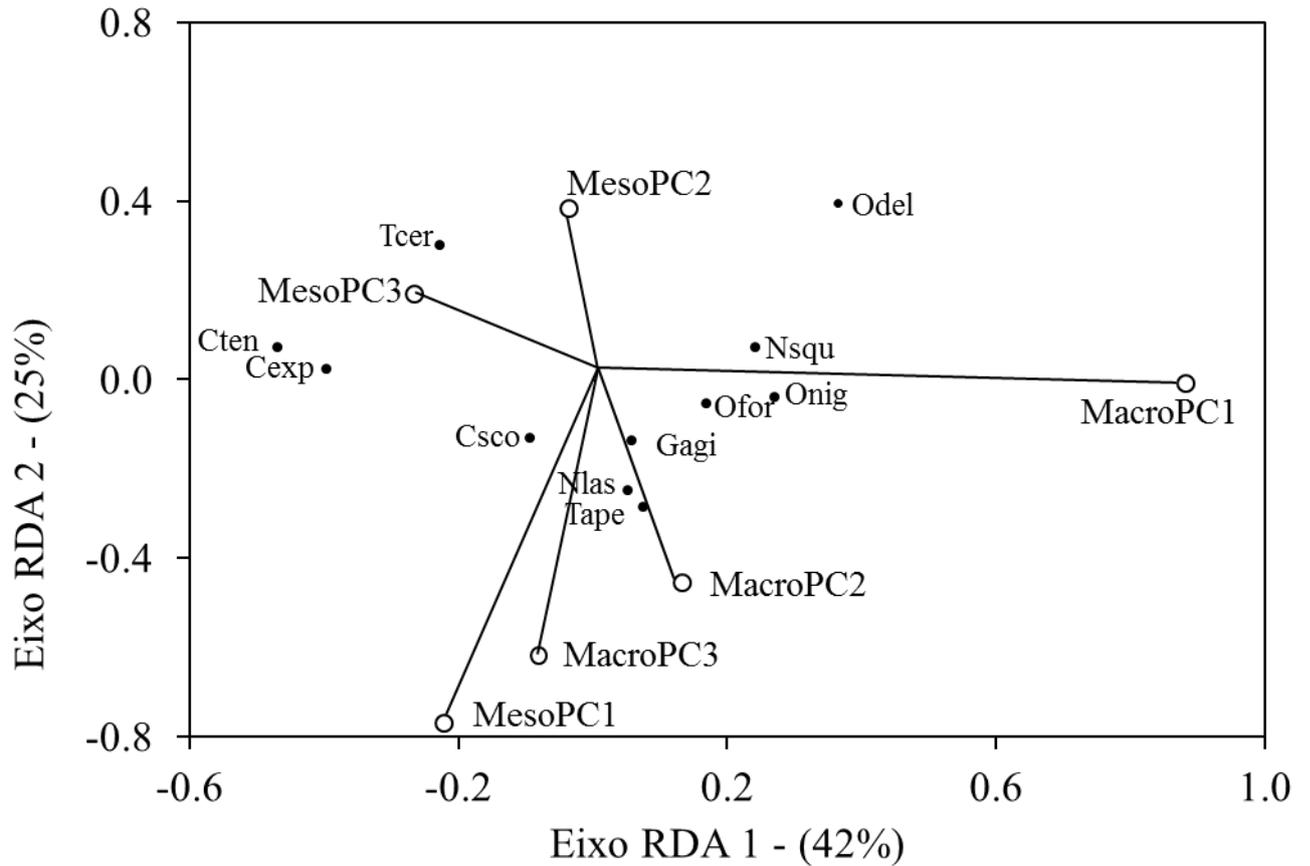


Figura 2. Associação através dos eixos canônicos da Análise de Redundância das abundâncias das 11 espécies estudadas com características do hábitat (medidas do meso-hábitat e macro-hábitat). As siglas das espécies são Gagi = *Gracilinanus agilis*, Cten = *Calomys tener*, Cexp = *C. expulsus*, Csco = *Cerradomys scotti*, Odel = *Oxymycterus delator*, Ofor = *Olygoryzomys fornesi*, Onig = *O. nigripes*, Nlas = *Necromys lasiurus*, Tcer = *Thalpomys cerradensis*, Nsqu = *Nectomys squamipes* e Tape = *Thrichomys apereoides*.

Seleção de micro-hábitat

Na seleção das características mais finas do hábitat associadas com as abundâncias das espécies todas as variáveis (ABCO, ALTA, SBSQ, HERB, NARV e ROCH) foram selecionadas. Ocorreu influência da estrutura espacial das unidades amostrais ($F_{10} = 2.21$, $P < 0.001$, $\text{Residual}_{304} = 0.66$). Desta forma, utilizamos os *scores* da PCNM selecionados pela *forward selection* (Dray et al. 2006) como co-variável no modelo. De acordo com o modelo, a abundância de determinadas espécies de pequenos mamíferos terrestres está associada significativamente com as variáveis do micro-hábitat, desconsiderando o efeito da distância entre os pontos de amostragem ($F_6 = 8.74$, $P < 0.001$, $\text{Residual}_{298} = 0.66$) (Figura 3). Os eixos da RDA explicaram a variação e foram significativos (RDA1 = 42%, $F_1 = 22.25$, $P < 0.001$; RDA2 = 22%, $F_1 = 11.44$, $P < 0.001$; RDA3 = 20%, $F_1 = 10.31$, $P < 0.001$; RDA4 = 14%, $F_1 = 7.37$, $P < 0.001$).

A RDA indicou que todas as variáveis do micro-hábitat foram significativamente associadas com alguma espécie (Figura 3), Abertura da copa - ABCO: $F_1 = 9.50$, $P < 0.001$; Rocha - ROCH: $F_1 = 18.82$, $P < 0.001$; Herbácea - HERB: $F_1 = 11.20$, $P < 0.001$; Número de árvores - NARV: $F_1 = 9.50$, $P < 0.001$; Altura das árvores - ALTA: $F_1 = 5.78$, $P < 0.001$; Sub-bosque - SBSQ: $F_1 = 5.78$, $P < 0.001$. A respeito das associações específicas, o primeiro eixo da RDA indicou que *T. apereoides* está fortemente associado com áreas com maiores proporção de rochas expostas (ROCH), árvores mais altas (ALTA) e maior cobertura do sub-bosque (SBSQ). Por outro lado, *O. delator* e *N. lasiurus* estão associados com maior cobertura herbácea (HERB), e menores cobertura de sub-bosque (SBSQ) e árvores altas (ALTA). O segundo eixo da RDA sugere que *N. lasiurus* está associado positivamente com HERB, NARV e SBSQ, enquanto *T. cerradensis* e *C. expulsus* estão associados com maior ABCO.

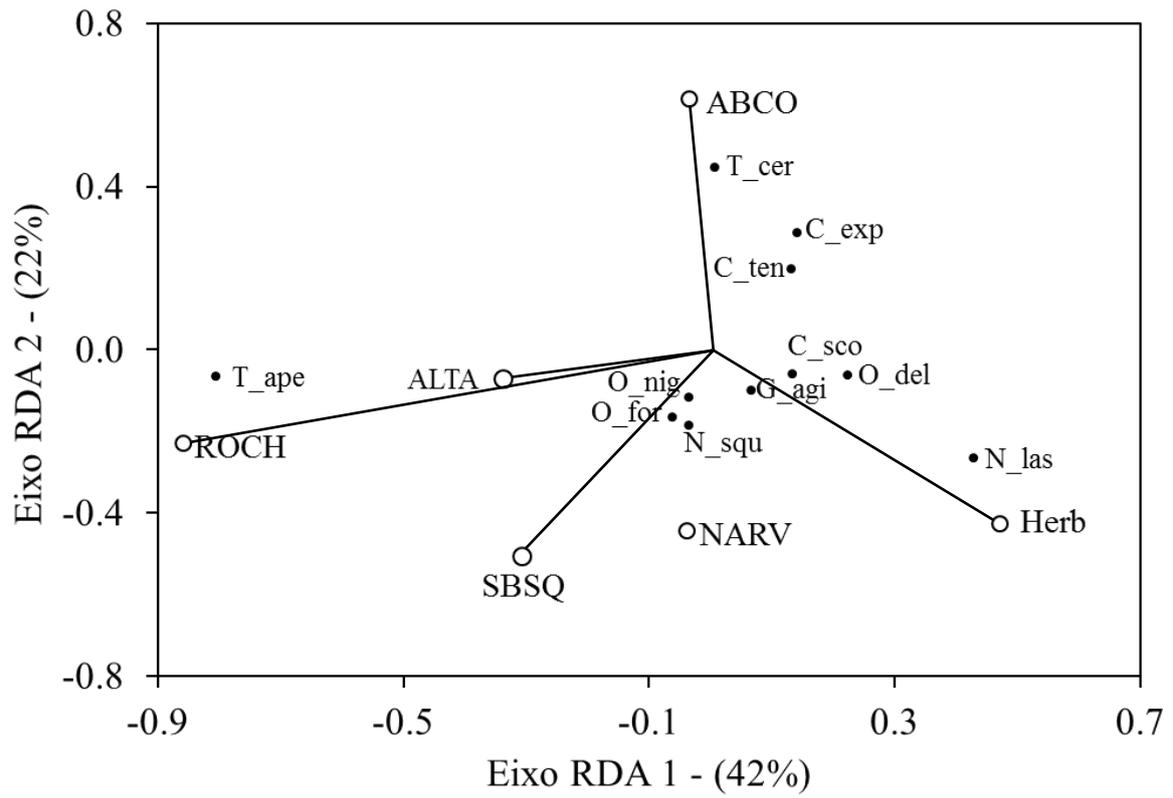


Figura 3. Associação através dos eixos canônicos da Análise de Redundância das abundâncias das 11 espécies estudadas com características do micro-hábitat.

Influência dos recursos alimentares

Ocorreu correlação espacial entre os pontos de medição das variáveis explanatórias ($F_{15} = 4.09$, $P < 0.001$, $\text{Residual}_{114} = 0.49$). Desta forma, utilizamos os *scores* da PCNM selecionados pela *forward selection* (Dray et al. 2006) como co-variável no modelo. Como resultado, não detectamos influencia dos recursos alimentares na abundância das espécies ($F_3 = 1.19$, $P < 0.21$, $\text{Residual}_{111} = 0.49$), visto que o modelo explicou 2% da variação, enquanto a matriz condicionada (espaço) explicou 35% e a matriz não explicada 63%. O primeiro eixo da RDA explicou 51% da variação total e o segundo 37% , porém nenhum deles foi significativos (RDA1: $F_1 = 1.82$, $P < 0.20$; RDA2: $F_1 = 1.31$, $P > 0.48$). Além disso, nenhuma variável foi significativamente importante para a abundância (Shannon: $F_1 = 1.50$, $P > 0.15$; Invertebrados: $F_1 = 0.86$, $P > 0.55$; Frutos: $F_1 = 1.20$, $P > 0.29$).

Discussão

A estrutura da comunidade de pequenos mamíferos terrestres amostrada pode ser explicada pelas características do macro-habitat e meso-habitat. Os parâmetros espaciais e alimentares, de uma maneira geral, não foram relevantes na estruturação da abundância das espécies. Nas seleções de habitat em diferentes escalas, os padrões de preferências das espécies se mantiveram independentemente da escala espacial analisada. Cada escala indicou determinadas características preferenciais das espécies em relação à formação vegetal (macro-habitat), densidade de vegetal do local (meso-habitat) e estrutura pontual da vegetação (micro-habitat). Os resultados das análises não indicaram associações significativas dos recursos alimentares com as abundâncias das espécies.

Estruturação da comunidade

A variação da partição indicou que as características do hábitat nas duas escalas espaciais, i.e. macro-hábitat e meso-hábitat, são relevantes para a ocorrência e abundância das espécies. Alguns autores sugerem que a estrutura da comunidade, considerando tanto a composição quanto a diversidade de espécies, são estruturadas por processos que operam em diversas escalas espaciais (Borcard et al. 2004, Chase & Myers 2011, Leibold et al. 2004, Wiens 1989). No nosso estudo, tanto o conjunto de medidas da paisagem, indicando as fitofisionomias (macro-hábitat) como as variáveis de estrutura da vegetação (meso-hábitat) influenciaram a abundância das espécies. O que não ocorreu em relação às medidas de disponibilidade de alimentos.

Nenhuma espécie analisada foi associada com os recursos alimentares, diferente do sugerido por alguns (Layme et al. 2004, Vieira et al. 2005). Deste modo, a heterogeneidade ambiental do Cerrado foi mais determinante na distribuição das espécies de pequenos mamíferos terrestres do que a disponibilidade e diversidade de recursos alimentares. Essa heterogeneidade, em pequena e grande escala, pode ser maior que na Amazônia, o que poderia explicar a falta de associações com os alimentos nas comunidades de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado em contraste com padrões observados na Amazônia (Lambert et al. 2006, mas ver Vieira et al. 2005). Nossos resultados estão em consonância com a sugestão de que a estrutura do hábitat em diferentes escalas seria o que primeiro determina a distribuição local dos animais (MacArthur & Pianka 1966, Schoener 1974, Wiens 1976).

De acordo com nossos dados, os processos preponderantes para a formação dessas comunidades ecológicas foram determinísticos, ou seja, o meio ambiente determina fortemente a composição da comunidade (ver Chase & Leibold 2003, Chase & Myers 2011). Porém, a disponibilidade e diversidade dos recursos alimentares não foram relevantes na estruturação dessas comunidades de pequenos mamíferos terrestres. Isso pode ser decorrente

da diversidade de itens alimentares consumidos, ou seja, as dietas das espécies podem ter uma grande amplitude. Essa gama de recursos poderia ser de difícil avaliação, considerando a resolução obtida na identificação dos itens. Em geral, esperávamos que, especialmente no caso de comunidades com espécies de dietas especialistas, as respostas à disponibilidade de alimentos fossem importantes para a estruturação dessas comunidades (Brown 1973, 1975, 1978, Brown & Lieberman 1973 Mares & Williams 1977, Reichman 1977, Reichman & Oberstein 1977).

Detectamos também que a estrutura da comunidade de pequenos mamíferos não foi significativamente associada com o efeito do espaço. Deste modo, os padrões que obtivemos não foram determinados simplesmente por um efeito da autocorrelação espacial, ou seja, áreas mais próximas não necessariamente apresentavam abundâncias similares das espécies. O efeito do espaço (incluindo o limite de dispersão), resultaria nos padrões estruturados espacialmente independente da heterogeneidade ambiental (Fortin & Dale 2005, Lindo & Winchester 2009).

Diferenças nos padrões de estruturação das comunidades podem existir por diferenças intrínsecas entre as áreas geográficas, i.e. clima, biogeografia e história evolutiva, podendo apresentar ainda os efeitos das escalas espaciais e temporais. As medidas que caracterizam o ambiente foram as mais importante para a estruturação das comunidades. Esse padrão pode ser produto da alta heterogeneidade do Cerrado, um padrão que pode ser diferente em outros biomas com maior similaridade ambiental. Como em alguns estudos com comunidades de primatas, a variação dos efeitos do espaço e do meio ambiente entre regiões operaram em diferentes escalas locais e regionais (Beaudrot & Marshall 2011, Gavilanez & Stevens 2013, Kamilar 2009)

Seleção de hábitat pelas espécies em diferentes escalas espaciais

Uma das importantes questões da ecologia é o conhecimento das escalas espaciais pelas quais os organismos percebem e respondem ao meio ambiente (Wiens 1989). Cada espécie pode apresentar um padrão particular de preferência de hábitat em uma determinada escala espacial. Deste modo, a seleção de hábitat por pequenos mamíferos terrestres depende da escala do estudo (Jorgensen & Demarais 1999, Morris 1987). Alguns estudos em florestas tropicais sugerem que pequenos mamíferos estejam associados à escala macro-hábitat (Lambert et al. 2006, Lehtonen et al. 2001, Malcolm & Ray 2000, Pardini et al. 2005, Umetsu & Pardini 2007, Willians et al. 2002, Wu et al. 2006), ao meso-hábitat (Moura et al. 2005) e ao micro-hábitat (Chandrasekar-Rao & Sunquist 1996, Moura et al. 2005, Puttker et al. 2008, Shanker 2001).

As três escalas foram importantes para as espécies de pequenos mamíferos que estudamos. Diferente de estudos prévios que indicaram a influência de uma determinada escala mais importante do que outra, como o micro-hábitat sendo mais importante que o macro-hábitat (Bellows et al. 2001, Castleberry et al. 2002), enquanto outros sugeriram o contrário (Jorgensen & Demarais 1999, Morris 1984, 1987). Porém, no nosso estudo, cada espécie indicou sua peculiaridade na escolha das características do hábitat e na sensibilidade de percepção de acordo com as escalas espaciais. Algumas espécies mantiveram o padrão de seleção por ambientes similares entre as escalas, porém, outras espécies indicaram preferências de acordo com a escala analisada.

As espécies fiéis as determinadas características do ambiente independente da escala foram *Nectomys squamipes*, *Oligoryzomys nigripes* e *O. fornesi*. Essas espécies estiveram associadas, na escala macro-hábitat, com paisagens florestais. Para a escala de meso-hábitat indicaram que, nessas paisagens florestais, essas espécies selecionam locais com árvores mais altas e maior cobertura de sub-bosque. A seleção por locais com essas características geralmente é considerada uma estratégia de proteção contra predadores (Dalmagro & Vieira

2005, Múrua & González 1982). Mesmo *T. cerradensis*, associada à ambientes campestres, esteve associada a locais que potencialmente confeririam mais proteção contra predadores nesses ambientes, com árvores mais altas e com maior cobertura herbácea e de sub-bosque.

Os dados de *Oxymycterus delator* indicaram que, na escala de macro-hábitat, esse roedor associou-se à veredas ou à borda de campos úmidos com matas de galeria. Já na escala meso-hábitat e micro-hábitat a espécie preferiu ambientes mais abertos (veredas e campos úmidos), com maior cobertura herbácea e abertura da copa, assim como menores densidade de sub-bosque e árvores mais baixas. Isso confirma a classificação usual dessa espécie como especialista por campos úmidos (Lacher & Alho 2001). Desta forma, a conservação de áreas úmidas é de suma importância para essa espécie.

Já *Thrichomys apereoides* esteve positivamente associada com cerrado rupestre na escala do macro-hábitat. Esse padrão corrobora a associação com ambientes rochosos da mesma na Caatinga (Mares et al. 1986) e no Cerrado (Lacher & Alho 2001). Na escala do meso-hábitat, preferiu locais com menores cobertura herbácea, abertura de copa e densidade de sub-bosque, mas com maior número de árvores e árvores mais altas, o que pode ser explicado pelo uso do estrato vertical pela espécie (Mares et al. 1986). Na escala de micro-hábitat, os indivíduos preferiram locais com maior proporção de rocha exposta no solo, árvores mais altas e maior cobertura do sub-bosque. A diferença na preferência por locais com sub-bosque mais abrigados na escala do micro-hábitat indicou a percepção e estratégia de forrageamento dos indivíduos visando a proteção. Enquanto na escala meso-hábitat a menor densidade de sub-bosque pode estar associada à capacidade de reconhecimento da área.

Necomys lasiurus esteve associada a paisagens mais heterogêneas, indicando sua flexibilidade em ocorrer nas diferentes formações do gradiente campestre a savânico. Na

escala do meso-hábitat preferiram locais com menores cobertura herbácea, abertura de copa, densidade de sub-bosque e com árvores menor, mas associadas a ambientes com maior número de árvores. Na escala do micro-hábitat a percepção e preferência se alteram, com os indivíduos associados com maior cobertura herbácea, maior número de árvores e cobertura do sub-bosque. Deste modo, essa espécie, difere suas preferências de acordo com a escala analisada. O padrão de seleção do micro-hábitat por locais com densa cobertura herbácea foi similar ao indicado por populações em áreas de campo de Murundum (Rocha et al. 2012).

Conclusão

As escalas do macro-hábitat e meso-hábitat são importantes para a estruturação das comunidades de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado. A matriz espacial entre as localidades e os recursos alimentares não explicaram a abundância das espécies. Diferentes características das três escalas espaciais avaliadas foram selecionadas pelas espécies. Desta forma, a estrutura do hábitat em diferentes escalas afeta composição e distribuição das espécies. A disponibilidade e diversidade de itens alimentares não afetaram a abundância das espécies.

Referências bibliográficas

- Alho, C. J. R., 1981, Small mammal populations of the Brazilian cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia* 41(1):228-230.
- Alho, C. J. R., 1982, Brazilian rodents: their habitats and habits. *In*: M. A. Mares & H. H. Genoways (eds.), *Mammalian Biology in South America*. Special Publication of the Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburg.

- Alho, C. J. R., Pereira, L. A. & Costa, A. P. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in Cerrado biome of Central Brazil. *Mammalia* 50:448-460.
- Alho, C.J.R. 1993. Distribuição da fauna num gradiente de recursos em mosaico. In: m. N. Pinto, Cerrado. Editora Universidade de Brasília, Brasília, DF, 2a ed., pp. 213-262.
- Alho, C.J.R. 2005. Intergradation of habitats of non-volant small mammals in the patchy cerrado landscape. *Arquivos do Museu Nacional* 63:41-48.
- Andrade, A. F. B., Bonvicino, C. R., Briani, D. C. & Kasahara, S. 2004. Karyologic diversification and phylogenetic relationships of the genus *Thalpomys* (Rodentia: Sigmodontinae). *Acta Theriologica* 49(2):181-190.
- Beaudrot, L.H. & Marshall, A.J. 2011. Primate communities are structured more by dispersal limitation than by niches. *Journal of Animal Ecology* 80(2): 332–341.
- Bellows, A.S., Pagels, J.F. & Mitchell, J.C. 2001. Macrohabitat and Microhabitat Affinities of Small Mammals in a Fragmented Landscape on the Upper Coastal Plain of Virginia. *The American Midland Naturalist* 146(2):345-360.
- Blanchet, F.G., Legendre, P. & Borcard, D. 2008. Forward Selection of Explanatory Variables. *Ecology* 89(9):2623–2632.
- Bocchiglieri, A., Mendonca, A. F. & Campos, J. B. 2010. Diet composition of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in dry woodland areas of Cerrado in central Brazil. *Mammalia* 74:225-227.
- Bonvicino, C.R., Oliveira, J.A. & D’Andrea, P.S. 2008. Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS. 120p

- Borcard, D. & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51–68.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. 2011. *Numerical ecology with R*. New York: Springer. 306 p.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3):1045-1055.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., & Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85(7):1826-1832.
- Borchert, M. & Hansen, R.L. 1983. Effects of flooding and wildfire on valley side wet campo rodents in central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 43:229-240.
- Braak, C.J.F. ter & Smilauer, P. 2002. *Canoco reference manual for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5)*.
- Bray, R.J. & J.T. Curtis. 1957. Na ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325-349.
- Brown, J. H. 1973. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54:775-785.
- Brown, J. H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. *Ecology and Evolution of Communities* (Ed by M.L. Cody & J. M. Diamond), pp. 315-341. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Brown, J. H. 1978. Effects of mammalian competitors on the ecology and evolution of communities. *Populations of Small Mammals Under Natural Conditions* (Ed by D. P. Snyder), pp. 52-57. Pymatuning Laboratory of Ecology, Spec.Publ.Ser. 5, University of Pittsburg, Penn.

- Brown, J. H. & Lieberman, G. A. 1973. Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54:788-797.
- Camargo, N.F., Cruz, R.M.S., Ribeiro, J.F. & Vieira, E.M. 2011. Frugivoria e potencial dispersão de sementes pelo marsupial *Gracilinanus agilis* (Didelphidae: didelphimorphia) em áreas de Cerrado no Brasil central. *Act Bot Bras* 25:646–656
- Camargo, N.F., Ribeiro, J.F., de Camargo, A. J. A. & Vieira, E.M. 2013. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection *Acta Theriol*
- Castro E.V. & Fernandez, F.A.S. 2004. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 119:73–8.
- Chambers, L.K. & Dickman, C.R. 2002. Habitat selection of the long-nosed bandicoot, *Perameles nasutas* (Mammalia, Peramylidae), in a patchy urban environment. *Austral ecology* 27:334-342.
- Chandrasekar-Rao, A. & Sunkist, M. E. 1996. Ecology of small mammals in tropical forest habitats of southern India. *Journal of Tropical Ecology* 12:561–571.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, Ill
- Chase, J. M., & Myers, J. A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 366(1576):2351-2363.

- 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 Zoologica* 86(2):111-118.
- Dalmagro, A.D. & Vieira, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of araucaria forest in southern Brazil. *Austral ecology* 30:353–362.
- Dray, S., Legendre, P. & Peres-Neto, P.R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological modelling* 196:483–493.
- Dray, S., Legendre, P., & Blanchet, G. 2011. Packfor: Forward selection with permutation (Canoco p. 46). R package version 0.0–8/r100.
- Dray, S., Lissier, R. P., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F. G. Cáceres, M. De, Dufour, A.-B. Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J. & Wagner, H. H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82(3):257–275.
- Dueser, R.D. & Shugart, H.H. 1978. Microhabitat in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59:89-98.
- Emmons, L. H. & Feer, F. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago Press, Chicago.
- Ernest, K.A. & Mares, M. A. 1986. Ecology of *Nectomys squamipes*, the neotropical Water rat, in central Brazil: home range, habitat selection, reproduction and behavior. *Journal of Zoology* 210(4):599–612.

- Finlayson, G.R., Vieira, E.M., Priddel, D., Wheeler, R., Bentley, J. & Dickman, C.R. 2008. Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: a case study using medium-sized marsupials. *Biological conservation* 141:320–331.
- Fortin, M.-J., and M. R. T. Dale. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Freitas, S.R., Cerqueira, R. & Vieira, M.V. 2002. A device and standard variables to describe microhabitat structure of small mammals based on plant cover. *Brazilian journal biological* 62(4b):795-800.
- Fretwell, S.D. 1972. Theory of habitat distribution. Pp. 79-114 in *populations in a seasonal environment* (S. D. Fretwell, ed.). Princeton university press.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr., R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M. & Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229.
- Gavilanez, M.M. & Stevens, R.D. 2013. Role of environmental, historical and spatial processes in the structure of Neotropical primate communities: contrasting taxonomic and phylogenetic perspectives. *Global Ecology and Biogeography* 22(5):607–619.
- Grant, P. R. 1978. Competition between species of small mammals. *Populations of Small Mammals Under Natural Conditions* (Ed by D. P. Snyder), p p. 38-51. Pymatuning Laboratory of Ecology, Special Publ. Ser., Vol. 5, University of Pittsburg, Penn.
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M. & Messier, M. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9:399–409.
- Greene, C.M. & Stamps, J.A. 2001. Habitat selection at low population densities. *Ecology* 82:2091-2100.

- Henriques, R.P.B. & Alho, C.J.R. 1991. Microhabitat Selection By Two Rodent species in the cerrado of Central Brazil. *Mammalia* 55(1):49–56.
- Henriques, R.P.B., Bizerril, M.X.A. & Kohldorf, T. 1997. Abundância, riqueza e seleção de habitat de pequenos mamíferos dos cerrados do brasil central. In contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado (L.L. Leite & C.H. Saito, Eds.). Editora Unb, Brasília, p. 127-130.
- Huete, A.R. & Liu, H.Q. 1994. An error and sensitivity analysis of the atmospheric- and soil-correcting variants of the NDVI for the MODIS-EOS. *Geoscience and Remote Sensing* 32(4):897– 905.
- Jiang, Z., Huete, A R., Chen, J., Chen, Y., Yan, G. & Zhang, X. 2006. Analysis of NDVI and scaled difference vegetation index retrievals of vegetation fraction, *Remote Sensing of Environment* 101(3):366-378.
- Johnson, D.H. 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61(1):65-71.
- Jorgensen, E.E. 2004. Small mammal use of microhabitat reviewed. *Journal of mammalogy* 85:531–539.
- Jorgensen, E. E. & Demarais, S. 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80:421–429.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-369.
- Kamilar, J.M. 2009. Environmental and Geographic Correlates of the Taxonomic Structure of Primate Communities. *American Journal of Physical Anthropology* 1-12.
- Kingston, S.R. & Morris, D.W. 2000. Voles looking for an edge: habitat selection across forest ecotones. *Canadian journal of zoology* 78:2174–2183.

- Krebs, C.J. 1994. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance, 4th edition, harpercollins college publishers, new york.
- Lacher, T.E.J. & Alho, J.R. 2001. Terrestrial small mammal richness and habitat associations in an amazon forest-cerrado contact zone. *Biotropica* 33:171-181.
- Lacher, T.E.Jr. & Alho, C.J.R. 1989. Microhabitat use among small mammals in the Brazilian pantanal. *Journal of mammalogy* 70:396-401.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon press, oxford.
- Lambert, T. D., Malcolm, J.R. & Zimmerman, B.L. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy* 87(4):766–776.
- Langeland, A. 1982. Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake. *Holarctic ecology* 5:273-310.
- 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.
- Legendre, P. & Gallagher, E. D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280.
- Legendre, P. & Legendre, L. 2012. Numerical ecology, 3rd English edn. Elsevier, Amsterdam.
- Lehtonen J.T., Mustonen O., Ramiarinjanahary H., Niemelä J., Rita H. 2001. Habitat use by endemic and introduced rodents along a gradient of forest disturbance in Madagascar. *Biodiversity and Conservation* 10:1185–1202.

- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7(7):601–613.
- Leibold, M.A. & Mcpeek, M.A. 2006. Coexistence Of The Niche And Neutral Perspectives In Community Ecology. *Ecology* 87(6):1399–1410.
- Lessa, L.G. & Costa, F.N. 2009. Food habits and seed dispersal by *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in a brazilian cerrado reserve. *Mastozoología Neotropical* 16(2):459-463.
- Lidicker, W.Z.Jr. & Peterson, J.A. 1999. Responses of small mammals to habitat edges. Pp. 147–174 in landscape ecology of small mammals (g. W. Barrett and j. D. Peles, eds.). Springer-verlag, inc., new york.
- Lindo, Z. & Winchester, N.N. 2009. Spatial and environmental factors contributing to patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite diversity across spatial scales. *Oecologia* 160:817–825.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. 1966. On optimal use of patchy environment. *American Naturalist* 100:603-604.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F. Costa, F.R. C., Castilho, C.V. & Kinupp, V. F. 2005. Title: RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5(2):1-6.
- Malcolm, J.R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of neotropical small mammals. Pp. 179–197 in forest canopies (m. D. Lowman and n. M. Nadkarmi, eds.). Academic press, new york.

- Malcolm, J. R. & Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623–1638.
- Mares, M. A. & Williams, D. F. 1977. Experimental support for food particle size resource allocation in heteromyid rodents. *Ecology* 58:1186-1190.
- Mares, M. A., Ernest, K. A. & Gettinger, R. D. 1986. Small Mammal community structure and composition in the Cerrado province of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 2:289-300.
- Marinho-Filho, J., Reis, M.L., Oliveira, P.S.,Vieira, E.M. & Paes, M.N. 1994. Density and small mammal numbers: Conservation of the Cerrado Biodiversity. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 66:149–157.
- Marinho-Filho, J., Rodrigues, F.H. & Juarez, K.M. 2002. The Cerrado mammals: Diversity, Ecology, and Natural history. In: Oliveira, P.S. & R.J. Marquis. *The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna.* Columbia University Press. New York.
- Marinho-Filho, J., Rodrigues, F.H.G., Guimarães, M.M. & Reis, M.L. 1998. Os mamíferos da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, DF. In: Marinho-Filho, J., Rodrigues, F.H.G., And Guimarães, M. (Eds).1998. *Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas. História Natural e Ecologia em um fragmento de Cerrado do Brasil Central.* GDF/SEMATEC/IBAMA.
- Martins, E. G. & Bonato, V. 2004. On the diet of *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia, Didelphidae) in an Atlantic Rainforest fragment in southeastern Brazil. *Mammalian Biology* 69:58–60.

- Martins, E. G., Bonato, V., Pinheiro, H.P. & Reis, S.F. 2006. Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology* 269:21–28.
- Meserve, P.L. 1981. Resource Partitioning in a Chilean Semi-Arid Small Mammal Community. *Journal of Animal Ecology* 50(3):745-757.
- Morris, D.W. 1984. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone, small mammal faunas. *Can. J. Zool.* 62:1540-1547.
- Morris, D.W. 1987. Ecological scale & habitat use. *Ecology* 68:362-369
- Morris, D.W. 1992. Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes. *Evolutionary Ecology* 6: 412-432.
- Moura, M., Caparelli, A.C., Freitas, S.R. & Vieira, M.V. 2005. Scale-dependent habitat selection in three Didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the atlantic forest of Brazil. *Journal of tropical ecology* 21:337-342.
- Murúa R. & González L. A. 1982. Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia* 52:12–15.
- Nitikman, L. Z. & Mares, M. A. 1988. Ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *Annals of Carnegie Museum* 56:75-95.
- Oksanen, J., Kindt, R. & O'Hara, R.B. 2005. *Vegan Community Ecology Package* version 1.6-10. <http://cc.oulu.fi/jarioksa/>
- Owen, M. 1972. Some factors affecting food intake and selection in white-fronted geese. *Journal of Animal Ecology* 41:79-92.

- 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.V.M., Mendes, S.L., Tavares, V.C., Mittermeier, R.A. & Pattons, J.L. 2012. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. Conservation International Occasional Paper, 76p.
- Pardini, P., Souza, S. M., Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic Forest landscape. *Biological conservation* 124:253–266.
- Percequillo, A. R., Hingst-Zaher, E. & Bonvicino, C. R. 2008. Systematic review of genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of two new species from eastern Brazil. *American Museum Novitates* 3622:1-46.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–2625.
- Püttker, T., Pardini, R., Meyer-Lucht, Y. & Sommer, S. 2008. Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecology* 8:9.
- Ramos, V. N. & Facure, K. G. 2009. Ecologia alimentar de *Calomys tener* (Rodentia, Cricetidae) em áreas naturais de Cerrado. *Anais do III Congresso latino Americano de Ecologia*, São Lourenço, MG.
- Rao, C.R. 1995. A review of canonical coordinates and an alternative to correspondence analysis using Hellinger distance. *Questiio* 19:23–63

- Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation iii: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh journal of botany* 60(1):57–109.
- Reichman, O.J. & Oberstein, D. 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology* 58:636-643.
- Reichman, O.J. 1977. Optimization of diets through food preferences of heteromyid rodents. *Ecology* 58:454-457.
- 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.
- Rosenzweig, M.L. & Winakur, J. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology* 50:558-572.
- Rosenzweig, M.L., Smigel, B. & Kraft, A. 1975. XII Patterns of food, space and diversity. *Rodents in Desert Environments* (Ed by I. Prakash & P. K. Ghosh), p p. 241-268. Junk, The Hague
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American naturalist* 122:240-285.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 1(85):27-39.
- Shanker, K. 2001. The role of competition and habitat in structuring small mammal communities in a tropical montane ecosystem in southern India. *Journal of Zoology (London)* 253:15–24.
- Simonetti, J.A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56:309-318.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. *Biometry*.-freeman, San Francisco, CA.

- Stapp, P. 1997. Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanisms across multiple scales. *Journal of mammalogy* 78:1128–43.
- Steven, B. Castleberry, S.B., Wood, P.B., Ford, W.M., Castleberry, N.L. & Mengak, M.T. 2002. Summer Microhabitat Selection by Foraging Allegheny Woodrats (*Neotoma magister*) in a Managed Forest. *Am. Midl. Nat.* 147:93–101.
- Stevens, S.M. & Husband, T.P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 85:1–8.
- Suarez, O.V. 1994. Diet and habitat selection of *Oxymycterus rutilans* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia* 58(2).
- Turner, M.G. 1989. Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.
- Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecol* 22:517–530.
- Umetsu, F., Metzger, J.P. & Pardini, R. 2008. The importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscape: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31:359–370.
- 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. & Monteiro-Filho, E.L.A. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *J Trop Ecol* 19:501-507
- Vieira, E.M. & Palma, A.R.T. 2005. Pequenos mamíferos de Cerrado: distribuição dos gêneros, estrutura das comunidades nos diferentes hábitats. Pp. 265-282, *em*: Cerrado:

- ecologia, biodiversidade e conservação (A Scariot, JM Felfili e JC Sousa-Silva, eds.).
Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Vieira, E.M., Baumgarten, L.C., Paise, G. & Becker, R.G. 2010. Seasonal patterns and influence of temperature on the daily activity of the diurnal neotropical rodent *Necomys lasiurus*. *Canadian Journal of Zoology* 88:259-265.
- 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 a spool-and-line. *Mammalian Biology* 70(6):359–365.
- Vieira, M.V., Olifiers, N., Delciellos, A.C., Antunes, V.Z., Bernardo, L., Grelle, C.E. & Cerqueira, R. 2009. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation* 142(6):1191-1200.
- Vieira, M.V., Olifiers, N., Delciellos, A.C., Antunes, V.Z., Bernardo, L.R., Grelle, C.E.V. & Cerqueira, R., 2009. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation* 142:1191–1200.
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological monographs* 26:1-80.
- Wiens, J. A. 1976. Populations responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:81-120.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3(4):385–397.

- Williams, S.E., Marsh, H. & Winter, J. 2002. Spatial Scale, Species Diversity, and Habitat Structure: Small Mammals In Australian Tropical Rain Forest. *Ecology* 83(5):1317–1329.
- Wu, D., Luo, J. & Fox, B. J. 1996. A comparison of ground-dwelling small mammal communities in primary and secondary tropical rainforest in China. *Journal of Tropical Ecology* 12:215–230.
- Wywiałowski, A.P. 1987. Habitat structure and predators: choices and consequences for rodents habitats specialists and generalists. *Oecologia* 72:39:45.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. Upper saddle river, prentice hall, 929 p.

Capítulo III

Isotopic niche of small terrestrial mammals from a neotropical savanna (Cerrado)

Artigo submetido à *Journal of Mammalogy*

Corresponding author:

Emerson M. Vieira

Laboratório de Ecologia de Vertebrados, Departamento de Ecologia,

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília,

Campus Darcy Ribeiro, CP 04457

Brasília DF, CEP 70919-970, Brazil

e-mail: emvieira@unb.br

Phone: +55 61 31072998

Running head: Isotopic niche of Cerrado small mammals

Isotopic niche of non-volant small mammals from a neotropical savanna (Cerrado)

Juliana F. Ribeiro, Mercedes M. C. Bustamante, André C. Guaraldo, Gabriela B. Nardoto,
Guilherme R. C. C. Santoro, and Emerson M. Vieira*

*Laboratório de Ecologia de Vertebrados, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências
Biológicas, Universidade de Brasília, Campus Darcy Ribeiro, CP 04457, Brasília DF, CEP
70919-970 (JFR, EMV)*

*Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília,
Brazil (MMCB, GBN)*

Universidade Federal do Paraná, Curitiba-PR, Brazil (ACG)

*Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília,
Brazil (GRCCS)*

Knowing the niche dimensions of the species that occur in a given location or region allows us to understand the mechanisms responsible for their co-existence. Because non-volant small mammals (i.e., marsupials and rodents) of the Central Brazilian savanna (Cerrado) are abundant and widely distributed throughout the biome, this is a particularly interesting group in which to evaluate the role of trophic niche partitioning in species co-existence. Using stable isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and metrics of the isotopic niche, we evaluated dietary habits for 22 small mammal species from the Cerrado in two periods of the year (dry and rainy seasons) and in three of main types of vegetation formations that occur in the biome (grassland, savanna, and forest). In addition, we evaluated the dietary contributions of food items from three groups (C_3 fruits, C_4 grasses, and invertebrates). Most species of small mammals were found to be omnivorous, but the rodents *Oecomys bicolor*, *Rhipidomys macrurus*, and *Nectomys squamipes* tended to be more frugivorous, whereas the marsupials *Monodelphis domestica* and *Gracilinanus agilis*, together with the rodents *Thrichomys apereoides* and *Oxymycterus delator*, tended to be more insectivorous. The rodents *Calomys tener*, *Calomys expulsus*, *Necomys lasiurus*, *Euryoryzomys lamia*, *Cerradomys scotti*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oligoryzomys fornesi*, *Nectomys squamipes*, *Thrichomys apereoides*, and *Clyomys laticeps* showed some dietary plasticity depending on the season and vegetation formation. In addition, some species tended to increase the amplitude of the trophic niche in more complex areas compared to less complex areas, as in the rainy season compared to the dry season. These results indicate that the availability and diversity of food as well as habitat complexity influence food preferences and consequently the isotope assimilation of species.

Keywords: isotopic diet, feeding habits, rodents, marsupials

Knowing how species of the same community use different resources is important for understanding the factors that allow their co-existence (Chase 2005; MacArthur and Levins 1967). According to Hutchinson's concept of niche (1957), each species has a particular ecological niche, which is defined as the n-dimensional space in which each axis is a relevant factor for the occurrence of the species. With respect to animals, the main dimensions of the ecological niche are usually habitat, followed by food resources (Schoener 1974; 1983; Toft 1985). A more recent approach identifies food sources by analyzing stable isotope ratios of carbon and nitrogen in animal tissues. Stable isotope analysis provides evidence for how exploitation of the habitat and assimilation of food resources occur. These factors are important dimensions of the organism's isotopic niche (Bearhop et al. 1999; Quillfeldt et al. 2008).

Stable isotope analysis can be used to answer specific ecological questions, as the ratios of stable isotopes measured in organisms allow inferences about the food ingested and assimilated. The ratio of stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) indicates trophic transfer and can be used to estimate the trophic positioning of an organism (DeNiro and Epstein 1981; Fry et al. 2006; Kelly 2000). The ratio of stable carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) is influenced mainly by the photosynthetic pathways of the plants used as food sources (e.g., C_3 and C_4 plants) (DeNiro and Epstein 1978; Peterson and Fry 1987; Post 2002).

Evaluation of isotopic niches is nonexistent for mammals of the neotropical Brazilian savanna (Cerrado). This biome is a mosaic composed of several physiognomic forms including open environments (grassland *campo* formations), typical savanna formations (mainly cerrado *sensu stricto*, a savanna woodland with 10%–60% of canopy cover, trees reaching up to 7 m high, and grassy understory), and forest formations (including dry forests and evergreen forests surrounding watercourses). This structural heterogeneity is reflected by a corresponding high biological diversity, making the Cerrado the biologically richest

savanna in the world (Silva and Bates 2002). This embraces vertebrate species richness (Colli et al. 2002; Nogueira et al. 2011; Silva 1997), including non-volant small mammals, with at least 90 species of small rodents and marsupials (Paglia et al. 2012).

In the Cerrado, several small mammals are locally abundant and widely distributed in the three main vegetation formations (i.e., grassland, savanna, and forest). Although most of these species are specialists in a given vegetation formation (Alho et al. 1986; Mares et al. 1986), there are also habitat generalists such as the sigmodontine rodents *Necromys lasiurus* and *Oligoryzomys nigripes* (Alho et al. 1986; Henriques and Alho 1991; Marinho-Filho et al. 1994). The great diversity of species, habitat complexity, and feeding strategies, combined with the variability of isotopic ratios associated with the distinct vegetation types (Coletta et al. 2009), make this an extremely interesting group in which to assess isotopic niches.

Most small terrestrial mammal species in the Cerrado are classified as omnivorous, (Paglia et al. 2012) consisting primarily of fruits, seeds, invertebrates, leaves, and fungi. However, detailed information about the eating habits of small terrestrial mammals from the Cerrado is limited and derived primarily from analyses of feces and stomach contents (Santori et al. 2012). Of the 25 marsupial species in the biome (Paglia et al. 2012), the dietary habits of only 12% have been described in published studies (Albanese et al. 2012; Bocchiglieri 2010; Caceres 2002; Camargo et al. 2011, 2014; Campos et al. 2001; Casella and Caceres 2006; Lessa and Costa 2009; Martins et al. 2006; Pinotti et al. 2011). Knowledge about the 78 rodent species (Paglia et al. 2012) is even scarcer, with information available only for the eating habits of <7% of these species (Campos et al. 2001; Castellarini et al. 1998; Ellis et al. 2008; Lessa and Costa 2009; Meserve et al. 1988; Pinotti et al. 2011; Ramos and Facure 2009; Talamoni et al. 2008).

Even less is known about potential sources of dietary variation, such as the ontogeny of sex differences or seasonal environmental changes (see Bolnick et al. 2003, 2010; Camargo et al. 2014). This last factor may be highly relevant in the Cerrado, which is characterized by strong seasonality, with well-defined rainy and dry seasons (Miranda et al. 1993). Limitations of the information derived from fecal and stomach content analysis include an overestimation of items that are undigested or incompletely digested (e.g., arthropods) and underestimation of other foods (e.g., fruits and soft-bodied invertebrates) (Dickman and Huang 1988; Kronfeld and Dayan 1998; Kunz and Whitaker 1983). Another approach evaluates digestive tract morphology, drawing conclusions about the organism's dietary habits from the relative size of each part of the digestive tract (Charles-Dominique et al. 1981; Cáceres 2005; Hume 1999; Santori et al. 2005). This approach, however, also provides an incomplete scenario of feeding habits, as it does not allow the evaluation of the realized feeding niche of the species or else possible seasonal variations on feeding strategies.

Stable isotope analysis has been shown to reliably indicate food sources. The carbon isotopes ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) and nitrogen isotopes ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) present in foods (Boutton et al. 1983; Farquhar et al. 1989) match the isotopic signatures of tissues in the animals eating those foods (Peterson and Fry 1987). The dietary information obtained from stable isotope analysis reflects food consumed over a longer period than information obtained from analysis of stomach contents. Furthermore, stable isotope analysis provides ecological information about the organism (habitat, trophic level), geographical origins of the foods eaten (Salvarina et al. 2013), and foraging behavior of the animal (Crawford et al. 2008). For small mammals from the Cerrado, it may reveal potential displacement between vegetation formations of individuals in search of food.

Variation of $\delta^{13}\text{C}$ values is smaller among C_3 plants of the Cerrado (-24.4‰ to -33.6‰) (Coletta et al. 2009) than among C_4 plants (-11‰ to -13‰) (Farquhar et al. 1989;

Nardoto et al. 2006a,b), because carbon isotope discrimination is greater in C₄ plants. The $\delta^{15}\text{N}$ values of Cerrado plants vary from -2.5‰ to $+4.5\text{‰}$ (Bustamante et al. 2004; Coletta et al. 2009). Trophic levels and isotope assimilation in tissues range from 0.5‰ to 4.6‰ for ^{13}C and 1.0‰ to 6.0‰ for ^{15}N (DeNiro and Epstein 1978, 1981; Nardoto et al. 2006a; Sponheimer et al. 2003a, 2003b). The carbon isotope signature allows us, for example, to determine whether the food sources assimilated by the organism were predominantly from grassland (C₄) or forest (C₃) (Ambrose and DeNiro 1986). Stable isotopes $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ dispersed in isotopic space indicate the isotopic signature of the individual and helps elucidate issues related to the food chain such as its trophic position (Crawford et al. 2008; Dalerum and Angerbjörn 2005; Kelly 2000; Gannes et al. 1998; Hyodo et al. 2010; Layman et al. 2005; Nakagawa et al. 2007; Peterson and Fry 1987; Post 2002; Post et al. 2000; Vander Zanden et al. 1997), niche breadth (Layman et al. 2007), relative contribution of food sources (Benstead et al. 2006; Vander Zanden and Vadeboncoeur 2002), niche variations (Post 2003), and intraspecific variability in dietary habits (Araújo et al. 2007; Bearhop et al. 2004; Bolnick et al. 2003; Matthews and Mazumder 2004).

Here we describe the isotopic diets of 22 species of small terrestrial mammals (5 marsupials and 17 rodents). We estimated the contribution of each food group (i.e., C₃ plants, C₄ grasses, and invertebrates) for each species. We then compared the descriptions of trophic niches to the limited studies on the dietary habits of those species (Albanese et al. 2012; Bocchiglieri 2010; Caceres 2002; Camargo et al. 2011, 2014; Campos et al. 2001; Casella and Caceres 2006; Castellarini et al. 1998; Ellis et al. 2008; Lessa and Costa 2009; Martins et al. 2006; Meserve et al. 1988; Pinotti et al. 2011; Ramos and Facure 2009; Talamoni et al. 2008). We anticipated that analyzing the isotopic niches of small mammals in the Cerrado would shed light on dietary relationships among species that have remained unclear using commonly used methods. We also investigated the isotopic niches of the species through the

description of the food groups assimilated (i.e., C₃ plants [fruits], C₄ grasses, invertebrate consumers of C₄ plants, and invertebrate consumers of C₃ plants) during the rainy versus dry seasons and in different vegetation formations (grassland, savanna, and forest). Finally, for species sampled in more than one vegetation formation or season, we evaluated intraspecific variations of the isotopic niche related to these factors.

Methods

Study area

The Cerrado, which occupies approximately 25% of Brazil (Ratter et al. 1997), contains diverse vegetation types including open areas (e.g., open grasslands and grassland with scattered shrubs), savanna formations with increased woody plant cover (e.g., woodland savanna and rocky savanna), and forest formations (e.g., dry forests, gallery forests, and woodland forests [*cerradões*]) (Eiten 1994; Ribeiro and Walter 1998). The tropical wet and dry climate (i.e., Aw according to the Köppen [1948] climate classification system) is characterized by a dry season from April/May to August/September with marked water deficits in most soils, and a rainy season from September/October to April/May.

We carried out the study in the conservation unit Chapada dos Veadeiros National Park, hereafter called PNCV, located in the municipality of Alto Paraíso, federal state of Goiás (14°05'05.32" S, 47°42'18.67" W). The park has an area of 65,514 ha, and the altitude ranges from 1100 to 1300 m.

Field Methods

We sampled the area once in each season (i.e., rainy and dry) in the years 2012 and 2013. We established 13 linear transects of 270 m, placed 300–1,000 m apart to ensure sampling independence. These transects were established in four forest formations (all gallery forests), five savanna formations (four cerrado *sensu stricto* and one rocky cerrado), and four grassland formations (two wet grasslands and two distinct open grasslands [one dry grassland (campo limpo) and one wet grassland]). The gallery forests showed signs of disturbance, with a more open canopy in several places, probably due to recurrent fires in this conservation unit.

In each transect, we installed 8 60-liter pitfall traps, 5 Tomahawk live traps, 25 small Sherman® live traps (9 cm × 9.5 cm × 23 cm), and 5 large Sherman traps (11 cm × 12.5 cm × 37 cm). The pitfall traps were placed 5 m from each other and were interconnected with 50-cm tall drift fences. The Tomahawk and Sherman traps were placed on the ground alternately at every 10 m, forming a linear capture transect. The pitfall traps were installed at the beginning and end of the plots in linear transects of 25 m arranged perpendicularly to the live-trap transect. Sampling in each plot consisted of eight subsequent nights of capture, resulting in 1,376 trap-nights per plot and 17,888 trap-nights in total.

We used a standardized mixture of mashed banana, cod oil, cornmeal, and vanilla essence as bait in all traps. We recorded the species, gender, reproductive status, body measurements, and weight of all individuals captured. We also collected hair samples from the dorsal region of each individual for isotopic analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$).

Food items

We estimated food availability by summing up the dry biomass of zoochorous fruits and orders of invertebrates in each field session at every plot (Fig. 1). Fruit availability was calculated as the estimate of each fruit species available multiplied by its dry biomass, using the average availability for each season and every sampling. We considered the fruits at 15 points in 8×8 m quadrants along the plot and 14 m apart. For each plant species producing fruits during the sampling, we counted the fruits, collected vegetative and reproductive parts for further identification at the species level, and determined the fruit dry mass (after 48 hours in a drying oven at 60°C).

For invertebrate sampling, we installed 30 pitfalls consisting of 500-ml plastic cups buried so that the soil was flush with the cup edge. To ensure the capture and storage of invertebrates, the cups held 400 ml of solution consisting of water, formaldehyde (10%), and a few drops of detergent. We placed two of these traps in each transect of the mammal pitfall traps, and one close to each live-trap point. These invertebrate pitfall traps remained in the field for three consecutive nights, for a total of 90 trap-nights. The material was then screened and identified at the level of order, and its dry biomass was obtained after 72 hours in a drying oven at 60°C .

Samples for isotopic analysis

For the isotopic analysis we selected fruit species (C_3) that are more frequently described in the diet of small mammals (Albanese et al. 2012; Bocchiglieri 2010; Camargo et al. 2011, 2014; Campos et al. 2001; Casella and Caceres 2006; Castellarini et al. 1998; Ellis et al. 2008; Lessa and Costa 2009; Meserve et al. 1988; Pinotti et al. 2011; Ramos and Facure 2009; Talamoni et al. 2008) or were more abundant in the sampled vegetation formations (e.g., Melastomataceae, Rubiaceae, Sapindaceae, Smilacaceae, Vochysiaceae, Apocynaceae,

and Erythroxylaceae). We conducted isotopic analysis of 22 samples of C₃ species. Seven species were from the open grasslands, consisting of six species with zoochorous fruits (*Byrsonima verbascifolia*, *Chomelia* sp., *Miconia albicans*, *Myrcia tomentosa*, *Psidium myrsinites*, and *Rourea* sp.), and one anemochorous species that was highly abundant in the study area (*Qualea* sp.). In the savanna areas, we sampled five C₃ species (one morpho-species of Leguminosae, *Syagrus deflexa*, *Matayba* sp., *Smilax* sp., and *Hancornia speciosa*). In forest areas we evaluated samples of the following 10 C₃ fruit species: *Buchenavia* sp., *Erythroxylum engleri*, *Leandra* cf. *deflexa*, *Mauritia flexuosa*, *Miconia stenostachya*, *Protium heptaphyllum*, *Psychotria* cf. *mapourioides*, *Smilax fluminensis*, *Tibouchina stenocarpa*, and *Chionanthus* sp. We also analyzed samples of seeds from two C₄ species of Poaceae: *Schizachyrium sanguineum* and *Trachypogon macroglossus* species.

Regarding prey, we used $\delta^{13}\text{C}$ measurements to classify invertebrates into two groups, C₃ invertebrates and C₄ invertebrates, according to the origin of the resource used by these prey species (i.e., woody plants and grasses, respectively). Thus, higher values of carbon indicated that the food source originated from open areas, whereas lower values of carbon indicated that the food source originated from forest areas. We separated invertebrates through the carbon isotope distribution range ($\delta^{13}\text{C}$) by defining the average distribution as the cut-off value between groups. In total we analyzed 117 invertebrate samples, categorized according to season and vegetation formation (grassland rain, $n = 17$; grassland dry, $n = 10$; savanna rain, $n = 10$; savanna dry, $n = 21$; forest rain, $n = 12$; forest dry, $n = 22$). The samples were dried for 96 h in a drying oven at 60°C and then crushed and weighed (minimum sample weight = 1.5 mg) in tin capsules using an analytical scale.

For the small mammals, we attempted to obtain samples of all species in each season and vegetation formation, and collected a total of 134 hair samples. Residues were removed from the hair samples by rinsing with distilled water, immersing them in a 2:1 mixture of

chloroform and methanol for 30 min, and rinsing again with distilled water. The hair samples were then dried overnight at 65°C, cut, and weighed (minimum sample weight = 1.5 mg) in tin capsules on the analytical scale.

The $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotope ratios of each hair and vegetation sample were determined at the Stable Isotope Facility of the University of California, Davis, USA. The isotopic compositions were analyzed using an elemental analyzer interfaced to a continuous flow isotope ratio mass spectrometer. Internal, certified laboratory standards are routinely interspersed with target samples during analysis runs. Long-term standard deviations of internal standards used at the Stable Isotope Facility are 0.2‰ for carbon and 0.3‰ for nitrogen (details on analytical procedures and laboratory standards can be found at <http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/13cand15n.html>). The results are reported in the delta notation (δ) in parts per thousand (‰), relative to standard international references (VPDB-Vienna Pee Dee Belemnite for carbon and atmospheric air for nitrogen).

The time required for the assimilation of ingested food (i.e., time from ingestion until isotopes are incorporated into the tissue and subsequent excretion) is specific for each tissue (Hobson and Clark 1992a). Accordingly, we corrected the data obtained from hair samples by the specific isotopic renewal rate (or turnover) based on the 47.5-day half-life of carbon in non-volant small mammal hair (Tieszen et al. 1983). Because isotope fractionation varies according to consumer characteristics such as diet composition and feed rate (Post 2002; Vander Zanden and Rasmussen 2001), we adjusted the isotope values of rodents and marsupials using the average fractionation of 2.2 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ (Sponheimer et al. 2003; Tieszen et al. 1983) and 3.0‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (DeNiro and Epstein 1981).

Statistical analysis

Bayesian models are appropriate for the evaluation of isotopic signatures and discrimination of resources consumed (Moreno et al. 2010; Newsome et al. 2007; Ogle et al. 2004). To estimate the diet of small mammal species, we used the Markov Chain Monte Carlo method with 500,000 permutations (Parnell et al. 2010). This analysis produces a relative contribution probability curve for each food resource to obtain $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for each hair sample. These isotope ratios were adjusted using the above-mentioned fractionation values for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, and food resources were divided into three groups (C_3 , C_4 , and invertebrates). In this way we estimated the average contribution of each food resource for each mammal species sampled (i.e., isotope diet). Analyses were performed in the R environment, version 2.15.3 (R Development Core Team 2013) using the siar package (Parnell and Jackson 2011).

We also calculated the diet and isotopic niches for the species in each season and vegetation formation using the Markov Chain Monte Carlo method with 500,000 permutations. For this analysis we categorized food sources into four groups (C_3 fruits, C_4 grasses, invertebrates that consume C_3 plants, and invertebrates that consume C_4 plants) because the subdivision of mammalian samples into season and vegetation formation limits the analysis to a maximum of four food sources (Boecklen et al. 2011).

Based on the distribution of samples in each scenario analyzed, we described three isotopic niche metrics (Layman et al. 2007) that reflect trophic diversity, considering the $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ biplot as follows: (i) range of $\delta^{15}\text{N}$, which correlates to the number of isotopic trophic levels that the species assimilated (i.e., trophic diversity assimilated); (ii) range of $\delta^{13}\text{C}$, which correlates to the number of basal resources that the species assimilated; (iii) total area (TA) of the convex polygon, which informs the overall trophic diversity of the isotopic niche of the species.

We also evaluated two metrics that reflect aggregation (i.e., trophic redundancy) or dispersion of individuals in the two-dimensional space ($\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$) of the isotopic niche (Layman et al. 2007). The first metric, redundancy of the isotopic niche (mean nearest neighbor distance; MNND), is the mean Euclidean distance between individuals of a species. Thus, the smaller the MNND, the more similar is the trophic ecology among individuals of that species (i.e., greater trophic redundancy within the species). We also considered a measure of uniformity between individuals of a species in the $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ space (i.e., standard deviation of the mean nearest neighbor distance; SDMNND), which is less influenced by sample size; here it is the number of individuals that had their hair analyzed.

Results

Availability and diversity of food resources

Regarding the availability and diversity of food for non-volant small mammals in the Cerrado, we identified 95 species of zoochorous fruits that were fruiting during field sessions and in all vegetation formations: 48 species fruiting in forest formations, 41 in savanna formations, and 31 in grassland formations. We recorded 19 orders of invertebrates: 16 in forest formations, 16 in savanna formations, and 18 in grassland formations. Invertebrate diversity was greater in the rainy season than in the dry season for all the formations. However, the availability of ground invertebrates was higher in the open environments (savanna and grassland formations) in the dry season. Diversity and availability of fruit were generally greater in the rainy season, except in the savanna, where fruit availability was similar across seasons (Fig. 1).

Isotopic diet of non-volant small mammals of the Cerrado

We performed isotopic diet analysis of 22 species of small mammals (number of samples shown in Appendix I). The relative contribution of the three food groups assessed (C₃ source, C₄ source, and invertebrates) indicated a predominance of omnivory in the small mammal communities studied (Fig. 2; Appendix II).

Of the 22 species assessed, isotope assimilation indicated that four species had diets based primarily on fleshy fruits (*N. squamipes*, *Calomys expulsus*, *Oligoryzomys nigripes* and *O. fornesi*), seven species had diets based on both fleshy fruits (C₃) and invertebrates (*Thrichomys apereoides*, *Oxymycterus* sp., *Calomys tener*, *Cerradomys scotti*, *Euryoryzomys lamia*, *Oecomys bicolor*, and *Rhipidomys macrurus*), three were mainly insectivorous (*Monodelphis domestica*, *Gracilinanus agilis*, and *Oxymycterus delator*), and two (*Thylamys velutinus* and *Necromys lasiurus*) had diets based primarily on invertebrates and C₄ seeds (or invertebrates that consume C₄ plants; Fig. 2). The dietary pattern was unclear for the other six species assessed (Fig. 2; Appendix II).

The marsupials tended to be insectivores, as shown by results indicating that invertebrates that consume C₃ plants were important food sources for both representatives of the *Monodelphis* genus. *Thylamys velutinus* also appears to eat invertebrates that consume C₄ plants growing mainly in savanna environments in the dry season. *Cryptonanus agricolai*, sampled exclusively in grassland areas, assimilated more invertebrates that consume C₄ plants in these environments. The diet of *G. agilis* was based on invertebrates that consume C₃ plants both in grassland areas (rainy season) and savannas (dry season). In forest formations the data show that species changed their diets from invertebrates that consume C₃ plants in the rainy season to invertebrates that consume C₄ plants in the dry season (Fig. 3).

Most of the Sigmodontinae rodents showed significant assimilation of both C₃ and C₄ plants (Fig. 3). However, species of the genus *Oxymycterus* (*O. delator* and *Oxymycterus* sp.) showed isotope values consistent with a more insectivorous diet, with assimilation of invertebrates of grassland origin across the seasons and formations assessed (letters h and i in Fig. 3). But the caviomorph rodent, *Cavia aperea* (Caviidae), assimilated fruits with average carbon values in the savanna during the dry season (letter s in Fig. 3D). Other caviomorphs, the echimids *Clyomys laticeps* and *Thrichomys apereoides*, assimilated C₃ fruits in savanna environments (letters u and v in Fig. 3C and 3D), where the first species assimilated C₃ fruits in forest environments during the rainy season (letter u in Fig. 3E). Another Echimyidae species, *Carterodon sulcidens*, assimilated C₄ vegetable matter in grassland environments during the dry season (letter t in Fig. 3B).

For some species, isotopic niche metrics could be compared across seasons in the same vegetation formation or across different vegetation formations in the same season. In the rainy season, *C. tener* and *N. lasiurus* showed higher isotopic niche area (TA) and less redundancy (MNND) between individuals in more complex formations (Table 1). Considering seasonal differences, in the dry season *T. apereoides* and *O. delator* showed smaller isotopic niche area (TA), greater redundancy between sources (MNND), and greater uniformity of isotopic values between individuals (SDMNND) than in the rainy season. On the other hand, *R. macrurus* showed an increase in all three metrics in the dry season compared to the rainy season (Table 1).

Discussion

This study is the first published report describing the isotopic diets of non-volant small mammals from the Brazilian Cerrado. Stable isotope analysis can indicate whether a species

is more frugivorous (C₃), granivorous (C₄), or insectivorous. Our results indicate that this community consists mainly of omnivorous species, which is consistent with results of previous studies that analyzed fecal and stomach contents (Albanese et al. 2012; Bocchiglieri 2010; Caceres 2002; Camargo et al. 2011, 2014; Campos et al. 2001; Casella and Caceres 2006; Castellarini et al. 1998; Ellis et al. 2008; Meserve et al. 1988; Lessa and Costa 2009; Pinotti et al. 2011; Ramos and Facure 2009; Talamoni et al. 2008).

Food availability changed across habitat types and was generally higher in the rainy season than in the dry season, which is in agreement with the available information of other Cerrado areas in central Brazil (Pinheiro et al. 2002, Silva et al. 2011). The observed lower availability of invertebrates in the forest in comparison with the availability observed in the savanna and grassland formations was probably influenced by the sampling protocol that we used, as pitfall traps capture mainly ground animals and possibly underestimate overall invertebrate availability in more complex forest habitats.

Contribution of food groups to the diets of small mammal species in the Cerrado

The patterns of stable isotope incorporation indicate the contribution of three different food groups to the diets of the small mammals studied, which allowed us to categorize these mammals into distinct groups. The first group, consisting of species that eat mainly fleshy fruits, included all species captured exclusively in the forest formations: *Nectomys squamipes*, *O. bicolor*, *R. macrurus*, the congeneric species *Oligoryzomys nigripes* and *O. fornesi*, and *C. expulsus*. The assimilation of invertebrates by the semi-aquatic rodent *N. squamipes* was lower than might be expected. Although this species is known to be omnivorous, previous studies have indicated that its diet consists mainly of invertebrates (Blattaria, Gyrinidae, Scarabaeidae) and small fish (Andrea et al. 1996; Ernest and Mares

1986). The isotopic diets of the oryzomine rodents *O. nigripes* and *O. fornesi* were similar, with a high proportion of fruit. This pattern indicates that these species, which are morphologically similar, do not show clear isotopic niche segregation, either. Studies analyzing stomach contents (Pinotti et al. 2011; Talamoni et al. 2008) or feces (Vieira et al. 2006) of *O. nigripes* indicated an omnivorous diet consisting mainly of plant materials. This pattern was also suggested for another species of the same genus, *O. flavescens* (Ellis et al. 1998; Meserve et al. 1988).

The second group consisted of species that assimilated high proportions of both invertebrates and fleshy fruits. This group included *T. apereoides*, which showed a higher consumption of invertebrates than fruits and almost no assimilation of grass seeds (C₄ plants). This pattern showing a higher contribution of invertebrates and smaller contribution of plant material is consistent with results based on fecal analysis (Lessa and Costa 2009), despite the frugivore-herbivore classification suggested by Paglia et al. (2012). In the same group, other species (*C. tener* and *E. lamia*) showed a greater consumption of fruits than invertebrates. This pattern is in agreement with results based on stomach contents and fecal analysis of other species in the same genus (Campos et al. 2001; Castellarini et al. 1998; Ellis et al. 1998; Ramos 2007).

The third group, consisting of animals that assimilated mainly invertebrates, includes the marsupials *G. agilis* and *M. domestica* and the rodent *Oxymycterus delator*. The two marsupials were thought to have distinct feeding habits, with *M. domestica* consuming more insects than the *G. agilis* (Vieira and Astúa de Moraes 2003). However, our results show a similar isotopic diet for these two species. The contribution of invertebrates as a main food source for the marsupials was expected. Invertebrates are the main food sources for *Monodelphis sorex* (Casella and Caceres 2006), *M. dimidiata* (Busch and Kravets 1991), *M.* sp., (Pinotti et al. 2011), and *G. agilis* (Bocchiglieri et al. 2010; Camargo et al. 2011; Lessa

and Costa 2009; Martins et al. 2006). We found that species of the genus *Oxymycterus* also assimilated a high proportion of invertebrates, a pattern that is similar to results of studies analyzing stomach contents (Pinotti et al. 2011; Suarez 1994; Talamoni et al. 1999, 2008). Of the species evaluated, *O. delator* showed the highest isotopic contribution of invertebrates (70%). This proportion is similar to results based on fecal analysis (Talamoni et al. 2008) and results obtained for other species of the genus (e.g., *O. rutilans*) (Suárez 1994).

The marsupial *Thylamys velutinus* and the rodent *Necromys lasiurus* comprised the fourth group, which incorporated a high proportion of invertebrates but also showed a significant contribution of C₄ food sources. Invertebrates account for more than 50% of the dietary intake of most *Thylamys* species, as assessed by fecal or stomach content analysis (Albanese et al. 2012; Campos et al. 2001). In the present study the assimilation of C₄ food sources were derived directly from plants or indirectly from invertebrates that eat C₄ plants. Consumption of C₄ plants by *T. velutinus* would not be expected, since this marsupial is considered a carnivore-insectivore (Vieira and Palma 1996). However, knowledge about this marsupial's diet is based on only a few samples. Thus comparative studies of isotopic diet and stomach content analysis would be useful to better understand the diet of this species. For the rodent *Necromys lasiurus*, this proportion of invertebrates and grasses in the diet was expected based on previous studies (Ellis et al. 1998; but see Talamoni et al. 2008). We did not find a species with a diet based mainly on C₄ grasses.

Some species showed an intermediate trophic position (i.e., *Hylaeamys megacephalus*, *Monodelphis americana*, *Cavia aperea*, *Carterodon sulcidens*, and *Cryptonanus agricolai*), with similar contributions of each food group. However, the small sample size of some species limited the reliability of the results. A small sample size is a recurring problem in analyses of mammals' isotopic niches (e.g., Ambrose and DeNiro 1986); therefore, some of these results should be considered merely indicative of the isotopic

signature. However, for a number of species investigated in this study (e.g., *E. lamia*, *R. macrurus*, and *C. sulcidens*), information about feeding habits is extremely scarce or nonexistent.

Variations in isotopic diet according to vegetation formation and season

Descriptions of isotopic diets allow us to evaluate adaptation in terms of food resource exploitation in each environment assessed. Species that consumed different proportions of each food group in different habitat types (i.e., showed feeding plasticity) were *C. tener*, *C. expulsus*, *N. lasiurus*, *E. lamia*, *Cerradomys scotti*, *O. nigripes*, *O. fornesi*, *N. squamipes*, *T. apereoides*, and *C. laticeps*. For species in the genera *Calomys*, *Necromys*, and *Oligoryzomys*, studies based on the analysis of stomach contents also showed to be generalist feeders (Ellis et al. 1998; Vieira 2003).

This feeding plasticity can be exemplified by the behavior of *Calomys expulsus*, a species typical of non-forest areas (Alho et al. 1986). In grassland and savannas areas this rodent assimilated more fruits and invertebrates; however, in forest areas it assimilated more C₄ foods (directly from seeds or indirectly from invertebrates that consume C₄ plants). This behavior may be due to characteristics of the forests, which were relatively open and potentially subject to frequent fires, contributing to the occurrence of grasses (C₄ plants) and insects that eat these plants. Forest degradation may cause changes in food resource availability and result in changes in food intake of forest-dweller animals (Nakagawa et al. 2007), also potentially allowing the occurrence of non-forest specialists. Species of the genus *Calomys* are considered habitat generalists and colonize disturbed habitats (Vieira 1999), which is probably related to its high feeding plasticity. Such plasticity was previously suggested by studies based on stomach content analysis (Vieira and Briani 2013).

Another species that showed high feeding plasticity was *N. lasiurus*. This rodent assimilated invertebrates (C₄) in both seasons, but in the rainy season it assimilated grasses from both forest and grassland environments. A previous study based on fecal analysis indicated that this species has a higher intake of plant material in the dry season (Talamoni et al. 2008), suggesting an ability to adapt feeding strategies according to the habitat and season. This capability may contribute to this species being the most abundant small mammal at the local level, with a larger distribution area in the Cerrado biome (Marinho-Filho et al. 1994).

On the other hand we observed that some species were more closely associated with a particular food group, indicating dietary specialization. Some typically forest species showed a high intake of C₃ fruit, namely *N. squamipes*, *O. bicolor*, and *R. macrurus*. Although also found in forests, *Oxymycterus* sp. and *O. delator* are common in wet grasslands (Alho et al. 1986) and accordingly showed a high intake of invertebrates that consume C₄ plants of grassland areas. Species most strongly associated with invertebrates that consume C₃ plants of savanna and forest areas were *Cavia aperea*, *Monodelphis americana*, *M. domestica*, *Thylamys velutinus*, and *C. agricolai*. The marsupial *G. agilis* appeared to assimilate invertebrates from both grassland (C₄) and savanna/forest (C₃) areas, suggesting the ability to exploit a range of habitats. This marsupial has been reported to change its trophic niche seasonally, expanding it in the rainy season in dry forest areas (cerradão) in the central Brazilian savannas (Camargo et al. 2013, 2014).

Isotopic niche space of non-volant small mammals

In relation to the isotopic niches occupied by distinct guilds, the arboreal species (i.e., *R. macrurus* and *O. bicolor*) were clearly more frugivorous, occupying distinct trophic positions in comparison with terrestrial or more scansorial forest species (e.g. *H.*

megacephalus, *M. domestica*, *C. scotti*). These latter appeared to assimilate higher proportions of arthropods. This pattern of relatively higher insectivory of terrestrial forest species is corroborated by previous studies (Malcolm 1995, Vieira & Astúa de Moraes 2003, but see Symes et al. 2013) and is probably related to fruit availability in the upper layers of the forest and also to the increasing difficulty in capturing and subjugating prey in the canopy in comparison with the ground (Emmons 1995).

Analysis of isotopic niche metrics according to season and vegetation formation showed that two terrestrial rodents (*C. tener* and *N. lasiurus*) had the highest trophic diversity (TA) in areas with higher structural complexity of vegetation. These animals appear to respond to greater environmental complexity with increased diversity of food resources. This can be influenced by greater invertebrate availability and variety in these areas compared with more open areas. As the TA is calculated from the polygon, it may be sensitive to sample size, whereas SDMNNND is less affected by sample size (Layman et al. 2007). Individuals of the species *N. lasiurus* showed lower redundancy of the isotopic niche (MNND) and less uniformity (SDMNNND) within forest formations compared with grassland areas. The broader range of assimilated $\delta^{13}\text{C}$ values indicated assimilation of both C_3 and C_4 plants by this rodent.

In forest formations, *O. delator*, which predominantly consumes invertebrates from open areas (C_4 origin), showed a higher trophic diversity (range of $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, and TA) in the rainy season. In this season, our results showed a greater diversity of invertebrate orders in forest formations (Fig. 1). This rodent species likely feeds in forest gaps, which are common in the studied forests, and appears to expand its food sources in response to increased food resource diversity (i.e., invertebrate orders). Similarly, the TA of the Echimyidae species *T. apereoides* increased in the rainy season in savanna formations compared to the dry season. This rodent assimilated both C_3 fruit and invertebrates, indicating higher trophic diversity. In

the rainy season, the savanna formations showed greater food diversity (Fig. 1). This pattern of higher fruit ingestion by *T. apereoides* in the rainy season was also reported by a study based on fecal analysis (Lessa and Costa 2009).

The diversity and availability of resources, as well as evolutionary specialization, contribute to the dietary patterns of small mammals (Meserve et al. 1988). In addition, the variation in food groups assimilated by species is likely influenced by changes in physiological requirements (e.g., those occurring during reproduction). Our results in food availability indicated that during the rainy season there was a greater diversity and general availability of food. Since in the beginning of this season most of the studied species reproduce (Eisenberg 1999), this pattern could explain the higher trophic diversity of some species during the rainy season.

We observed an opposite pattern for the arboreal rodent *R. macrurus* in comparison with *O. delator* and *T. apereoides*. *Rhipidomys macrurus* showed lower trophic diversity in the rainy season in comparison with the dry season. This species, differently from the two rodents cited, is highly arboreal and primarily assimilates C₃ fruit. Thus the higher diversity and much higher availability of fruits in the rainy season probably allowed higher food selectivity, resulting in lower TA value. This indicates that a greater variety of food resources does not necessarily result in greater diversification of the food items assimilated. Taken together our results suggest that the influence of the availability and diversity of food items on the isotopic trophic niche is mediated by the own species' niche characteristics..

In summary, although the species of small terrestrial mammals in the Cerrado tend to be omnivorous, our results suggest certain trophic specializations. Species that tended to be more frugivorous were *O. bicolor*, *R. macrurus*, and *N. squamipes*, and species that tended to be more insectivorous were *M. domestica*, *G. agilis*, *N. lasiurus*, *T. apereoides*, and *O.*

delator. The amplitude of the trophic niche of some species increases in response to greater food availability, both in more complex areas versus less complex areas, and in the rainy season versus dry season. Therefore, the availability and diversity of food resources appear to influence food preferences and consequently the isotope assimilation of these species.

Resumo

O conhecimento das dimensões do nicho das espécies que ocorrem em um local permite compreender os mecanismos responsáveis pela coexistência das mesmas. Os pequenos mamíferos não-voadores (i.e. marsupiais e roedores) do Cerrado brasileiro costumam ser abundantes e com ampla distribuição ao longo do bioma. Deste modo, esse grupo é interessante para avaliar o papel da partilha do nicho trófico na coexistência das espécies. Nós avaliamos as dietas, através de razões de isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), bem como medidas do nicho isotópico de 22 espécies de pequenos mamíferos do Cerrado em duas épocas do ano (i.e. seca e chuva) e nos três principais tipos de formação vegetal que ocorrem nesse bioma (campestre, savânica e florestal). Além disso, avaliamos a contribuição de grupos de itens alimentares (i.e. frutos C_3 , gramíneas C_4 e invertebrados) na composição de suas dietas. A maioria das espécies de pequenos mamíferos demonstrou ser onívora, porém os roedores *Oecomys bicolor*, *Rhipidomys macrurus* e *Nectomys squamipes* tenderam a uma dieta mais frugívora, enquanto os marsupiais *Monodelphis domestica* e *Gracilinanus agilis*, juntamente com os roedores *Thrichomys apereoides* e *Oxymycterus delator*, tenderam a uma dieta mais insetívora. Os roedores *Calomys tener*, *Calomys expulsus*, *Necomys lasiurus*, *Euryoryzomys lamia*, *Cerradomys scotti*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oligoryzomys fornesi*, *Nectomys squamipes*, *Thrichomys apereoides* e *Clyomys laticeps* apresentaram uma plasticidade na dieta de acordo com a época do ano e com a formação vegetal. Além disso,

algumas espécies tenderam a ampliar seus nichos tróficos em áreas mais complexas em comparação com aquelas menos complexas, assim como na época chuvosa em comparação com a época seca. Esses resultados indicam que a disponibilidade e diversidade de itens alimentares assim como a complexidade do hábitat influenciam as preferências alimentares e consequentemente a assimilação isotópica das espécies.

Literature Cited

- ALBANESE, S., M. A. DACAR, AND R. A. OJEDA. 2012. Unvarying diet of a Neotropical desert marsupial inhabiting a variable environment: the case of *Thylamys pallidior*. *Acta Theriologica* 57:185-188.
- ALHO, C. J. R., L. A. PEREIRA, AND A. P. COSTA. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in Cerrado biome of Central Brazil. *Mammalia* 50:448-460.
- AMBROSE, S. H., AND M. J. DENIRO. 1986. The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia* 69:395-406.
- ANDREA, P. S., C. HORTA, R. CERQUEIRA, AND L. REY. 1996. Breeding of the water rat (*Nectomys squamipes*) in the laboratory. *Laboratory Animals* 30:369-376.
- ARAÚJO, M. S., D. I. BOLNICK, G. MACHADO, A. A. GIARETTA, AND S. F. DOS REIS. 2007. Using $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia* 152:643-654.
- ASTÚA DE MORAES, D., AND R. T. SANTORI. 2003. Nutritional and fibre content of laboratory-established diets of Neotropical opossums (Didelphidae). Pp. 229-237 in *Predators with pouches: The biology of carnivorous marsupials* (M. Jones, C. Dickman, M. Archer, eds). CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- BEARHOP, S., C. E. ADAMS, S. WALDRON, R. A. FULLER, AND H. MCLEOD. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73:1007-1012.
- BEARHOP, S., D. R. THOMPSON, S. WALDRON, I. C. RUSSELL, G. ALEXANDER, AND R. W. FURNESS. 1999. Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants

- Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology* 36:75-84.
- BENSTEAD, J. P., J. G. MARCH, B. FRY, K. C. EWEL, AND C. M. PRINGLE. 2006. Testing IsoSource: stable isotope analysis of a tropical fishery with diverse organic matter sources. *Ecology* 87:326-333.
- BOCCHIGLIERI, A., A. F. MENDONÇA, AND J. B. CAMPOS. 2010. Diet composition of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in dry woodland areas of Cerrado in central Brazil. *Mammalia* 74:225-227.
- BOECKLEN, W. J., C. T. YARNES, B. A. COOK, AND A. C. JAMES. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42:411-440.
- BOLNICK, D. I., T. INGRAM, W. E. STUTZ, L. K. SNOWBERG, O. L. LAU, AND J. S. PAULL. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 277:1789-1797.
- BOLNICK, D. I., R. SVANBÄCK, J. A. FORDYCE, L. H. YANG, J. M. DAVIS, C. D. HULSEY, AND M. L. FORISTER. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161:1-28.
- BUSCH, M., AND F. O. KRAVETZ. 1991. Diet composition of *Monodelphis dimidiata* (Marsupialia, Didelphidae). *Mammalia* 55:619-621.
- BUSTAMANTE M. M. C., L. MARTINELLI, A. D. SILVA, P. B. CAMARGO, C. A. KLINK, T. F. DOMINGUES, AND R. V. SANTOS. 2004. N-15 natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (Cerrado). *Ecological Applications* 14:S200-213.

- BOUTTON T. W., M. A. ARSHAD, AND L. L. TIESZEN. 1983. Stable isotope analysis of termite food habits in East African grasslands. *Oecologia* 59:1-6.
- CÁCERES, N. C. 2005. Comparative lengths of digestive tracts of seven didelphid marsupials (Mammalia) in relation to diet. *Revista Brasileira de Zoologia* 22:181-185.
- CÁCERES, N. C. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum *Didelphis albiventris* in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37:1-8.
- CAMARGO, N. F., J. F. RIBEIRO, A. J. A. CAMARGO, AND E. M. VIEIRA. 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.
- CAMARGO, N. F., R. S. CRUZ, J. F. RIBEIRO, AND E. M. VIEIRA. 2011. Frugivoria e potencial dispersão de sementes pelo marsupial *Gracilinanus agilis* (Didelphidae: Didelphimorphia) em áreas de Cerrado no Brasil central. *Acta Botanica Brasilica* 25:646-656.
- CAMPOS, C., R. OJEDA, S. MONGE, AND M. DACAR. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26:142-149.
- CARMIGNOTTO, A. P., AND T. MONFORT. 2006. Taxonomy and distribution of the Brazilian species of *Thylamys* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mammalia* 70:126-144.
- CASELLA, J., AND N. C. CÁCERES. 2006. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 1:5-11.
- CASTELLARINI, F., H. L. AGNELLI, AND J. J. POLOP. 1998. Study on the diet and feeding preference of *Calomys venustus* (Rodentia, Muridae). *Mastozoologia Neotropical* 5:5-11.

- CHARLES-DOMINIQUE, P., M. ATRAMENTOWICZ, M. CHARLES-DOMINIQUE, H. GERARD, C. M. HLADIK, AND M. F. PREVOST. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux *Revue D'Écologie (Terre et Vie)* 35.
- CHASE, J. M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19:182-186.
- CRAWFORD, K., R. A. McDONALD, AND S. BEARHOP. 2008. Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review* 38:87-107.
- COLETTA L. D., G. B. NARDOTO, S. R. LATANSIO-AIDAR, H. R. DA ROCHA, M. P. M. AIDAR, AND J. P. H. B. OMETTO. 2009. Isotopic view of vegetation and carbon and nitrogen cycles in a Cerrado ecosystem, southeastern Brazil. *Scientia Agricola* 66:467-75.
- COLLI, G.R., BASTOS, R.P. & ARAÚJO, A.B. 2002. The character and dynamic of the Cerrado herpetofauna, p 223-241. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds). *The cerrados of Brazil – ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- DALERUM, F., AND A. ANGERBJÖRN. 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia* 144:647-658.
- DENIRO, M. J., AND S. EPSTEIN. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42:495-506.
- DENIRO, M.J., AND S. EPSTEIN. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48:341-351.
- DICKMAN, C. R., AND C. HUANG. 1988. The reliability of fecal analysis as a method for determining the diet of insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 69:108-113.

- EITEN, G. 1994. Vegetação do Cerrado. Pp. 17-73 in Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas (M. N. Pinto, ed.). Editora da Universidade de Brasília, Distrito Federal.
- ELLIS, B. A., J. N. MILLS, G. E. GLASS, K. T. MCKEE JR., AND D. A. ENRIA. 1998. Dietary habits of the common rodents in an agroecosystem in Argentina. *Journal of Mammalogy* 79:1203-1220.
- EMMONS, L. H. 1995. Mammals of rain forest canopies. Pp. 199-223 in Forest canopies (M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, eds.). Academic Press, London.
- ERNEST, K.A., AND M. A. MARES. 1986. Ecology of *Nectomys squamipes*, the neotropical water rat, in central Brazil: home range, habitat selection, reproduction and behaviour. *Journal of Zoology* 210:599-612.
- FARQUHAR G. D., J. R. EHLERINGER, AND K. T. HUBICK. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:503-537.
- FRY, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer Science Business Media, New York, New York.
- GANNES, L. Z., D. M. O'BRIEN, AND C. MARTÍNEZ DEL RIO. 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78:1271-1276.
- HENRIQUES, R. P. B., AND C. J. R. ALHO. 1991. Microhabitat selection by two rodent species in the cerrado of Central Brazil. *Mammalia* 55:49-56.
- HOBSON, K. A., AND R. G. CLARK. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *The Condor* 94:181-188.

- HUME, I. D. 1999. Marsupial nutrition. Cambridge University Press. New York, New York.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22:415-427.
- HYODO, F., T. MATSUMOTO, Y. TAKEMATSU, T. KAMOI, D. FUKUDA, M. NAKAGAWA, AND T. ITIOKA. 2010. The structure of a food web in a tropical rain forest in Malaysia based on carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Journal of Tropical Ecology* 26:205-214.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. Pp. 125-166 in *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (M. Fenner, ed.). Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, United Kingdom.
- KELLY, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78:1-27.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la Tierra*. Fondo Cultura Económica, Mexico City
- KRONFELD, N., AND T. DAYAN. 1998. A new method of determining diets of rodents. *Journal of Mammalogy* 79:1198.
- KUNZ, T. H., AND J. O. WHITAKER. 1983. An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology* 61:1317-1321.
- LAYMAN, C. A., D. A. ARRINGTON, C. G. MONTAÑA, AND D. M. POST. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88:42-48.
- LAYMAN, C. A., K. O. WINEMILLER, D. A. ARRINGTON, AND D. B. JEPSON. 2005. Body size and trophic position in a diverse food web. *Ecology* 86:2530-2535.

- LESSA, L. G., AND F. N. COSTA. 2009. Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 75:10-16.
- MACARTHUR, R. H., AND R. LEVINS. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of co-existing species. *American Naturalist* 101:377-385.
- MALCOLM, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of neotropical small mammals. Pp. 179-197 in *Forest canopies* (M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, eds.). Academic Press, London.
- MARES, M. A., K. A. ERNEST, AND R. D. GETTINGER. 1986. Small Mammal community structure and composition in the Cerrado province of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 2:289-300.
- MARINHO-FILHO, J., M. L. REIS, P. S. OLIVEIRA, E. M. VIEIRA, AND M. N. PAES. 1994. Density and small mammal numbers: Conservation of the Cerrado Biodiversity. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66:149-157.
- MARTINS, E. G., V. BONATO, H. P. PINHEIRO, AND S. F. REIS. 2006. Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology* 269:21-28.
- MATTHEWS, B., AND A. MAZUMDER. 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of delta C-13 and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia* 140:361-371.
- MESERVE, P. L., B. K. LANG, AND B. D. PATTERSON. 1988. Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy* 69:721-730.

- MICHENER, R., AND K. LAJTHA. 2007. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2nd edition. Blackwell Publishing. Oxford, United Kingdom.
- MIRANDA, A. C., H. S. MIRANDA, I. F. O. DIAS, AND B. F. S. DIAS. 1993. Soil and air temperatures during provoked cerrado fires in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:313-320.
- MOORE, J. W., AND B. S. SEMMENS. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* 11:470-480.
- MORENO, R., L. JOVER, I. MUNILLA, A. VELANDO, AND C. SANPERA. 2010. A three-isotope approach to disentangling the diet of a generalist consumer: the yellow-legged gull in northwest Spain. *Marine Biology* 157:545-553.
- NAKAGAWA, M., F. HYODO, AND T. NAKASHIZUKA. 2007. Effect of forest use on trophic levels of small mammals: an analysis using stable isotopes. *Canadian Journal of Zoology* 85:472-478.
- NARDOTO, G. B., P. B. GODOY, E. S. B. FERRAZ, J. P. H. B. OMETTO, AND L. A. MARTINELLI. 2006a. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and swine tissues. *Scientia Agricola* 63:579-582.
- NARDOTO G. B., S. SILVA, C. KENDALL, J. R. EHLERINGER, L. A. CHESSON, E. S. FERRAZ, M. Z. MOREIRA, J. P. OMETTO, AND L. A. MARTINELLI. 2006b. Geographical patterns of human diet derived from stable-isotope analysis of fingernails. *American Journal of Physical Anthropology* 131:137-146.
- NEWSOME, S. D., C. M. DEL RIO, S. BEARHOP, AND D. L. PHILLIPS. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:429-436.

- NOGUEIRA, C.C., S. RIBEIRO, G.C. COSTA, AND C.R. COLLI. 2011. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography* 38:1907-1922.
- OGLE, K., R. L. WOLPERT, AND J. F. REYNOLDS. 2004. Reconstructing plant root area and water uptake profiles. *Ecology* 85:1967-1978
- PAGLIA, A. P., ET AL. 2012. Lista anotada dos mamíferos do Brasil 2ª Edição. Occasional Papers in Conservation Biology. Conservation International. Arlington, Virginia.
- PARNELL, A., AND A. JACKSON. 2011. Siar: Stable Isotope Analysis in R. R package version 4.1.3.
- PARNELL, A. C., R. INGER, S. BEARHOP, AND A. L. JACKSON. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One* 5:e9672.
- PETERSON, B. J., AND B. FRY. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review Ecology and Systematics* 18:290-320.
- PINHEIRO, F., I. R. DINIZ, D. COELHO, AND M. P. S. BANDEIRA. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27:132–136.
- PINOTTI, B. T., L. NAXARA, AND R. PARDINI. 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.
- POST, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718.
- POST, D. M. 2003. Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. *Ecology* 84:1298-1310.

- POST, D. M., M. L. PACE, AND N. G. HAIRSTON. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405:1047-1049.
- QUILLFELDT, P., I. SCHENK, R. A. R. MCGILL, I. J. STRANGE, J. F. MASELLO, A. GLADBACH, V. ROESCH, AND R. W. FURNESS. 2008. Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biology* 31:333-349.
- RAMOS, V. S. 2007. Ecologia alimentar de pequenos mamíferos em áreas de Cerrado no sudeste de Minas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia.
- RATTER, J. A., J. F. RIBEIRO, AND S. BRIDGEWATER. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- REDFORD, K. H. 1984. Mammalian predation on termites: tests with the burrowing mouse (*Oxymycterus roberti*) and its prey. *Oecologia* 65:145-152.
- RIBEIRO, J. F., AND B. M. T. WALTER. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Pp. 89-166 in *Cerrado: ambiente e flora*. (S. M. Sano and S. P Almeida, eds.). Embrapa Cerrados, Brasília, Brazil.
- SALVARINA I., E. YOHANNES, B. M. SIEMERS, AND K. KOSELJ. 2013. Advantages of using fecal samples for stable isotope analysis in bats: evidence from a triple isotopic experiment. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*: RCM 27:1945-1953.
- SANTORI, R. T., R. CERQUEIRA, AND C. C. KLESKE. 1995. Anatomia e eficiência digestiva de *Philander opossum* e *Didelphis aurita* em relação ao hábito alimentar. *Revista Brasileira de Biologia* 55:323-329.

- SANTORI, R. T., L. LESSA, AND D. ÁSTUA DE MORAES. 2012. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. Pp. 385-307 in Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação (N. Caceres, ed.). Editora UFMS, Campo Grande, Brazil.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122:240-285.
- SHARP, Z. 2005. Principles of stable isotope geochemistry, 1st ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey.
- SILVA, J.M.C. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado region, South America. *Biodiversity and Conservation* 6:435-450.
- SILVA, J. M. C., AND J. M. BATES. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225-234.
- SILVA, N. A. P., M. R. FRIZZAS, AND C. M. DE OLIVEIRA. 2011. Seasonality in insect abundance in the “cerrado” of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55:79–87.
- SPONHEIMER, M., ET AL. 2003a. Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair $\delta^{15}\text{N}$ values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology* 13:80-87.
- SPONHEIMER, M., ET AL. 2003b. An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores. *Canadian Journal of Zoology* 81:871-876.

- SUÁREZ, O.V. 1994. Diet and habitat selection of *Oxymycterus rutilans* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia* 58:225-234.
- SYMES, C.T., J. WILSON, S. M. WOODBORNE, Z. S. SHAIKH, AND M. SCANTLEBURY. 2013. Resource partitioning of sympatric small mammals in an African forest-grassland vegetation mosaic. *Austral Ecology* 38:721–729.
- TALAMONI, S. A., D. COUTO, D. A. CORDEIRO-JÚNIOR, AND F. M. DINIZ. 2008. Diet of some species of neotropical small mammals. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 73:337-341.
- TALAMONI, S. A., D. COUTO, M. O. F. LOPES, AND D. A. CORDEIRO-JÚNIOR. 1999. Dieta de algumas espécies de pequenos mamíferos do sudeste brasileiro. *BIOS – Cadernos do Departamento de Ciências Biológicas da PUC Minas* 7:51-56.
- TIESZEN, L. L., T. W. BOUTTON, K. G. TESDAHL, AND N. A. SLADE. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57:32-37.
- TOFT, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985:1-21.
- VANDER ZANDEN, M. J., G. CABANA, AND J. B. RASMUSSEN. 1997. Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) and dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:1142-1158.
- VANDER ZANDEN, M. J., AND Y. VADEBONCOEUR. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83:2152-2161.
- VIEIRA, E. M. 1999. Small mammal communities and fire in the Brazilian Cerrado. *Journal of Zoology (London)* 249:75-81.

- VIEIRA, E. M., AND D. ÁSTUA DE MORAES. 2003. Carnivory and insectivory in neotropical marsupials. Pp. 271-284 in *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials* (M. Jones, C. Dickman, and M. Archers, eds.). CSIRO Publishing. Melbourne, Australia.
- VIEIRA, E. M., AND D. C. BRIANI. 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., AND A. R. T. PALMA. 1996. Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia, Didelphidae) in central Brazil. *Mammalia* 60:481-484.
- VIEIRA, M. V. 2003. Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:7-15.

Figure legends

Fig. 1. Availability and diversity of invertebrates and fruits according to season and vegetal formation (forest, savanna, and grassland). Right column shows food diversity (expressed by \exp^H , where H = Shannon index) and left column shows food availability (total dry biomass) for invertebrates (A and B) and fruits (C and D). Dark bars = rainy season, white bars = dry season. The illustrations above the figures represent the vegetation physiognomies (modified from Ribeiro and Walter 1998).

Fig. 2. Average potential contribution of each isotope source (invertebrates, C₃ plants, and C₄ plants) for small terrestrial mammal species in the Brazilian savanna (Cerrado). The letters refer to studied species (a–e = marsupials: a = *Gracilinanus agilis*, b = *Cryptonanus agricolai*, c = *Thylamys velutinus*, d = *Monodelphis americana*, e = *Monodelphis domestica*; f–r = Sigmodontinae rodents: f = *Calomys expulsus*, g = *C. tener*, h = *Oxymycterus delator*, i = *Oxymycterus* sp., j = *Necromys lasiurus*, k = *Nectomys squamipes*, l = *Oligoryzomys fornesi*, m = *O. nigripes*, n = *Hylaeamys megacephalus*, o = *Euryoryzomys lamia*, p = *Cerradomys scotti*, q = *Rhipidomys macrurus*, r = *Oecomys bicolor*; s–v = caviomorph rodents; s = *Cavia aperea*, t = *Carterodon sulcidens*, u = *Clyomys laticeps*, v = *Thrichomys apereoides*). Taxonomic groups are represented by the following symbols: square = marsupials, triangle = sigmodontinae rodents, circle = caviomorph rodent. Color and patterns indicate where the species was observed: black = exclusively forest, dark gray = forest and grassland, light gray = forest and savanna, horizontal lines = exclusively savanna, vertical lines = savanna and grassland, and white = all formations. Crosses indicate species for which

three food groups contributed to the diet in similar proportions (for species names see Appendix II).

Fig. 3. Assimilation of stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in small mammals captured in three vegetation formations of the central Brazilian savanna (Cerrado) (codes as in Fig. 2 and Appendix I; marsupial = normal font, sigmodontinae rodents = bold, Caviomorph rodent = italic) at Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (Goiás state, central Brazil). Results are reported as mean and standard deviation (error bars) according to food group (triangle = invertebrates, white circle = C_4 plants, black circle = C_3 plants). (A) Grassland rainy season, (B) grassland dry season, (C) savanna rainy season, (D) savanna dry season, (E) forest rainy season, and (F) forest dry season.

Appendix I

Number of individuals of the small mammal species sampled for isotopic analysis in each vegetation formation of the Brazilian Cerrado during each season (rainy and dry). Letters on the left column refers to codes shown in Figure 1 and Figure 2.

Codes	Species	Forest		Savanna		Grassland		Total
		Rain	Dry	Rain	Dry	Rain	Dry	
<i>a</i>	<i>Gracilinanus agilis</i>	1	2		1	1		5
<i>b</i>	<i>Cryptonanus agricolai</i>					1		1
<i>c</i>	<i>Thylamys velutinus</i>			1	5	1		7
<i>d</i>	<i>Monodelphis Americana</i>				1			1
<i>e</i>	<i>Monodelphis domestica</i>		2	3	1			6
<i>f</i>	<i>Calomys expulsus</i>	1	1		3		2	7
<i>g</i>	<i>Calomys tener</i>	1		3	1	3		8
<i>h</i>	<i>Oxymycterus delator</i>	12	5	1				18
<i>i</i>	<i>Oxymycterus</i> sp.			1		1		2
<i>j</i>	<i>Necomys lasiurus</i>	3	1			3	1	8
<i>k</i>	<i>Nectomys squamipes</i>	6	2					8
<i>l</i>	<i>Oligoryzomys fornesi</i>	5	2					7
<i>m</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	2	4	1	1	1		9
<i>n</i>	<i>Hylaeamys megacephalus</i>		1					1
<i>o</i>	<i>Euryoryzomys lamia</i>	1	1			2		4
<i>p</i>	<i>Cerradomys scotti</i>		4	2	1			7
<i>q</i>	<i>Rhipidomys macrurus</i>	3	3					6
<i>r</i>	<i>Oecomys bicolor</i>	1	4					5
<i>s</i>	<i>Cavia aperea</i>				1			1
<i>t</i>	<i>Carterodon sulcidens</i>						1	1
<i>u</i>	<i>Clyomys laticeps</i>				2			2

Appendix II

Percent contribution (with range between parenthesis) of each food group consumed by small mammal species sampled in the Brazilian neotropical savanna. VF indicates the vegetation formation in which the species was captured: G = grassland, S = savanna, and F = forest. The shades of gray in the 'Source' column identifies distinct groups in relation to the relative contribution of each food group to the correspondent species diet, with food groups indicated in bold (Inv = invertebrates); *n* = number of individuals whose hair samples were analyzed

Species	C ₃	C ₄	Invertebrates	VF	N	Source
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	0.33 (0.00-0.66)	0.31 (0.00-0.62)	0.34 (0.00-0.67)	F	1	C ₃ +C ₄ +Inv
<i>Monodelphis americana</i>	0.34 (0.01-0.66)	0.31 (0.00-0.61)	0.33 (0.00-0.66)	S	1	
<i>Cavia aperea</i>	0.32 (0.00-0.63)	0.33 (0.00-0.62)	0.33 (0.00-0.66)	S	1	
<i>Carterodon sulcidens</i>	0.33 (0.00-0.62)	0.33 (0.01-0.63)	0.33 (0.01-0.66)	C	1	
<i>Cryptonanus agricolai</i>	0.33 (0.00-0.63)	0.33 (0.00-0.65)	0.33 (0.00-0.66)	C	1	
<i>Clyomys laticeps</i>	0.31 (0.00-0.61)	0.30 (0.00-0.59)	0.38 (0.01-0.76)	S	2	
<i>Thylamys velutinus</i>	0.17 (0.00-0.33)	0.39 (0.18-0.59)	0.43 (0.09-0.78)	SC	7	C ₄ +Inv
<i>Necromys lasiurus</i>	0.17 (0.00-0.33)	0.33 (0.00-0.65)	0.59 (0.02-0.98)	FSC	8	
<i>Monodelphis domestica</i>	0.25 (0.02-0.47)	0.25 (0.04-0.46)	0.50 (0.10-0.89)	FS	6	Inv
<i>Gracilinanus agilis</i>	0.26 (0.00-0.52)	0.25 (0.00-0.51)	0.54 (0.12-0.95)	FSC	5	
<i>Oxymycterus delator</i>	0.21 (0.02-0.40)	0.06 (0.00-0.12)	0.73 (0.57-0.88)	FC	18	
<i>Thrichomys apereoides</i>	0.31 (0.17-0.44)	0.08 (0.01-0.19)	0.60 (0.44-0.76)	FS	15	C ₃ +Inv
<i>Oxymycterus sp</i>	0.34 (0.00-0.67)	0.27 (0.00-0.53)	0.40 (0.03-0.77)	SC	2	
<i>Calomys tener</i>	0.42 (0.21-0.62)	0.29 (0.06-0.52)	0.30 (0.12-0.47)	FSC	8	

<i>Cerradomys scotti</i>	0.43 (0.21-0.64)	0.23 (0.00-0.46)	0.33 (0.14-0.52)	FS	7	
<i>Euryoryzomys lamia</i>	0.40 (0.13-0.66)	0.25 (0.00-0.50)	0.34 (0.08-0.61)	FC	4	
<i>Oecomys bicolor</i>	0.52 (0.23-0.80)	0.10 (0.00-0.20)	0.37 (0.02-0.71)	F	5	
<i>Rhipidomys macrurus</i>	0.52 (0.26-0.77)	0.01 (0.00-0.19)	0.37 (0.05-0.69)	F	6	
<i>Oligoryzomys fornesi</i>	0.43 (0.15-0.69)	0.26 (0.01-0.51)	0.29 (0.09-0.49)	FS	7	C ₃
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0.44 (0.24-0.64)	0.29 (0.10 -0.51)	0.27 (0.09-0.40)	FS	9	
<i>Calomys expulsus</i>	0.49 (0.21-0.77)	0.27 (0.05-0.49)	0.24 (0.06-0.40)	FSC	7	
<i>Nectomys squamipes</i>	0.53 (0.29-0.76)	0.28 (0.02-0.53)	0.19 (0.01-0.37)	F	8	

Table 1. Isotopic niche metrics (Layman et al. 2007) for small mammal species in the central Brazilian savanna (Cerrado) with more than three samples, allowing comparisons across vegetation formations (grassland, savanna, and forest) and seasons (dry and rainy). ‘Range of $\delta^{15}\text{N}$ ’ indicates the trophic diversity, ‘Range of $\delta^{13}\text{C}$ ’ correlates with the number of basal resources assimilated, total area (TA) indicates the overall trophic diversity of the isotopic niche of the species, mean nearest neighbor distance (MNND) indicates trophic redundancy within the species, and standard deviation of the mean nearest neighbor distance (SDMNND) is a measure of uniformity among individuals of the species in the $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ space.

	$\delta^{15}\text{N}$ Range	$\delta^{13}\text{C}$ Range	TA	MNND	SDMNND	<i>n</i>
Rainy season						
<i>Calomys tener</i>						
Grassland	0.61	9.17	2.32	1.04	1.20	3
Savanna	2.45	10.71	4.87	2.81	4.48	3
<i>Necomys lasiurus</i>						
Grassland	5.83	1.94	0.44	1.54	2.67	3
Forest	2.94	6.22	1.08	1.73	2.00	3
Savanna formation						
<i>Thrichomys apereoides</i>						
Rainy	2.62	3.61	6.35	0.72	0.56	11
Dry	0.87	0.72	0.22	0.34	0.41	3
Forest formation						
<i>Oxymycterus delator</i>						
Rainy	3.35	8.34	10.08	2.22	2.81	12

Dry	1.30	3.59	1.86	0.76	0.71	5
<i>Rhipidomys macrurus</i>						
Rainy	1.14	0.93	0.39	0.34	0.39	3
Dry	2.25	1.26	0.54	0.66	0.76	3

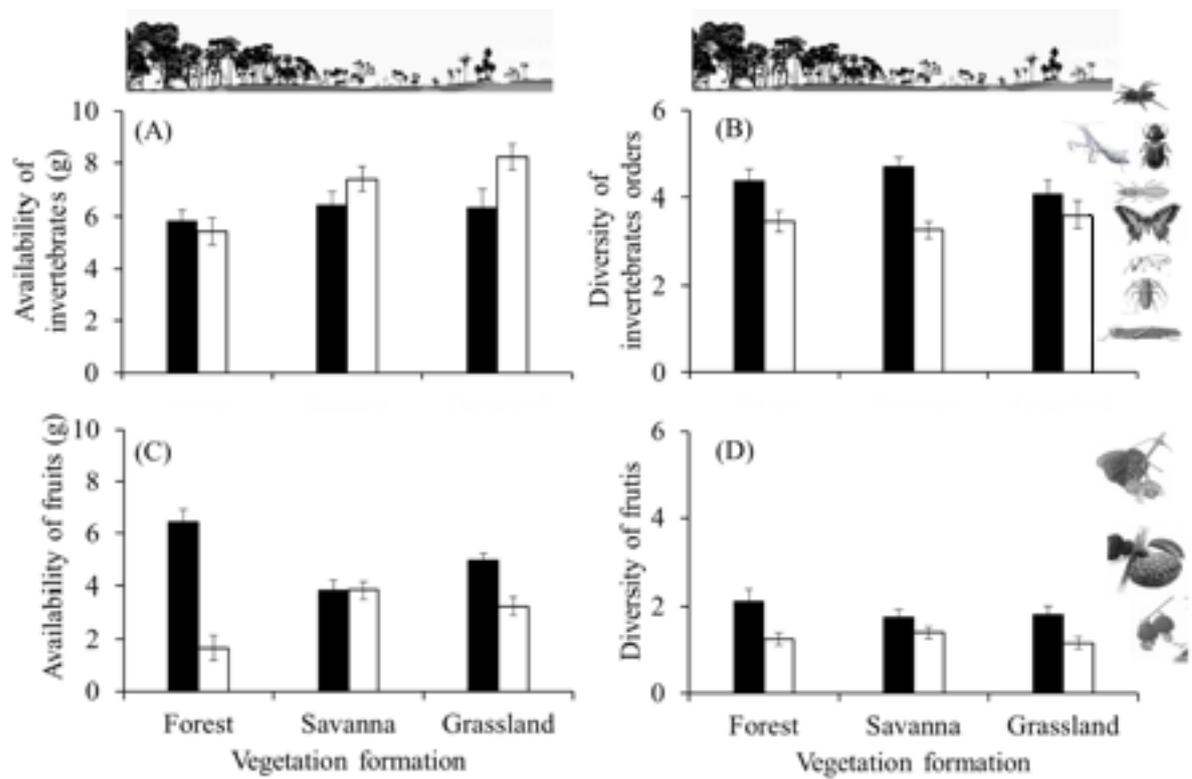


Fig. 1

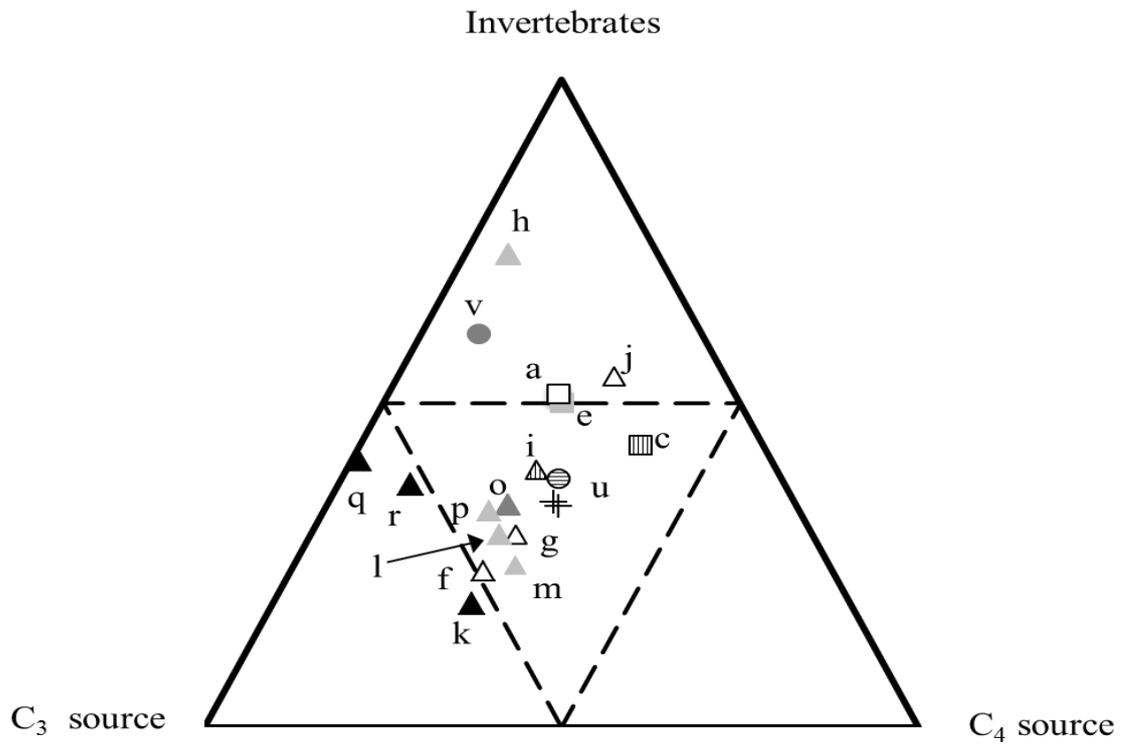


Fig. 2

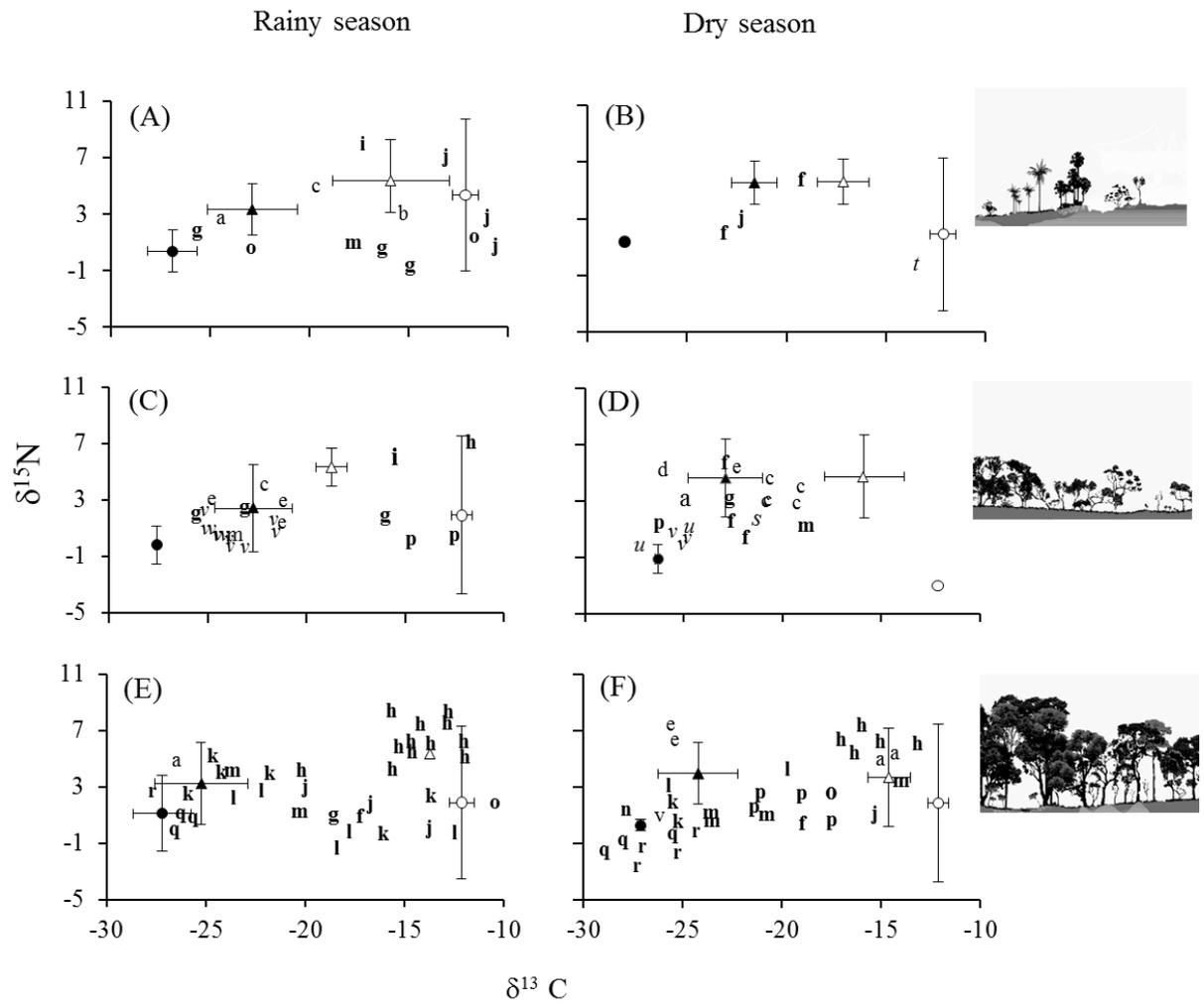


Fig. 3

Capítulo IV

Efeito das estratégias de locomoção e da complexidade estrutural da vegetação no nicho trófico de comunidades de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado

Os pequenos mamíferos terrestres (i.e. marsupiais e roedores) do Cerrado possuem adaptações para o uso do espaço distintas o que pode proporcionar diferentes estratégias de segregação dos recursos alimentares. Investigamos a relação entre modo de locomoção e dieta desses animais por meio da avaliação isotópica da assimilação de recursos. Especificamente, testamos a hipótese de que a capacidade de exploração de mais ambientes, bem como de uma maior disponibilidade de alimentos associada a ambientes mais complexos, pode proporcionar um comportamento alimentar mais específico. Para isso, verificamos se o grupo de espécies de pequenos mamíferos que se deslocam tanto no solo como nos estratos verticais (i.e. escansoriais-arborícolas - EA) são mais seletivos na assimilação de determinados grupos de itens alimentares (i.e. consomem itens com valores isotópicos semelhantes) que os exclusivamente terrestres (TE). Além disso, avaliamos se os animais EA são mais frugívoros em relação aos TE. Isso devido à maior acessibilidade aos recursos vegetais para os primeiros e também devido à captura dos invertebrados ser facilitada no solo, levando a uma maior insetivoria por parte dos animais TE. Investigamos também a relação da complexidade estrutural da vegetação com o nicho isotópico das comunidades de cada formação vegetal (i.e. florestal, savânica e campestre). Esperávamos que a diversidade trófica das espécies de cada formação seguisse o padrão do gradiente de complexidade estrutural da vegetação, sendo maior na florestal, intermediário na savana e menor nas campestres. Capturamos os pequenos mamíferos terrestres e avaliamos a disponibilidade de

alimentos (i.e. frutos zoocóricos e invertebrados terrestres) na época chuvosa e seca entre 2012-2013 em três formações vegetais do Cerrado brasileiro (campestre, savânica e florestal). Avaliamos as medidas do nicho isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ dos pelos dos pequenos mamíferos, bem como dos potenciais recursos alimentares. Os nossos resultados confirmaram as nossas expectativas. As espécies EA foram mais seletivas do que o grupo dos animais TE em todas as formações vegetais e épocas do ano. Além disso, os EA apresentaram uma dieta isotópica mais frugívora, enquanto os TE mais insetívoros. Desta forma, o hábito de locomoção está relacionado à facilidade de capturar alimentos potenciais, influenciando os recursos alimentares preferenciais. A amplitude do nicho isotópico das comunidades de cada formação vegetal seguiu o gradiente de complexidade vegetal, sendo maior na formação florestal, seguida pela savânica e menor na campestre. As áreas mais complexas apresentaram também maior empacotamento do nicho isotópico. Assim, locais com maiores possibilidades de recursos alimentares (i.e. florestais) aparentemente proporcionam uma maior subdivisão do nicho.

Palavras-chave: marsupiais, roedores, Cerrado, nicho, isótopos estáveis de C e N.

Introdução

As aplicações das análises de isótopos estáveis para responder questões ecológicas, podem remeter à exploração das principais dimensões do nicho ecológico, i.e. hábitat e alimento (Layman et al. 2007). A utilização do isótopo estável de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) indica a incorporação da transferência trófica, sendo possível estimar a posição trófica dos organismos (Kelly 2000, Fry et al. 2006, DeNiro & Epstein 1981). Já os isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) variam principalmente de acordo com a produção primária, por diferenças metabólicas da fotossíntese (e.g. plantas C_3 , C_4 e CAM), o que pode indicar a origem da fonte do recurso (DeNiro & Epstein 1978, Peterson & Fry 1987,

Post 2002b). Desta forma, com a assinatura do carbono pode-se discriminar, por exemplo, se o histórico alimentar do recurso assimilado pelo organismo é de origem campestre ou florestal (Ambrose & DeNiro 1986). A utilização dos isótopos estáveis ($\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$) dispersa em um espaço gráfico, como coordenadas, pode elucidar várias questões do espaço do nicho isotópico (Layman et al. 2007). Desta forma, essa ferramenta pode auxiliar no teste de hipóteses ecológicas sobre a exploração trófica de espécies co-ocorrentes.

A avaliação de possíveis mecanismos de coexistência por segregação do nicho isotópico pode ser especialmente relevante para os pequenos mamíferos da região neotropical. Nessa região coexistem várias espécies desse grupo (i.e. marsupiais e roedores) com tamanho e formas semelhantes (Emmons & Feer 1997). No entanto, algumas espécies apresentam diferentes estratégias de locomoção, i.e. espécies terrestres, escansoriais, arborícolas, semi-aquáticos e fossoriais (Eisenberg & Redford 1999, Nowak 1999). Essa distinção no hábito de locomoção pode permitir uma exploração diferenciada do ambiente, bem como a uma oferta diferenciada de itens alimentares. Deste modo, a partilha dos recursos alimentares entre as espécies de uma comunidade pode ser favorecida pela segregação da utilização entre os estratos verticais, de acordo com a disponibilidade e diversidade de recursos alimentares em cada época do ano ou formação vegetal. Apesar desta potencial relevância ecológica, as possíveis causas das variações nos padrões de assimilação dos recursos alimentares de acordo com o hábito de locomoção pelos pequenos mamíferos neotropicais ainda são pouco conhecidos.

Alguns estudos sugerem uma relação entre a dieta do animal com o estrato vertical que esta espécie ocupa, com espécies arborícolas geralmente sendo mais frugívoras do que espécies terrestres (Emmons 1980, Gautier-Hion et al. 1980, Malcolm

1995, Emmons 1995, Vieira & Astúa de Moraes 2003, mas ver Symes et al. 2013). No entanto, algumas espécies escansoriais-arborícolas - EA (e.g. *M. paraguayana*, *G. microtarsus* e *G. agilis*) são classificadas como onívoras, tendendo mais a uma dieta insetívora (Grelle 1996, Leite et al. 1994, Santori & Astúa de Moraes 2006, mas ver Astúa de Moraes et al. 2003, Camargo et al. 2011). Por outro lado, marsupiais que se deslocam no solo, como *Monodelphis*, *Thylamys* e *Lutreolina* (Vieira & Astúa de Moraes 2003), são reconhecidos como predadores carnívoros/insetívoros (Emmons & Feer 1997, Monteiro-Filho & Dias 1990, Vieira & Palma 1996, Santori & Astúa de Moraes 2006). Ainda não existem estudos, no entanto, que tenham comparado simultaneamente a dieta de várias espécies em uma mesma comunidade, o que dificulta a avaliação adequada da relação entre hábitos alimentares e uso vertical do hábitat por pequenos mamíferos terrestres neotropicais.

Independente da estratégia de deslocamento das espécies, a própria estrutura da vegetação pode influenciar na quantidade e na diversidade de itens alimentares disponíveis. A complexidade vertical de um hábitat (i.e. número de estratos verticais), por exemplo, pode estar correlacionada positivamente com a diversidade e riqueza de espécies (MacArthur & MacArthur 1961, August 1983, Fleming 1973, MacArthur 1965, Heck & Wetstone 1977, Ricklefs 1977, Langellotto & Denno 2004, Taniguchi et al. 2003, Simpson 1964, Pianka 1967, Murdoch et al. 1972, Johnson & Simberloff 1974, Halaj et al. 2000). Desta forma, é esperado que ambientes mais complexos tenham maior capacidade de suporte e de diversidade de itens alimentares para as comunidades de pequenos mamíferos. Essa disponibilidade seria maior para os pequenos mamíferos presentes em florestas de uma maneira geral, pois esses animais não precisariam ter a capacidade de deslocamento nos estratos superiores para usufruírem deste aumento potencial de recursos disponíveis.

O Cerrado brasileiro é um bom modelo para avaliar a relação da complexidade estrutural do hábitat influenciando os nichos tróficos de cada comunidade. Isso porque esse bioma é caracterizado pela heterogeneidade em pequena e larga escala (Ratter et al. 2003), apresentando formações campestres, savânicas e florestais. Além disso, as comunidades de pequenos mamíferos do Cerrado dessas formações são distintas, devido à especificidade do uso de hábitat das espécies (Alho et al. 1986). Esse bioma apresenta também, como característica climática principal, uma forte sazonalidade, com estações de chuva e de seca, bem definidas ao longo do ano (Miranda et al. 1993). Com isso, é razoável avaliar se a amplitude do nicho isotópico das comunidades de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado seguirá o mesmo padrão do gradiente de complexidade das diferentes formações vegetais (i.e. campestre, savânico e florestal).

O presente estudo teve como objetivo investigar a relação entre as estratégias de exploração de recursos alimentares de pequenos mamíferos terrestres, os seus modos de locomoção e a complexidade estrutural da vegetação em que habitam. Especificamente, comparamos a amplitude do nicho isotópico do conjunto de espécies de pequenos mamíferos exclusivamente terrestres – TE com a mesma amplitude associada aos animais escansoriais-arborícolas – EA (i.e. espécies capazes de se locomover no solo e em algum estrato vertical da vegetação, seja no sub-bosque e, ou no dossel) em cada época do ano (i.e. seca e chuvosa) e em cada formação vegetal (i.e. florestal, savânica e campestre). Visto que os EA possuem maior acessibilidade a locais distintos para forrageamento e aos diferentes tipos de recursos alimentares eles poderiam ser mais seletivos em relação aos itens alimentares assimilados. Desta forma, esperamos que espécies capazes de explorar múltiplos estratos (i.e. solo, sub-bosque e, ou dossel) apresentem uma menor amplitude no nicho isotópico (diversidade trófica, Layman et al.

2007) do que as espécies exclusivamente terrestres. Desta forma, o conjunto de espécies EA se comportaria como seletiva.

Adicionalmente, comparamos o tipo de alimento assimilado por animais escansoriais-arborícolas - EA e animais essencialmente terrestres - TE. Esperávamos que animais EA fossem mais frugívoros em relação às terrestres, que seriam proporcionalmente mais insetívoras, tanto pela acessibilidade diferenciada aos recursos quanto pela dificuldade de captura e subjugação de presas vivas nos estratos arbóreos (Emmons 1995, Casella & Cáceres 2006, mas ver Symes 2013).

Avaliamos também se em comunidades de áreas com maior complexidade vertical (i.e. formações florestais) o nicho isotópico é mais amplo do que em áreas campestres. Seria esperado que a diversidade trófica da dieta isotópica das comunidades de mamíferos de cada formação vegetal acompanhe a complexidade estrutural do ambiente, resultando em maior amplitude do nicho isotópico nas áreas florestadas, seguida pelas formações savânicas e, por último, pelas campestres.

Métodos

Área de estudo e desenho amostral, Captura dos animais, Itens alimentares, Amostras isotópicas

(ver Capítulos I e III)

Arborealidade dos pequenos mamíferos terrestres

Classificamos o hábito de locomoção das espécies de pequenos mamíferos terrestres capturadas de acordo com o conhecimento pessoal e com dados publicados (Fonseca et al. 1996, Cáceres et al. 2011, Charles-Dominique et al. 1981, Malcolm 1991, Emmons & Feer 1997, Vieira & Monteiro-Filho 2003, Grelle 2003, Hannibal & Cáceres 2010,

Eisenberg & Redford 1999, Albanese et al. 2011, Cadermatori et al. 2008, Woodman et al. 1995, Lambert et al. 2005). Agrupamos as espécies em dois grupos, de acordo com o hábito de locomoção: exclusivamente terrestre - TE e escansoriais-arborícolas - EA (i.e. que se deslocam no solo e estratos superiores).

Análises estatísticas

Para inferirmos a dieta potencial dos grupos de espécies de pequenos mamíferos com distintos hábitos de locomoção, i.e. exclusivamente terrestres - TE e escansoriais-arborícolas - EA, utilizamos a técnica de Monte Carlo utilizando Cadeias de Markov (Markov Chain Monte Carlo, MCMC) com 500.000 permutações (Parnell et al. 2010). Essa análise produz uma curva de probabilidade de contribuição relativa de cada recurso alimentar para obter os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ medidos em cada amostra de pelo. Para isso, as razões dos isótopos dos mamíferos foram corrigidas considerando os valores de fracionamentos mencionados acima para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e os recursos alimentares divididos em três grupos (frutos C_3 , gramíneas C_4 , invertebrados que se alimentam de fontes C_3 e invertebrados que se alimentam de fontes C_4) em cada formação vegetal e época do ano. Assim, obtivemos a proporção média estimada de contribuição de cada um dos recursos alimentares para cada grupo de espécie de mamífero amostrada (i.e. dieta isotópica).

Avaliamos as medidas dos nichos isotópicos de cada grupo de espécies de pequenos mamíferos terrestres (i.e. EA e TE) em cada época do ano e formação vegetal. Posteriormente, avaliamos as medidas das distintas comunidades de pequenos mamíferos em cada formação para avaliarmos o efeito da complexidade em relação ao nicho isotópico. Para avaliarmos o nicho isotópico, utilizamos as medidas sugeridas por Layman et al. (2007) baseadas na figura de dispersão $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$. Essas medidas são baseadas no Kernell dos dados, na qual são excluídos os valores extremos. Desta forma,

avaliamos (i) a amplitude de $\delta^{15}\text{N}$, a qual correlaciona o número de níveis tróficos da dieta de cada espécie; (ii) a amplitude de $\delta^{13}\text{C}$, a qual está correlacionada com a diversidade de recursos basais (produtores) na dieta de cada espécie de mamífero amostrado; (iii) a área total do polígono convexo (TA), a qual indica a diversidade trófica de cada espécie; (iv) medidas de redundância do nicho isotópico das espécies (distância média do vizinho mais próximo; MNND); e (v) o grau de equidade da dispersão dos indivíduos dentro do nicho isotópico (desvio padrão, SD, da MNND). Essas análises foram realizadas no *software* R, versão 2.15.3 (R Development Core Team 2013) utilizando o pacote “*siar*” (Parnell & Jackson 2011).

Resultados

Nós analisamos 21 espécies de pequenos mamíferos do Cerrado, totalizando amostras de pelos de 125 indivíduos. Consideramos 13 espécies como exclusivamente terrestres – TE e oito como escansoriais-arborícolas – EA (Tabela 1).

Tabela 1. Número de indivíduos e espécies cujas dietas isotópicas foram analisadas em cada ambiente e seu hábito de locomoção (HL: TE = exclusivamente terrestre, EA = locomoção- locomoção no solo e nos estratos superiores; fontes: Fonseca et al. 1996, Cáceres et al. 2011, Charles-Dominique et al. 1981, Malcolm 1991, Emmons & Feer 1997, Vieira & Monteiro-Filho 2003, Grelle 2003, Hannibal & Cáceres 2010, Eisenberg & Redford 1999, Albanese et al. 2011, Cadermatori et al. 2008, Woodman et al. 1995, Lambert et al. 2005).

Espécies	Florestal		Savânica		Campestre	HL
	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	
<i>Gracilinanus agilis</i>	1	2		1	1	EA
<i>Cryptonanus agricolai</i>					1	EA
<i>Thylamys velutinus</i>			1	5	1	EA
<i>Oligoryzomys fornesi</i>	5	2				EA
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	2	4	1	1	1	EA
<i>Oecomys bicolor</i>	1	4				EA
<i>Rhipidomys macrurus</i>	3	3				EA
<i>Thrichomys apereoides</i>		1	11	3		EA
<i>Monodelphis americana</i>				1		TE
<i>Monodelphis domestica</i>		2	3	1		TE
<i>Calomys expulsus</i>	1	1		3		TE
<i>Calomys tener</i>	1		3	1	3	TE
<i>Cerradomys scotti</i>		4	2	1		TE
<i>Euryoryzomys lamia</i>	1	1			2	TE
<i>Hylaeamys megacephalus</i>		1				TE
<i>Nectomys squamipes</i>	6	2				TE
<i>Necomys lasiurus</i>	3	1			3	TE
<i>Oxymycterus delator</i>	12	5	1			TE
<i>Oxymycterus</i> sp			1		1	TE
<i>Clyomys laticeps</i>				2		TE
<i>Cavia aperea</i>				1		TE
Abundância	36	33	23	20	13	
Riqueza	11	14	8	11	8	

Amplitude de nicho isotópico, uso dos estratos verticais, sazonalidade e complexidade do ambiente

Em cada ambiente e época há relação entre o hábito de locomoção e a assimilação isotópica dos recursos alimentares pelas espécies. Em todos os cenários os EA apresentaram uma menor diversidade trófica que a de TE (Tabela 2, Figura 3). Somente nas formações campestres, na época seca, não houve número suficiente de espécies EA que permitisse comparação com as TE.

Em todas as formações vegetais, as espécies TE assimilaram itens de maior nível trófico e com maiores amplitude de $\delta^{15}\text{N}$ em relação às EA (Figura 3 e Tabela 2). No entanto, na época seca na formação florestal os EA tiveram um aumento na assimilação de itens com maior nível trófico comparado com a época de chuva. Em relação à dieta potencial e à complexidade da vegetação, em todas as épocas do ano os EA em ambientes florestais apresentaram dieta frugívora, enquanto os TE foram mais insetívoros (Tabela 3). Já nas savanas, em ambas as épocas do ano os EA apresentaram contribuição de frutos e invertebrados similares, enquanto os TE apresentaram dieta principalmente insetívora na chuva, passando para uma dieta composta de frutos e invertebrados (Tabela 3). Na formação campestre, na época chuvosa, os EA e os TE assimilaram todos os grupos alimentares de forma análoga, mas os TE na seca não assimilaram gramíneas, apresentando uma utilização similar dos outros grupos (Tabela 3).

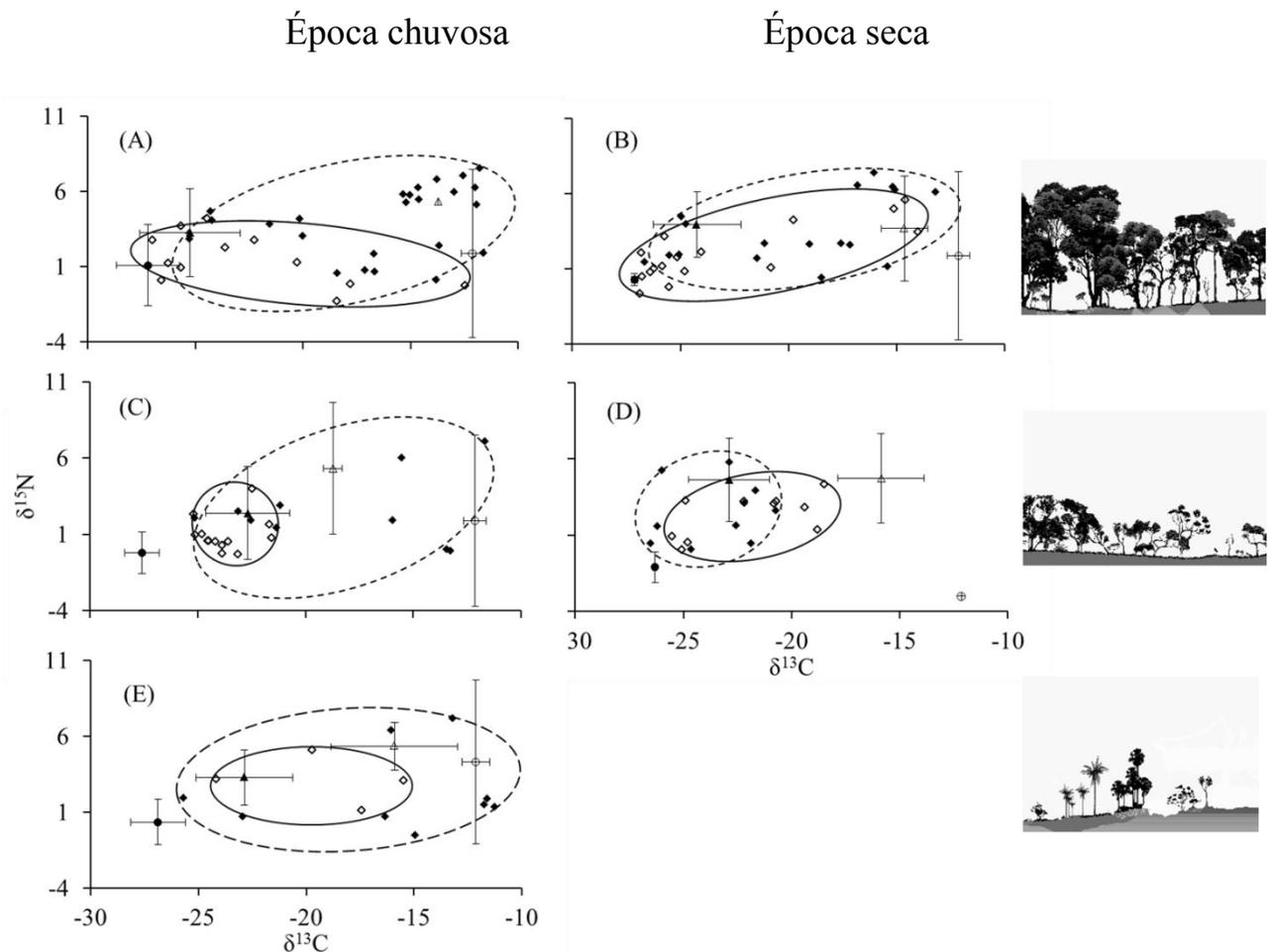


Figura 3. Nicho isotópico das espécies escansoriais-arborícolas (losango claro, elipse de linha contínua) e exclusivamente terrestres (losango preto, elipse de linha tracejada) em cada época do ano (i.e. chuvosa e seca) e em cada formação vegetal. Os grupos de itens alimentares analisados foram as sementes de gramíneas (C_4) (círculo aberto), frutos (C_3) (círculo fechado), invertebrados (C_4) (triângulo aberto) e invertebrados (C_3) (triângulo fechado). A coluna da esquerda apresenta os dados da estação chuvosa e a da direita da estação seca. A ilustração à direita (Modificado de Ribeiro & Walter 1998), ilustra as respectivas formações de cada linha de figuras. A – B = Formação florestal, C - D = Formação Savânica, E = Formação Campestral.

Tabela 2. Medidas do nicho isotópico (Layman et al. 2007) para a guilda de pequenos mamíferos escansoriais-arborícolas e terrestres em cada formação vegetal e época do ano. N é o número de indivíduos e N spp. é a riqueza de espécies.

Formação e HL	Amplitude de $\delta^{15}\text{N}$		Amplitude de $\delta^{13}\text{C}$		TA		MNND		SD		N		N spp		
	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca	
Campestre															
EA	3,99	-	8,71	-	17,24	-	2,45	-	2,37	-	4	-	4	-	
TE	7,67	-	14,41	-	61,79	-	2,29	-	1,62	-	9	-	4	-	
Savana															
EA	4,28	4,26	3,61	7,05	10,18	20,18	0,94	1,23	0,81	1,24	13	10	3	4	
TE	7,18	5,67	13,47	5,78	47,05	24,55	4,25	1,78	1,08	1,32	10	10	5	7	
Florestal															
EA	5,50	6,27	14,49	12,86	41,65	37,34	1,85	1,45	2,07	1,08	12	16	5	6	
TE	7,42	6,98	13,64	13,46	65,47	59,13	2,47	2,34	2,13	1,61	24	17	9	8	

Tabela 3. Porcentagem de contribuição (mínimo – máximo de variação) de cada grupo de item alimentar analisado na potencial dieta isotópica dos grupos de espécies de acordo com o hábito de locomoção (HL) dos pequenos mamíferos do Cerrado central. Os grupos de itens alimentares são frutos (C₃), gramíneas (C₄), invertebrados que se alimentam de fontes C₃, invertebrados que se alimentam de fontes C₄. A dieta potencial foi avaliada conforme a formação vegetal (campestre, savânica e florestal) e época do ano (i.e. chuva e seca). Em negrito estão os valores com maior representatividade do grupo de alimentar.

Formação e HL	C ₃		C ₄		Invertebrados C ₃		Invertebrados C ₄	
	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca	Chuva	Seca
Campestre								
EA	0,23 (0,02-0,45)	-	0,21 (0,01-0,42)	-	0,25 (0,00-0,49)	-	0,24 (0,00-0,48)	-
TE	0,21 (0,00-0,42)	0,30 (0,01-0,59)	0,35 (0,09-0,60)	-	0,21 (0,00-0,42)	0,31 (0,00-0,61)	0,23 (0,00-0,45)	0,35 (0,02-0,68)
Savânica								
EA	0,44 (0,28-0,59)	0,33 (0,16-0,49)	-	0,09 (0,00-0,19)	0,36 (0,08-0,63)	0,36 (0,11-0,60)	0,19 (0,03-0,36)	0,22 (0,02-0,42)
TE	0,22 (0,00-0,44)	0,37 (0,18-0,56)	0,09 (0,00-0,19)	0,06 (0,00-0,12)	0,34 (0,01-0,67)	0,46 (0,20-0,73)	0,42 (0,14-0,70)	0,14 (0,00-0,28)
Florestal								
EA	0,53 (0,26-0,79)	0,45 (0,26-0,64)	-	-	0,27 (0,00-0,54)	0,26 (0,01-0,51)	0,21 (0,03-0,39)	0,16 (0,00-0,31)
TE	0,14 (0,00-0,27)	0,16 (0,00-0,31)	-	-	0,16 (0,00-0,31)	0,36 (0,09-0,62)	0,73 (0,59-0,86)	0,49 (0,31-0,67)

Complexidade estrutural da vegetação e o nicho isotópico

A assimilação dos diferentes grupos de itens alimentares, bem como a diversidade (TA) e a distribuição (MNND e SD) trófica, variou pouco entre as formações vegetais (Figura 4, Tabela 4). A amplitude trófica ($\delta^{15}\text{N}$) dos mamíferos seguiu um gradiente, sendo maior na comunidade da formação florestal, intermediário na savânica e menor na formação campestre (amplitude de $\delta^{15}\text{N}$, Tabela 4). A amplitude de recursos basais (amplitude de $\delta^{13}\text{C}$) foi alta, mas variou pouco entre as formações vegetais (Tabela 4). A diversidade trófica (TA) das comunidades de pequenos mamíferos seguiu o gradiente de complexidade das formações vegetais. Na formação florestal, a comunidade de mamíferos apresentou maior diversidade trófica, valor intermediário na savânica e mínimo na campestre (Tabela 4). Além disso, as medidas que sugerem empacotamento entre as espécies (i.e. redundância trófica) (MNND e o DP associado) e também sugerem um gradiente conforme as formações, com maior empacotamento na comunidade florestal, seguida pela savânica e menor da campestre (Tabela 4).

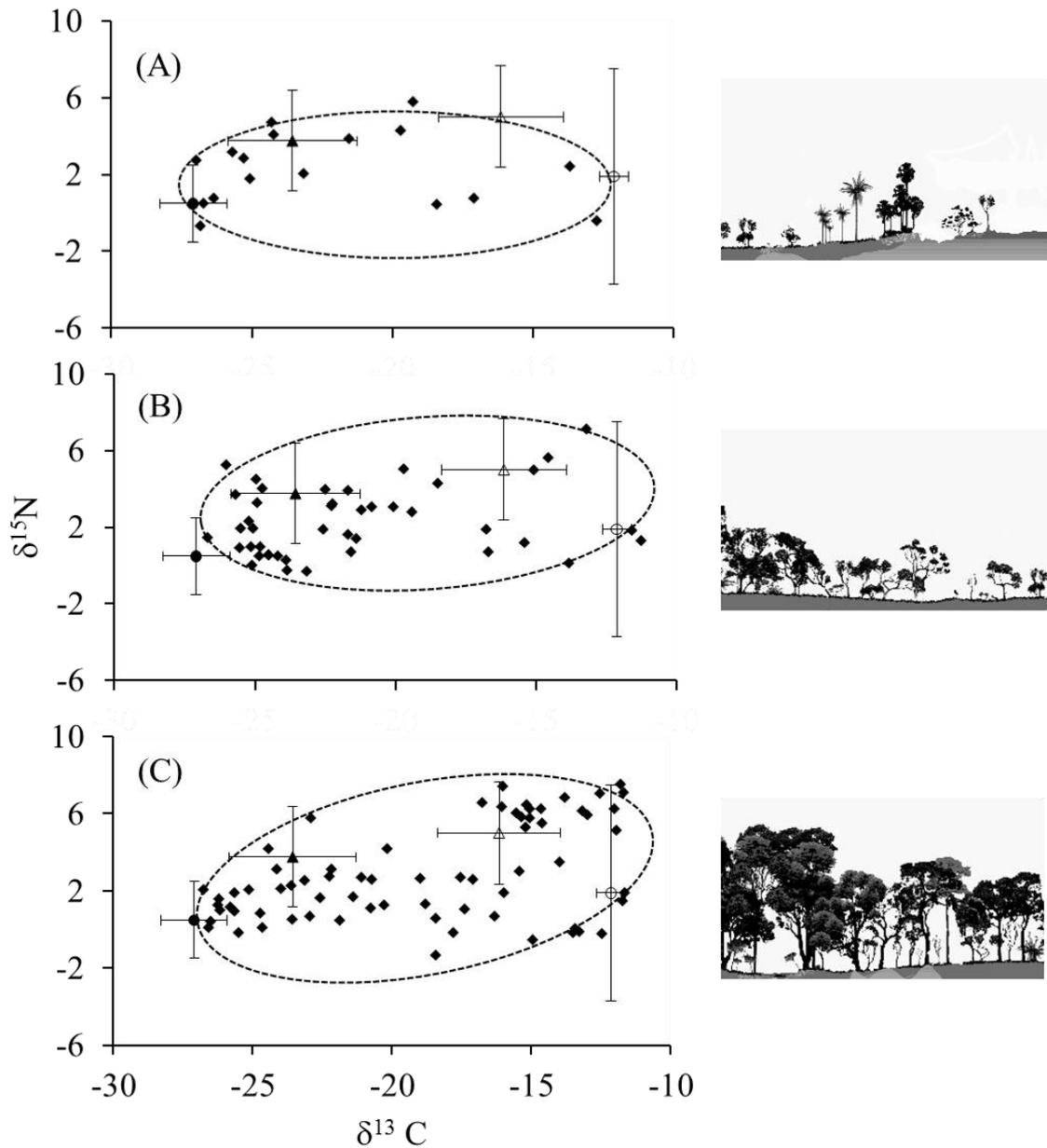


Figura 4. Nicho isotópico das comunidades das diferentes formações vegetais (A) Campestre, (B) Savânica e (C) Florestal. Ilustrações à direita são das respectivas formações vegetais avaliadas (Modificado de Ribeiro & Walter 1998). Os grupos de itens alimentares analisados foram as gramíneas (C_4) (círculo aberto), frutos (C_3) (círculo fechado), invertebrados (C_4) (triângulo aberto) e invertebrados (C_3) (triângulo fechado).

Tabela 4. Medidas do nicho isotópico (Layman et al. 2007) das comunidades de pequenos mamíferos de cada formação vegetal do Cerrado. N é o número de indivíduos e N spp. é a riqueza de espécies.

Formação vegetal	Amplitude $\delta^{15}\text{N}$	Amplitude $\delta^{13}\text{C}$	TA	MNND	SD	N	N spp
Florestal	8,88	15,12	102,38	1,93	2,11	69	15
Savânica	7,47	15,40	88,09	1,96	2,03	43	13
Campestre	6,45	14,21	67,45	2,59	1,91	17	10

Discussão

O hábito locomotor pode influenciar na exploração dos recursos alimentares. O sub-grupo de espécies capazes de explorar mais ambientes (EA) apresentou menor diversidade trófica, sendo mais seletivos em todas as formações e épocas do ano do que as espécies exclusivamente terrestres. O acesso aos estratos superiores da floresta também afetou a dieta assimilada dos pequenos mamíferos, com os EA sendo mais frugívoros e os TE mais insetívoros. Além disso, ambientes com maior complexidade da vegetação (i.e. maior densidade de árvores, altura, cobertura do sub-bosque) apresentaram comunidades com maior diversidade trófica.

Arborealidade e nicho trófico

Nós detectamos uma maior diversidade trófica assimilada pelo sub-grupo de pequenos mamíferos TE do que os EA. Deste modo, esses resultados confirmam as nossas expectativas de que animais EA, capazes de se locomoverem nos estratos verticais e no solo, teriam uma menor amplitude no nicho isotópico, em comparação com os animais TE. O fato de terem acesso a todos os ambientes (i.e. solo, sub-bosque e dossel) para procura de alimentos, possivelmente possibilitou aos EA selecionarem determinados grupos de itens em cada formação. Essa maior seletividade foi observada principalmente na época chuvosa, em que ocorre maior diversidade e disponibilidade de frutos, além de maior disponibilidade de alimentos (i.e. frutos e invertebrados) nas formações florestais e campestres, em contraste com a época seca (ver Capítulo III, Apêndice I).

Os pequenos mamíferos EA amostrados não só apresentaram menor diversidade de nicho isotópica como também foram mais frugívoros que os animais terrestres. Isso está de acordo com a nossa segunda expectativa, com as espécies terrestres sendo mais

insetívoras. No entanto, esse padrão variou conforme a formação vegetal analisada, sendo mais evidente, na formação florestal Já na savana os terrestres adicionam frutos nas suas dietas na época seca, período com menor diversidade de invertebrados e frutos disponíveis (Capítulo III – Apêndice I). Nas formações campestres não houve tendências à frugivoria, ou insetivoria por ambos grupos de pequenos mamíferos com distintos hábitos de locomoção. Desta forma, podemos sugerir que ambientes florestais, mais complexos, favorecem não só maior especialização no uso vertical do espaço, mas também a maior especialização no uso de recursos relacionada ao uso diferenciado dos estratos. Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ obtidos para as espécies terrestres foi similar a outros reportados para insetívoros terrestres (e.g. musaranhos no Canadá: $\delta^{15}\text{N} = 5.9\%$, amplitude 4.7–7.4‰; Moore & Kenagy 2004), reforçando a insetivoria das espécies investigadas que ocorrem no solo.

A tendência a uma maior frugivoria de espécies arborícolas corrobora estudos anteriores (Janson et al. 1981, Steiner 1981, Gribel 1988, Vieira et al. 1991, Martins & Gribel 2007, Emmons 1995, Vieira & Astúa de Moraes 2003, Astúa de Moraes et al. 2003, Camargo et al. 2011, Charles-Dominique 1983, mas ver Symes et al. 2013). Isso sugere que, como essas espécies não são exclusivamente arborícolas, uma sobreposição parcial na dimensão espacial com as espécies terrestres pode ser compensada por maior diferenciação na dimensão isotópica de nicho entre essas duas guildas.

Detectamos que o hábito de locomoção dos pequenos mamíferos do Cerrado influencia nos itens alimentares preferenciais assimilados, tanto pela disponibilidade como acessibilidade. Considerar que análises isotópicas de nitrogênio não indicam necessariamente a quantidade de nitrogênio ingerido como também a origem desse elemento (Symes et al. 2013). A disponibilidade dos recursos de origem vegetal são mais diversificados (i.e. frutos que ainda não caíram no solo, flores, néctar) e acessíveis

para os EA, do que para os TE. Isso reforça ainda mais a relação entre utilização do dossel e consumo de produtos primários (Emmons 1995). Apesar de existir um grupo distinto de invertebrados nos estratos superiores (Erwin 1995, Lowman & Moffett 1993, Tobin 1995), não sabemos o quão representativo é esse grupo comparado ao de invertebrados terrestres. Além disso, todos os grupos de invertebrados (i.e. terrestres e arborícolas) podem se deslocar no solo, além de vários associados à serapilheira e ao próprio solo, proporcionando uma alta diversidade e disponibilidade de presas para captura pelos pequenos mamíferos terrestres e escansoriais-arborícolas.

Os pequenos mamíferos terrestres assimilou maiores níveis tróficos podendo indicar uma dieta mais insetívora. Uma possível explicação para esse padrão é a menor dificuldade em capturar as presas, i.e. invertebrados, no solo do que nos estratos superiores. Aparentemente marsupiais que tendem a ocupar preferencialmente o solo, dos gêneros *Monodelphis*, *Thylamys* e *Lutreolina* (Vieira & Astúa de Moraes 2003) tendem a serem predadores (Emmons & Feer 1997; Monteiro-Filho & Dias 1990, Vieira & Palma 1996, Santori & Astúa de Moraes 2006). Roedores terrestres também indicaram maior consumo de invertebrados do que itens de origem vegetal (Talamoni et al. 2008, Pinotti et al. 2011).

Complexidade estrutural e nicho isotópico

Nossos resultados indicaram que a diversidade trófica do nicho isotópico das comunidades amostradas de pequenos mamíferos seguiu o gradiente de complexidade estrutural das principais formações vegetais do Cerrado. Enquanto a redundância trófica teve um padrão inverso ao gradiente de vegetação, ambos padrões estavam de acordo com nossas expectativas. Isso sugere que um aumento na riqueza de espécies em função da complexidade não causa exclusivamente uma ampliação no nicho utilizado, mas

também a uma maior especialização trófica da comunidade. Esses resultados podem ter sido influenciados por diferenças nos tamanhos amostrais entre as áreas. No entanto, resultados similares considerando tanto a MNND quanto o DPMNND, este último menos influenciável por variações no tamanho amostral (Layman et al. 2007), reforçam a existência de um padrão de maior empacotamento de nicho em função do aumento na complexidade.

Ambientes florestais são conhecidos por serem os mais diversificados (Lowman & Wittman 1996). Isso porque quanto maior a complexidade vertical do hábitat, maiores as oportunidades para subdivisão do nicho. Assim, alguns estudos sugerem a relação da complexidade estrutural da vegetação com a riqueza e diversidade de espécies (August 1983, Fleming 1973). Uma proposta para futuros estudos é avaliar as medidas do nicho isotópico para cada espécie de cada formação, visando entender se esse padrão de gradiente se mantém. Ou, se as espécies em ambientes mais complexos, com mais possíveis sub-divisões de nicho, tenderiam a diminuir sua diversidade trófica e ter maior variação entre espécies nos ambientes mais complexos.

Referências bibliográficas

- Albanese, S., Rodríguez, D. & Ojeda, R.A. 2011. Differential use of vertical space by small mammals in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 92(6):1270–1277.
- Alho, C.J.R., Pereira, L.A. & Paula, A.C. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in cerrado biome of central Brazil *Mammalia* 50(4):447-460.
- Ambrose, S. H. & DeNiro M. J. 1986. The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia* 69:395–406.

- Astúa de Moraes, D. & Santori, R. T. 2003. Nutritional and fibre content of laboratory-established diets of Neotropical opossums (Didelphidae). In: Jones, M.; Dickman, C.; Archer, M. (Eds.). *Predators with pouches: The biology of carnivorous marsupials*. Australia: CSIRO Publishing, p. 229-237.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507.
- Cáceres, N. C., Nápoli, R. P. & Hannibal, W. 2011. Differential trapping success for small mammals using pitfall and standard cage traps in a woodland savannah region of southwestern Brazil. *Mammalia* 75:45-52.
- Cademartori, C.V., Marques, R.V. & Pacheco, S.M. 2008. Estratificação vertical no uso do espaço por pequenos mamíferos (Rodentia, Sigmodontinae) em área de Floresta Ombrófila Mista, RS, Brasil. *Revista brasileira de zoociências* 10(3):187-194.
- Camargo, N. F., Cruz, R. M. S., Ribeiro, J. F. & Vieira, E. M. 2011. Frugivoria e potencial dispersão de sementes pelo marsupial *Gracilinanus agilis* (Didelphidae: Didelphimorphia) em áreas de Cerrado no Brasil central. *Acta Botanica Brasilica* 25:646-656.
- Casella, J. & Cáceres, N. 2006. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 1(1):5-11.
- Charles -Dominique, P. 1983. Ecology and social adaptation in didelphid marsupials: comparisons with eutherians of similar ecology. In: Eisenberg, J. F.; Kleiman, D. G. (Eds.). *Advances in the study of mammalian behavior*. Shippensburg: American Society of Mammalogists p.395-422.
- Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles -Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C. M. & Prévost, M. F. 1981. Les mammifères frugivores

- arboricoles nocturnes d'une foret guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 35:341-436.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42:495–506.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48:341–351.
- Eisenberg, J. F. & Redford, K. H. 1999. *Mammals of the Neotropics: The central Neotropics. Vol. 3. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil.* Chicago: The University of Chicago Press.
- Emmons, L. H. & Feer, F. 1997. *Neotropical rainforest mammals: a field guide.* 2nd edition. Chicago: The University of Chicago Press.
- Emmons, L. H. 1980. Ecology and resource partitioning among nine species of african rain forest squirrels. *Ecological Monograph* 50:31-54.
- Emmons, L. H. 1995. Mammals of rain forest canopies. In: Lowman , M. D.; Nadkarni, N. M. (Eds.). *Forest canopies.* London: Academic Press 199-223.
- Erwin, T. L. 1995. Measuring arthropod biodiversity in the Tropical forest canopy. In: Lowman , M. D.; Nadkarni , N. M. (Eds.). *Forest canopies.* San Diego: Academic Press, p. 109-127.
- Fleming, T. H. 1973. Numbers of mammal species in North and Central American forest communities. *Ecology* 54:555-563.
- Fonseca , G. A. B., Herrmann , G., Leite , Y. L. R., Mittermeier , R. A., Rylands , A. B. & Patton, J. L. 1996. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. *Occasional Papers in Conservation Biology* 4:1-38.

- Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer Science Business Media, New York, USA.
- Gautier –Hion, A., Emmons, L. H. & Dubost, G. 1980. A comparison of three major groups of primary consumers of Gabon (primates, squirrels and ruminants). *Oecologia* 45:182-189.
- Grelle, C. E. V. 1996. Análise tridimensional de uma comunidade de pequenos mamíferos. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais.
- Grelle, C. E. V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammal populations in a secondary forest, southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 38:81-85.
- Gribel, R. 1988. Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): A probable case of pollination by marsupials in central Brazil. *Biotropica* 20:344-347.
- Halaj, J., Ross, D.W. & Moldenke, A.R. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90:139–152.
- Hannibal, W. & Cáceres, N. C. 2010. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia* 74:247-255.
- Heck, K.L.Jr. & Wetstone, G.S. 1977. Habitat Complexity and Invertebrate Species Richness and Abundance in Tropical Seagrass Meadows. *Journal of Biogeography* 4(2):135-142.
- Janson, C. H., Terborgh, J. & Emmons, L. H. 1981. Non-flying mammals as pollination agents in the Amazonian forest. *Biotropica* 13:1-6.
- Johnson, M.G. & Simberloff, D.S. 1974. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *J. Biogr.* 1:149-154.

- Layman, C.A., Quattrochi, J.P., Peyer, C.M. & Allgeier, J.E. 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol. Lett.* 10:937–944.
- Lambert, T. D., Malcolm, J. R. & Zimmerman, B. L. 2005. Variation in small mammal species richness by trap height and trap type in southeastern Amazonia. *Journal of mammalogy* 86:982-990.
- Langellotto, G.A. & Denno, R.F. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139(1):1-10.
- Leite, Y. L. R., Stallings, J. R. & Costa, L. P. 1994. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na reserva biológica de Poço das antas, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia* 54:525-536.
- Lowman, M. D. 1993. Moffett, M. The ecology of tropical rain forest canopies. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 8, p.104-107.
- Lowman, M. D. & Wittman, P. K. 1996. Forest canopies: methods, hypothesis, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:55-81.
- MacArthur, R. H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40:510-533.
- Malcolm, J. R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy* 72:188-192.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. In: Lowman, M. D.; Nadkarni, N. M. (Eds.). *Forest canopies*. London: Academic Press, p. 179-197.

- Martins, R. L. & Gribel, R. 2007. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Botânica* 30:37-45.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Dias, I.F.O. & Dias, B.F.S. 1993. Soil and air temperatures during provoked cerrado fires in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:313-320.
- Monteiro -Filho, E. L. A. & Dias, V. S. 1990. Observações sobre a biologia de *Lutreolina crassicaudata* (Mammalia: Marsupialia). *Revista Brasileira de Biologia* 50:393-399.
- Murdoch, W.W., Evans, F.C. & Peterson, C.H. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53:819-829.
- Moore J. W. & Kenagy G. J. 2004. Consumption of shrews, *Sorex* spp., by Arctic Grayling, *Thymallus arcticus*. *Can. Field Nat.* 118:111-114.
- Nowak, R.M. 1999. Walker's Mammals of the World, Volume 1. 6th edition.
- Palma, A. R. T. & Vieira, E. M. 2006. O gênero *Thylamys* no Brasil: história natural e distribuição geográfica. In: Cáceres, N.C.; Monteiro -Filho, E. L. A. (Eds.). *Os Marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. 1a ed. Campo Grande: UFMS, p. 271-286.
- Parnell, A. & Jackson, A. 2011. siar: Stable Isotope Analysis in R. R package version 4.1.3.
- Peterson, B.J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:290-320.
- Pianka, E.E. 1967. On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48:333-351.

- 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):1–9.
- Post, D.M. 2002b. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumption. *Ecology* 83:703–718.
- Ratter, J. A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of The Floristic Composition of The Brazilian Cerrado Vegetation Iii: Comparison Of The Woody Vegetation of 376 Areas. *Edinburgh Journal Of Botany* 60(1):57–109.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias Do Cerrado. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P. De, Ed. *Cerrado: Ambiente E Flora*. Planaltina: Embrapa-Cpac p. 89-166.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental Heterogeneity and Plant Species Diversity: A Hypothesis. *The American naturalist* 111(978):376-381.
- Santori, R. T. & Astúa de Moraes, D. 2006. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. In: Cáceres , N.C.; Monteiro -Filho , E. L. A. (Eds.). *Os Marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. 1a ed. Campo Grande: UFMS, p. 241-254.
- Simpson, G.G. 1964. Species densities of North American Recent mammals. *Syst. Zool.* 13:57-73.
- Steiner, K. E. 1981. 1981. Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:505-513.
- Symes, C.T., Wilson, J., Woodborne, S. M., Shaikh, Z. S. & Scantlebury, M. 2013. Resource partitioning of sympatric small mammals in an African forest-grassland vegetation mosaic. *Austral Ecology* 38:721–729.

- Talamoni, S.A., Couto, D., Cordeiro, D.A. & Diniz, F.M. 2008. Diet of some species of Neotropical small mammals. *Mamm. biol.* 73:337–341.
- Taniguchi, H., Nakano, S. & Tokeshi, M. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48:718–728.
- Tobin, J. E. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: Lowman , M. D.; Nadkarni , N. M. (Eds.). *Forest canopies*. San Diego: Academic, p. 129-147.
- Vieira, E. M. & Astúa de Moraes , D. 2003. Carnivory and insectivory in Neotropical Marsupials. In: Jones , M.; Dickman , C.; Archer , M.(Eds.). *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials*, Melbourne: SCIRO, p. 267-280.
- Vieira, E. M. & Monteiro-Filho, E. L. A. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rainforest of South eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:501-507.
- Vieira, E. M. & Palma, A. R. T. 1996. Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia, Didelphidae) in central Brazil. *Mammalia* 60:481-484.
- Vieira, M. F., Carvalho -Okano, R. M. & Sazima, M. 1991. The common opossum, *Didelphis marsupialis*, as pollinator of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *Ciência e Cultura* 43:390-393.
- William, J., Boecklen, Christopher T. Yarnes, C.T., Cook, B.A. & James, A.C. 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42:411–40.

Woodman, N., Slade, N. A. & Timm, R. M. 1995. Mammalian community structure in lowland, tropical Peru, as determined by removal trapping. *Zoological Journal of the Linnean Society* 113:1-20.

Considerações finais

Esse estudo indicou que para uma maior diversidade de pequenos mamíferos no Cerrado é necessário conservar áreas heterogêneas em pequena e larga escala. Desta forma, a heterogeneidade florística da vegetação do Cerrado deve ser priorizada nos planos de conservação, bem como a implantação e estabelecimento de muitas unidades de conservação distribuídas ao longo do Bioma. Deste modo, essas futuras ações conservacionistas garantirão a permanência de espécies generalistas e especialistas nos diferentes habitats do Cerrado.

Em relação a estruturação das comunidades de pequenos mamíferos terrestres do Cerrado as diferentes escalas espaciais na seleção do habitat o macro-habitat e meso-habitat são importantes para a abundância dessas espécies. Já a matriz espacial entre as localidades e os recursos alimentares não explicaram a abundância das espécies. As espécies selecionaram características distintas de cada escala espacial avaliada (macro-habitat, meso-habitat e micro-habitat). Desta forma, indicando a importância do conhecimento da estrutura do habitat em diferentes escalas devido à preferência por determinadas fisionomias (paisagem), por específicos ambientes e por características pontuais para forrageamento, abrigo e reprodução das espécies. A disponibilidade e diversidade de itens alimentares não afetaram a abundância das espécies.

Na dieta isotópica nosso estudo indicou que embora as espécies de pequenos mamíferos seja onívoros, ocorre algumas tendências. Com espécies tendendo a frugivoria (*O. bicolor*, *R. macrurus*, e *N. squamipes*), e espécies tendendo a insetivoria (*M. domestica*, *G. agilis*, *N. lasiurus*, *T. apereoides*, e *O. delator*). O nicho trófico de algumas espécies aumentou conforme a disponibilidade de alimentos, tanto entre as

diferentes épocas do ano (i.e. chuvosa e seca), como entre ambientes com maior complexidade estrutural da vegetação.

Podemos concluir que o hábito de locomoção pode estar intimamente relacionado à facilidade de capturar as presas potenciais, influenciando os itens alimentares preferenciais. Como as espécies que exploram mais ambientes (escansoriais-arborícolas – EA) foram mais seletivas do que o grupo dos animais exclusivamente terrestres (TE) em todas as formações vegetais e épocas do ano. Além disso, os EA apresentaram uma dieta isotópica mais frugívora, enquanto os TE mais insetívoros. Além disso, a amplitude do nicho isotópico das comunidades de cada formação vegetal seguiu o gradiente de complexidade vegetal, sendo maior na formação florestal, seguida pela savânica e menor na campestre. As áreas mais complexas apresentaram também um maior empacotamento do nicho isotópico. Assim, locais com maiores possibilidades de recursos alimentares (i.e. florestais) aparentemente proporcionam uma maior sub-divisão do nicho.