



SEPARAÇÃO DE NICHOS ENTRE
PEQUENOS MAMÍFEROS DE MATA ATLÂNTICA

ALEXANDRE RAMLO TORRE PALMA

Este exemplar corresponde à redação final
da tese de mestrado pelo(a) candidato(a)
Alexandre Ramlo Torre Palma
e aprovada pela Comissão Julgadora.
20/12/96 Eleonore Z. F. Setz

ORIENTADORA: Eleonore Z. F. Setz.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas
como requisito parcial para a obtenção do
título de Mestre em Ciências Biológicas
(Ecologia).

Campinas - SP

1996

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

P18s

Palma, Alexandre Ramlo Torre.

 Separação de nichos entre pequenos mamíferos da
Mata Atlântica / Alexandre Ramlo Torre Palma.
Campinas, SP : [s.n.], 1996.

 Orientador: Eleonore Zulnara Freire Setz.

 Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia.

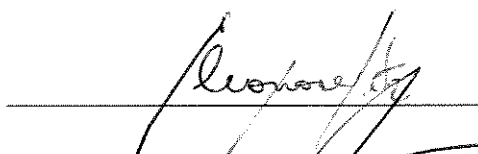
 1. Nicho (Ecologia). 2. Partilhas de recursos (Ecologia).
3. Mamífero - Mata Atlântica. 4. Mamífero - Linhares (ES).
5. Habitat (Ecologia). 6. Dietas. 7. Marsupial - Linhares
(ES). 8. Roedor - Linhares (ES). I. Setz, Eleonore
Zulnara Freire II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 20 de Dezembro de 1996

BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

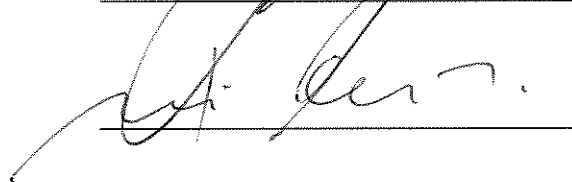
Prof. Dr. Eleonore Zulnara Freire Setz



Prof. Dr. Jáder Marinho Filho



Prof. Dr. Rui Cerqueira



SUPLENTE:

Prof. Dr. Flávio Maes dos Santos



Levar-me-ão para passar as férias no campo. Conhece-o?

É uma coisa verde que fica muito longe.

Liberdade (de Quino)

Aos meus pais.

Às pessoas simples que me ajudaram ao
longo deste trabalho.

AGRADECIMENTOS

À professora Eleonore Z. F. Setz. pela paciência, disponibilidade e boa vontade demonstradas na orientação deste projeto.

Ao Prof. Woodruff W. Benson pelo auxílio nos contatos com entidades financiadoras e sugestões ao projeto.

Aos professores Jáder S. Marinho Filho, Flávio M. dos Santos, Fernando Martins, Alexandre B. de Araújo, Raimundo P. B. Henriques, Roberto B. Cavalcanti, Fred, Rui Cerqueira, Fernando A. S. Fernandez, João Semir, Maria Alice Garcia e Guarino Colli e aos colegas Emerson M. Vieira e Carlos Eduardo Grelle pelas sugestões e discussões durante várias fases do trabalho.

Aos que me ajudaram durante o trabalho de campo com pequenos grandes favores: Robson, Neguinho, Frenk, Hilda, Malva, Rodrigo, Ari e Jáder.

Aos que me emprestaram material para o trabalho: Hilda, Álvaro, Emerson e Prof. Benson.

A Alfredo Langguth e Luís Flamarion B. de Oliveira pela identificação dos animais.

À Kátia Facure pelo auxílio na análise de fezes.

Ao Sr. Otávio pela taxidermia do material.

Aos meus colegas de república, Emerson, Neguinho e Renato pela convivência.

Aos professores Fosca P. P. Leite e Sérgio F. dos Reis e à Rejane pela ajuda em diversos problemas burocráticos.

Ao Prof. Jáder S. Marinho Filho pela permissão para usar os computadores do Lab. de Zoologia da Universidade de Brasília.

Aos colegas do Lab. de Zoologia da Universidade de Brasília, Emerson, Paty e Muquira, com quem comecei a "armadilhar" e estudar pequenos mamíferos.

Ao amigo Mário pela preparação de ilustrações.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior e à Fundação M. B. pelas bolsas concedidas.

À Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo apoio financeiro ao projeto.

À Companhia Vale do Rio Doce pelos dados meteorológicos e pelas permissões para trabalhar na Reserva Florestal da C. V. R. D. e para utilizar o alojamento.

Em especial:

Aos meus pais por tudo o que fizeram por mim.

Ao meu pai pela enorme paciência e dedicação na confecção de armadilhas e outros utensílios para o trabalho de campo.

Às pessoas simples que me ajudaram de muitas maneiras durante a minha estadia na RFCVRD.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS:.....	v
RESUMO:.....	x
ABSTRACT:.....	xi
CAPÍTULOS:	
1: INTRODUÇÃO GERAL:.....	01
2: FAUNA E ARQUITETURA DA VEGETAÇÃO:	
Introdução:.....	05
Área de estudo:.....	07
Material e métodos:.....	13
Resultados:.....	22
Discussão:.....	41
3: DISTRIBUIÇÃO VERTICAL:	
Introdução:.....	47
Material e métodos:.....	48
Resultados:.....	48
Discussão:.....	53
4: DISTRIBUIÇÃO HORIZONTAL:	
Introdução:.....	63
Material e métodos:.....	64
Resultados:.....	68
Discussão:.....	84
5: NICHOS ECOLÓGICOS:.....	89
LITERATURA CITADA:.....	93

ÍNDICE DE FIGURAS

01) Localização da RFCVRD.....	09
02) Localização das grades 1, 2 e 3.....	10
03) Diagrama climático de Walter para a RFCVRD.....	11
04) Formações vegetais nas áreas de estudo.....	12
05) Sistema de marcação de animais.....	14
06) Dispositivo para medir cobertura vegetal.....	19
07) Dendrograma das variáveis de microhabitat.....	23
08) Análise de Componentes Principais: grades e habitats.....	25
09) Dendrograma das grades/habitats em função da arquitetura da vegetação.....	26
10) Valores das variáveis de microhabitat nas grades e habitats.....	26
11) Perfis da vegetação arbórea nas grades/habitats.....	28
12) Roedores (Cricetidae) da RFCVRD.....	31
13) Marsupiais (Marmosidae) da RFCVRD.....	32
14) Pesos das espécies de pequenos mamíferos da RFCVRD.....	33
15) Dieta de roedores e marsupiais (<i>ranks</i> médios).....	36
16) Dendrograma das dietas de roedores e marsupiais.....	37
17) Dendrograma das grades e habitats em função da composição faunística.....	39
18) Relação entre complexidade e heterogeneidade ambientais e diversidade.....	40
19) Distribuição vertical de roedores e marsupiais.....	50
20) Variação sazonal na distribuição vertical de roedores e marsupiais.....	52
21) Análise de Correspondência Canônica das grades 1, 2 e 3.....	71
22) Análise de Componentes Principais: roedores e marsupiais.....	72
23) Capturas de pequenos mamíferos por habitat.....	74
24) Distribuição ao longo do ecótono Nativo/Mussununga.....	75
25) Sazonalidade na seleção de habitat na grade 1.....	83

ÍNDICE DE TABELAS

01) Variáveis de microhabitat medidas.....	17
02) Análise de Componentes Principais das variáveis de microhabitat.....	24
03) Roedores e marsupiais capturados na RFCVRD.....	30
04) Dietas de roedores e marsupiais na RFCVRD.....	35
05) Dietas de roedores e marsupiais (revisão de literatura).....	44
06) Morfometria e comportamento arborícola de marsupiais e roedores.....	51
07) Disponibilidade de recursos em florestas tropicais.....	58
08) Análises de Correspondência Canônica.....	70
09) Seleção de microhabitat nos habitats (MANOVA e Teste <i>t</i>).....	77
10) Seleção de microhabitat nas três grades (MANOVA e Teste <i>t</i>).....	79
11) Variação local na seleção de microhabitat (MANOVA).....	80
12) Variação sazonal na seleção de microhabitat (MANOVA).....	82

RESUMO:

A separação de nicho entre espécies de pequenos mamíferos é baseada em diferenças na dieta, na distribuição vertical, na distribuição horizontal (seleção de habitat e de microhabitat) e no período de atividade. Até o presente, poucos trabalhos foram feitos a respeito da separação de nicho entre roedores e marsupiais de Mata Atlântica. Conduzi este estudo na Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, em Linhares - ES. Montei três grades incluindo três habitats da Mata Atlântica. Cada grade possuía armadilhas em dois estratos (chão e sub-bosque). Medi 18 variáveis de microhabitat para descrever a arquitetura da vegetação. Capturei nove espécies: *Didelphis marsupialis*, *Marmosops incanus*, *Marmosa murina*, *Gracilinanus microtarsus*, *Monodelphis aff. americana*, *Oryzomys megacephalus*, *Proechimys iheringi*, *Bolomys lasiurus* e *Rhipidomys* sp.. As análises das fezes indicam a divisão destas espécies em duas guildas: os roedores frugívoros-onívoros e os marsupiais insetívoros-onívoros. Os roedores podem ser divididos em dois grupos com base na distribuição vertical: cursoriais e arborícolas. A maioria dos marsupiais foi classificada como semi-arborícola. A maioria das espécies foi seletiva a nível de habitat, mas oportunista a nível de microhabitat. A seleção de habitats diferentes provavelmente é um mecanismo de coexistência importante para os marmosídeos semi-arborícolas. Durante o período seco, os marmosídeos sintópicos convergiram quanto à distribuição horizontal e divergiram quanto à distribuição vertical. As maiores evidências de competição inter-específica ocorreram entre os marmosídeos semi-arborícolas e no habitat intermediário.

Palma, A. R. T., (1996). Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, pp. 104.

ABSTRACT

Niche segregation among small mammal species is based on differences in diet, in vertical distribution, in horizontal distribution (habitat and microhabitat selection) and in activity period. Only a few studies on niche segregation among small mammal species were done in the Brazilian Atlantic Forest. This study was conducted at RFCVRD, at Linhares - ES. I set three trapping grids in three habitats in the Atlantic Forest. In all grids I set live traps in two strata: on the ground and in the understory (1 to 2 m high). To describe the vegetation architecture I measured 18 microhabitat variables in each grid. I trapped nine species: *Didelphis marsupialis*, *Marmosops incanus*, *Marmosa murina*, *Gracilinanus microtarsus*, *Monodelphis* aff. *americana*, *Oryzomys megacephalus*, *Proechimys iheringi*, *Bolomys lasiurus* and *Rhipidomys* sp.. Analysis of fecal samples showed that these species can be divided in two guilds: the frugivore-omnivore rodents and the insectivore-omnivore marsupials. Rodents may be subdivided in two groups based in their vertical distribution: terrestrial and arboreal ones. Most marsupials were scansorial. Most small mammal species were selective in habitat scale, but opportunistic in microhabitat scale. Habitat selection played an important role in the ecological separation among the marmosid marsupials. During the dry season, syntopic marmosid species diverged in relation to their vertical distribution, but converged in relation to their horizontal distribution. The strongest evidences for interspecific competition were found among the scansorial marmosids and at the intermediate habitat .

Palma, A. R. T., (1996). Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, pp. 104.

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

Nicho é um conceito amplamente usado em ecologia e recebeu várias definições ao longo do tempo. A quantificação de nichos (largura e sobreposição) é freqüentemente utilizada em estudos que abordam partilha de recursos (Gliwicz 1987 e Ganzhorn 1989), competição (Colwell e Futuyma 1971, Hulbert 1978 e Llewellyn e Jenkins 1987), coexistência de espécies (M'Closkey 1978) e estrutura de comunidades (Dueser e Shugart 1979; Findley e Black 1983 e Marti *et al.* 1993).

As definições de nicho ecológico seguem dois enfoques: autoecológico e sinecológico. O primeiro conceito de nicho ecológico foi proposto por Grinnell (1924) e apresenta um enfoque autoecológico, enfatizando as relações entre uma espécie e o ambiente. Nicho seria "o intervalo de valores de fatores ambientais que são necessários e suficientes para permitir que uma espécie desenvolva sua história de vida" (James *et al.* 1984), ou seja, a distribuição que esta espécie poderia potencialmente atingir sem interações com outras espécies (Vandermeer 1972). Elton (1927) propôs um outro conceito de nicho que considera interações com outras espécies (enfoque sinecológico): "Local do animal no ambiente abiótico, suas relações com os alimentos e inimigos" (Vandermeer 1972).

Hutchinson (1957) sintetizou estas duas linhas de definições de nicho, apresentando o nicho como um hipervolume com n dimensões e estabelecendo a diferença entre nicho fundamental e nicho observado. Nicho fundamental é um conceito pré-interativo (autoecológico), sendo o conjunto de condições ambientais que são favoráveis à sobrevivência da espécie em questão. Nicho observado é um conceito pós-interativo (sinecológico), sendo a parte do nicho fundamental que permaneceu ocupada pela espécie após terem ocorrido interações com as outras espécies (Vandermeer 1972).

Segundo o Teorema de Gause, duas espécies com nichos muito semelhantes não podem coexistir no mesmo local (Vandermeer 1972). Entre mamíferos, a separação entre nichos ocorre mediante diferenças na dieta, na distribuição espacial e no uso do tempo (Schoener 1974; M'Closkey e Fieldwick 1975; Whitten 1981 e Brown *et al.* 1994). Kotler e Brown (1988) apresentam estas diferenças como mecanismos de coexistência de espécies, diferenciando seleção de habitat (uso de recursos similares em locais ou tempos diferentes) de partilha de recursos (uso de recursos diferentes no mesmo local e tempo).

A distribuição espacial de uma espécie envolve os componentes vertical e horizontal. A distribuição vertical se refere à utilização de diferentes estratos de vegetação e não deve ser confundida com distribuição altitudinal, que se refere à distribuição horizontal ao longo de um gradiente altitudinal-climático-vegetacional (Kelt 1996). A distribuição horizontal de uma espécie pode ser analisada em diversas escalas, desde a escala biogeográfica até a de microhabitat (Morris 1987 e Connor e Bowers 1996).

De modo análogo à distribuição espacial, diferenças entre dietas de duas espécies podem ser analisadas em diversas escalas (níveis de resolução): alimentos de naturezas diferentes (ex.: folhas, frutas e insetos - Pizzimenti e de Salle 1980; Kotler e Brown 1988 e Ganzhorn 1989) ou de mesma natureza, mas que diferem quanto às espécies (Meserve 1976 e Marti *et al.* 1993), ao tamanho (Brown e Lieberman 1973 e Marti *et al.* 1993), à dureza (veja Schoener 1974) ou à composição química (Ganzhorn 1989). A segregação ecológica por diferenças na dieta é resultado das diferenças nos conteúdos energético e nutricional, na abundância e na distribuição espacial dos recursos; no tamanho corporal, na morfologia e na fisiologia das espécies (Kotler e Brown 1988).

A segregação ecológica em relação ao tempo pode ocorrer em duas escalas principais: dia (diferenças entre períodos de atividade) e ano (variação sazonal na eficiência de forrageio) (Schoener 1974 e Kotler e Brown 1988). A segregação na

escala anual ocorre por variação sazonal no risco de predação, na abundância de recursos e no clima (Kotler e Brown 1988 e Brown 1989). A segregação na escala diária ocorre por variação na temperatura e no risco de predação e pelas diferentes limitações morfológicas e fisiológicas das espécies (Kotler e Brown 1988).

Diferenças de tamanho também podem facilitar a partilha de recursos entre espécies similares e simpátricas, resultando em diferenças na escolha de abrigos, na dieta, nos predadores potenciais, nos modos de evitá-los (Pizzimenti e de Salle 1980 e Gliwicz 1987), no tamanho dos itens alimentares utilizados (Brown e Lieberman 1973), no tipo e tamanho do suporte utilizado (no caso de espécies arborícolas - Charles-Dominique *et al.* 1981) e na capacidade competitiva (Kotler e Brown 1988).

Em geral, os estudos sobre marsupiais e roedores de Mata Atlântica se limitaram a aspectos particulares do nicho, como dieta ou distribuição espacial. Poucos reuniram estas informações em uma mesma comunidade (Stallings 1989; Leite *et al.* 1994 e Grelle 1996). A distribuição espacial é o aspecto mais frequentemente estudado, abordando a distribuição vertical (Davis 1947; Fonseca e Kielruff 1989; Stallings 1989; Leite *et al.* 1994; Voltolini e Malcolm 1994; Passamani 1995 e Grelle 1996), a seleção de habitat (Davis 1946 e 1947; Stallings 1989 e Fonseca e Robinson 1990) e a seleção de microhabitat (Fonseca e Robinson 1990 e Grelle 1996). São raros os estudos sobre dieta de pequenos mamíferos (Fonseca e Kielruff 1989; Stallings 1989; Leite *et al.* 1994 e Grelle 1996), variação sazonal na utilização dos recursos (Leite *et al.* 1994) e períodos de atividade (Bergallo 1996).

O presente estudo apresenta dados sobre dieta e distribuição vertical e distribuição horizontal em uma comunidade. Este estudo consistiu na amostragem de pequenos mamíferos por marcação e recaptura em três habitats e em dois estratos (solo e sub-bosque).

Os objetivos deste estudo são:

- Estudar a distribuição vertical, distribuição horizontal (seleção de habitat e de microhabitat), dieta e respectivas variações sazonais em uma comunidade de roedores e marsupiais de Mata Atlântica.

- Verificar se a comunidade estudada pode ser dividida em guildas.

- Identificar as dimensões de nicho importantes para a segregação ecológica dentro das guildas.

Os resultados deste estudo são apresentados nos próximos quatro capítulos. No capítulo 2 faço uma análise da arquitetura da vegetação, apresento alguns aspectos dos nichos das espécies estudadas: tamanho, dieta e período de atividade. Isto serve como base para as análises nos capítulos 4 e 5. A seguir, no capítulo 3, analiso a distribuição vertical da fauna e discuto os prováveis fatores responsáveis por variações locais ou sazonais na distribuição vertical. No capítulo 4 analiso a distribuição horizontal em duas escalas (habitat e microhabitat) e a variação sazonal desta distribuição. No último capítulo correlaciono as dimensões de nicho estudadas e apresento uma síntese deste estudo.

CAPÍTULO 2

FAUNA E ARQUITETURA DA VEGETAÇÃO

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são ecossistemas de arquitetura complexa (Richards 1983). Esta complexidade é definida pelo número e densidade dos estratos de vegetação (August 1983). Cada estrato possui microclima e tipos de recursos próprios, embora comumente a delimitação física entre estratos não seja clara (Bourgeron 1983 e Richards 1983). Esta diversidade de estratos em florestas tropicais permite a partilha de recursos entre animais ao longo da dimensão vertical (Bourlière 1973 e August 1983).

A arquitetura das florestas varia ao longo da dimensão horizontal devido a fatores abióticos (clima, umidade, topografia e solo), à composição florística e à dinâmica de sucessão (Bourgeron 1983; Torquebiau 1986 e Oldeman 1989). Esta variação horizontal na arquitetura da vegetação é definida por August (1983) como heterogeneidade e gera variação horizontal no microclima e na disponibilidade de recursos (Denslow *et al.* 1986 e Oldeman 1989). Tal variação permite a partilha de recursos ao longo da dimensão horizontal (M'Closkey 1976; Kotler e Brown 1988 e Canova e Fasola 1991).

A complexidade da floresta tende a aumentar no decorrer da sucessão (Jacobs 1988). Habitats mais complexos oferecem mais nichos potenciais do que habitats simples (Klopfer e MacArthur 1960) e estão correlacionados com maior diversidade de mamíferos (Rosenzweig e Winakur 1969 e August 1983). A diversidade de pequenos mamíferos é maior nos estágios médios e avançados da sucessão secundária, onde a floresta é mais heterogênea e complexa, reduzindo-se no estágio clímax (Fonseca 1989).

Vários estudos relacionam características ambientais com a diversidade, ocorrência ou nível de atividade de mamíferos, a maioria deles em florestas temperadas (ex.: Dueser e Shugart 1978 e Kelt *et al.* 1994) ou em áreas abertas (ex.: Simonetti 1989 e Henriques e Alho 1991). Estes ambientes são menos complexos do que florestas tropicais. Em consequência as variáveis ambientais medidas nestes locais refletiriam a estratificação da vegetação de forma simplística quando aplicadas sem modificações às florestas tropicais (veja Dueser e Shugart 1978; Bourgeron 1983 e Nitikman e Mares 1987). Neste estudo optei por medir indicadores das densidades de árvores de vários estratos. Esta é uma tentativa de sumarizar a arquitetura da vegetação em um ambiente com estrutura tridimensional complexa e sua variação ao longo da dimensão horizontal.

Os mamíferos estudados incluem marsupiais (famílias Didelphidae e Marmosidae) e roedores (famílias Echimyidae e Cricetidae). Estes grupos possuem histórias evolutivas muito diversas (Hoffstetter 1971 e Marshall *et al.* 1979): Os marsupiais constituem um grupo muito antigo, conhecido na América do Sul desde o final do Cretáceo, a família Echimyidae descende de imigrantes que chegaram a este continente no Terciário inferior e a família Cricetidae é composta por imigrantes recentes (Plioceno) que experimentaram grande radiação neste continente.

A área da Mata Atlântica sofreu severa redução neste século (Fonseca 1985). Esta região possui uma rica fauna de marsupiais e de roedores, incluindo várias espécies e gêneros endêmicos (Fonseca e Kielruff 1989; Emmons e Feer 1990), mas a ecologia da maioria destas espécies permanece pouco conhecida.

Os objetivos deste capítulo são descrever a arquitetura da vegetação na área de estudo, apresentar a fauna estudada e discutir a dieta e o período de atividade destas espécies.

ÁREA DE ESTUDO

Realizei este estudo na Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce (RFCVRD), situada no município de Linhares, norte do Espírito Santo. A RFCVRD possui uma área de 21.787 hectares, sendo contígua à Reserva Biológica de Sooretama, de área similar (Figura 1). Estas reservas se situam na planície costeira sobre terrenos da Formação Barreiras (Terciário superior) e a leste incluem aluviões quaternários (IBDF e FBCN 1981 e Peixoto e Gentry 1990). Amostrei 3 áreas de estudo (grades) situadas a 19° 09' S e 40° 04' O (Figura 2).

O clima da região é do tipo *Am*, tropical quente e úmido com estação seca suave no inverno (Peixoto e Gentry 1990)(Figura 3). A pluviosidade no período de estudo (Dezembro de 1992 a Novembro de 1993) foi 873,2 mm, estando abaixo da média para a área (Figura 3). Baseado nos dados meteorológicos de 1983 a 1992 (Figura 3), defini três períodos para coletas: o período I representa o final da estação chuvosa (janeiro a abril - médias: 25,4 °C e 84 mm/mês) e apresenta pluviosidade muito variável de ano para ano. O período II representa a estação seca (maio a agosto - médias: 21,1 °C e 39,6 mm/mês). O período III representa o início da estação chuvosa (setembro a dezembro - médias: 23,5 °C e 131,1 mm/mês).

A RFCVRD situa-se no domínio da Mata Atlântica. A vegetação local porém apresenta peculiaridades, sendo chamada Floresta de Tabuleiros (Peixoto e Gentry 1990). A vegetação típica da reserva é floresta tropical seca (transição fria) (Holdridge *et al.* 1971) ou floresta umbrófila semidecídua, e inclui as seguintes formações (IBDF e FBCN 1981 e Peixoto e Gentry 1990): Floresta Alta de Terra Firme (Mata), a qual atinge até 40 m de altura (Figura 4a); Floresta de Mussununga (Mussununga), de porte menor e sobre solos arenosos (Figura 4b); Floresta de Várzea, em áreas alagáveis ao longo dos rios; Brejos, vegetação graminóide ocupando o leito dos maiores rios e Campo Nativo (Nativo), vegetação graminóide e arbustiva

sobre solo arenoso (Figura 4c), fisionomicamente similar à Formação de *Clusia* em Restinga (Henriques *et al.* 1986).

Na parte oeste da RFCVRD, o Nativo e a Mussununga ocorrem em manchas em meio à Mata, sendo que as manchas de Nativo freqüentemente são envolvidas por Mussununga (Figura 2). A maior parte da cobertura florestal original fora dos limites da reserva foi substituída por pastos e plantações de eucaliptos, café e árvores frutíferas.

A grade 1 incluía Mussununga e Nativo (30% da área). (Figuras 2 e 4c). A transição entre Nativo e Mussununga é abrupta. Na parte do Nativo próxima à Mussununga (5 a 10 m) existe uma faixa densa de arbustos (*Stigmaphyllon paralias* - Malpighiaceae). A Mussununga apresenta aspecto heterogêneo, com 7 a 25 m de altura. As grades 2 e 3 situam-se em trechos de Mata secundária tardia (Figura 2). A Mata da grade 2 apresenta aspecto mais homogêneo que a Mata da grade 3. Esta apresenta várias clareiras, árvores tombadas, dossel irregular e grande quantidade de cipós.

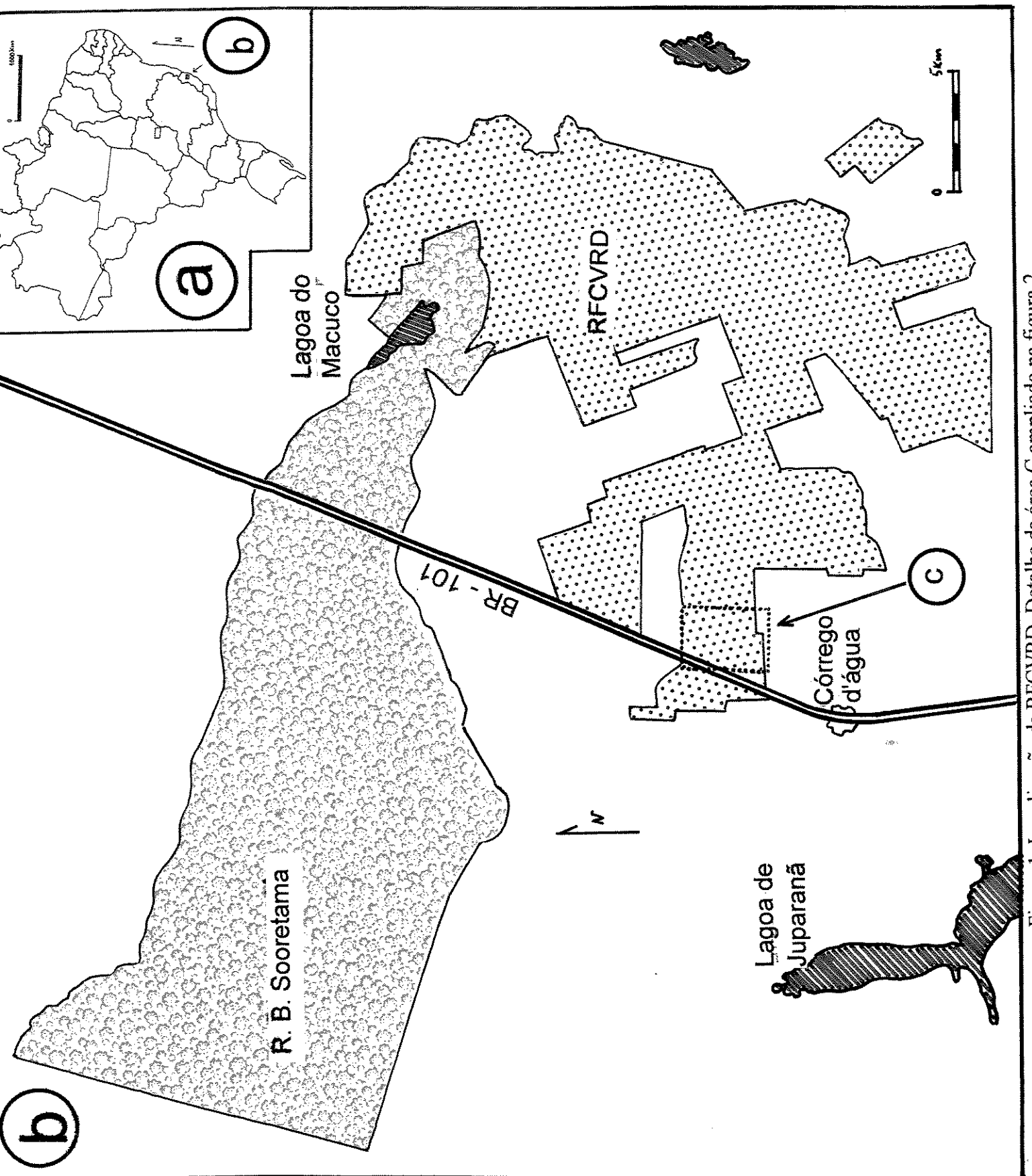


Figura 1. Localização do RFCVVD. Detalhe da área C ampliado na figura 2.

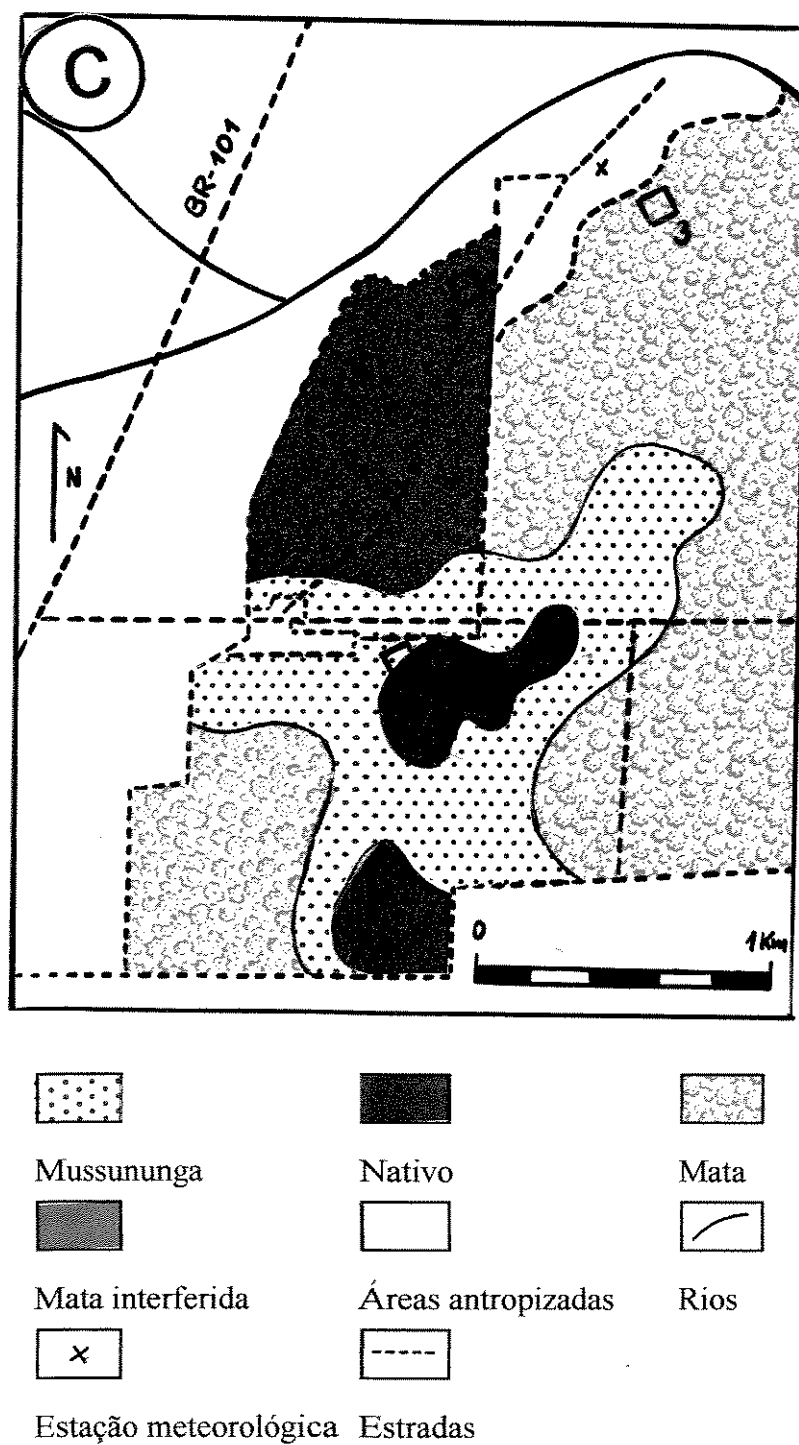


Figura 2: Detalhe da RFCVRD com localização das grades 1, 2 e 3.

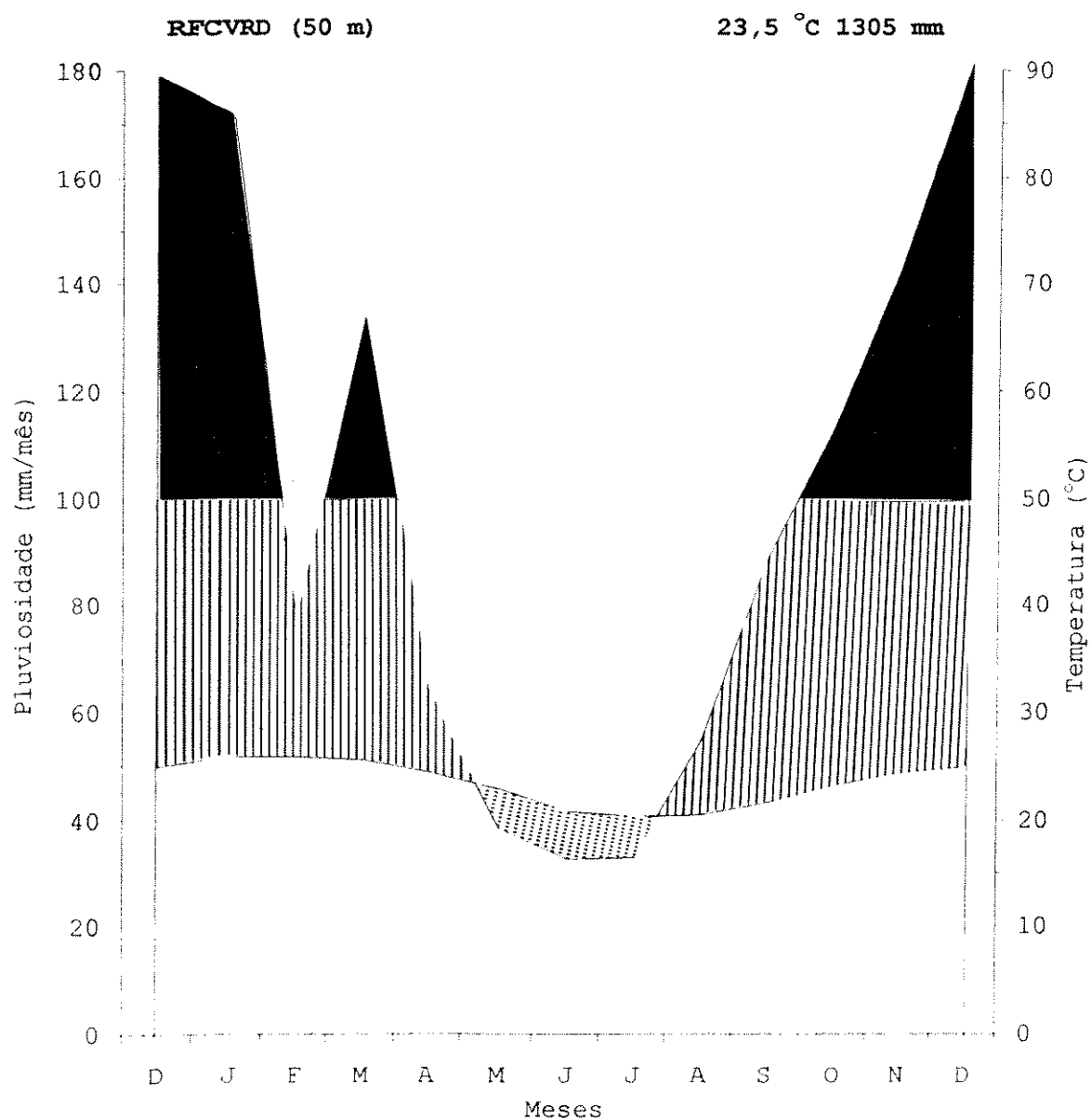


Figura 3: Diagrama climático de Walter para a RFCVRD (período 1983-1992). A temperatura e pluviosidade médias correspondem ao período 1975 - 1992.

a) Mata (grade 2)



b) Mussununga



c) Nativo (grade 1) com
Mussununga ao fundo



Figura 4: Formações vegetais incluídas nas áreas de estudo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Captura, marcação e recaptura

Montei 3 grades quadradas, cada uma com 36 estações de captura dispostas em um arranjo de 6 x 6, regularmente espaçadas (20 m) e ocupando uma área de 1 ha. Cada estação de captura consistiu de uma estaca e duas armadilhas distantes até 3 m desta, uma sobre o solo e outra sobre arbustos e cipós a alturas entre 1 e 2 m. Utilizei 63 armadilhas Sherman (11 x 12,5 x 37 cm) e 9 armadilhas de grade de arame (14 x 14 x 33 cm). Armei estas últimas no chão, regularmente espaçadas (40 m) na grade e em estações diferentes a cada mês. Utilizei como isca, uma mistura de pasta de amendoim, fubá e banana. Isquei e revisei as armadilhas pela manhã.

O estudo estendeu-se de janeiro a novembro de 1993. Amostrei cada grade três vezes por período climático (página 7). Os períodos de captura consistiram em 5 ou 7 dias consecutivos em cada grade. Não fiz capturas em janeiro na grade 3, em fevereiro nas grades 1 e 2 e em junho em todas as grades. O período de captura durou 7 dias em janeiro, fevereiro e julho. O esforço de captura foi de 3.528 armadilhas-dia por grade.

Anestesiiei os animais capturados com éter antes de marcá-los e de manuseá-los para obter os dados de cada indivíduo. Marquei os animais mediante perfurações feitas com um furador de couro na borda das orelhas (Figura 5). Obtive os seguintes dados dos animais capturados: local e altura da captura, espécie, sexo, idade, peso, medidas (comprimentos do corpo e da cauda) e condição reprodutiva.

Classifiquei os roedores em jovens e adultos, baseado no tamanho e no aspecto da pelagem. Classifiquei os marsupiais em classes de idade utilizando o número de molares superiores irrompidos segundo Tyndale-Biscoe e Mackenzie (1976) e Tribe (1991). Não observei, porém, o grau de desgaste dos molares, impedindo a separação das classes 5 a 7 para *Didelphis marsupialis* (Tyndale-Biscoe

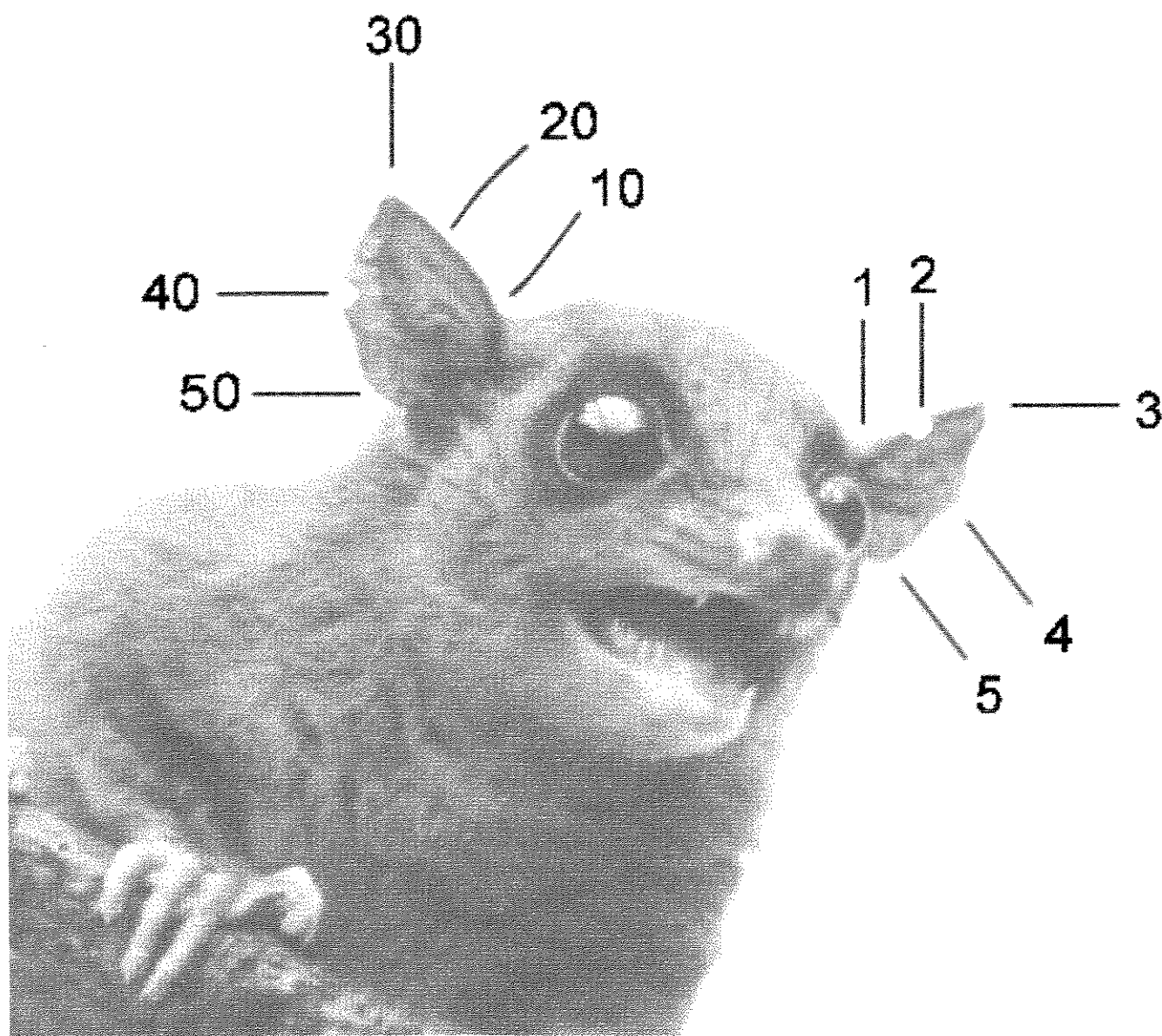


Figura 5: Sistema de marcação. Cinco sítios em cada orelha foram selecionados e numerados. O número do indivíduo é a soma dos sítios com perfurações. O indivíduo da figura recebeu o número 42. Foto adaptada de Nowak (1995).

e Mackenzie 1976) e das classes 6 e 7 para marsupiais da família Marmosidae (Tribe 1991).

Material testemunho de roedores e marsupiais foi identificado por Alfredo Langguth e Luís Flamarion B. de Oliveira e depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro e no Museu de História Natural da UNINCAMP.

Observei esquilos (*Sciurus aestuans ingrami*) frequentemente nas três grades, mas nunca capturei-os. Algumas observações sobre a dieta e uso do espaço desta espécie serão apresentadas ao longo deste trabalho com o objetivo de fazer comparações heurísticas com as espécies capturadas.

Dieta

Coletei fezes deixadas na armadilha após a primeira captura de cada indivíduo em cada mês e conservei-as em etanol 70%. Limpei as armadilhas após cada captura para evitar mistura de fezes de diferentes animais. Para a análise das fezes macerei três pelotas de fezes em água, espalhei sobre uma placa de Petri e observei-as em uma lupa sob aumento de 40 a 100 vezes. Inicialmente analisei algumas amostras para aprender a identificar o material, incluindo amostras de isca (*in natura* e digeridas, obtidas a partir do estômago e fezes de animais alimentados com isca). A isca se apresentou como material amorfo. Os itens consumidos foram classificados em vertebrados, artrópodos, sementes, material vegetal (fibras e tecidos) e material não identificado (incluindo isca). Colei fragmentos característicos em cartões brancos para posterior identificação por especialistas.

Como os animais provavelmente permaneciam nas armadilhas por mais de 7 horas, não é possível assumir a ausência de isca nas fezes (Hume 1982). Por esta razão optei por uma análise quantitativa simplificada, baseada na ordem (*rank*) de abundância. Ordenei as quatro classes de alimentos identificadas em função da área coberta por cada classe (Gebczynska e Myrcha 1966). Atribuí valor 4 às classes de

alimento ausentes em uma amostra e calculei a ordem (*rank*) média para cada classe consumida por cada espécie.

Com o objetivo de definir grupos de espécies com dietas similares, fiz uma Análise de Agrupamento (método UPGMA - *unweighted pair-group method using arithmetic average*) usando a distância de Manhattan como índice de dissimilaridade (Pielou 1984 e Canova e Fasola 1993). Adotei a nomenclatura de Eisenberg (1981) para designar os tipos de dieta.

Variáveis de microhabitat

Medi 26 variáveis de microhabitat em cada estação de captura para descrever a arquitetura da vegetação próximo às armadilhas (Tabela 1). Para contornar os problemas de ter variáveis cujos valores não se aproximassem à distribuição normal e que fossem altamente correlacionadas entre si, combinei as variáveis de cobertura em 4 novas variáveis (Tabela 1: *CT*, *CL*, *CG*, *CH*), as quais utilizei nas análises posteriores. Antes de realizar as medidas, adotei as seguintes convenções.

Defini *a priori* os seguintes estratos de vegetação (Blondel e Cuvillier 1977): 0 (0 a 0,5 m), 0,5 (0,5 a 1 m), 1 (1 a 2 m), 2 (2 a 4 m), 4 (4 a 8 m), 8 (8 a 16 m), 16 (16 a 32 m) e 32 (acima de 32 m).

A dispersão consiste na distância média entre a estaca que marca a estação e o indivíduo mais próximo em cada um dos quadrantes definidos pelos pontos cardeais, a partir da estaca (M'Closkey e Fieldwick 1975). Medi distâncias (e dispersões) em um raio de 10 m da estaca e atribuí valor 10 m aos indivíduos situados além deste limite. Medi distâncias e diâmetros à altura de 1 m.

Considereei palmeiras com flores, frutos ou indícios de frutificação passada como indivíduos adultos e pteridófitas (exceto *Pteridium* sp.) como indicadoras de umidade.

Tabela 1: Variáveis de microhabitat medidas e transformações aplicadas àquelas que foram utilizadas nas análises.

Código	Descrição	Unidade	Transformação
AC	Altura da copa	(m)	$x' = x$
DA1	Dispersão de árvores do estrato 1	(m)	$x' = \log(x)$
DA2	Dispersão de árvores do estrato 2	(m)	$x' = \log(x)$
DA4	Dispersão de árvores do estrato 4	(m)	$x' = \log(x)$
DA8	Dispersão de árvores do estrato 8	(m)	$x' = \log(x)$
DA16	Dispersão de árvores do estrato 16	(m)	$x' = \log(x)$
DA32	Dispersão de árvores do estrato 32	(m)	$x' = \log(x)$
DCi	Dispersão de cipós grossos (diâmetro > 3 cm)	(m)	$x' = \log(x)$
Dpt	Dispersão de pteridófitas	(m)	$x' = \log(x)$
DPa	Dispersão de palmeiras adultas	(m)	$x' = \log(x)$
dAM	Menor distância a uma árvore do dossel morta	(m)	$x' = \log(x)$
Tro	Comprimento de troncos caídos	(m)	$x' = \sqrt{x}$
Luz	Luminosidade a 1 m de altura	(%)	$x' = \log(x)$
CC	Cobertura total acima de 2 m	(%)	$x' = \arcsen(\sqrt{x})$
CL0	Cobertura lenhosa no estrato 0	(%)	
CL0,5	Cobertura lenhosa no estrato 0,5	(%)	
CL1	Cobertura lenhosa no estrato 1	(%)	
CG0	Cobertura graminóide no estrato 0	(%)	
CG0,5	Cobertura graminóide no estrato 0,5	(%)	
CG1	Cobertura graminóide no estrato 1	(%)	
CH0	Cobertura herbácea no estrato 0	(%)	
CH0,5	Cobertura herbácea no estrato 0,5	(%)	
CH1	Cobertura herbácea no estrato 1	(%)	
CT0	Cobertura total no estrato 0	(%)	
CT0,5	Cobertura total no estrato 0,5	(%)	
CT1	Cobertura total no estrato 1	(%)	
CL	$(CL0 + CL0,5 + CL1)/3$	(%)	$x' = \arcsen(\sqrt{x})$
CG	$(CG0 + CG0,5 + CG1)/3$	(%)	$x' = \arcsen(\sqrt{x})$
CH	$(CH0 + CH0,5 + CH1)/3$	(%)	$x' = \arcsen(\sqrt{x})$
CT	$(CT0 + CT0,5 + CT1)/3$	(%)	$x' = \arcsen(\sqrt{x})$

Estimei a altura das árvores com um binóculo, cujo foco foi previamente aferido com auxílio de estacas fincadas a distâncias conhecidas sobre uma superfície horizontal. A estas estacas amarrei folhas para tornar a aferição mais precisa.

O comprimento dos troncos caídos existentes ao redor da estação foi medido mediante a soma dos troncos e partes de troncos (diâmetro > 10 cm) incluídos em um raio de 10 metros da estação.

Medi a cobertura vegetal entre 0 e 2 m de altura usando a metodologia de Ernst e Mares (1986) com algumas modificações (Figura 6). A medida de cobertura apresentada é a porcentagem de pontos das réguas (marcas em dm) que apresentam cobertura vegetal diretamente acima ou abaixo.

A medida de luminosidade consiste na porcentagem da luminosidade total que atinge a altura de 1 m no interior da floresta (luminosidade na estação). Utilizei um luxímetro e um dispositivo em cruz (Figura 6a) para medir a luminosidade em quatro pontos distantes 0,5 m da estação. A média destes quatro pontos é a luminosidade absoluta da estação. Fiz todas as medidas em períodos com sol descoberto entre 11:30 e 12:30, sendo que tomei as quatro primeiras e as quatro últimas de cada dia a céu aberto. Considerei a média destas oito medidas como a luminosidade total.

Medi a altura da copa e a cobertura de estratos acima de 2 m diretamente acima da estaca. Esta medida de cobertura é análoga às anteriores. Olhei através de um tubo de PVC (comprimento: 10 cm; diâmetro: 5 cm) com uma extremidade tampada por um plástico de transparência, sobre o qual estava desenhada uma cruz com 40 pontos. A medida de cobertura é a porcentagem de pontos que não foi projetada sobre o céu.

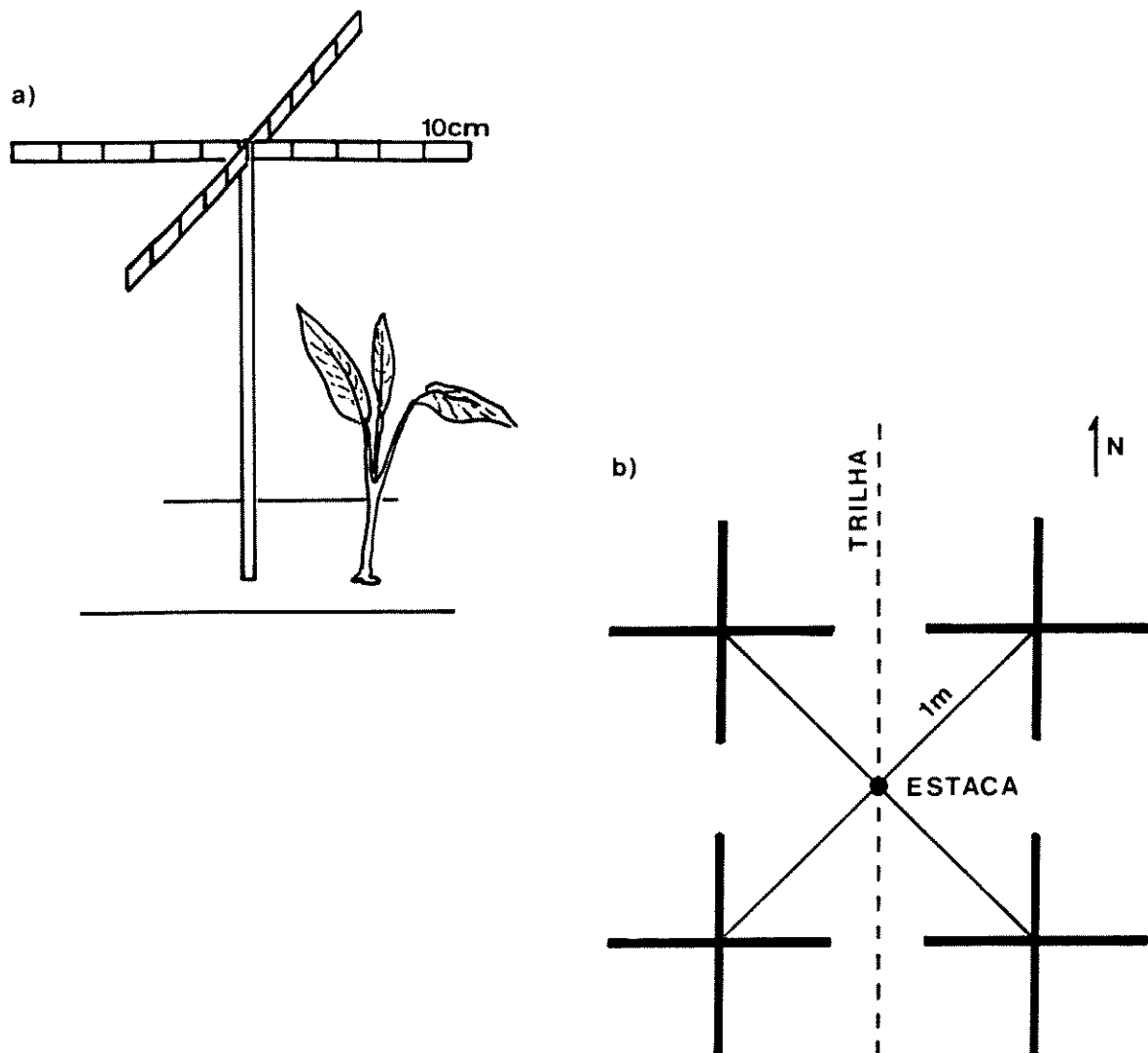


Figura 6: Dispositivo para medir cobertura vegetal até 2 metros de altura (a), o qual é colocado em quatro pontos de amostragem ao redor da estação de captura (b).

Complexidade e heterogeneidade da vegetação

Para verificar se a diversidade de roedores e marsupiais esta relacionada à arquitetura da vegetação, particularmente com a complexidade e heterogeneidade ambientais (*sensu* August (1983), veja introdução), desenvolvi dois índices para quantificar a complexidade e a heterogeneidade ambiental nas grades. O raciocínio de formulação deste índices é apresentado a seguir.

A dispersão das árvores de cada estrato (d_i) pode ser relacionada à densidade (D_i) pela fórmula:

$$D_i = 1 / d_i^2 \quad (\text{Cottam e Curtis 1956}).$$

Embora Cottam e Curtis (1956) recomendem esta fórmula para a dispersão média de uma série de pontos (d_i), neste estudo usei D_i como uma aproximação grosseira da densidade de árvores do estrato i em cada ponto.

O grau de desenvolvimento (E_i) de determinado estrato i de vegetação é relacionado à sua densidade (D_i). É conveniente dar pesos diferentes a cada estrato, já que estes são compostos por árvores de tamanhos diferentes. O peso utilizado pode ser a altura mínima em metros das árvores de cada estrato (limite inferior do estrato (h) - página 16):

$$E_i = h \cdot \log(D_i)$$

A complexidade ambiental é determinada pelo número e densidade dos estratos de vegetação, enquanto que a heterogeneidade é determinada pela variação nas densidades dos estratos (August 1983). Seguindo este raciocínio, índices de complexidade (C) e de heterogeneidade (H) podem ser escritos da seguinte forma:

$$C = \sum_{i=1}^n \overline{E_i} \quad \text{e} \quad H = \sum_{i=1}^n \sigma(E_i),$$

representando a soma das contribuições de cada estrato de vegetação, sendo que $\overline{E_i}$ e $\sigma(E_i)$ são respectivamente a média e o desvio-padrão do parâmetro E para uma série de pontos. Estes índices apresentam um valor mínimo (0), mas não um valor máximo, já que a complexidade pode ser aumentada pelo acréscimo de novos estratos ou pelo

aumento da densidade dos estratos já existentes. Para que o valores mínimos destes índices sejam zero, o valor máximo da dispersão deve ser igual a 1 (1 unidade = 10 m, no caso deste estudo).

Dividi cada grade em quatro quadrados iguais com nove estações de captura, aos quais chamei de subgrades. Com o objetivo de quantificar a complexidade e a heterogeneidade nos habitats amostrados, calculei os índices C e H para cada grade (36 pontos), habitat (11 a 72 pontos), subgrade (9 pontos) e estação de captura (1 ponto). A seguir comparei estes índices com a diversidade de espécies de pequenos mamíferos (Índice de Shannon-Weaver [H_{10}'] - Magurran 1988).

Análises estatísticas

Com o objetivo de descrever as relações entre as variáveis de microhabitat, fiz uma Análise de Agrupamento usando o método UPGMA (*unweighted pair-group method using arithmetic average*) e correlação absoluta como índice de similaridade (Ernst e Mares 1986). Usei a Análise de Agrupamento também para descrever relações entre os habitats quanto à arquitetura da vegetação e à composição faunística e para descrever o grau de similaridade entre as dietas das espécies estudadas.

Para outras análises multivariadas, as variáveis de microhabitat foram transformadas para que se aproximassem da distribuição normal (Tabela 1 - Sokal e Rohlf 1995) e padronizadas (média = 0 e desvio-padrão = 1).

Para descrever a variação da arquitetura da vegetação entre os três habitats, fiz uma Análise de Componentes Principais (PCA) padronizada (Ter Braak 1988). Nesta análise usei uma matriz de correlação com 18 variáveis de microhabitat transformadas e padronizadas. Usei os Componentes Principais com autovalores maiores que 1 em análises posteriores.

RESULTADOS

Arquitetura da vegetação

Cinco grupos de variáveis de microhabitat foram identificados (Figura 7): 1) cobertura herbácea; 2) coberturas lenhosa e total; 3) um grupo relacionado ao sub-bosque (*DPa*, *DPt*, *DA1* e *DA2*); 4) um grupo relacionado à formação e regeneração de clareiras (*Tro* e *dAM*); 5) um grupo relacionado principalmente aos estratos médios e superiores e que marca a diferença entre florestas e áreas abertas.

Cinco Componentes Principais apresentaram autovalores maiores que 1, os quais explicaram 64,8 % da variância total (Tabela 2). Os Componentes Principais podem ser interpretados com auxílio da Tabela 2: O Componente Principal 1 descreveu um gradiente entre áreas abertas e florestas altas, ou seja, entre os 3 habitats (Nativo, Mussununga e Mata) (Figura 8); o Componente Principal 2 foi relacionado ao sub-bosque (palmeiras, estratos 0 a 2, umidade), assim como o Componente Principal 3 (palmeiras, cipós e cobertura herbácea); o Componente Principal 4 foi relacionado à copa (estratos 16 e 32) e ao sub-bosque (estratos 0 a 1) e o Componente Principal 5 foi relacionado à formação e regeneração de clareiras (*dAM* e *Tro*).

Entre os habitats amostrados, o Nativo apresentou uma arquitetura bem diversa dos habitats florestais (Mata e Mussununga) (Figuras 8 e 9). A Mussununga apresentou arquitetura intermediária entre Nativo e Mata, sendo mais similar à última (Figuras 8 e 9). O Nativo se destacou das formações florestais por possuir maior cobertura graminóide (*CG* - Figura 10) e raras árvores acima de 4 m (Figura 11). A Mussununga diferiu da Mata por possuir menor densidade de árvores em todos os estratos, exceto no estrato 4 (Figura 11), copa mais baixa, menor umidade e maior densidade de palmeiras (*AC*, *DPt*, *DPa* - Figura 10). Comparando as grades situadas na Mata, a grade 3 apresentou estratos médios (4 e 8) mais densos (Figura 11) e maior quantidade de árvores mortas (clareiras) e cipós (*dAM*, *DCi* - Figura 10).

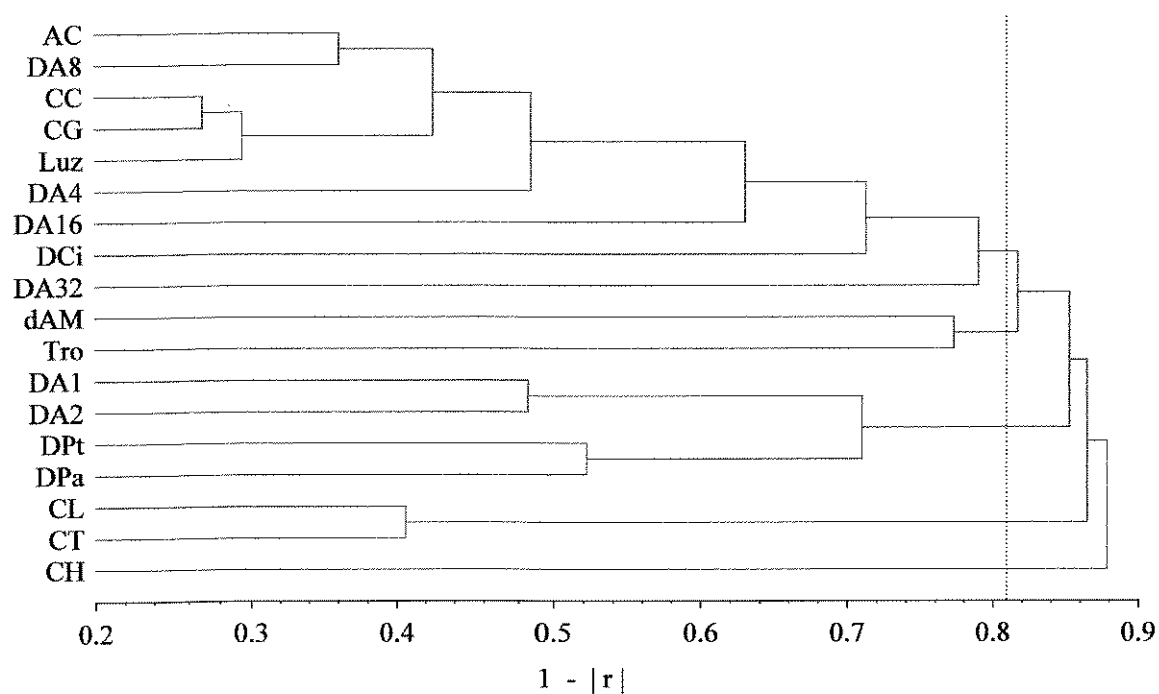


Figura 7: Dendrograma das variáveis de microhabitat (método UPGMA) usando a correlação absoluta $|r|$ como índice de similaridade. Linha pontilhada: valor crítico de $|r|$ ($r = 0,188$; $p \leq 0,05$). Correlação cofenética: 0,851.

Tabela 2: Análise de Componentes Principais: coeficientes do autovetor das variáveis de microhabitat, autovalores (eig.) e porcentagem da variância explicada (var%). Abreviações como na tabela 1.

Variáveis	Componentes Principais				
	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
AC	-0,371	-0,067	0,072	0,266	0,147
DA1	-0,071	0,479	0,155	0,077	0,142
DA2	0,022	0,445	0,122	0,137	0,253
DA4	0,318	-0,125	0,004	0,202	0,144
DA8	0,377	-0,052	0,079	-0,050	-0,089
DA16	0,241	-0,002	-0,219	-0,406	-0,139
DA32	0,166	0,125	0,130	-0,485	-0,399
DCi	0,207	-0,175	0,364	0,270	-0,307
DPT	0,230	0,382	0,132	0,018	0,037
DPa	-0,071	-0,341	-0,469	0,249	0,046
dAM	0,191	0,041	0,058	-0,023	0,537
Tro	-0,188	-0,203	0,234	0,169	-0,311
CC	-0,382	0,109	0,123	-0,246	0,044
Luz	0,313	0,003	-0,139	0,158	-0,034
CL	-0,003	-0,411	0,213	-0,430	0,425
CG	0,376	0,048	-0,100	0,272	0,013
CH	-0,049	-0,079	0,549	0,175	-0,135
CT	0,221	-0,300	0,381	-0,046	0,288
eig.	5,022	2,466	1,746	1,278	1,152
var%	27,9%	13,7%	9,7%	7,1%	6,4%

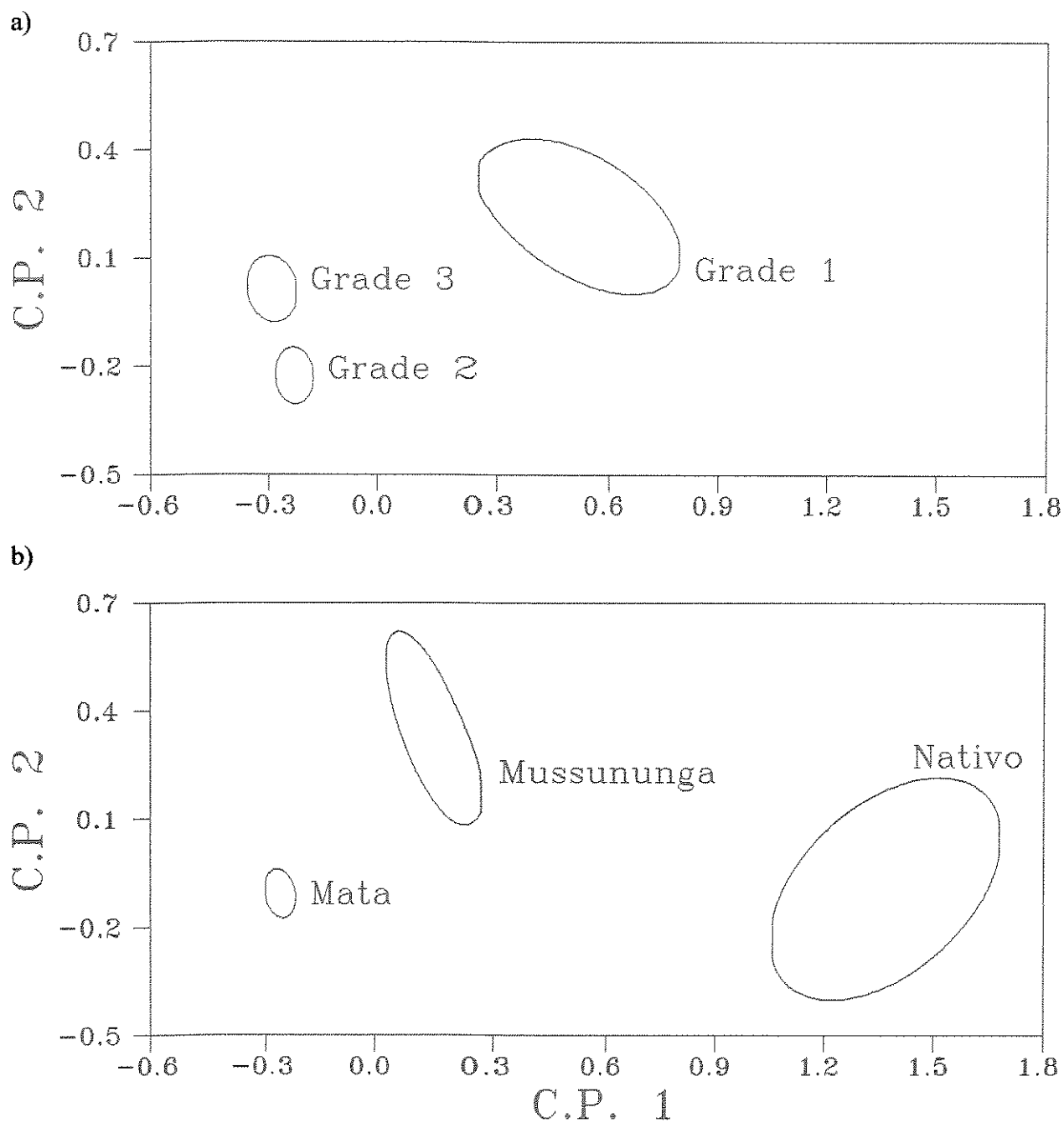


Figura 8: Análise de Componentes Principais com elipses de 95 % de confiança para os habitats (a) e grades (b) amostrados. Os Componentes Principais (C.P.) são descritos na Tabela 2.

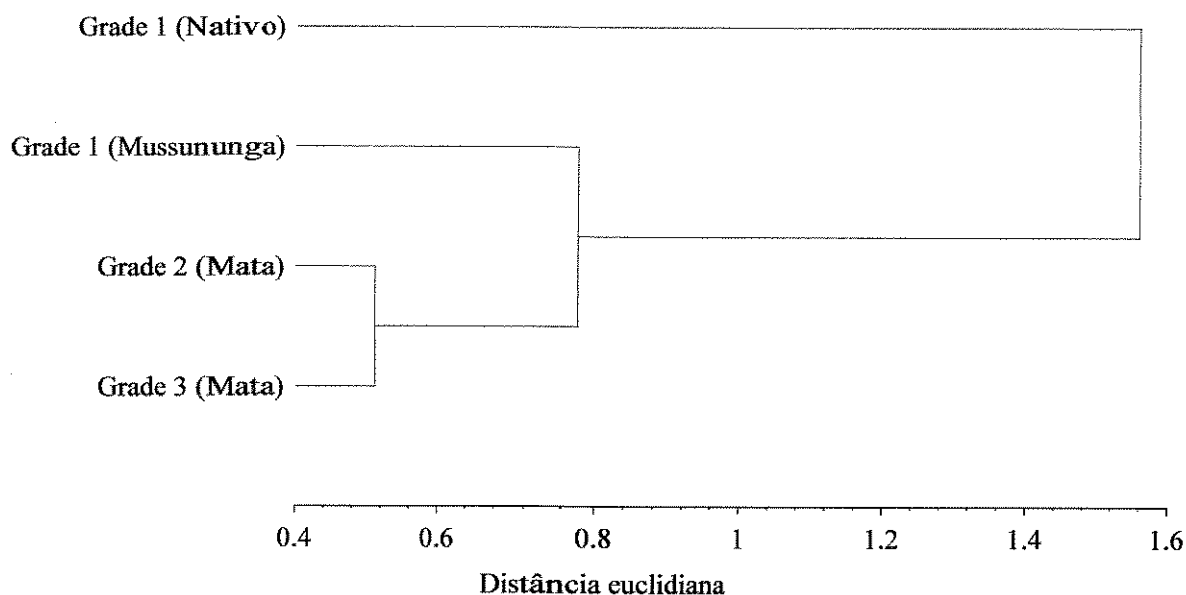


Figura 9: Dendrograma dos habitats e grades em função da arquitetura da vegetação (método UPGMA). Índice de similaridade: distância euclidiana entre os centróides das grades/habitats (Figura 8) usando os cinco primeiros Componentes Principais (Tabela 2).

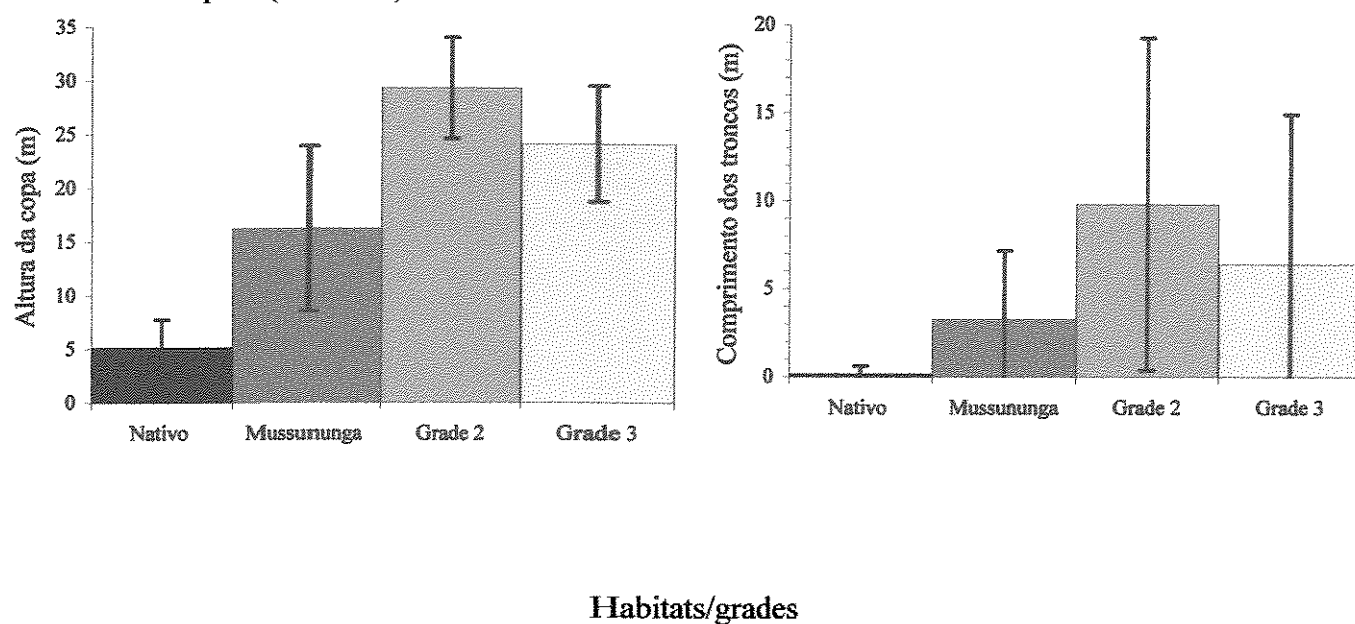
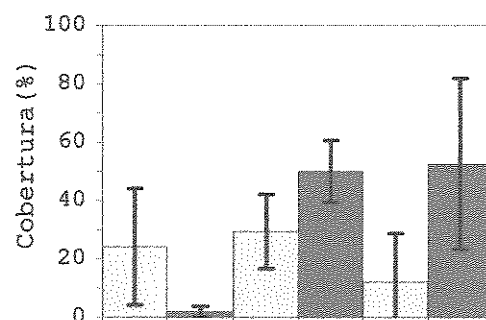
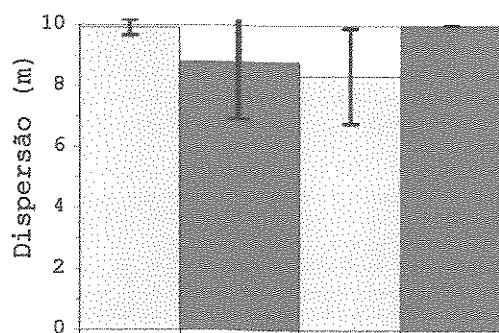
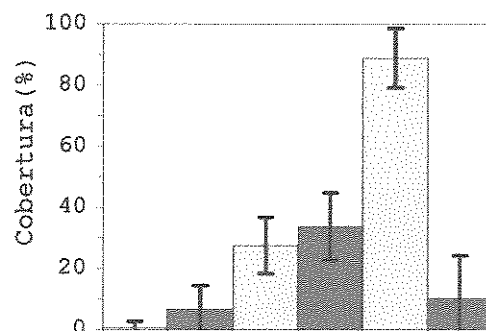
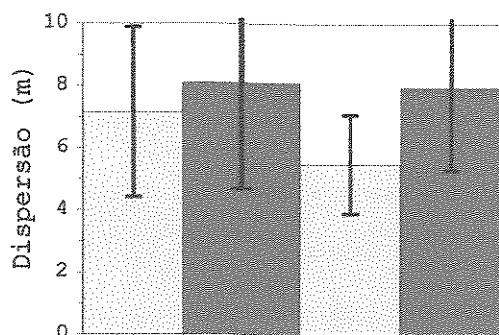


Figura 10: Valores (média $\pm$ desvio-padrão) das variáveis de microhabitat nas áreas de estudo. Abreviações como na tabela 1.

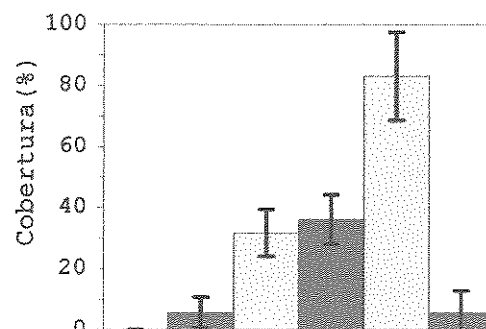
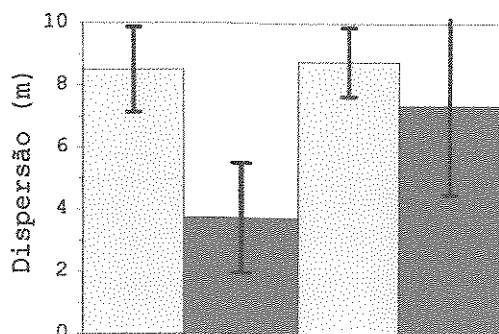
Grade 1
(Nativo)
(n = 11)



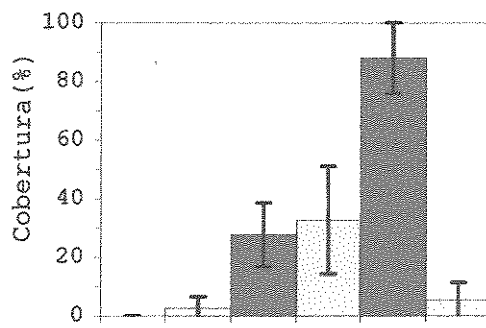
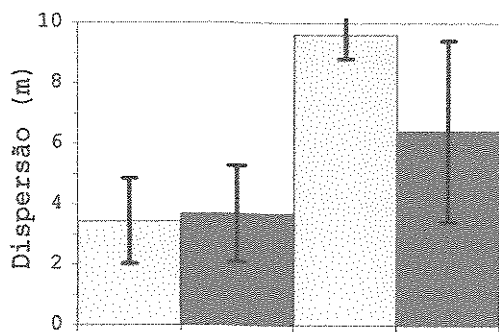
Grade 1
(Mussununga)
(n = 25)



Grade 2
(Mata)
(n = 36)



Grade 3
(Mata)
(n = 36)



Variáveis

Figura 10: Continuação. n: número de estações de captura em cada habitat ou grade.

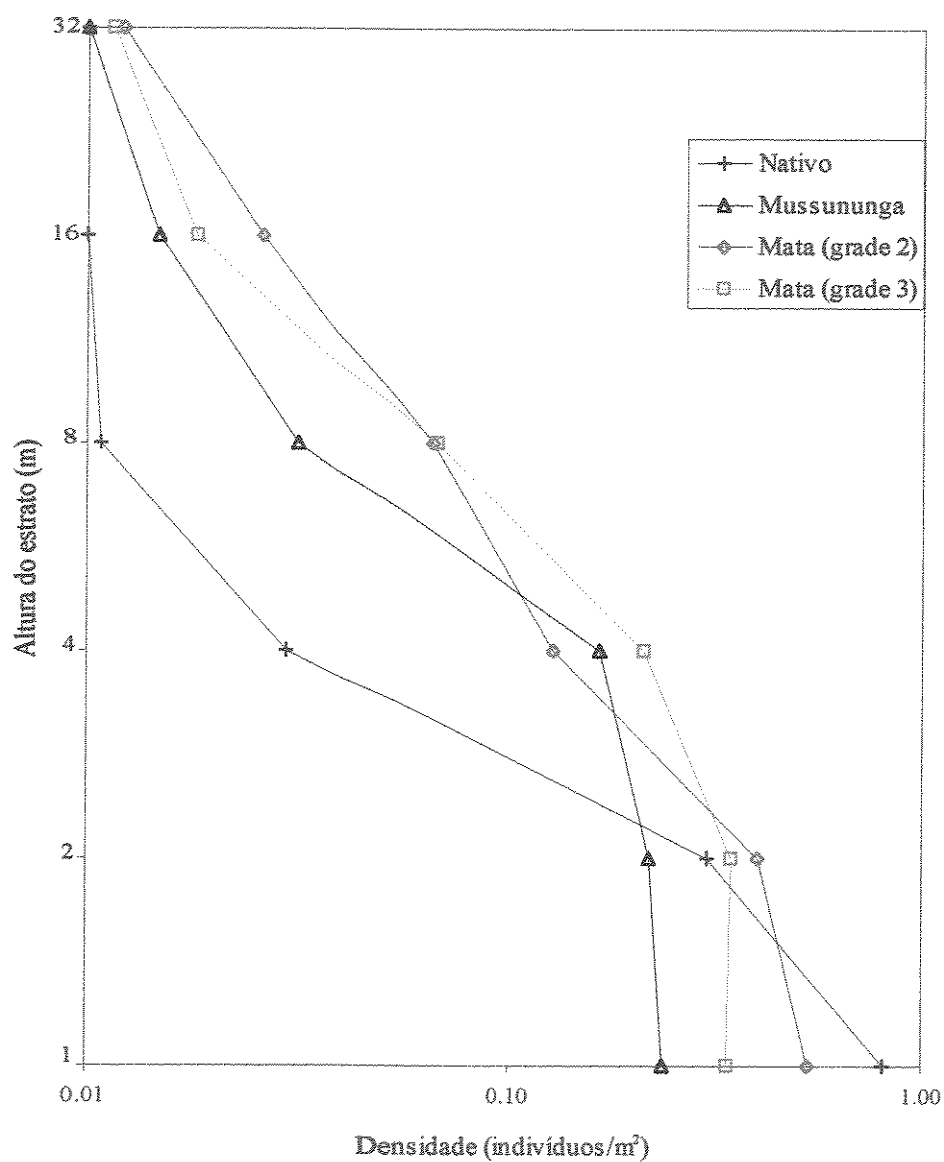


Figura 11: Perfis da vegetação arbórea nas grades e habitats. Densidades estimadas a partir da fórmula de de Cottan e Curtis (pág. 16). 0,01 indivíduo/m² é o valor mínimo da densidade, pois estabeleci um valor máximo para dispersões (10 m - ver texto).

A Mata da grade 2 é mais alta e possui maior quantidade de troncos caídos (Figura 10) e estratos inferiores (0 a 2) e superiores (16 e 32) mais densos (Figura 11).

Devido às diferenças entre habitats quanto à arquitetura da vegetação, considerei o Nativo da grade 1, a Mussununga da grade 1, a Mata da grade 2 e a Mata da grade 3 como entidades separadas e as chamei de habitats/grades neste estudo.

Fauna

Capturei cinco espécies de marsupiais e quatro de roedores nas três grades, com um total de 439 capturas de 257 indivíduos (Tabela 3 e Figuras 12 e Figura 13). Os marsupiais foram responsáveis pela maioria das capturas (68 % no Nativo, 63% na Mussununga, 71% na grade 2 e 87% na grade 3), com destaque para *Marmosops incanus* (Tabela 3). A espécie de *Monodelphis* capturada pertence ao grupo de espécies similares a *Monodelphis americana* (Emmons e Feer 1990), mas sua identidade não foi determinada. *Oryzomys megacephalus* é sinônimo de *Oryzomys capito* (Musser e Carleton 1993). O sucesso de captura foi de 4,1% diminuindo ao longo do ano (período I: 6,0%; período II: 4,5% e período III: 1,7%). O sucesso de captura foi maior na grade 2 (4,5%) do que nas grades 1 (3,8%) e 3 (3,9%). Além destas espécies, avistei *Sciurus aestuans ingrami* frequentemente nas três grades.

As espécies estudadas podem ser divididas em três classes de tamanho entre as quais não há sobreposição de peso de indivíduos adultos (Figura 14):

- 1) *Didelphis marsupialis* que pode atingir mais de 1 kg.
- 2) *Proechimys iheringi* e *S. aestuans* (170 a 300 g).
- 3) Marmosídeos e Cricetídeos (de 13 a 130 g).

Tabela 3: Roedores e marsupiais capturados na RFCVRD. Animais avistados, mas não capturados (+).

Ordem	Família	Sigla Espécie	Capturas					Indivíduos
			Grade 1		Grade 2		Total	
			Nativo	Mussununga	Mata	Mata		
Esforço amostral (armdilhas-dia):			1078	2450	3528	3528	10584	
Didelphidia (marsupiais)								
Didelphidae								
	Dm	<i>Didelphis marsupialis</i>	1	4	7	15	27	18
Marmosidae								
	Mi	<i>Marmosops incanus</i>		27 (26)	108 (100)	100 (97)	235 (223)	128
	Mm	<i>Marmosa murina</i>	21 (19)	14	8 (7)		43 (40)	23
	Gm	<i>Gracilinanus microtarsus</i>	3	16		1	20	13
	Ma	<i>Monodelphis aff. americana</i>			1	1	1	1
Rodentia								
Cricetidae								
	Bl	<i>Bolomys lasiurus</i>	1				1	1
	Rs	<i>Rhipidomys</i> sp.		5	25 (24)	4	34 (33)	20
	Om	<i>Oryzomys megacephalus</i>	3	6	24	13 (12)	46 (45)	36
Sciuridae								
	Si	<i>Sciurus aestuans ingrani</i>		+	+	+	0	?
Echimyidae								
	Pi	<i>Proechimys iheringi</i>	8	24		+	32	17

Entre parêntesis: números de capturas utilizados nas análises de microhabitat.



a) *Rhipidomys* sp.



b) *Oryzomys megacephalus*

Figura 12: Roedores (cricetidae) da RFCVRD.



a) *Monodelphis* aff. *americana* (O. J. Marini)



b) *Marmosops incanus*



c) *Marmosa murina*



d) *Gracilinanus microtarsus*

Figura 13: Marsupiais (marmosidae) da RFVCRD.

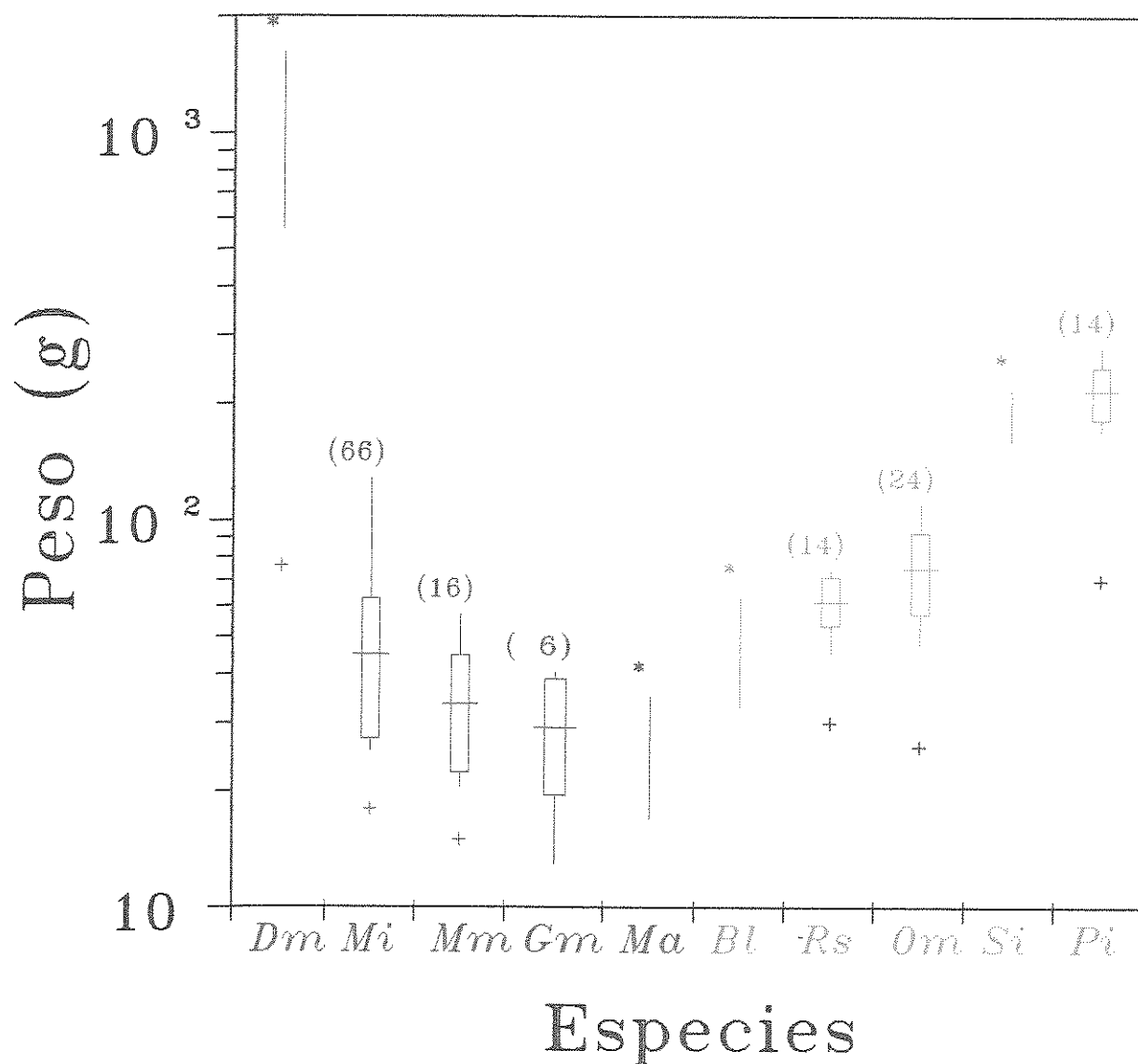


Figura 14: Pesos (média, desvio-padrão e intervalo) de indivíduos adultos de roedores e marsupiais da RFCVRD (número de indivíduos entre parêntesis). Dados de algumas espécies (*) são complementados com dados de Emmons e Feer (1990) e Nitikman e Mares (1987) para comparação. Peso mínimo de jovens capturados representado por +. Abreviações como na tabela 3.

Dieta

Todas as espécies analisadas se alimentaram de artrópodos e material vegetal (Tabela 4), podendo ser divididas em dois grupos: os marsupiais, em cujas dietas predominaram artrópodos; e os roedores, em cujas dietas predominou material vegetal (Figuras 15 e 16). Entre os marsupiais, os marmosídeos apresentaram dietas similares, enquanto que *Didelphis marsupialis* se destacou por consumir vertebrados (Figuras 15 e 16). Entre os roedores, *Oryzomys megacephalus* apresentou a dieta mais diversificada (Tabela 4 e Figura 15) e *Rhipidomys* sp. se destacou por não consumir sementes (Figuras 15 e 16).

As sementes observadas eram pequenas e provavelmente foram ingeridas junto com a polpa de frutos. A polpa de frutos e outras partes por sua vez pode se apresentar nas fezes como material fibroso ou parênquima.

Nenhuma espécie apresentou variação sazonal significativa no consumo de cada categoria de alimento (Figuras 15b e 15c - testes de Mann-Whitney; $p \geq 0,055$), embora durante a estação seca as sementes tornassem mais importantes nas dietas da maioria das espécies analisadas (Figura 15).

A dieta de *Marmosops incanus* não apresentou diferenças significativas entre habitats (Mata x Mussununga; Testes de Mann-Whitney; $p > 0,05$). O pequeno número de amostras impediu comparações entre habitats das dietas de outras espécies.

Tabela 4: Frequência de ocorrência de categorias de alimentos nas fezes de roedores e marsupiais da RFCVRD.

ITENS NA DIETA:	ESPÉCIES									
		Dm	Mi	Mm	Gm	Bl	Rs	Om	Pi	
n	12	40	10	7	1	11	11	11	9	
Material animal										
Vertebrados										
Répteis										
	Mabuya sp.	0,17	-	-	-	-	-	-	-	
Artrópodos										
		1	1	1	1	1	0,45	1	0,89	
Material vegetal										
Sementes										
	Semente 1	-	-	-	-	-	-	0,36	0,44	
	Semente 2	0,08	0,05	-	-	1	-	0,09	0,22	
	Outras	0,17	0,38	0,50	0,29	-	-	0,27	-	
Partes vegetativas										
	Material fibroso	0,50	0,23	0,50	0,14	1	0,82	0,73	1	
	Parênquima	0,25	0,38	0,20	0,14	1	0,91	0,64	0,56	
	Folhas	0,08	0,10	-	-	-	0,18	0,09	0,11	
Não identificado\isca										
		0,75	0,90	1	1	1	0,91	1	1	

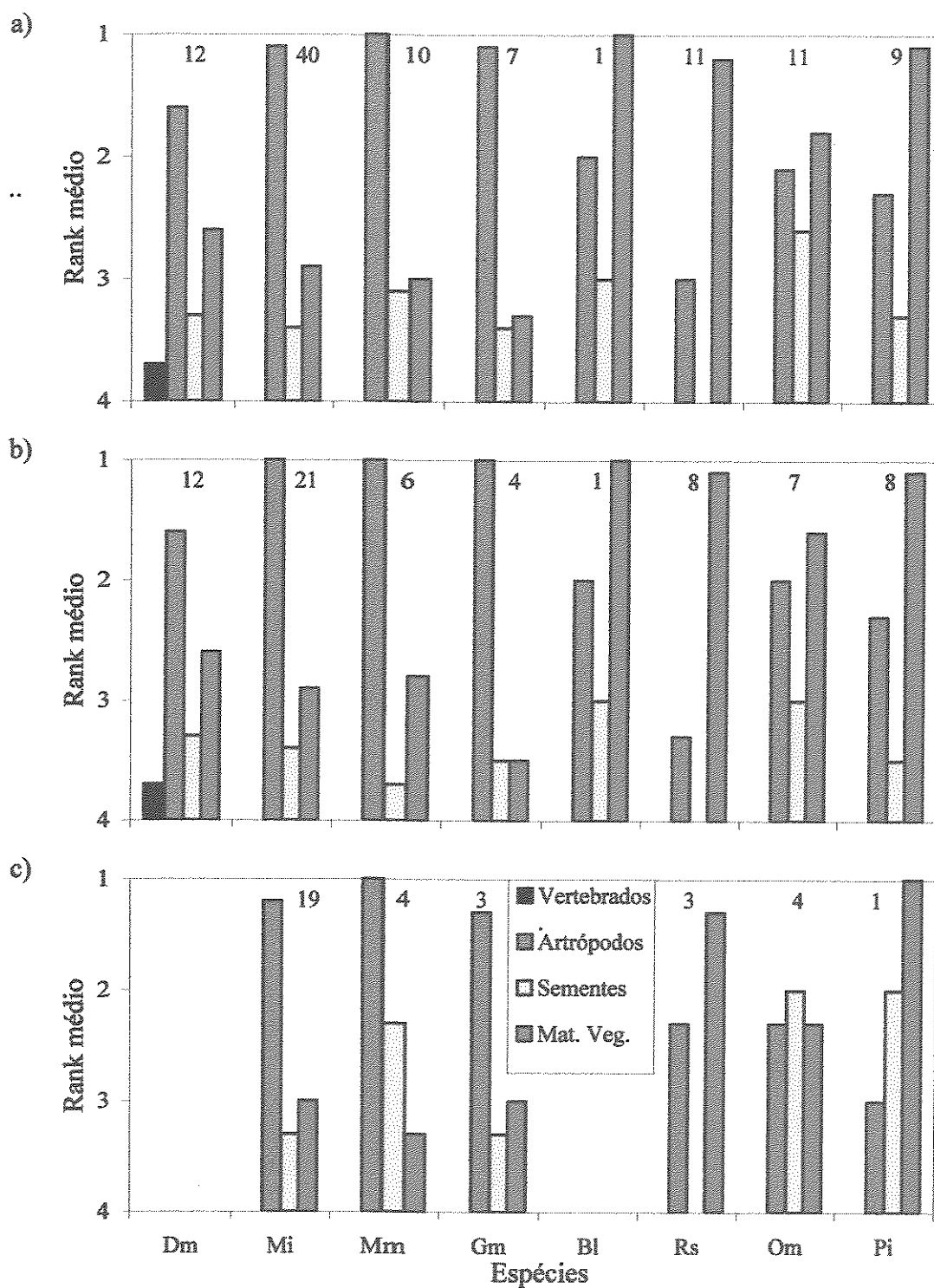


Figura 15: Alimentos consumidos por roedores e marsupiais na RFCVRD ao longo do ano (a), na estação chuvosa (b) e na estação seca (c). Alimentos mais abundantes na maioria das amostras apresentam baixo valor de *rank* médio. O número de amostras analisadas é apresentado no topo da barra. Mat. Veg.: material vegetativo.

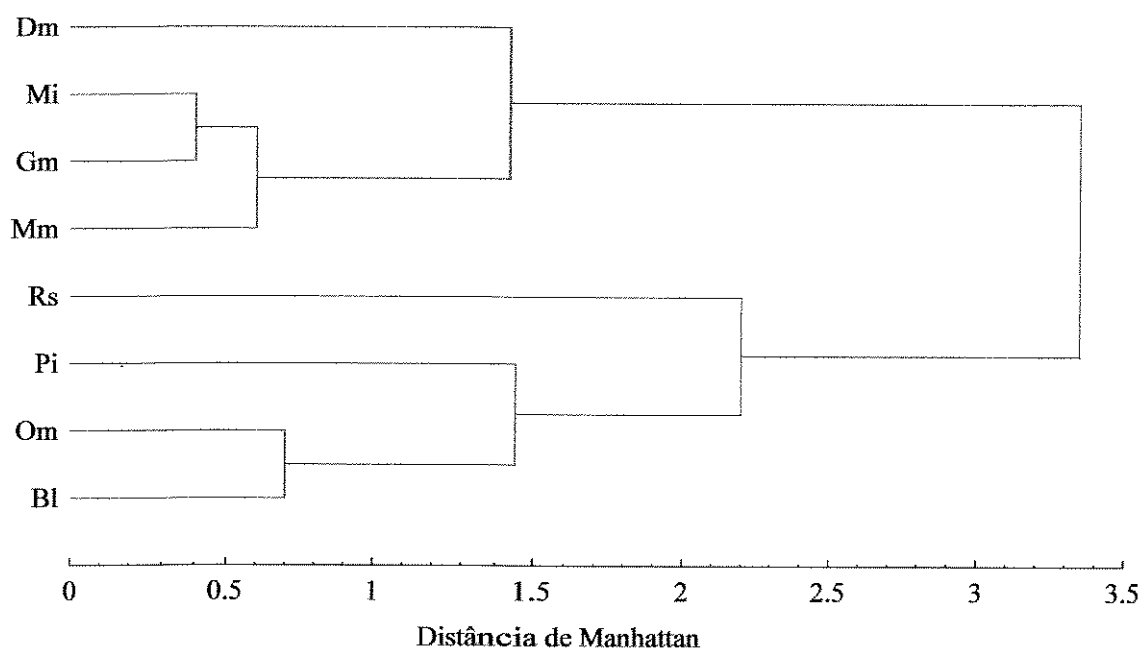


Figura 16: Dendrograma das dietas de roedores e marsupiais (método UPGMA). Abreviações como na tabela 3.

Complexidade e heterogeneidade ambientais x diversidade de mamíferos

As grades situadas na Mata apresentaram arquiteturas e faunas similares (Figuras 9 e 17). Os habitats da grade 1 (Nativo e Mussununga), por sua vez, apresentaram arquiteturas e faunas distintas (Figuras 9 e 17). Os habitats/grades amostrados diferiram quanto à complexidade e à heterogeneidade (*sensu* August 1983), sendo que a Mussununga foi o habitat mais heterogêneo e a Mata, o mais complexo (Figuras 18a,b). Os índices de complexidade (C) e de heterogeneidade (H) desenvolvidos apresentaram correlação positiva quando aplicados às subgrades (Figura 18b; $r_s = 0,629$; $p < 0,05$).

A Mussununga foi o habitat que apresentou a maior riqueza de espécies (Tabela 3) e a maior diversidade de pequenos mamíferos (Figura 18c). Em nenhuma das escalas analisadas, houve uma relação clara entre a diversidade ou riqueza de espécies e os índices de complexidade e heterogeneidade utilizados. Os habitats/grades mais complexos foram justamente os apresentaram menor diversidade de espécies, enquanto que o Nativo apresentou alta diversidade apesar da baixa complexidade e heterogeneidade (Figuras 18c,d). Na escala de subgrades, a diversidade de pequenos mamíferos não apresentou correlação significativa nem com a heterogeneidade ($r_s = -0,154$; $p > 0,50$), nem com a complexidade ($r_s = -0,539$; $p < 0,10$). Na escala pontual (pontos de captura), a riqueza de espécies não apresentou correlação com a complexidade ($r_s = 0,150$; $p < 0,20$).

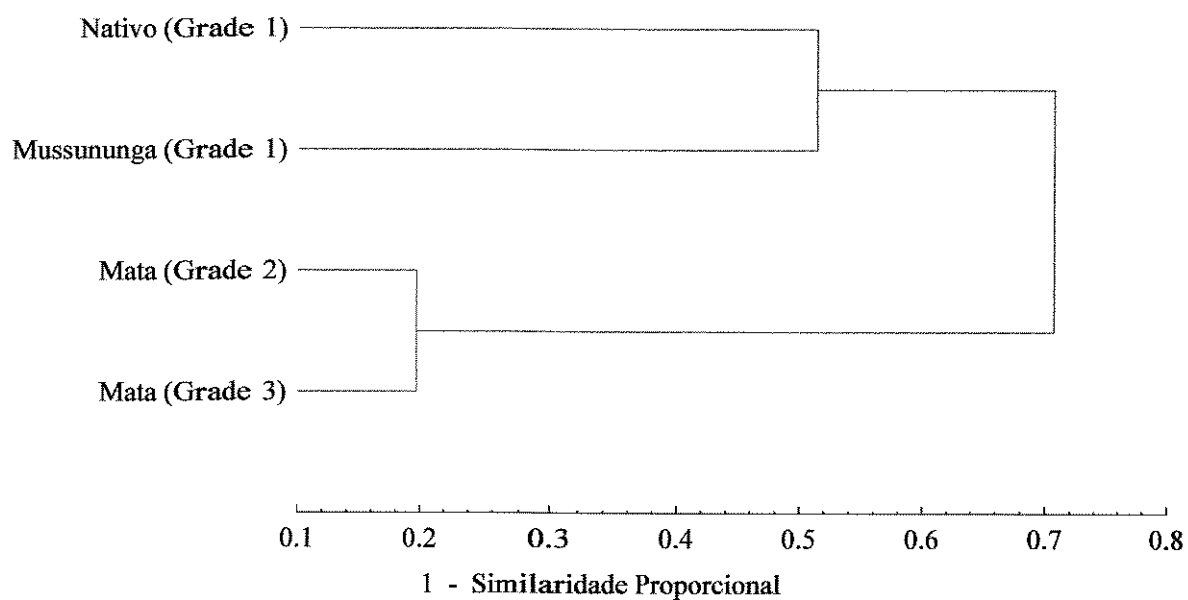


Figura 17: Dendrograma das grades e habitats segundo a composição faunística (método UPGMA).

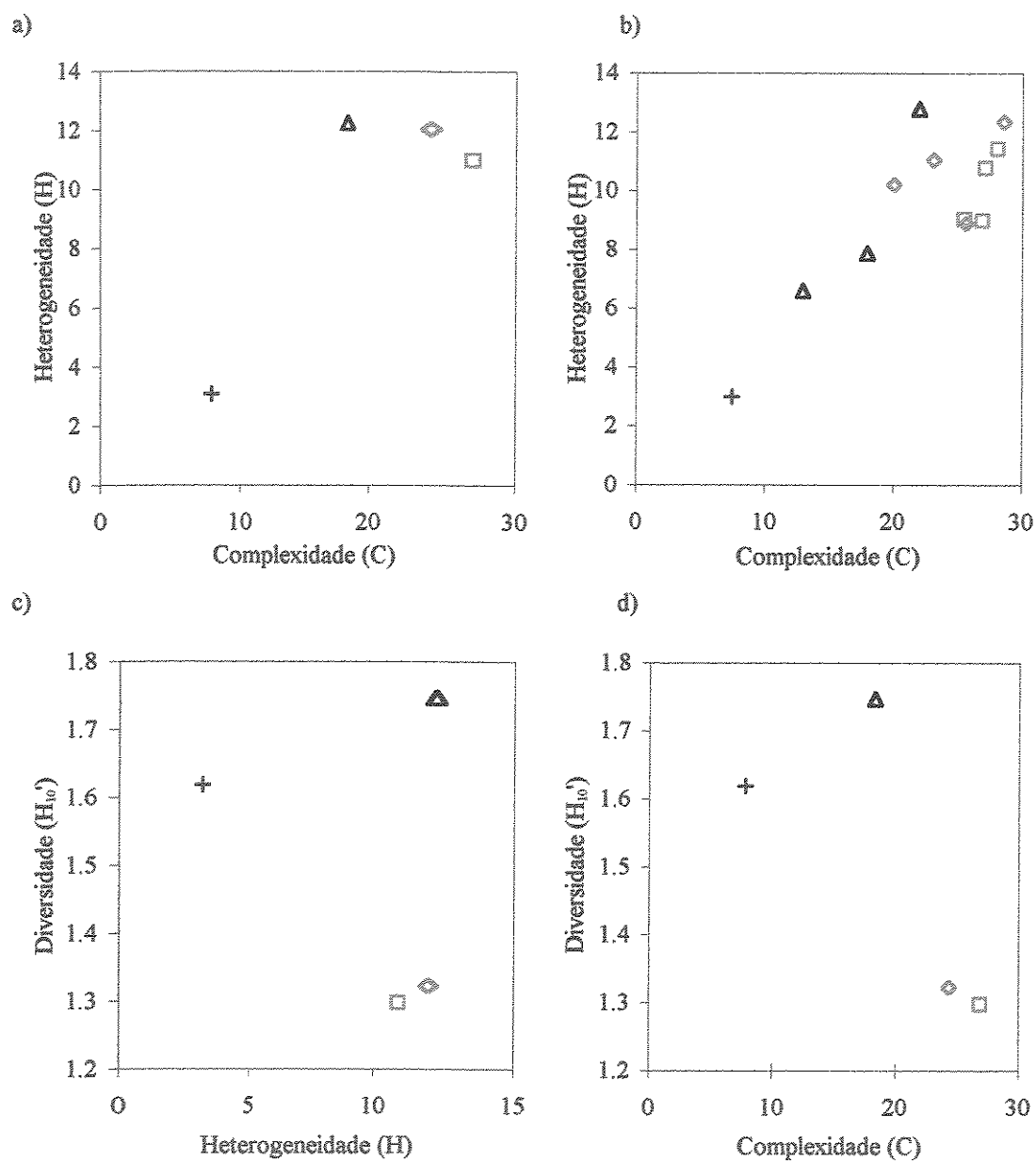


Figura 18: Relação entre a diversidade de pequenos mamíferos e a complexidade e heterogeneidade da arquitetura da vegetação. Escalas: grades e habitats (a, c e d) e subgrades (b). Habitats e grades: Nativo (+), Mussununga (Δ), Mata da grade 2 ($\square$) e Mata da grade 3 ($\diamond$).

DISCUSSÃO

Arquitetura da vegetação

Perturbações naturais ou antrópicas da arquitetura da floresta podem ser relacionadas com algumas variáveis de microhabitat. *dAM* e *Tro* são diretamente relacionadas à formação e regeneração de clareiras. A presença de árvores mortas (*dAM*) em pé indica eco-unidades em degradação (clareira em formação por morte e queda de galhos - Torquebiau 1986). Troncos caídos (*Tro*) indicam clareiras, onde o processo de regeneração já se iniciou, podendo inclusive estar em estágio avançado.

Bordas antrópicas são exemplos típicos de perturbação da floresta. Nas bordas ocorrem copas mais abertas (*CC* e *Luz*) e maiores densidades de árvores mortas (*dAM* e *Tro*), e de cipós grossos (*DCi*) do que no interior da floresta (Willians-Linera 1990). Na borda, os estratos inferiores (0 a 5 m) são mais densos e os superiores (10 a 30 m) mais abertos em relação ao interior da floresta (Malcolm 1994).

Richards (1983) sugere que em florestas maduras existam dois picos de biomassa: nos estratos inferiores (0 a 5 m) e superiores (acima de 20 m). Nas clareiras em regeneração, os estratos médios (4 e 8) e cipós são mais densos (Rico-Gray 1980 e Brokaw 1985).

As grades situadas na Mata diferiram quanto à arquitetura da vegetação (Figura 8). Na grade 2, troncos caídos são comuns, a copa é mais alta e regular (Figura 10), e os estratos superiores (16 e 32) e inferiores (1 e 2) mais densos do que na grade 3 (Figura 11). Na grade 3 as árvores mortas mais comuns (Figura 10) e os estratos médios (4 e 8) e cipós são mais densos (Figuras 10 e 11). Estas características sugerem que a grade 3 sofreu perturbação mais intensa ou recente do que a grade 2, o que se reflete na maior quantidade de clareiras e maior heterogeneidade naquela área.

Ao longo do gradiente ambiental que vai do Nativo à Mata estudados, o solo se torna menos arenoso, ocorre redução na penetração de luz e na cobertura graminóide e aumento da densidade de pteridófitas (e da umidade) e da densidade de árvores acima de 8 m de altura (e consequente aumento da altura da copa)(Figuras 10 e 11). Neste gradiente, a Mussununga constitui um habitat intermediário tanto na localização (Figura 2), como nas condições ambientais (Figura 8).

Fauna

A maioria das espécies capturadas são noturnas (Cerqueira *et al.* 1990 e Emmons e Feer 1990), particularmente as mais abundantes. Isto sugere que diferenças quanto ao período de atividade tenham importância secundária para a segregação ecológica entre os membros desta comunidade. As exceções foram *B. lasiurus* (crepuscular - Vieira e Baumgarten 1995), *Monodelphis* aff. *americana* (diurno - Davis 1947 e Emmons e Feer 1990) e *P. iheringi*, citado como crepuscular (Cerqueira *et al.* 1990) ou noturno (Emmons e Feer 1990). Outras espécies do gênero *Monodelphis* são citadas como noturnas (Streilein 1982; O'Connell 1989; Nowak 1991 e Emmons e Feer 1990). *Sciurus aestuans* também é diurno (Emmons e Feer 1990). Diferenças quanto ao período de atividade geralmente possuem importância secundária para a segregação ecológica, particularmente em comunidades com maior riqueza de espécies (Schoener 1974).

A proporção de capturas de marsupiais na RFCVRD (63 a 87%) é similar à encontrada em sítios de floresta secundária contínua no vale do Rio Doce (75 a 86% - Fonseca 1989 e Stallings 1989). Capturas de marsupiais são mais raras em outros locais da Mata Atlântica, como na R. B. Poço das Antas e em Viçosa (16 a 35% - Pereira 1991 e Paglia *et al.* 1995), em regiões serranas (0 a 32% - Davis 1946; Carvalho 1965; Bergallo 1994 e Olmos 1991) e em áreas abertas dentro do domínio da Mata Atlântica (1 a 37% - Stallings 1989; Pereira 1991; Cerqueira *et al.* 1993 e

Paglia *et al.* 1995). Fonseca (1989) sugere que a dominância numérica dos marsupiais na Mata Atlântica é consequência da fragmentação das florestas e sua substituição por pastagens e plantações. As grades na RFCVRD situavam-se na extremidade da floresta preservada e próximas à borda com áreas antropizadas, justamente onde os efeitos acima seriam mais intensos.

Convém lembrar que a proporção de capturas de determinada espécie depende de vários fatores, que variaram entre os estudos citados: estratos de vegetação amostrados (Malcolm 1991a), tipo de isca e de armadilha (Williams e Braun 1983 e Stallings 1989).

As espécies capturadas no Nativo (exceto *B. lasiurus*) representam um subconjunto da fauna florestal (Mussununga). Em Restinga ocorre um padrão similar, onde as espécies capturadas em um habitat aberto (Campina Suja) constituem um subconjunto da fauna de um habitat florestal (Mata de Restinga)(Cerqueira *et al.* 1990). O Nativo estudado é uma mancha de vegetação aberta cercada por florestas (Figura 2) do qual uma pequena área foi amostrada. Nesta situação, a colonização desta mancha de vegetação por espécies generalistas oriundas da floresta (ex.: *M. murina* e *Oryzomys megacephalus*) seria mais provável do que por espécies típicas de áreas abertas (ex.: *Bolomys lasiurus*)(veja Tabela 3).

Dieta

As informações sobre dietas de marsupiais e roedores de Mata Atlântica são ainda fragmentárias. A tabela 5 apresenta um resumo do conhecimento sobre as dietas dos roedores e marsupiais da RFCVRD e espécies congênicas. Ítens principais na dieta de cada espécie são aqueles mais consumidos e que compõem pelo menos 50% da dieta, ou que são citados como principais pelos autores. Os resultados deste estudo (Tabela 4 e Figura 15) apresentaram boa concordância com as informações na literatura (Tabela 5).

Tabela 5: Dietas de roedores e marsupiais. Ítems principais em letra maiúscula: vertebrados (V), invertebrados (I), frutos (F), sementes (S), partes vegetativas (H) e fungos (M). Referências de outras espécies do mesmo gênero em letras minúsculas.

Espécie	Dieta	Referências
<i>Didelphis marsupialis</i>	V I f s h	C1 C2 E2 G1 G2 L S1 S3
<i>Monodelphis aff. americana</i>	v I f s	b c1 D E2 P3 S2
<i>Marmosops incanus</i>	I f	e2 S3
<i>Marmosa murina</i>	I f	C1 G2
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	I f	a1 l n S3
<i>Rhipidomys sp.</i>	i F s h	a2 o s3
<i>Proechimys iheringi</i>	i F S h m	e1 f g2
<i>Oryzomys megacephalus</i>	i F S h	G2 P3
<i>Bolomys lasiurus</i>	i F S H	P3 V
<i>Sciurus aestuans ingrami</i>	f S h	E2 P1 P2

a1) Alho *et al.* (1986)

a2) August (1983)

b) Busch e Kravetz (1991)

c1) Charles-Dominique *et al.* (1981)

c2) Cordero e Nicolas (1987)

d) Davis (1947)

e1) Emmons (1982)

e2) Emmons e Feer (1990)

f) Fonseca e Kielruff (1989)

g1) Grelle (1996)

g2) Guillotin (1982)

l) Leite *et al.* (1994)

n) Nitikman e Mares (1987)

o) O'Connell (1982)

p1) Palma, A. R. T. (*obs. pess.*)

p2) Paschoal e Galleti (1995)

p3) Pereira (1991)

s1) Santori *et al.* (1995)

s2) Silva (1984)

s3) Stallings (1989)

v) Vieira (1989)

Os roedores e marsupiais estudados utilizaram uma base de recursos comuns: invertebrados e frutos (Tabelas 4 e 5) e podem ser divididos em duas guildas: insetívoros-onívoros (marsupiais) e frugívoros-onívoros (roedores) (Tabela 5 e Figuras 15 e 16). Embora neste estudo a divisão em guildas tenha concordado com a divisão taxonômica, isto nem sempre ocorre. Alguns roedores tendem à insetivoria (*Oxymycterus* e *Akodon* - Pizzimenti e de Salle 1980; Redford 1984; Stallings 1989 e Fonseca e Kierulff 1989) e alguns marsupiais tendem à frugivoria (*Caluromys* - Charles-Dominique *et al.* 1981).

Espécies maiores podem consumir alimentos maiores e dentro de um maior intervalo de tamanho (Wilson 1975). Estas diferenças de tamanho podem ser utilizadas para subdividir guildas (Fox e Kirkland 1992). Seguindo este raciocínio, *D. marsupialis* e *P. iheringi* podem ser considerados como subgrupos dentro de suas respectivas guildas, já que diferem dos outros membros da guilda por uma razão de peso corporal acima de 2,0 (Figura 14; Bowers e Brown 1982 e Fox e Kirkland 1992).

Monodelphis aff. *americana* também faz parte da guilda de insetívoros-onívoros, provavelmente em uma posição intermediária entre *D. marsupialis* e os outros marmosídeos (Tabela 5 e Figura 16). *Sciurus aestuans ingrani* é um frugívoro-granívoro (Tabela 5), que se alimenta principalmente de sementes de palmeiras (A. R. T. Palma, *obs. pess.*) e pode ser considerado como membro de uma guilda à parte das outras espécies de roedores.

Complexidade e heterogeneidade ambientais x diversidade de mamíferos

Ao contrário do presente estudo, August (1983) não encontrou correlação entre a complexidade e a heterogeneidade ambientais. Esta diferença pode ser devida a diferenças metodológicas, ambientais ou de escala (grades em August (1983) e subgrades neste estudo). Os índices usados por August (1983) foram

derivados de um PCA e não permitem a repetição e a comparação com outros estudos. A correlação entre a complexidade e a heterogeneidade da vegetação é esperada, pois um habitat pouco complexo (estratos em pequeno número e esparsos) apresenta menores possibilidades de variação na dimensão horizontal (variação na densidade de pelo menos um dos estratos). Embora a complexidade e a heterogeneidade estejam correlacionadas, elas refletem a distribuição da vegetação ao longo de dimensões diferentes, vertical e horizontal respectivamente.

A maior diversidade de pequenos mamíferos na Mussununga e no Nativo pode ser devida ao fato de a grade 1 amostrar um ecótono entre os dois habitats. Ecótonos são marcados por alta heterogeneidade ambiental (dois habitats diferentes) e pela invasão de um habitat por espécies do outro habitat, o que resulta em uma maior riqueza de espécies (Schröpfer 1990). A Mussununga, por si só, é um habitat muito heterogêneo (Figura 16), o que também poderia contribuir para a existência de uma maior diversidade de espécies neste habitat.

Estudos sobre a influência da heterogeneidade e complexidade ambientais sobre a diversidade ou riqueza de espécies de mamíferos apresentaram resultados conflitantes. Alguns apresentaram a riqueza de espécies de pequenos mamíferos correlacionada com a complexidade (Rosenzweig e Winakur 1969 e Grelle, 1996) ou com a heterogeneidade (McCloskey 1976). O presente estudo e August (1983) não encontraram correlação significativa entre a diversidade de pequenos mamíferos e a complexidade e a heterogeneidade ambientais.

Grelle (1996) sugere que a complexidade ambiental ajudaria a manter a diversidade local (intra-habitat) de pequenos mamíferos e que a heterogeneidade seria importante em escala regional (inter-habitats). Aparentemente, a correlação entre complexidade ambiental e diversidade de mamíferos se torna mais evidente quando são considerados subconjuntos mais amplos da comunidade (ex: todos mamíferos não voadores x roedores e marsupiais - August 1983).

CAPÍTULO 3

DISTRIBUIÇÃO VERTICAL

INTRODUÇÃO

Diferenças na distribuição vertical favorecem a coexistência de espécies de mamíferos e a partilha de recursos entre elas (Holbrook 1979; Emmons 1980; Milles *et al.* 1981; Whitten 1981; Barry *et al.* 1984 e Dickman 1986). Tais diferenças devem ser particularmente importantes em ambientes com estrutura tridimensional complexa como as florestas tropicais (Bourlière 1973).

Apenas recentemente, a distribuição vertical de pequenos mamíferos em florestas tropicais passou a receber maior atenção (ex: Fonseca e Kielruff 1989; Stallings 1989 e Malcolm 1991a), incluindo amostragem da copa (Davis 1947; Stallings 1989; Malcolm 1991a; Leite *et al.* 1994; Voltolini e Malcolm 1994; Passamani 1995 e Grelle 1996). Tornou-se evidente que amostragens na copa, no sub-bosque e no chão revelam segmentos diferentes da comunidade de pequenos mamíferos (Malcolm 1991a e Woodman *et al.* 1995).

Neste estudo analisei a utilização de dois estratos (solo e sub-bosque) por roedores e marsupiais. Os objetivos deste capítulo são verificar se os padrões de distribuição vertical das espécies estudadas diferem e descrevê-los. Revisarei ainda o conhecimento atual sobre a distribuição vertical das espécies capturadas e discutirei prováveis causas para os padrões observados.

MATERIAIS E MÉTODOS

Estudei a distribuição vertical para definir grupos de espécies que tenderiam a ocupar os mesmos estratos na floresta. Considerei a proporção de capturas sobre arbustos e trepadeiras como estimativa da atividade arborícola nos estratos inferiores da floresta, pois utilizei o mesmo esforço amostral nos dois estratos (no solo e entre 1 e 2 m). Usei o Teste G e o Teste Exato de Fisher (Sokal e Rohlf 1995) para analisar variações sazonais e locais na atividade arborícola e para comparar pares de espécies quanto à distribuição vertical.

Como informação complementar sobre a atividade arborícola, anotei a rota de fuga após a liberação dos animais: pelo chão ou escalando (O'Connell 1979). Adotei as definições de Eisenberg (1981) para tipos de utilização do substrato: arborícola, semi-arborícola e cursoriais.

RESULTADOS

Capturei cinco espécies em armadilhas situadas entre 1 e 2 m acima do solo, incluindo espécies semi-arborícolas (*Didelphis marsupialis*, *Marmosops incanus*, *Marmosa murina* e *Gracilinanus microtarsus*) e arborícolas (*Rhipidomys* sp.)(*sensu* Eisenberg 1981). As outras espécies são cursoriais (Figura 19 e Tabela 6).

O comportamento após liberação da armadilha diferiu entre as espécies (Tabela 6). No caso de *Rhipidomys* sp., *Marmosops incanus* e *Marmosa murina*, a proporção de capturas sobre árvores diferiu da proporção de fugas usando o estrato arbóreo (Tabela 6)(testes Z para proporções, $p \leq 0.05$ - Zar 1974). Entre os marmosídeos semi-arborícolas, *M. incanus* apresentou o uso mais intenso do solo como rota de escape e *M. murina* apresentou a tendência arborícola mais intensa (Tabela 6). As estratégias de fuga mais usadas por *Rhipidomys* sp. foram escapar pelo

chão ou se esconder sob objetos (folhiço, troncos e vegetação densa), de modo similar aos outros roedores.

A atividade arborícola de *Marmosops incanus* diferiu significativamente entre as três grades (Figura 19 - $G = 32,00$; $p < 0,001$). Embora os dados de *Marmosa murina* sugiram um resultado similar, todas as capturas desta espécie na grade 2 foram de um único indivíduo.

A maioria das espécies apresentou uma tendência a utilizar o estrato arbóreo mais intensamente na estação seca, mas apenas *Marmosops incanus* (na grade 2) apresentou variação sazonal significativa ($G = 4,51$; $p < 0,05$), com comportamento contrário ao restante da comunidade (Figura 20).

Três marmosídeos semi-arborícolas são sintópicos na Mussununga da grade 1, onde *Marmosops incanus* utiliza o solo com maior frequência do que *Marmosa murina* e *G. microtarsus* (Figura 19). As distribuições verticais destas espécies divergiram na estação seca (Figura 20). Nesta estação, *M. murina* e *G. microtarsus* utilizaram o estrato arbóreo mais intensamente que *M. incanus* (Testes Exatos de Fisher, $p \leq 0,05$), enquanto que na estação chuvosa a diferença não foi significativa (Testes Exatos de Fisher, $p < 0,05$).

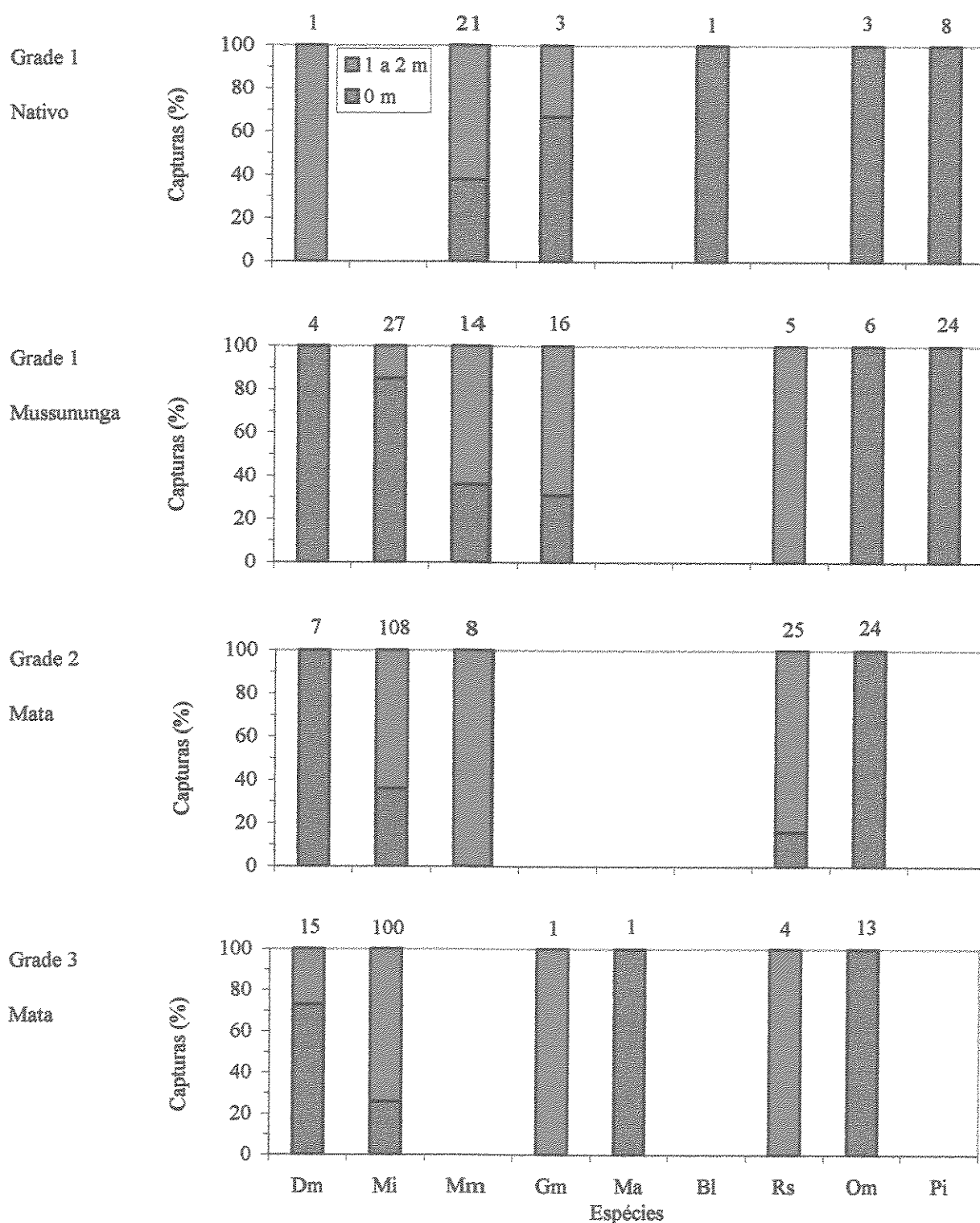


Figura 19: Distribuição vertical de pequenos mamíferos. Número de capturas acima das colunas. Abreviações como na tabela 3.

Tabela 6: Comportamento arborícola e morfometria na comunidade de pequenos mamíferos da RFCVRD.

Espécie	Capturas no alto	Fugas escalando	Razão entre comprimentos cauda/corpo
<i>Rhipidomys</i> sp.	91,2% (n = 34)	3,3% (n = 30)	1,398 ± 0,103 (n = 18)
<i>Marmosa murina</i>	69,0% (n = 43)	85,3% (n = 34)	1,544 ± 0,144 (n = 21)
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	61,9% (n = 20)	62,5% (n = 16)	1,571 ± 0,170 (n = 13)
<i>Marmosops incanus</i>	63,3% (n = 235)	13,1% (n = 197)	1,473 ± 0,126 (n = 88)
<i>Didelphis marsupialis</i>	18,5% (n = 27)	17,8% (n = 27)	1,012 (n = 1)
<i>Proechimys iheringi</i>	0,0% (n = 32)	0,0% (n = 29)	1,040 ± 0,195 (n = 3)
<i>Oryzomys megacephalus</i>	0,0% (n = 46)	0,0% (n = 33)	1,094 ± 0,118 (n = 19)
<i>Bolomys lasiurus</i>	0,0% (n = 1)		0,827 (n = 1)
<i>Monodelphis aff.americana</i>	0,0% (n = 1)	0,0% (n = 1)	0,402 (n = 1)

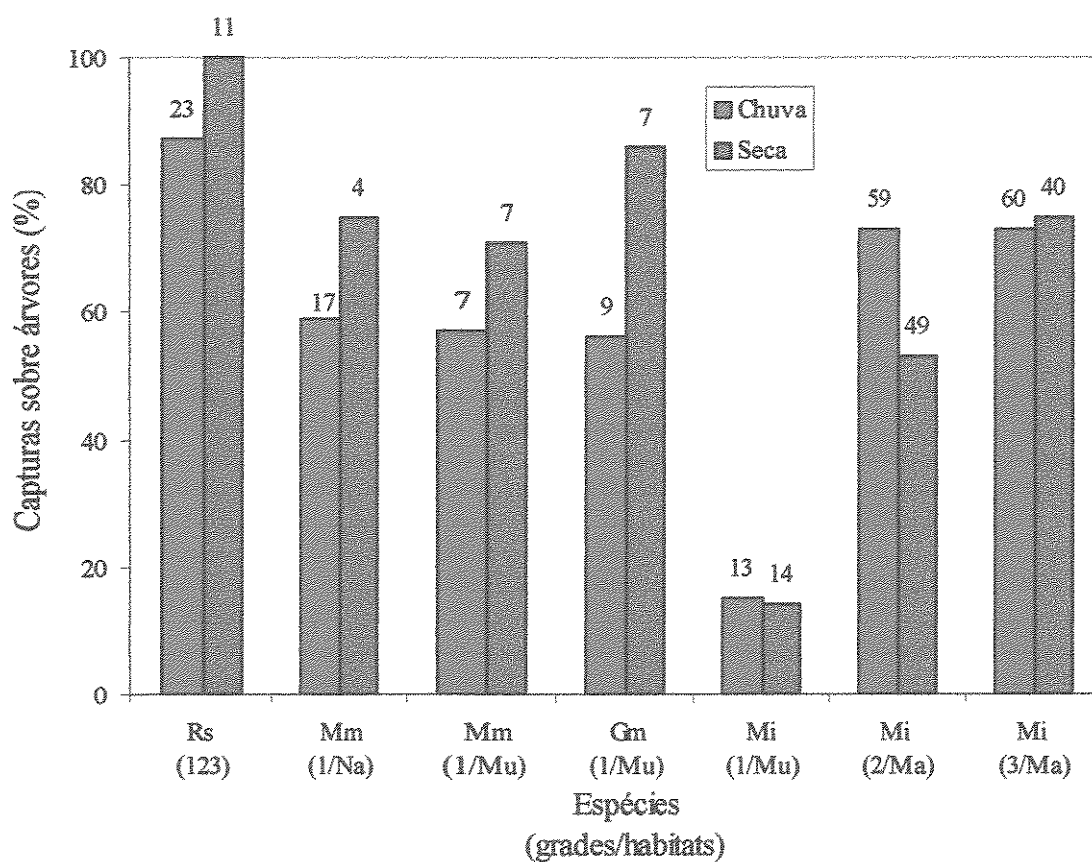


Figura 20: Variação sazonal na distribuição vertical de roedores e marsupiais. Habitats: Mata (Ma), Mussununga (Mu) e Nativo (Na). Número de capturas acima das colunas. Abreviações como na tabela 3.

DISCUSSÃO

A distribuição espacial de uma espécie é determinada por fatores intrínsecos (morfologia, fisiologia e comportamento) e extrínsecos (microclima, recursos e interações com outras espécies). Entre marsupiais, o grau de atividade arborícola é correlacionado com a sua morfologia, particularmente com a razão comprimento da cauda / comprimento da cabeça e corpo (Eisenberg e Wilson 1981).

Problemas metodológicos

A falta de conformidade entre os dados de captura e de rota de escape (Tabela 6) pode ser devida a dois fatos. Estes dados refletem comportamentos diferentes, forrageamento e fuga, respectivamente. Em adição, a isca serve como atrativo. A atividade arborícola de pequenos mamíferos pode ser superestimada utilizando-se a técnica convencional de armadilhas com iscas (Manville *et al.* 1992).

A posição das armadilhas *per se* pode introduzir viés quando se deseja estudar a distribuição vertical. Dois tipos de suportes devem ser evitados, quando possível, ao se colocar armadilhas acima do solo: suportes baixos, inclinados e largos (ex: troncos caídos sobre outros objetos) e suportes isolados cujo único acesso seja a partir do solo. O primeiro tipo de suporte facilita o acesso de espécies com limitada capacidade de escalar a alturas que não são normalmente acessíveis a elas (Passamani 1995 e Woodman *et al.* 1995). O segundo tipo de suporte poderia produzir viés no sentido de maior proporção de capturas no solo, mesmo entre espécies arborícolas. No presente estudo segui estas diretrizes para reduzir a possibilidade de viés.

É recomendável aliar o uso de outras metodologias com a pesquisa por captura-marcação-recaptura para avaliar aspectos mais sutis da distribuição vertical, como por exemplo a radiotelemetria (Charles-Dominique *et al.* 1981 e Douglass 1989), o uso de linha presa ao animal (Milles *et al.* 1981), a observação direta com

lanterna (Charles-Dominique *et al.* 1981) ou a observação de rotas de fuga (O'Connell 1979 e Fleck e Harder 1995).

Relatos sobre as espécies

Proechimys spp., *Bolomys lasiurus*, *Monodelphis* spp. e *Oryzomys megacephalus* (= *Oryzomys capito*) são espécies essencialmente cursoriais (este estudo; Alho 1982; Emmons e Feer 1990; Malcolm 1991a e Grelle 1996), embora capturas esporádicas nos estratos inferiores da floresta (até 3 m de altura) tenham sido registradas para *Proechimys guyanensis*, *Proechimys iheringi*, *Monodelphis americana*, *O. capito* e *B. lasiurus* (Davis 1947; Everard e Tikasingh 1973; Nitikman e Mares 1987, Stallings 1989; Mc Clearn *et al.* 1994; Passamani 1995 e Woodman *et al.* 1995).

Em alguns casos, o uso eventual do estrato arbóreo por espécies cursoriais pode ser um aspecto da biologia destas espécies e não um artefato. Davis (1947) encontrou um ninho de *Monodelphis americana* em forquilha a 5 m de altura, enquanto que *Proechimys* spp., *Monodelphis domestica* e *O. capito* fazem ninhos no chão (Milles *et al.* 1981; Emmons 1982; Guillotin 1982 e Streilein 1982a).

Rhipidomys sp. foi uma espécie arborícola, que utilizou o solo esporadicamente. *Rhipidomys* spp. são espécies arborícolas (Figura 19) que utilizam todos os estratos da floresta, sendo mais comuns nos estratos superiores (Davis 1947; Alho 1982; Terborgh *et al.* 1984; Stallings 1989; Emmons e Feer 1990; Malcolm 1991a e Grelle, 1996). Seus ninhos são feitos sobre árvores (O'Connell 1982). As capturas destas espécies no solo são raras quando se utilizam simultaneamente armadilhas no solo e no estrato arbóreo (Fonseca e Redford 1984 e Malcolm 1991a). Stallings (1989) obteve altas taxas (39%) de captura no chão usando maior proporção de armadilhas no chão (75%).

Baseados em um maior número de capturas durante a estação seca, Nitikman e Mares (1987) sugerem que *Rhipidomys mastacalis* possa fazer migrações sazonais para a copa. Porém, as evidências sobre a variação sazonal na distribuição vertical de *Rhipidomys* spp. são contraditórias. As espécies deste gênero podem utilizar o solo mais intensamente no inverno (Davis 1947), ou no verão (A. R. T. Palma *obs. pess.*). Em estudos amostrando dois estratos (solo e sub-bosque), um maior número de *Rhipidomys* spp. podem ser capturados na estação seca (Nitikman e Mares 1987), ou na estação chuvosa (Figura 20 e Woodman *et al.* 1995). Variação no número de capturas de *Rhipidomys* spp. pode sugerir não apenas um deslocamento vertical (Nitikman e Mares 1987), mas também deslocamento horizontal, como no presente estudo, onde *Rhipidomys* sp. ao longo do ano desapareceu da grade 2 e apareceu na grade 1.

Didelphis marsupialis explora todos os estratos da floresta, principalmente o solo, utilizando a copa de forma esporádica (Figura 19, Davis 1947; Charles-Dominique *et al.* 1981; Milles *et al.* 1981; Fonseca e Kielruff 1989; Stallings 1989; Emmons e Feer 1990; Malcolm 1991a; Passamani 1995 e Grelle 1996). Uma maior atividade arborícola de *D. marsupialis* ocorre em áreas alagáveis (O'Connell 1979 e Leite *et al.* 1994) e entre animais jovens (Davis 1947; Fonseca e Kielruff 1989).

Entre os três Marmosídeos semi-arborícolas, *Marmosa murina* aparentemente possui os hábitos arborícolas mais desenvolvidos e *Marmosops incanus* os menos desenvolvidos, com base na rota de fuga e na razão comprimento do corpo-cabeça/comprimento da cauda (Tabela 5 e Eisenberg e Wilson 1981). Neste estudo, capturei *M. murina* geralmente no sub-bosque. As poucas informações sobre este marsupial sugerem que ele utiliza todos os níveis da floresta, concentrando suas atividades nos estratos arbóreos inferiores, até 5 m de altura (Charles-Dominique *et al.* 1981 e Malcolm 1991a). *M. murina* usou frequentemente o estrato arbóreo do Nativo (Figura 19), embora este estrato não seja nem contínuo, nem desenvolvido

neste habitat. Isto sugere que a arquitetura da vegetação não é um fator limitante para atividade arborícola desta espécie.

Gracilinanus microtarsus (Figura 19) e *Gracilinanus agilis* (Nitikman e Mares 1987; Fonseca e Kielruff 1989) usam principalmente o sub-bosque, mas também o solo. As informações sobre o uso dos estratos superiores por *Gracilinanus* spp. são escassas e inconclusivas: *Gracilinanus* spp. não foram capturados nos estratos superiores da floresta por Stallings (1989), sendo raros mesmo no sub-bosque e Passamani (1995) capturou *G. agilis* acima de 3 m de altura. Nitikman e Mares (1987) e Emmons e Feer (1990) citam *Gracilinanus* spp. como animais arborícolas que utilizam o sub-bosque, enquanto que Hershkovitz (1992) sugere que a maioria das espécies deste gênero se alimenta no chão e que algumas espécies raras possam ser habitantes da copa.

Marmosops incanus usa bastante o solo, mas principalmente os estratos arbóreos inferiores (Figura 19). Fonseca e Kielruff (1989) e Stallings (1989) obtiveram menores proporções de capturas desta espécie no sub-bosque (50% e 30% respectivamente), usando baixas proporções de armadilhas sobre árvores (32% e 31% respectivamente). *Marmosops* spp. são comuns no sub-bosque, mas ainda não foram capturados ou encontrados nos estratos superiores (Milles *et al.* 1981; Terborgh *et al.* 1984; Stallings 1989; Malcolm 1991a; Passamani 1995 e Grelle 1996), sugerindo que *Marmosops* spp. não utilizam estes estratos, ou utilizam-nos raramente.

Sciurus aestuans ingrani também apresentou hábitos arborícolas (94% dos primeiros avistamentos sobre árvores, n = 127), utilizando todos os estratos, mas concentrando suas atividades no sub-bosque (A. R. T. Palma, *obs. pess.*). Emmons e Feer (1990) citam que *S. aestuans* utiliza todos os estratos da floresta, principalmente os inferiores.

Não foi possível amostrar os estratos superiores da floresta, onde *Marmosa murina*, *Rhipidomys* spp., *D. marsupialis* e talvez *G. microtarsus* poderiam ser capturados (Milles *et al.* 1981; Stallings 1989; Malcolm 1991a Passamani 1995 e

Grelle 1996). Caso *Marmosops incanus* seja restrito ao solo e ao sub-bosque, o uso da copa por *Marmosa murina* e talvez *G. microtarsus* poderia permitir uma partilha de recursos mais acentuada entre Marmosídeos semi-arborícolas.

Variação sazonal

Dois fatores poderiam causar a variação sazonal no padrão de uso dos estratos como em *M. incanus* e a divergência entre os Marmosídeos sintópicos quanto à distribuição vertical durante a seca. Estas variações podem ser devidas diretamente a variações sazonais na disponibilidade de alimentos, ou indiretamente mediante interações competitivas.

A disponibilidade de alimentos (artrópodos e frutos) em florestas tropicais apresenta variação sazonal. Alguns padrões gerais podem ser traçados, embora existam diferenças locais e climáticas. Comparando copa e sub-bosque, a abundância de artrópodos é maior na copa (Sutton e Hudson, 1980), mas apresenta maior variação sazonal no sub-bosque (Charles-Dominique *et al.* 1981). A abundância de artrópodos de folhiço também apresenta grande variação sazonal (Willis 1976 e Levings e Windsor 1982).

O pico da disponibilidade de frutos pode ocorrer mais cedo na copa do que no sub-bosque (Tabela 7). Estudos que utilizam coletores de frutos fornecem estimativas da abundância de frutos no solo da floresta (Smythe 1970; Jackson 1981; Foster 1982). A disponibilidade de frutos no solo parece acompanhar a disponibilidade na copa, onde é produzida a maior parte dos frutos (Foster 1982; Richards 1983 e Setz 1993). Os estratos da floresta podem estar em sincronia (Smythe 1982 e Sabatier 1985) ou assincronia (Croat 1985; Charles-Dominique *et al.* 1981 e Foster 1982) quanto à disponibilidade de recursos. Uma defasagem entre estratos quanto à disponibilidade de recursos potencialmente pode ser um fator

b) Frutos:

Estrato	Estação			Referências	
	Seca	Chuvosa			
		início	meio	final	
Copa	-----□□□□□□□□□□-----				Croat 1975
Copa	-----□□□□□□□□-----				Foster 1982
Copa	-----□□□□□□□□-----				Sabatier 1985
Copa	-----□□□□□□□□.....				Frankie et al. 1974
Subbosque	-----□□□□□□□□-----				Croat 1975
Subbosque	-----□□□□□□□□-----				Denslow 1986
Subbosque	-----□□□□□□□□-----				Sabatier 1985
Subbosque	-----.....□□□□□□□□-----				Frankie et al. 1974
Subbosque	□□□□□□□□-----				Opler et al. 1980
Subbosque	-----□□□□□□□□				Foster 1982
Chão	-----□□□□□□□□-----				Smithe 1970
Chão	□□□□□□□□□□-----				Foster 1982
Chão	-----□□□□□□□□-----				Jackson 1981
Chão	-----□□□□□□□□-----				Goldizen et al. 1988

promotor de variações sazonais na distribuição vertical de pequenos mamíferos em florestas tropicais.

A estação seca aparentemente é um período de escassez de recursos (artrópodos e frutos) no solo da floresta (Tabela 7). Sob tais condições, é provável que mamíferos semi-arborícolas passem a utilizar os estratos arbóreos com maior intensidade. A maioria das espécies capturadas neste estudo estaria em concordância com este modelo (Figura 20), mas outras podem apresentar maior atividade arborícola durante a estação chuvosa, como *Marmosops noctivagus* (Woodman *et al.* 1995) e *Marmosops incanus* (Figura 20). Uma vez que padrões fenológicos podem diferir entre florestas sujeitas a condições de umidade diferentes (Frankie *et al.* 1974 e Opler *et al.* 1980), tornam-se necessários trabalhos paralelos sobre disponibilidade de recursos e sobre distribuição vertical para avaliar os processos que resultam em variação sazonal na distribuição vertical de pequenos mamíferos.

Variação local

Algumas hipóteses sobre as causas de variação local na distribuição vertical de *Marmosops incanus* na RFCVRD podem ser levantadas:

- Diferenças entre habitats na arquitetura da vegetação: a Mussununga possui copa mais baixa que a Mata e, em consequência, menor volume e maior proximidade entre o solo e o estrato contínuo que forma a copa, podendo favorecer o uso do solo por espécies semi-arborícolas e arborícolas. É provável que *M. incanus*, seja restrito ao solo e ao sub-bosque (Stallings, 1989; Passamani 1995 e Grelle 1996), não devendo ser afetado diretamente pela altura da floresta.

- Diferenças entre habitats na disponibilidade de alimento no solo e no estrato arbóreo, resultantes de diferenças na composição florística e nos fatores abióticos: outro marmosídeo semi-arborícola (*Micoureus cinereus*) apresentou variações locais na distribuição vertical na Amazônia, onde usa principalmente o

estrato arbóreo, mas teve alta taxa de capturas no solo em um fragmento florestal (Malcolm 1988). Esta variação pode ser devida a um aumento da densidade de insetos com a invasão da floresta por vegetação secundária, em locais próximos à borda. (Malcolm 1988 e 1991b)

- Interações competitivas com dois outros marmosídeos (*Marmosa murina* e *G. microtarsus*) que coexistem na Mussununga em densidades semelhantes (A. R. T. Palma, *dados pessoais*): estas espécies se sobrepõem a *Marmosops incanus* na dieta (Tabela 4 e Figura 15) e no tamanho (Figura 14). Mudanças na distribuição vertical de marsupiais australianos (*Antechinus stuartii* - Dasyuridae) são relacionadas com a introdução ou exclusão de outra espécie (*Antechinus swainsonii*) (Dickman 1986). O menor volume da Mussununga poderia acentuar indiretamente interações competitivas através de compactação dos nichos (distribuição vertical).

Os dados deste estudo não permitem a rejeição de nenhuma das três hipóteses. As relações entre os Marmosídeos são analisados em maior detalhe no Capítulo 5.

Interações entre dieta e distribuição vertical

Na RFCVRD diferenças na distribuição vertical definiram três grupos de espécies: marsupiais insetívoros-onívoros semi-arborícolas, roedores frugívoros-onívoros arborícolas e espécies cursoriais, em sua maioria roedores frugívoros-onívoros. O grupo de espécies semi-arborícolas incluiu espécies com diferentes capacidades para escalar (Figura 19). Este grupo apresentou também maior flexibilidade ecológica, mudando seu comportamento em resposta a condições locais e sazonais e talvez em resposta à presença de espécies similares (Figuras 19 e 20 e Malcolm 1988). As comunidades de mamíferos de florestas tropicais podem ser divididas em grupos com distribuição vertical e dietas distintas: espécies da copa, em sua maioria herbívoros; espécies escansoriais de dieta mista; grandes herbívoros

cursoriais e pequenos mamíferos do solo, geralmente insetívoros ou com dieta mista (Harrison 1962), ou em herbívoros cursoriais e em escansoriais insetívoros (Andrews *et al.* 1979). Estes padrões são similares ao encontrado no presente estudo, apesar das diferentes definições de categorias de dieta e de arborealidade usadas por cada autor.

Faunas de artrópodos diferem entre estratos, podem ser sujeitas a diferentes ritmos e sua abundância é altamente sazonal (Charles-Dominique 1981; Levings e Windsor 1982 e Smithe 1982). A forte variação sazonal na abundância de invertebrados dificulta a especialização da dieta em insetívoros (Fretwell 1972 *apud* Dickman 1988). A assincronia na disponibilidade de recursos entre estratos da floresta (copa, sub-bosque e solo) poderia favorecer espécies semi-arborícolas (Fonseca e Kielruff 1989). Em tais condições, seria vantajoso para espécies insetívoras-onívoras apresentar uma distribuição vertical flexível (hábito semi-arborícola).

A maior parte da produção de frutos nas florestas tropicais ocorre na copa e posteriormente cai no solo (Harrison 1962; Foster 1982 e Richards 1983). Como estes dois locais de maior disponibilidade de frutos estão distantes entre si, seria vantajoso para espécies frugívoras-onívoras desenvolver distribuições verticais especializadas (arborícolas ou cursoriais). A escassez de recursos nos estratos médios, particularmente frutos obrigaria os mamíferos semi-arborícolas a explorarem uma maior variedade de estratos (Harrison, 1962).

Arquitetura da vegetação, distribuição tridimensional dos recursos alimentares, variação sazonal na disponibilidade de recursos e competição podem afetar a distribuição vertical de pequenos mamíferos. Estudos de marcação e recaptura não são suficientes para determinar os processos que geram determinado padrão. O uso combinado de outras metodologias, estudos fenológicos e manipulações experimentais poderiam permitir um avanço maior nesta área.

CAPÍTULO 4

DISTRIBUIÇÃO HORIZONTAL

INTRODUÇÃO

A distribuição horizontal de uma espécie pode ser analisada em várias escalas. Morris (1987) define três escalas: habitat, macrohabitat e microhabitat. Habitat se refere a áreas, cuja variação interna é descrita por um conjunto de variáveis físicas, químicas ou biológicas (ex.: tipos de vegetação). Dentro de um habitat existem macrohabitats, que possuem área superior à área de vida dos indivíduos. Microhabitat se refere a áreas menores do que a área de vida de um indivíduo.

Seleção de habitat envolve uso diferenciado de tipos de vegetação (Schoener 1974), sendo freqüentemente estudada em mamíferos (ex.: Alho *et al.* 1986 e Kelt 1996). Os fatores que promovem a segregação ecológica por seleção de habitat são as diferenças entre habitats quanto ao risco de predação e à abundância de recursos e diferenças entre espécies quanto às eficiências de locomoção e de forrageio, ao tamanho e às limitações fisiológicas (Kotler e Brown 1988 e Patterson *et al.* 1990).

Estudos sobre seleção de microhabitat por pequenos mamíferos são comuns em florestas temperadas e em áreas abertas (ex.: Dueser e Shugart 1978; Simonetti 1989; Henriques e Alho 1991 e Kelt *et al.* 1994), mas escassos em florestas tropicais sul-americanas (Nitikman e Mares 1987 e Fonseca e Robinson 1989), cujo ambiente é mais complexo. Os fatores promotores de seleção de microhabitat são basicamente os mesmos que promovem seleção de habitat (Brown e Lieberman 1973; Geuse *et al.* 1985; Bowers *et al.* 1987; Kotler e Brown 1988 e Simonetti 1989).

O objetivo deste capítulo é testar em duas escalas (habitat e microhabitat) se as espécies utilizam diferencialmente o ambiente disponível e em caso afirmativo obter uma descrição do ambiente utilizado.

MATERIAIS E MÉTODOS

Padrões gerais

Analisei a distribuição horizontal em duas escalas, seguindo as definições de Morris (1987). Considerei tipos de vegetação (Mata, Mussununga e Nativo) como habitats. Considerei como microhabitat o ambiente circundante a cada estação de captura (unidade amostral: círculo com 10 m de raio). As análises na escala de habitat (seleção de habitat) envolveram comparações entre tipos de vegetação (habitats), enquanto que análises na escala de microhabitat (seleção de microhabitat) utilizaram cada grade/habitat isoladamente. Utilizei dois conjuntos de variáveis para descrever o ambiente onde os animais eram capturados: um conjunto fazia a descrição da arquitetura da vegetação (variáveis de microhabitat - Tabela 1) e um conjunto de variáveis binárias que indicam se uma estação se situa em um determinado habitat (tipo de habitat).

Nas análises de distribuição horizontal, considerei apenas as três primeiras capturas de cada indivíduo em cada estação e descartei as capturas restantes, pois capturas repetidas (devidas a vício) de um indivíduo no mesmo local poderiam distorcer as análises. Adotei duas abordagens de análise da distribuição horizontal: uma a nível de comunidade e outra a nível de espécie.

Utilizei a Análise de Correspondência Canônica (CCA) com o objetivo de visualizar o padrão de distribuição horizontal da comunidade em relação às variáveis de microhabitat (Ter Braak 1987). Fiz análises para o conjunto das três grades e para cada grade e habitat em separado. Estas análises foram usadas como ponto de partida para proposição de hipóteses. Utilizei os seguintes dados: variáveis de microhabitat, o tipo de habitat e o número de capturas das espécies em cada estação de captura. As variáveis de microhabitat foram padronizadas e transformadas como descrito anteriormente (Pág. 21).

CCA assume que a relação entre uma variável ambiental e a abundância de uma espécie é representada por uma curva unimodal, cujo máximo é denominado *ótimo* (Ter Braak 1987 e Ter Braak e Prentice 1988). Esta análise seleciona a combinação linear de variáveis que maximiza a dispersão dos *ótimos* (Ter Braak 1987). Estimativas dos *ótimos* de espécies raras podem ser imprecisas e o CCA é sensível a sítios simultaneamente desviantes na composição faunística e nas condições ambientais (Ter Braak e Prentice 1988). Por isto utilizei espécies raras (com menos de 10 capturas - ver Tabela 3) como espécies passivas, ou seja, seus *ótimos* foram calculados sem interferir na definição dos eixos de ordenação. Testei a significância dos dois primeiros Eixos Canônicos usando o Teste de Monte Carlo (Ter Braak 1987).

Ter Braak (1987 e 1988) apresenta o modo de interpretação dos resultados do CCA, aqui descritos brevemente. Nos gráficos de CCA podem ser expostos três tipos de informação: as estações de captura (ou centróides de um grupo de estações), os *ótimos* das espécies e as setas, que representam a direção e a intensidade da variação máxima das variáveis de microhabitat (Figura 21 e Ter Braak 1988). Espécies com *ótimos* próximos apresentam distribuições similares e espécies raras ou especialistas tendem a estar deslocadas para a periferia do gráfico. As setas mais longas são as mais importantes para descrever o padrão de distribuição da comunidade em relação ambiente físico. As setas que apontam em direção ao *ótimo* de uma espécie apresentam forte correlação com a distribuição desta espécie (Ter Braak 1987).

Utilizei Análise de Componentes Principais (PCA) com o objetivo de descrever e visualizar o ambiente utilizado por cada espécie e compará-lo ao ambiente disponível amostrado em cada grade. Considerei como ambiente disponível o conjunto de estações de captura amostrado (Figura 8). Considerei como ambiente utilizado pela espécie A o conjunto das estações onde ela foi capturada, sendo que um peso foi dado pelo número de capturas da espécie A em cada estação (ver Tabela 3). Os eixos desta

ordenação foram definidos exclusivamente a partir de características da vegetação (variáveis de microhabitat - Tabela 2) e o ambiente utilizado pelas espécies foi descrito por elipses de 95% de confiança (Sokal e Rohlf 1995). As variáveis de microhabitat foram padronizadas e transformadas como descrito anteriormente (Pág. 21). Utilizei o programa CANOCO (Ter Braak 1988) para fazer as análises (PCA e CCA).

Seleção de habitat

Analisei a seleção de habitat utilizando o número de capturas de cada espécie nos três habitats. Usei o teste χ^2 para comparar a frequência de capturas por habitat com uma frequência esperada, estimada a partir da proporção de armadilhas em cada habitat.

Analisei a distribuição das espécies ao longo do ecótono Nativo/Mussununga usando a distribuição das capturas em relação à distância da borda (limite) entre os dois habitats. Testei a preferência por determinada parte do gradiente comparando a distribuição das capturas com a das armadilhas (Teste de Kolmogorov-Smirnov - Sokal e Rohlf 1995).

Seleção de microhabitat

Para analisar a seleção de microhabitats, utilizei o número de capturas de cada espécie em cada estação de captura como indicador da atividade da espécie naqueles locais (Tabela 3).

Utilizei Análise de Variância Multivariada (MANOVA) para comparar o ambiente utilizado por cada espécie com o disponível em cada grade ou habitat. Usei os Componentes Principais com autovalores maiores que 1 (Tabela 2) como variáveis para MANOVA em vez de variáveis de microhabitat. Fiz isto para atender dois

requisitos da MANOVA: independência das variáveis (PCA gera componentes matematicamente ortogonais) e distribuição multivariada normal. Apenas o primeiro Componente Principal precisou ser transformado [$x' = \log(x + 1)$] para se aproximar da distribuição normal. Considerei como ambiente disponível o conjunto de estações de captura amostrado (Figura 8). Considerei como ambiente utilizado pela espécie *A* o conjunto das estações onde ela foi capturada, sendo que um peso foi dado pelo número de capturas da espécie *A* em cada estação (ver Tabela 3).

Para determinar que variáveis de microhabitat estavam associadas à diferença entre os ambientes disponível e utilizado, usei o teste *t*, comparando os valores das variáveis de microhabitat associados com as estações de captura (ambiente disponível) e com as capturas (ambiente utilizado).

Sazonalidade

Utilizei o Teste Exato de Fisher para comparar a proporção de capturas em cada habitat em diferentes períodos climáticos (chuvoso e seco). Utilizei MANOVA para comparar o ambiente utilizado por uma espécie em diferentes períodos climáticos ou por diferentes espécies em um mesmo período climático.

RESULTADOS

Padrões gerais

Os seguintes padrões foram observados nas Análises de Correspondência Canônica:

1) As variáveis de microhabitat explicaram a distribuição horizontal na escala de habitat (Tabela 8, análises 1 e 6), mas não na escala de microhabitat (Tabela 8, análises 2 a 5).

2) A mesma conclusão foi obtida ao analisar subconjuntos da comunidade (marsupiais, roedores ou marmosídeos) separadamente (Tabela 7, análises 10 a 15).

3) O padrão de distribuição horizontal da comunidade em escala de habitat foi explicada pelas variáveis de microhabitat (Tabela 8, análise 6) e pelo tipo de habitat (Tabela 8, análise 7). O tipo de habitat é um melhor previsor da distribuição horizontal da comunidade nesta escala do que as variáveis de microhabitat. As variáveis de microhabitat não explicaram a distribuição horizontal da comunidade após a exclusão dos efeitos do tipo de habitat (usado como covariável - Tabela 8, análise 8), enquanto que o tipo de habitat explicou o padrão de distribuição da comunidade, mesmo após a exclusão dos efeitos das variáveis de microhabitat (como covariáveis - Tabela 8, análise 9).

Na análise 6, o eixo canônico 1 ($\lambda = 0,522$; 54,1% da variância total) é relacionado a diferenças arquiteturais e faunísticas entre habitats e o eixo canônico 2 ($\lambda = 0,207$; 21,4% da variância total) é relacionado com cobertura da copa e características do sub-bosque (Figura 21). A partir desta análise, alguns padrões podem ser levantados (Figura 21):

1) As espécies tenderam a diferir de seus vizinhos mais próximos (espécies com distribuições horizontais similares) quanto à dieta (ex: *Proechimys iheringi* e *Gracilinanus microtarsus*) ou à distribuição vertical (*Rhipidomys* sp. e *Oryzomys megacephalus*) (compare com as figuras 16 e 19). A exceção foi o par

Marmosops incanus - *Didelphis marsupialis*, o qual apresentava grande diferença de tamanho (veja figura 14).

2) A distância entre espécies de um mesmo grupo ecológico (roedores cursoriais ou marmosídeos semi-arborícolas) foi superior a 3 desvios padrões, sugerindo pouca sobreposição entre as distribuições horizontais destas espécies (veja Ter Braak e Prentice 1988).

3) Os *ótimos* de roedores cursoriais tenderam a estar posicionados acima e à direita do *ótimo* do marmosídeo semi-arborícola mais próximo. Isto sugere que estes roedores preferiram microhabitats com estratos 0 a 1 mais densos (*CT*, *CH* e *CG*), enquanto que marmosídeos preferiram microhabitats com estratos 4 e 8 mais densos (*DA4* e *DA8*).

A Análise de Componentes Principais (Tabela 2 e Figura 8) se baseou apenas na arquitetura da vegetação. Mesmo assim esta análise revela a segregação espacial entre espécies de um mesmo grupo ecológico (roedores cursoriais e marmosídeos semi-arborícolas) e sobreposição entre espécies que divergem quanto à dieta e à distribuição vertical (Figura 22). A separação entre as espécies foi maior ao longo do 1º Componente Principal, que descreveu diferenças entre habitats (Tabela 2 e Figura 8).

Tabela 8: Análises de Correspondência Canônica. Dados utilizados: variáveis de microhabitat (μhab), tipo de habitat (hab).
P(eixo) : significância dos eixos canônicos.

Análise	Espécies	Grades (habitats)	Variáveis	Covariáveis	Escala	P(eixo 1)	P(eixo 2)
1	todas	1	μhab		habitat / microhabitat	0,02	0,33
2	todas	2	μhab		microhabitat	0,19	0,09
3	todas	3	μhab		microhabitat	0,57	0,25
4	todas	1 (Mussumunga)	μhab		microhabitat	0,23	0,39
5	todas	2 e 3 (Mata)	μhab		microhabitat	0,43	0,13
6	todas	1, 2 e 3	μhab		habitat / microhabitat	0,00	0,01
7	todas	1, 2 e 3	hab		habitat / microhabitat	0,00	0,00
8	todas	1, 2 e 3	μhab	hab	microhabitat	0,15	
9	todas	1, 2 e 3	hab	μhab	habitat	0,03	0,34
10	roedores	1, 2 e 3	μhab		habitat / microhabitat	0,00	0,26
11	marsupiais	1, 2 e 3	μhab		habitat / microhabitat	0,00	0,00
12	marsupiais	1	μhab		habitat / microhabitat	0,00	0,11
13	marsupiais	3	μhab		microhabitat	0,29	
14	marmosídeos	1, 2 e 3	μhab		habitat / microhabitat	0,00	0,00
15	marmosídeos	Mussumunga (1)	μhab		microhabitat	0,38	0,08

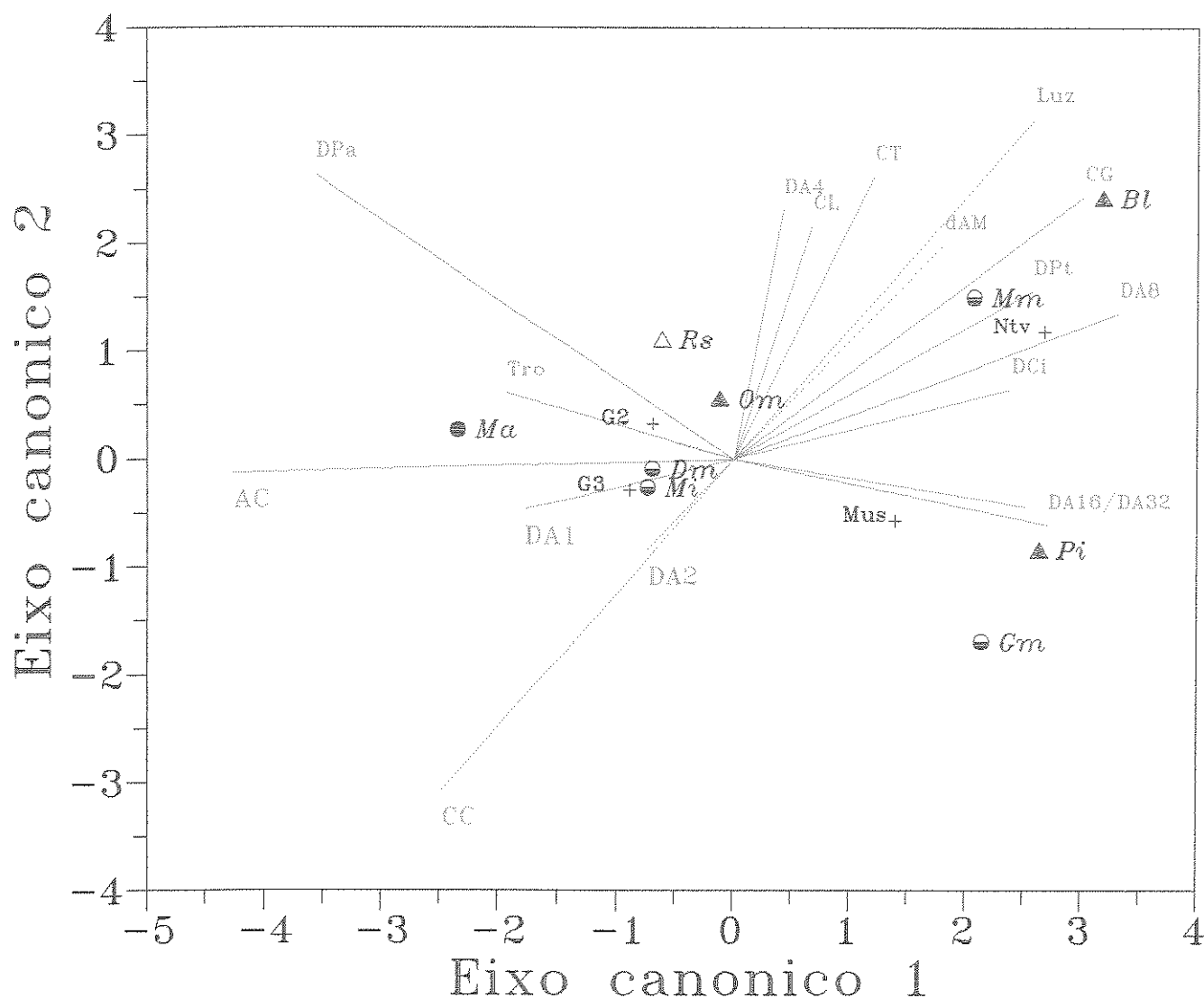


Figura 21: Análise de Correspondência Canônica (Tabela 8, análise 6), incluindo: variáveis de microhabitat (setas), *optima* de roedores cursoriais (▲) e arborícolas (▲) e de marsupiais cursoriais (●) e semi-arborícolas (●). Os centróides de habitats (+) foram calculados de forma passiva: Nativo (Ntv), Mussununga (Mus), grade 2 (G2) e grade 3 (G3). Espécies passivas: *Bl* e *Ma*. Abreviações como nas tabelas 1 e 3.

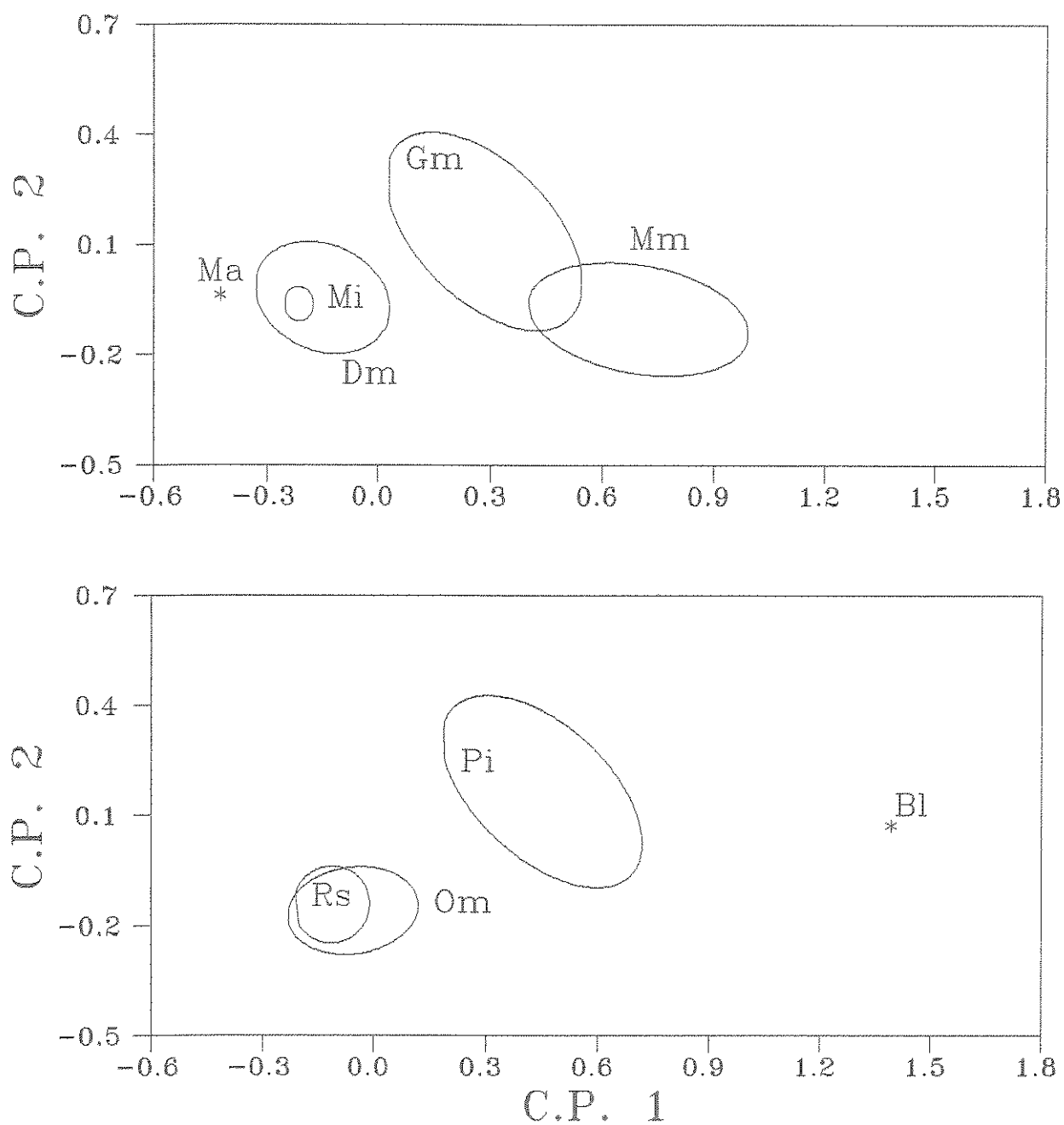


Figura 22: Análise de Componentes Principais com elipses de 95 % de confiança para os microhabitats utilizados por marsupiais e roedores. Descrição dos Componentes Principais (C.P.) na Tabela 2. Abreviações como na tabela 3.

Seleção de habitat

A maioria das espécies selecionou algum habitat, exceto *Oryzomys megacephalus* e *Didelphis marsupialis*, que foram generalistas (Figura 23). O único indivíduo de *Bolomys lasiurus* foi capturado no Nativo e um *Monodelphis* aff. *americana* foi capturado na Mata da grade 3 (Tabela 3).

A maioria das espécies capturadas na grade 1 utilizou ambos habitats (Nativo e Mussununga) (Figura 24). Analisando o ecótono Nativo/Mussununga, *Marmosa murina* e *Marmosops incanus* apresentaram capturas concentradas em um dos habitats (Figura 24, Teste de Kolmogorov-Smirnov, $P \leq 0,05$). A área de vida dos indivíduos de *M. murina* incluiu um ou outro habitat, ou mesmo ambos. *Gracilinamus microtarsus* e *Proechimys iheringi* podem considerados como transientes no Nativo. As capturas de *G. microtarsus* no Nativo foram esporádicas (Figura 24), sendo dois jovens e um adulto cuja área de vida se situava quase toda na Mussununga. *P. iheringi* foi capturado apenas na Mussununga e na parte do Nativo adjacente (até 5 m) a esta, sob densa cobertura arbustiva. As áreas de vida dos indivíduos capturados na borda do Nativo se estendiam Mussununga adentro, refletindo preferências estritas dos indivíduos.

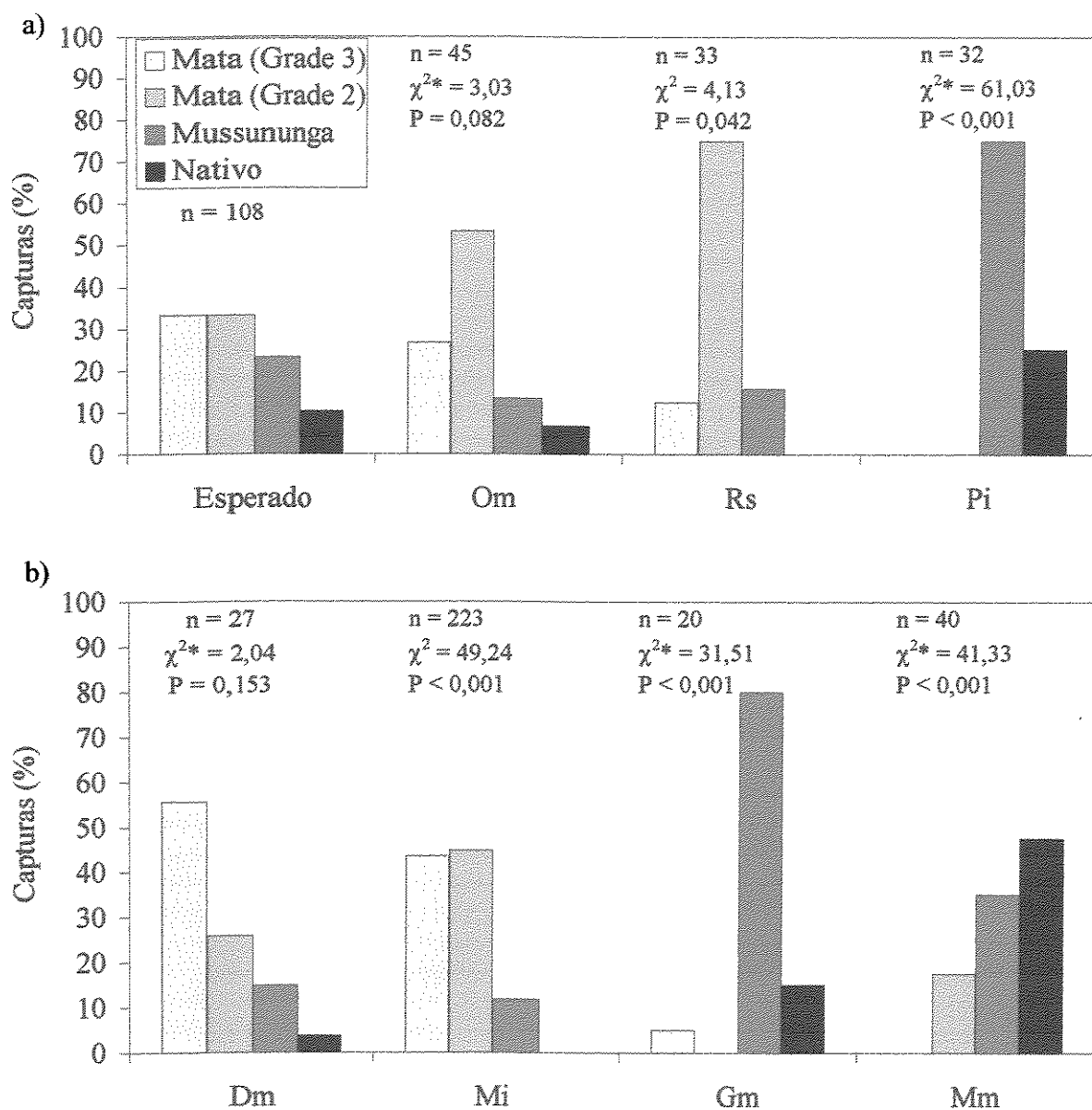


Figura 23: Capturas de roedores (a) e marsupiais (b) por habitat. Para os testes de χ^2 considerei as grades 2 e 3 em conjunto e em alguns casos (*) agrupei também os habitats da grade 1 (Nativo e Mussununga). Abreviações como na tabela 3.

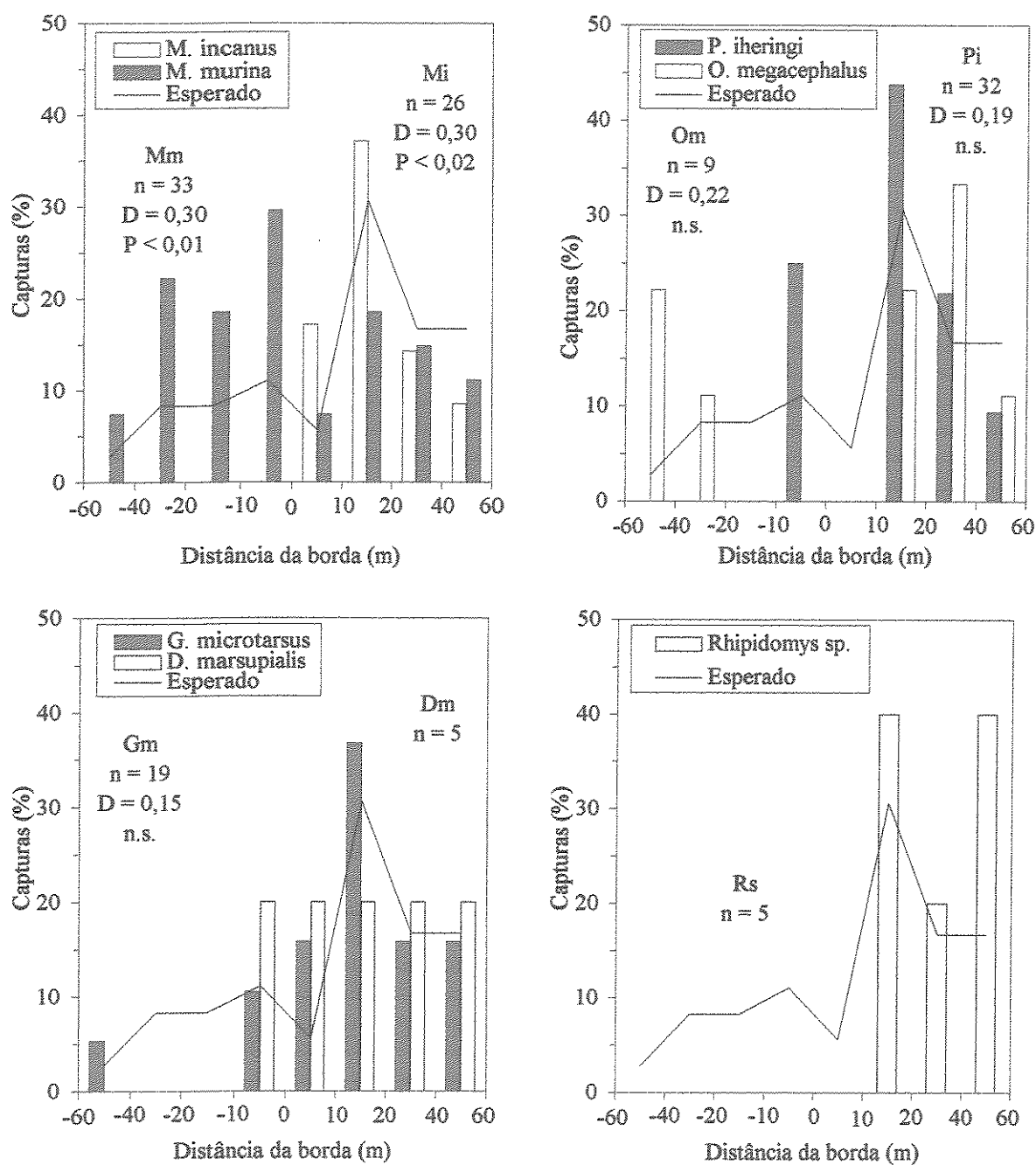


Figura 24: Distribuição de roedores e marsupiais ao longo do ecótono Nativo (valores negativos) / Mussununga (valores positivos). Abreviações como na tabela 3. *n.s.*: diferença não significativa (Teste de Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,05$).

Seleção de microhabitat

Os padrões das Análises de Correspondência Canônica (Tabela 8) sugerem que a maioria das espécies estudadas responde às variáveis na escala inter-habitats, mas não na escala intra-habitat. Algumas hipóteses a respeito destes padrões podem testadas.

1) H₀: o microhabitat utilizado por determinada espécie em determinado habitat não difere do microhabitat disponível naquele habitat. H_A: o microhabitat utilizado por determinada espécie em determinado habitat difere do microhabitat disponível naquele habitat. Na maioria dos casos, a hipótese nula foi aceita, o que se deveu a respostas significativas em relação a poucas variáveis (Tabela 9). A exceção foi *Rhipidomys* sp. (Tabela 9).

2) H₀: Em uma escala espacial maior (entre habitats), as espécies não respondem às variáveis de microhabitat (o ambiente utilizado por uma espécie não difere do ambiente disponível). H_A: Em uma escala espacial maior, o ambiente utilizado por uma espécie difere do ambiente disponível. Analisando as três grades em conjunto, a hipótese nula é rejeitada para a maioria das espécies (Tabela 10), exceto para *O. megacephalus* e para *D. marsupialis* (compare com Figura 23).

3) H₀: O microhabitat utilizado por uma espécie não difere entre grades/habitats. H_A: O microhabitat utilizado por uma espécie difere entre grades/habitats. A hipótese nula é rejeitada, pois o microhabitat utilizado pelas espécies analisadas diferiu significativamente entre grades e habitats (Tabela 11).

Segundo estes testes, a maioria das espécies selecionou habitat, mas em escala espacial menor explorou o ambiente de forma oportunística. Em escala espacial maior (entre habitats), as variáveis de microhabitat descreveram significativamente a distribuição horizontal da comunidade por descreverem também diferenças entre habitats (Tabela 8).

LOCAL	Grade 2				Grade 3			
	Hab	Rs	Om	Mi	Hab	Om	Dm	Mi
n	36	24	24	100	36	12	15	97
MANOVA <i>F</i>		7,144	1,600	1,051		2,408	1,338	0,351
<i>p</i>		<0,001	0,176	0,391		0,052	0,266	0,881
Teste <i>t</i>								
DA2	1,58		1,32		1,70	1,35		
DA8	3,92	4,52						
DA16	6,09	6,99			7,38	8,71		
DA32	9,03	8,35			9,29	9,94		
DCi	8,50	6,24			3,44	4,77		
DPa					9,61		9,95	
dAM	7,35	9,19						
Tro	9,81	4,69						
CL	31,7	35,9						
CH					2,6		0,9	
CT	36,1		41,2					
CC	83,0	69,7						
Luz	5,5	9,4						

Tabela 10: Seleção de habitat e microhabitat. Comparação multivariada (MANOVA) e univariada (teste *t*) entre o ambiente amostrado (Hab = estações de captura) e os ambientes utilizados pelas espécies. Apenas os valores médios das variáveis de microhabitat com diferenças significativas são apresentados (Teste *t*, $p \leq 0,05$). n: número de capturas ou estações. Abreviações e unidades como nas tabelas 1 e 3.

LOCAL Grades 1, 2 e 3								
ESPÉCIES	Hab	Rs	Om	Pi	Dm	Mi	Mm	Gm
n	108	33	45	32	27	223	40	20
MANOVA <i>F</i>		4,997	1,878	11,106	2,133	5,339	9,897	6,624
<i>p</i>		<0,001	0,102	<0,001	0,065	<0,001	<0,001	<0,001
Teste <i>t</i>								
AC	22,1	27,3		14,3		26,0	13,2	14,6
DA1	1,62						1,20	
DA2	1,77		1,42				1,50	
DA4	2,80						4,08	
DA8	4,85			6,65		4,32	7,43	6,05
DA16	7,40			9,03		6,85	8,72	9,49
DA32	9,43	8,59		9,98		9,10	9,87	10,00
DCi	6,65			8,45	4,85		8,89	8,48
DPT	5,24			7,81		4,07	7,74	
DPa	8,24			5,66				5,88
dAM	7,45	8,61				6,63	9,11	
Tro	6,18		11,36	2,66				2,45
CL	29,2	32,6					34,2	
CG	2,6	0,1			0,0	0,1	10,1	
CT	35,8						44,6	
CC	78,8					85,4	51,6	
Luz	11,3					5,5	30,0	

Tabela 11: Variação local na seleção de microhabitat. Comparação dos microhabitats utilizados pelas espécies em diferentes habitats ou grades.

Espécie	Comparação	MANOVA	p
<i>M. incanus</i>	Mata x Mussununga	$F_{[5;217]} = 83,445$	$< 0,001$
<i>M. incanus</i>	Grades 1 x 2 x 3	$F_{[10;430]} = 70,041$	$< 0,001$
<i>M. murina</i>	Mussununga x Nativo	$F_{[5;27]} = 25,265$	$< 0,001$
<i>O. megacephalus</i>	Grades 2 x 3	$F_{[5;30]} = 44,660$	$< 0,001$

Sazonalidade

Ao comparar os microhabitats utilizados pelas espécies em diferentes períodos climáticos, apenas *Marmosa murina* apresentou variação sazonal significativa (Tabela 12). Esta espécie utilizou áreas abertas com os estratos 0 a 2 densos (Nativo) na estação chuvosa e florestas com sub-bosque aberto (Mussununga) na estação seca (Tabela 12).

As distribuições horizontais das três espécies de marmosídeos semi-arborícolas da grade 1 convergiram no período seco. Estes marmosídeos diferiram quanto ao microhabitat utilizado durante a estação chuvosa (MANOVA $F_{[10;82]} = 2,777$; $p = 0,005$), mas não durante a estação seca (MANOVA $F_{[10;52]} = 1,611$; $p = 0,130$). Ao considerar apenas as capturas na Mussununga, não houve diferença significativa em nenhuma das estações (estação chuvosa: MANOVA $F_{[10;42]} = 1,621$; $p = 0,134$; estação seca: MANOVA $F_{[10;44]} = 1,518$; $p = 0,165$).

Ao analisar a proporção de capturas em cada habitat, nenhuma das espécies capturadas na grade 1 apresentou variação sazonal significativa na utilização dos habitats (Teste Exato de Fisher, $p > 0,05$), embora *Marmosa murina* e *G. microtarsus* apresentassem uma tendência a explorar mais o Nativo durante a estação chuvosa (Figura 25).

Tabela 12: Variação sazonal na distribuição horizontal. Comparação entre os ambientes utilizados pelas espécies nas estações chuvosa e seca .

Espécie	MANOVA	p
<i>M. murina</i>	$F_{[5;34]} = 4,636$	0,002
<i>M. incanus</i>	$F_{[5;226]} = 0,486$	0,787
<i>Rhipidomys</i> sp.	$F_{[5;28]} = 1,159$	0,354
<i>O. megacephalus</i>	$F_{[5;39]} = 1,533$	0,202

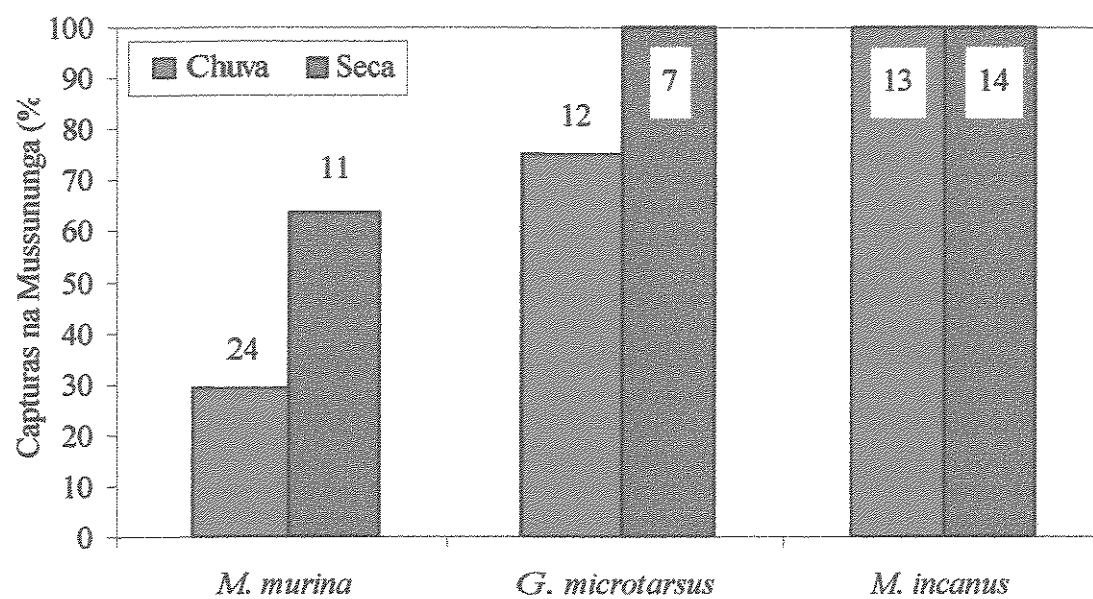


Figura 25: Sazonalidade na seleção de dois habitats na grade 1 (Mussununga e Nativo). Número de capturas acima das colunas. Frequência esperada: 69.4 % (porcentagem de armadilhas na Mussununga).

DISCUSSÃO

Escalas

A maioria das espécies capturadas foi seletiva em escala espacial maior (habitat), mas oportunista em escala menor (microhabitat) (Tabelas 8 a 10). Morris (1987) obteve resultados similares e sugere que este padrão seja comum, pois vários estudos sobre seleção de microhabitat, misturam os efeitos das duas escalas (Rosenzweig e Winakur 1969; Dueser e Shugart 1978 e outros citados em Morris 1987). Espécies de pequenos mamíferos também podem ser seletivos em pequena escala (pontos de captura) e oportunistas em grande escala (habitats) (Patterson *et al.* 1990).

Relatos sobre as espécies

Proechimys spp. vivem em florestas secundárias e primárias (Fonseca 1989), especialmente perto de água (Alho 1982) e aparentemente evitam áreas abertas, como o Nativo (Figura 24), áreas abertas na Restinga (Cerqueira *et al.* 1990), pastos (Malcolm 1991b) e campos ruderais (Pereira 1991). Na RFCVRD, *Proechimys iheringi* só foi comum na Mussununga, embora esta espécie fizesse incursões no Nativo (Figura 24) e fosse rara na Mata (uma captura em uma linha auxiliar). *Proechimys* spp. são associados a florestas com sub-bosque denso, com muitos cipós e troncos caídos (Fonseca 1989; Fonseca e Robinson 1990 e Emmons e Feer 1990), mas *P. iheringi* na RFCVRD não selecionou microhabitat.

Oryzomys megacephalus (= *O. capito*) possui ampla distribuição e utiliza grande variedade de habitats, desde florestas primárias ou alagadas até áreas alteradas: pastos, capoeiras, brejos, bordas, fragmentos florestais e plantações de eucaliptos (Stallings 1989 e Malcolm 1991b). Os resultados deste estudo, no qual *O. megacephalus* foi generalista na seleção de habitat (Figura 23) e na seleção de

microhabitat (Tabela 9) concordam com estes hábitos. Na Mata esteve associado com locais com sub-bosque denso e troncos (Tabela 9), características relacionadas com abrigos e proteção contra predadores.

Rhipidomys sp. foi restrito a florestas na RFCVRD (Figura 23). *Rhipidomys mastacalis* tende a ser mais abundante em fragmentos florestais (Malcolm 1991b) e em estágios sucessionais tardios (Davis 1946; Fonseca 1989; Malcolm 1988; Stallings 1989 e Paglia *et al.* 1995). Na RFCVRD, *Rhipidomys* sp. selecionou características que sugerem menor perturbação da floresta (estrato 32 denso e poucas árvores mortas e troncos caídos), ou ligadas aos estratos superiores (DA8, DA16, DA32, CC, Luz) e ao trânsito entre os estratos (DCi) (Tabela 9).

Bolomys lasiurus é uma espécie típica de habitats abertos, que raramente usa a floresta (Alho *et al.* 1986; Pereira 1991 e Paglia *et al.* 1995). Na RFCVRD o único indivíduo desta espécie foi capturado no Nativo.

Gracilinamus agilis e *Gracilinamus microtarsus* aparentemente são mais comuns em floresta secundária (Davis 1946; Fonseca 1989; Stallings 1989 e Paglia *et al.* 1995). *Gracilinamus agilis* pode utilizar também campos e capoeiras (Paglia *et al.* 1995). Na RFCVRD, *Gracilinamus microtarsus* foi comum apenas na Mussununga.

Marmosa murina é uma espécie comum em áreas perturbadas da Amazônia, sendo mais abundante em florestas secundárias, fragmentos florestais, bordas, capoeiras e pastos, do que em florestas primárias (Charles-Dominique *et al.*, 1981 e Malcolm 1991b), mostrando grande versatilidade no uso dos habitats. Na RFCVRD, *M. murina* seguiu o mesmo perfil, ocorrendo em todos os habitats e sendo comum em um habitat periférico (Nativo) e rara na Mata.

Marmosops incanus explora vários tipos de florestas, sendo raramente capturado em áreas abertas (Figura 23; Stallings 1989 e Pereira 1991). Esta espécie é mais abundante em florestas secundárias (Fonseca 1989 e Stallings 1989). *M. incanus* prefere locais com cipós, cobertura herbácea esparsa e estratos médios densos

(Fonseca e Robinson 1990), o que seria ligado aos seus hábitos semi-arborícolas. Na RFCVRD, *M. incanus* não selecionou microhabitat.

Monodelphis americana é uma espécie raramente capturada. É geralmente encontrada em floresta (Tabela 3 e Pereira 1991), principalmente próximo à água (Alho *et al* 1986 e Emmons e Feer 1990), mas pode explorar desde florestas primárias (Davis, 1946) até campos (Paglia *et al.* 1995).

Didelphis marsupialis explora vários habitats, desde floresta primária até pastos (Figura 23; Fonseca 1989; Stallings 1989; Pereira 1991 e Malcolm, 1991b), sendo mais raro em áreas abertas (Figura 23; Stallings 1989; Cerqueira *et al.* 1990; Pereira 1991 e Paglia *et al.* 1995). Apesar de ser oportunista no uso do espaço (Tabelas 9 e 10), *D. marsupialis* evita locais com palmeiras e vegetação herbácea. (Tabela 9 e Fonseca e Robinson 1990) e prefere locais com cipós (Tabela 10).

Sciurus aestuans foi restrito às florestas, principalmente na Mata (A. R. T. Palma; *dados pessoais*), embora esta espécie também utilize áreas abertas (Emmons e Feer 1990). Davis (1946) encontrou maior abundância deste esquilo em florestas primárias do que em secundárias.

Seleção de microhabitat

Vários estudos que apresentam seleção de microhabitat como fator importante na coexistência de espécies, foram feitos em habitats pouco complexos como desertos, pradarias e florestas temperadas (veja Morris 1987). A seleção de microhabitat é menos evidente em florestas tropicais, que são mais complexas. Os poucos estudos que enfocaram a seleção de microhabitat por roedores e marsupiais em florestas tropicais sul-americanas (Este estudo; Malcolm 1988 e Fonseca e Robinson 1990) encontraram uso oportunístico dos microhabitats disponíveis pela maioria das espécies e com respostas significativas a poucas variáveis ambientais. É provável que em habitats pouco complexos, a heterogeneidade seja um fator

primordial para a coexistência de espécies (por seleção de microhabitat - Kotler e Brown 1988), enquanto que a complexidade passa a ter maior importância em habitats complexos como florestas tropicais (coexistência por uso de estratos diferentes - August. 1983).

Embora as distribuições de roedores cursoriais e de marmosídeos semi-arborícolas apresentem padrões semelhantes em larga escala, a Figura 21 sugere que roedores cursoriais e marmosídeos semi-arborícolas percebem o ambiente de formas diferentes. Comparando os dois grupos, os *ótimos* de roedores cursoriais tenderam ocorrer em áreas com estratos inferiores (0 a 1) mais densos que os Marmosídeos (Figura 21). Isto se correlaciona bem com modo de locomoção deste grupo de espécies. Roedores cursoriais apresentam dois tipos de movimentos: movimentos exploratórios curtos em zig-zag, próximo a troncos caídos e vegetação densa; e movimentos longos, retos e provavelmente rápidos através de áreas abertas (Ryan *et al.* 1993).

Os *ótimos* de Marmosídeos semi-arborícolas tenderam a ocorrer em áreas com cipós e estratos médios (4 e 8) mais densos (Figura 21). Estas espécies semi-arborícolas geralmente fogem subindo em cipós ou arbustos finos (Tabela 5) e usando conexões entre árvores (A. R. T. Palma, *obs. pess.*). O roedor arborícola (*Rhipidomys* sp.) por sua vez responde a variáveis relacionadas aos estratos superiores (Página 86) .

Uma explicação alternativa para a pequena importância da seleção de microhabitat para pequenos mamíferos na RFCVRD seria o uso de metodologia inadequada, seja pelo período de tempo analisado (1 ano), seja por induzir mudanças no comportamento dos animais.

É possível que a seleção de determinada área (ex: *hot spot* de frutificação - Denslow *et al.* 1986) por uma espécie ocorra por um período curto em comparação com a duração do trabalho, o que mascararia algum padrão de seleção de

microhabitat. Porém, *hot spots* tendem a permanecer como *hot spots* ao longo do ano (Denslow *et al.* 1986).

As armadilhas afetam movimentos dos animais, podendo gerar viés na análise de seleção de microhabitat (Douglass 1989). A metodologia adotada, porém, foi similar a utilizada por outros estudos sobre seleção de microhabitat, incluindo as variáveis e escalas de microhabitat utilizadas (círculo: raio = 10 m, área = 314 m²)(Dueser e Shugart 1978; Nitikman e Mares 1987; Fonseca e Robinson 1990 e Canova e Fasola 1991), o que sugere que a seleção de microhabitat realmente não é muito marcada nesta comunidade.

Seleção de habitat

A comunidade pode ser dividida em quatro grupos com base na distribuição horizontal, particularmente na seleção de habitat (Figuras 21 a 23), cada qual incluindo ao menos um roedor e um marsupial: 1) Espécies predominantes no Nativo: *Marmosa murina* e provavelmente *B. lasiurus*. 2) Espécies predominantes na Mussununga: *P. iheringi* e *G. microtarsus*. 3) Espécies predominantes na Mata: *Marmosops incanus*, *Rhipidomys* sp., *S. aestuans ingrami* (A. R. T. Palma; *obs. pess.*) e talvez *Monodelphis* aff. *americana*. 4) Espécies oportunistas (Figura 23 e Tabela 10): *O. megacephalus* e *D. marsupialis*.

Espécies com dietas e distribuições verticais similares apresentaram segregação na distribuição horizontal, na escala de habitat. Esta escala foi a mais importante em termos de segregação entre espécies de mesma guilda e consequentemente da comunidade, sugerindo que a seleção de habitat é o principal mecanismo de coexistência de espécies de mesma guilda

CAPÍTULO 5

NICHOS ECOLÓGICOS

Durante este estudo eu analisei alguns componentes dos nichos de espécies roedores e marsupiais. Os resultados apresentados ao longo do estudo refletem os nichos efetivos das espécies. Uma aproximação sobre o nicho fundamental de uma espécie pode ser obtida pelo somatório dos nichos efetivos observados em diferentes condições (Vandermeer, 1972), como por exemplo *Marmosops incanus*, que em habitats diferentes apresenta padrões diversos de distribuição vertical (Figura 19) e horizontal (Tabela 11).

As dimensões de nicho não são totalmente independentes, mas interrelacionadas. Os microhabitats diferem entre habitats (Figura 8 e Tabela 9). Os habitats e microhabitats diferem em arquitetura, o que pode afetar a distribuição vertical das espécies (Capítulo 3). Os habitats e microhabitats também diferem quanto à oferta de recursos, como sementes (Price 1978), insetos (Dickman 1988), frutos e folhas (Denslow *et al.* 1986 e Oldeman 1989). A dieta pode estar relacionada à distribuição vertical devido à assincronia entre estratos na produção de frutos e de insetos (veja Capítulo 3) e a diferenças quanto ao tipo de recursos oferecidos em cada estrato (Harrison 1962).

As espécies capturadas foram divididas em duas guildas com base na dieta: marsupiais insetívoros-onívoros e roedores frugívoros-onívoros, enquanto que os esquilos faziam parte de uma guilda de frugívoros-granívoros. Grupos funcionais podem ser subdivididos em função do tamanho corporal (Fox e Kirkland 1992), com base na premissa de que espécies de tamanhos diferentes utilizem alimentos de tamanhos diferentes (Brown e Lieberman 1983 e Dickman 1988). Assim seria esperado que *Didelphis marsupialis* e *Proechimys iheringi* divergissem das outras espécies de sua guilda quanto à dieta. Isto ocorreu com o gambá. A análise das dietas, no nível de resolução em que foi feita, não indicou diferenças entre dietas de roedores

de diferentes tamanhos. *Proechimys cuvieri*, porém, consome sementes maiores que as consumidas por *Oryzomys capito* na Guiana Francesa (Guillotin 1982).

Os padrões de distribuição vertical subdividiram as guildas produzindo uma dicotomia forte entre roedores (cursoriais e arborícolas), o que não foi tão evidente entre marsupiais (semi-arborícolas em diversos graus e um cursorial). Outros estudos sugerem que a distribuição vertical seja importante para a coexistência local de marsupiais (Milles *et al.* 1981; Leite *et al.* 1994; Passamani 1995 e Grelle 1996). A amostragem da fauna da copa poderia revelar um maior grau de segregação espacial entre os marsupiais deste estudo, pois é provável que nem todos os Marmosídeos usem a copa (veja Capítulo 3).

Os Marmosídeos semi-arborícolas formaram um grupo de espécies, cujas dietas, tamanhos e distribuições verticais se sobrepuseram bastante. A diferença de peso entre as espécies está abaixo da razão mínima (2,0) sugerida para coexistência de espécies similares (Figura 14; Bowers e Brown 1982).

Diferenças na distribuição horizontal foram maiores entre Marmosídeos semi-arborícolas (todos selecionam habitat) do que entre roedores cursoriais. As três espécies de Marmosídeos semi-arborícolas foram sintópicas na Mussununga, o habitat intermediário e mais heterogêneo, onde elas foram oportunistas na seleção de microhabitat (Capítulo 4).

Guildas são arenas onde a competição inter-específica é mais intensa (Pianka 1980 e Hallett 1982). Esta é mais frequente entre mamíferos com dieta insetívora (Dickman 1984). É justamente a guilda dos insetívoros-onívoros da RFCVRD, particularmente os Marmosídeos semi-arborícolas, que permite uma exploração mais detalhada dos mecanismos de coexistência. Dickman (1984) lista categorias de evidências em favor da competição inter-específica, algumas das quais se aplicam aos Marmosídeos semi-arborícolas:

1) Associação espacial inversa: cada espécie foi especializada em um habitat diferente (Figura 23).

2) Associação numérica inversa: o número de capturas de *Marmosops incanus* cresce ao longo do gradiente Nativo-Mussununga-Mata, enquanto o de *Marmosa murina* diminui (Figura 23).

3) Complementaridade entre dimensões de nicho: durante a estação seca, os Marmosídeos da grade 1 convergiram quanto à distribuição horizontal (Figura 25), mas divergiram quanto à distribuição vertical (Figura 20).

4) Deslocamento ecológico: *Marmosops incanus* apresentou padrão de distribuição vertical diferente em presença de populações com densidades comparáveis de outras espécies (Figura 19).

Os Marmosídeos se segregam parcialmente por seleção de diferentes habitats, mas coexistem na Mussununga. Em menor escala elas não diferem na distribuição horizontal (seleção de microhabitat), mas na distribuição vertical, particularmente na seca (supostamente o período de escassez de recursos - ver Tabela 7). Estas evidências sugerem que competição foi um dos fatores que estruturou a comunidade, ao menos a guilda de insetívoros-onívoros, mas outras explicações para os padrões observados não podem ainda ser rejeitadas (veja Capítulo 3).

Diferenças de tamanho podem gerar assimetrias competitivas, pois espécies maiores podem consumir presas com maior amplitude de tamanho (Wilson 1975) e excluir espécies menores por competição por interferência (Kotler e Brown 1988). Caso tal assimetria competitiva realmente ocorra entre Marmosídeos, podem ser feitas previsões na prioridade de ocupação de três habitats ao longo de um gradiente. A espécie maior (*Marmosops incanus*) seria mais abundante no habitat mais comum ou mais rico (Mata) (Rosenzweig 1981 e Brown 1996), a espécie intermediária (*Marmosa murina*) seria mais comum na extremidade oposta do gradiente (Nativo), onde a densidade da primeira espécie atingiria valores mínimos. À espécie menor (*Gracilinanus microtarsus*) restaria ocupar a porção intermediária do gradiente (Mussununga), caso existam recursos suficientes. O padrão de

distribuição horizontal de Marmosídeos observado neste estudo, é compatível com este modelo baseado em interações competitivas.

Woodman *et al.* (1995) sugerem que as comunidades de pequenos mamíferos de florestas tropicais são homogêneas ao longo da dimensão horizontal e heterogêneas ao longo da vertical. Eles amostraram duas áreas em um mesmo habitat e encontraram faunas similares, como no presente estudo (grades 2 e 3 na Mata), porém a heterogeneidade horizontal da fauna torna-se evidente ao se considerar outros habitats (Figura 17). Grelle (1996) sugere que a complexidade promove coexistência de espécies a nível local e a heterogeneidade a nível regional. As duas guildas analisadas corroboram este ponto de vista para ambientes tropicais, sendo a coexistência local (em determinado habitat) baseada na distribuição vertical (dependente da complexidade) e a coexistência regional dependente da existência de outros habitats (heterogeneidade).

LITERATURA CITADA:

- Alho, C. J. R., 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. Em: **Mammalian biology in South America**. (Eds.: Mares, M. A. e Genoways, H. H.). Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publications, n. 6, Linesville, Pennsylvania, pp. 143-166.
- Alho, C. J. R.; Pereira, L. A. e Paula, A. C., 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in the Cerrado biome of Central Brazil. **Mammalia**, 50(4): 447-460.
- August, P. V., 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. **Ecology**, 64(6): 1495-1507.
- Barry, Jr., R. E.; Botje, M. A. e Grantham, L. B., 1984. Vertical stratification of *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus* in Southwestern Virginia. **J. Mamm.**, 65(1): 145-148.
- Bergallo, H. G., 1991. **Dinâmica populacional, área de vida, parasitismo e mutualismo de pequenos mamíferos em Estação Ecológica da Juréia (SP)**. Tese de mestrado. Instituto de Biologia - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Bergallo, H. G., 1994. Ecology of a small mammal community in an atlantic forest area in southeastern Brazil. **Studies Neotrop. Fauna and Envir.** 29(4): 197-217.
- Bergallo, H. G., 1996. Padrões de atividade de três espécies de pequenos mamíferos de Mata Atlântica do Parque Estadual da Ilha do Cardoso - SP. **Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Zoologia**, p. 232.
- Boinski, S. e Fowler, N. L., 1989. Seasonal Patterns in a Tropical Lowland Forest. **Biotropica** 21(3): 223-233.
- Blondel, J. e Cuvillier, R., 1977. Une method simple et rapide pour decrire les habitats d'oiseaux: le estratiscope. **Oikos**, 29: 326-331.
- Bourgeron, P. S., 1983. Spatial aspects of vegetation structure. Em: **Tropical rain forest ecosystems, structure and function**. Ecosystems of the world 14 A. (Ed.: Golley, F. B.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp. 29-47.
- Bourlière, F., 1973. The comparative ecology of rain forest mammals in Africa and tropical America: some introductory remarks. Em **Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review**. (Eds.: Meggers, B. J.;

- Ayensu, E. S. e Duckworth, W. D.). Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 279-292.
- Bowers, M. A. e Brown, J. H., 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? **Ecology** 63(2): 391-400.
- Bowers, M. A.; Thompson, D. B. e Brown, J. H., 1987. Spatial organization of a desert rodent community: food addition and species removal. **Oecologia** 72: 77-82.
- Brokaw, N. V. L., 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology**, 66(3): 682-687.
- Brown, J. H., 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. **Ecol. Monogr.**, 59(1): 1-20.
- Brown, J. H.; Kotler, B. P. e Mitchell, W. A., 1994. Foraging theory, patch use, and the structure of a Negev desert granivore community. **Ecology**, 75(8): 2286-2300.
- Brown, J. H. e Lieberman, G. A., 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. **Ecology** 54(4): 788-797.
- Busch, M. e Kravetz, F. O., 1991. Diet composition of *Monodelphis didymata* (Marsupialia, Didelphidae). **Mammalia**, 55(4): 619-621.
- Canova, L. e Fasola, M., 1991. Communities of small mammals in six biotopes of northern Italy. **Acta Ther.**, 36(1-2): 73-86.
- Carvalho, C. T., 1965. Bionomia dos pequenos mamíferos de Boracéia. **Rev. Biol. Trop.**, 13(2): 239-257.
- Cerqueira, R.; Fernandez, F. A. S.; Quintela, M. F. S., 1990. Mamíferos da restinga de barra de Maricá, Rio de Janeiro. **Papéis Avulsos Zool.** 37(9): 141-157.
- Cerqueira, R.; Gentile, R.; Fernandez, F. A. S. e D'Andrea, P. S., 1993. A five-year population study of an assemblage of small mammals in Southeastern Brazil. **Mammalia** 57(4): 507-517.
- Charles-Dominique, P.; Atramentowicz, M.; Charles-Dominique, M.; Gérard, H.; Hladik, A.; Hladik, C. M. e Prévost, M. F., 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. **La Terre et la Vie**, 35(3): 341-435.
- Connor, E. F. e Bowers, M. A., 1987. The spatial consequences of interspecific competition. **Ann. Zool. Fenn.**, 24: 213-226.

- Cordero, G. A. e Nicolas, R. A., 1987. Feeding habits of the opossum (*Didelphis marsupialis*) in northern Venezuela. **Fieldiana Zoology**, 39: 124-131.
- Cottam, G. e Curtis, J. T., 1956. The use of distances measures in phytosociological sampling. **Ecology**, 37(3): 451-460.
- Colwell, R. K. e Futuyma, D. J., 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology**, 52(4): 567-576
- Croat, T. B., 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado (Panama Canal Zone). **Biotropica** 7(4): 270-277.
- Davis, D. E., 1946. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds and mammals in two brazilian forests. **Ecol. Monogr.**, 16: 245-295.
- Davis, D. E., 1947. Notes of the life histories of some Brazilian mammals. **Bol. Mus. Nac. Rio J.- Nova Sér. Zool.** 76: 1-8.
- Denslow, J. S., Moermond, T. C. e Levey, D. J., 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. Em: **Frugivores and seed dispersal**. (Eds.: Estrada, A. e Fleming, T. H.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 37-44.
- Dickman, C. R., 1984. Competition and coexistence among the small marsupials of Australia and New Guinea. **Acta Zool. Fennica**, 127: 27-31.
- Dickman, C. R., 1986. An experimental study of competition between two species of dasyurid marsupials. **Ecol. Monogr.**, 56(3): 221-241.
- Douglass, R. J., 1989. The use of radio-tracking to evaluate microhabitat selection by mice. **J. Mamm.**, 70(3): 648-652.
- Dueser, R. P. e Shugart, H. H., 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. **Ecology**, 59(1): 89-98.
- Dueser, R. P. e Shugart, H. H., 1979. Niche pattern in a forest-floor small mammal fauna. **Ecology**, 60(1): 108-118.
- Eisenberg, J. F., 1981. **The mammalian radiations**. University of Chicago Press, Chicago.
- Eisenberg, J. F. e Wilson, D. E., 1981. Relative brain size and demographic strategies in didelphid marsupials. **Am. Nat.**, 118(1): 1-15.
- Elton, C., 1927. **Animal ecology**. Sidgewick e Jackson, London. pp. 204.
- Emmons, L. H., 1980. Ecology and resource partitioning among nine species of african rain forest squirrels. **Ecol. Monogr.**, 50(1): 31-54.

- Emmons, L. H., 1982. Ecology of *Proechimys* (rodentia, echimyidae) in Southeastern Peru. **Trop. Ecol.** 23(2): 280-290.
- Emmons, L. H. e Feer, F., 1990. **Neotropical rainforest mammals: A field guide.** The University of Chicago Press, Chicago, pp. 281.
- Ernest, K. A. e Mares, M. A., 1986. Ecology of *Nectomys squamipes*, the neotropical water rat, in central Brazil: home range, habitat selection, reproduction and behaviour. **J. Zool., Ser. A**, 210: 599-612.
- Everard, C. O. R. e Tikasingh, E. S., 1973. Ecology of the rodents *Proechimys guyannensis trinitatis* and *Oryzomys capito velutinus* on Trinidad. **J. Mamm.**, 54(4): 875-886.
- Findley, J. S. e Black, H., 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. **Ecology**, 64(4): 625-630.
- Fleck, D. W. e Harder, J. D., 1995. Ecology of marsupials in two amazonian rain forests in northeastern Peru. **J. Mamm.**, 76(3): 809-818.
- Fonseca, G. A. B., 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. **Biol. Conserv.** 34: 17-34.
- Fonseca, G. A. B., 1989. Small mammal species diversity in brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. **Rev. Bras. Zool.**, 6(3): 381-422.
- Fonseca, G. A. B. e Kielruff, M. C. M., 1989. Biology and natural history of atlantic forest small mammals. **Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.**, 34(3): 99-152.
- Fonseca, G. A. B. e Redford, K. H., 1984. The mammals of IBGE's Ecological Reserve, Brasília, and an analisys of the role of gallery forests in increasing diveristy. **Rev. Bras. Biol.**, 44(4): 517-523.
- Fonseca, G. A. B. e Robinson, J. G., 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. **Biol. Consv.**, 53: 265-294.
- Foster, R. B., 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Em **The Ecology of a Tropical Forest.** (Eds.: Leigh, Jr., E. G.; Rand, A. S. e Windsor, D. M.). Smithsonian Inst., Washington, DC, pp. 151-172.
- Fox, B. J. e Kirkland, G. L., 1992. An assembly rule for functional groups applied to North American soricid communities. **J. Mamm.**, 73(3): 491-503.
- Frankie, G. W., Baker, H. G. e Opler, P. A., 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **J. Ecol.** 62: 881-913.

- Fretwell, S. D., 1972. **Populations in a seasonal environment**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Ganzhorn, J. U., 1989. Niche separation of seven lemur species in the eastern rainforest of Madagascar. **Oecologia**, 79: 279-286.
- Gebczynska, Z. e Myrcha, A., 1966. The method of quantitative determining of the food consumption of rodents. **Acta Theriologica**, 11: 385-390. Bialowiesza.
- Gliwicz, J., 1987. Niche segregation in a rodent community of african dry savanna. **J. Mamm.** 68(1): 169-172.
- Goldizen, A. W.; Terborgh, J.; Cornejo, F.; Porras, D. T. e Evans, R., 1988. Seasonal food shortage, weight loss, and the timing of births in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). **J. Anim. Ecol.**, 57: 893-901.
- Grelle, C. E. V., 1996. **Análise tridimensional de uma comunidade de pequenos mamíferos**. Tese de mestrado. Instituto de Ciências Biológicas - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, pp. 64.
- Grinnel, J., 1924. Geography and evolution. **Ecology**, 5: 225-229.
- Guillotin, M., 1982. Rhythmes d'activité et régimes alimentaires de *Proechimys cuvieri* et d'*Oryzomys capito velutinus* (rodentia) en forêt guyanaise. **Rev. Ecol. (Terre et Vie)**, 36: 337-371.
- Hallett, J. G., 1982. Habitat selection and the community matrix of a desert small mammal fauna. **Ecology**, 63(5): 1400-1410.
- Harrison, J. L., 1962. The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. **J. Anim. Ecol.**, 31: 53-64.
- Henriques, R. P. B. e 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; Araújo, D. S. D.. e Hay, J. D., 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. **Revta. Brasil. Bot.**, 9: 173-189.
- Herskovitz, P., 1992. The south american gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus*, Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidea, Marsupialia): A taxonomic review with notes on general morphology and relationships. **Fieldiana Zoology**, 70: 1-56.
- Hoffstetter, R., 1971. Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. **Anais Acad. Brasil. Ciência**, 43: 126-144.

- Holbrook, S. J., 1979. Vegetational affinities, arboreal activity, and coexistence of three species of rodents. **J. Mamm.**, 60(3): 528-542
- Holdridge, L. R.; Hatheway, W. H.; Liang, T. e Tosi Jr., J. A., 1971. **Forest environments in tropical life zones: a pilot study**. Pergamon Press, Oxford, pp. 747.
- Hume, I. D., 1982. The digestive physiology of marsupials. **Comp. Biochem. Physiol.**, 71A: 1-10.
- Hurlbert, S. H., 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. **Ecology**, 59(1): 67-77.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.**, 22: 419-424.
- IBDF e FBCN, 1981. **Plano de Manejo: Reserva Biológica de Sooretama**. Ministério da Agricultura, Brasília, pp. 35-43.
- Jackson, J. F., 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. **Biotropica** 13(2): 121-130.
- Jacobs, M., 1988. **The tropical rain forest. A first encounter**. Springer-Verlag, Berlin, pp. 295.
- James, F. C.; Johnston, R. F.; Warner, N. O.; Niemi, G. J. e Boecklen, W. J., 1984. The Grinnellian niche of the wood thrush. **Am. Nat.**, 124: 17-30.
- Kelt, D. A., 1996. Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in southern South America. **J. Mamm.**, 77(1): 205-219.
- Kelt, D. A.; Meserve, P. L. e 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. **J. Mamm.**, 75(4): 890-904.
- Klopfer, P. H. e Mac Arthur, R. H., 1960. Niche size and faunal diversity. **Am. Nat.** 94: 293-300.
- Kotler, B. P. e Brown, J. S., 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 19: 281-307.
- Leite, Y. L. R.; Stallings, J. R. e Costa, L. P., 1994. Partição de recursos entre espécies de marsupiais na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro. **Rev. Brasil. Biol.** 54(3): 525-536.
- Levings, S. C. e Windsor, D. W., 1982. Seasonal and Annual Variation in Litter Arthropod Populations. Em **The Ecology of a Tropical Forest**. (Eds.: Leigh, Jr.,

- E. G.; Rand, A. S. e Windsor, D. M.). Smithsonian Inst., Washington, DC, pp. 355-387.
- Llewellyn, J. D. e Jenkins, S. H., 1987. Patterns of niche shift in mice: seasonal changes in microhabitat breadth and overlap. **Am. Nat.**, 129(3): 365-381.
- MacArthur, R. H. e Pianka, E. R., 1966. On optimal use of a patchy environment. **Am. Nat.**, 100: 603-609.
- Magurran, A. E., 1988. **Ecological diversity and its measurement**. Princeton University Press, Princeton, New jersey, U.S.A. pp.179.
- Malcolm, J. R., 1988. Small mammal abundances in isolated and non isolated primary forest reserves near Manaus, Brazil. **Acta Amazonica**, 18(3-4): 67-83.
- Malcolm, J. R., 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals trap height. **J. Mamm.**, 72(1): 188-192.
- Malcolm, J. R., 1991. **The small mammals of amazonian forest fragments: pattern and process**. Ph.D. Thesis. University of Florida, pp. 217.
- Malcolm, J. R., 1994. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. **Ecology**, 75(8): 2438-2445.
- Manville, C. J.; Barnum, S. A. e Tester, J. R., 1992. Influence of bait on arboreal behaviour of *Peromyscus leucopus*. **J. Mamm.**, 73(2): 335-336.
- Marshall, L. G.; Butler, R. F.; Drake, R. E.; Curtis, G. H. e Tedford, R. H., 1979. Calibration of the Great American Interchange. **Science**, 204: 272-279.
- Marti, C. D.; Steenhof, K.; Kochert, M. N. e Marks, J. S., 1993. Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. **Oikos**, 67: 6-18.
- M'Closkey, R. T. e Fieldwick, B. 1975. Ecological separation of sympatric rodents (*Peromyscus* and *Microtus*). **J. Mamm.**, 56(1): 119-129.
- M'Closkey, R. T., 1978. Niche separation and assembly in four species of Sonoran desert rodents. **Am. Nat.**, 112: 683-694.
- McClearn, D.; Kohler, J.; McGowan, K. J.; Cedeño, E.; Carbone, L. G. e Miller, D., 1994. Arboreal and terrestrial mammal trapping on Gigante Peninsula, Barro Colorado Nature Monument, Panama. **Biotropica** 26(2): 208-213.
- Meserve, P. L., 1976. Food relationships of a fauna in a california coastal sage scrub community. **J. Mamm.**, 57(2): 300-319.

- Milles, M. A., Souza, A. A. e Póvoa, M. M., 1981. Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with a improved spool-and-line device. **J. Zool., Ser. A**, 195: 331-347.
- Morris, D. W., 1987. Ecological scale and habitat use. **Ecology**, 68(2): 362-369.
- Musser, G. G. e Carleton, M. D., 1993. Family Muridae. Em: **Mammal species of the world**. (Eds.: Wilson, D. E. e Reeder, D. M.). Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 501-757.
- Nitikman, L. Z. e Mares, M. A., 1987. Ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. **Annals of Carnegie Museum**, 56: 75-95.
- Nowak, R. M., 1991. **Walker's Mammals of the World**. 5^a ed. Vols. 1-2 The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- O'Connell, M. A., 1979. Ecology of didelphid marsupials from norther Venezuela. Em: **Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics**. (Eds.: Eisenberg, J. F.). Smithsonian Institution Press, Washington.
- O'Connell, M. A., 1982. Population biology of north and south american rodents: a comparative review. Em: **Mammalian biology in South America**. (Eds.: Mares, M. A. e Genoways, H. H.). Pymatuning Laboratory of Ecology (Special Publications, vol. 6), Linesville, Pennsylvania, pp. 167-185.
- O'Connell, M. A., 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. **J. Mamm.**, 70(3): 523-548.
- Oldeman, R. A. A., 1989. Dynamics in tropical rain forests. Em: **Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity**. (Eds.: Holm-Nielsen, L. B.; Nielsen, I. C. e Balslev, H.). Academic Press, London.
- Olmos, F., 1991. Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Rainforest rodents. **Mammalia**, 55(4): 555-565.
- Opler, P. A., Frankie, G. W. e Baker, H. G., 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **J. Ecol.** 68: 167-185.
- Paglia, A. P.; de Marco Jr., P.; Costa, F. M.; Pereira, R. F. e Lessa, G., 1995. Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. **Revta. Bras. Zool.**, 12(1): 67-79.
- Paschoal, M. e Galetti, M., 1995. Seasonal food use by the Neotropical Squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. **Biotropica**, 27(2): 268-273.

- Passamani, M., 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill Forest. **Mammalia**, 59(2): 276-279.
- Patterson, B. D.; Meserve, P. L. e Lang, B. K., 1990. Quantitative habitat associations of small mammals along a elevational transect in temperate rainforests of Chile. **J. Mamm.**, 71(4): 620-633.
- Pearson, D. L. e Derr, J. A., 1986. Seasonal patterns of lowland forest floor arthropod abundance in Southeastern Peru. **Biotropica**, 18(3): 244-256.
- Peixoto, A. L. e Gentry, A., 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). **Revta. Brasil. Bot.**, 13: 19-25.
- Pereira, L. A., 1991. **Ecologia de pequenos mamíferos da Mata Atlântica, seleção de microhabitat na R. B. de Poço das Antas (RJ)**. Tese de doutorado. Instituto de Biologia - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Pianka, E. R., 1980. Guild structure in desert lizards. **Oikos**, 35: 194-201.
- Pielou, E. C., 1984. **The interpretation of ecological data**. Wiley, New York.
- Pizzimenti, J. J. e de Salle, R., 1980. Dietary and morphometric variation in some Peruvian rodent communities: the effect of feeding strategy on evolution. **Biol. J. Linnean Society**, 13: 263-285.
- Price, M. V., 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. **Ecology**, 59(5): 910-921.
- Redford, K., 1984. Mammalian predation on termites: tests with the burrowing mouse (*Oxymycterus roberti*) and its prey. **Oecologia**, 65: 145-152.
- Richards, P. W., 1983. The three-dimensional structure of tropical rain forest. Em: **Tropical rain forest: ecology and management**. (Eds.: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C. e Chadwick, A. C.). British Ecological Society (Special Publication nº 2), pp. 3-10.
- Rico-Gray, V., 1980. Lianas vs. trees. **Biotropica**, 12(3): 224-225.
- Rosenzweig, M. L. e Winakur, J., 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. **Ecology**, 50(4): 558-572.
- Ryan, J. M.; Creighton, G. K. e Emmons, L. H., 1993. Activity patterns of two species of *Nesomys* (Muridae: Nesomyinae) in a Madagascar rain forest. **J. Trop. Ecol.** 9(1): 101-107.
- Sabatier, D., 1985. Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. **Rev. Ecol. (Terre Vie)** 40: 289-320.

- Santori, R. T.; Moraes, D. A. e Cerqueira, R., 1995. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southeastern Brazil. **Mammalia**, 59(4): 511-516.
- Schoener, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, 185: 27-38.
- Schoener, T. W., 1982. The controversy over interspecific competition. **American Scientist**, 70: 586-595.
- Schröpfer, R., 1990. The structure of european small mammal communities. **Zool. Jb. Syst.**, 117(3): 355-367.
- Setz, E. Z. F., 1993. **Ecologia alimentar de um grupo de parauacus (*Pithecia pithecia chrysocephala*) em um fragmento florestal na Amazônia Central**. Tese de doutorado. Instituto de Biologia - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Silva, F., 1984. **Mamíferos silvestres do Rio Grande do Sul**. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, pp. 246.
- Simonetti, J. A., 1989. Microhabitat use by small mammals in Central Chile. **Oikos**, 56: 309-318.
- Smythe, N., 1970. Relationships between fruiting and seed dispersal methods in a neotropical forest. **Am. Nat.** 104: 25-35.
- Smythe, N., 1982. The Seasonal Abundance of Night-flying Insects in a Neotropical Forest. Em **The Ecology of a Tropical Forest**. (Eds.: Leigh, Jr., E. G.; Rand, A. S. e Windsor, D. M.). Smithsonian Inst., Washington, DC, pp. 309-318.
- Sokal, R. R. e Rohlf, F. J., 1995. **Biometry**. 3ª edição. W. H. Freeman, São Francisco, California, pp. 887.
- Stallings J. R., 1989. Small mammals inventories in an Eastern Brazilian Park. **Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.**, 34(3): 153-200.
- Streilein, K. E., 1982. Behavior, ecology, and distribution of south american marsupials. Em: **Mammalian biology in South America**. (Eds.: Mares, M. A. e Genoways, H. H.). Pymatuning Laboratory of Ecology (Special Publications, vol. 6), Linesville, Pennsylvania, pp. 231-249.
- Sutton, S. L. e Hudson, P. J., 1980. The vertical distribution of small flying insects in the lowland rain forest of Zaire. **Zool. J. Linnean Soc.**, 68: 111-123.
- Ter Braak, C. J., 1987. The analisys of vegetation-environment relationships by Canonical Correspondence Analisis. **Vegetatio**, 69: 69-77.

- Ter Braak, C. J., 1988. **CANOCO - A FORTRAM program for community ordination by partial detrended canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1)**. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, pp. 95.
- Ter Braak, C. J. e Prentice, I. C., 1988. A theory of gradient analysis. **Advances in Ecological Research**, 18: 271-313.
- Terborgh, J. W.; Fitzpatrick, J. W. e Emmons, L., 1984. Annotated checklist of bird and mammal species of Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. **Fieldiana Zoology, New Series** 21: 1-29.
- Torquebiau, E. F., 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. **J. Trop. Ecol.**, 2:301-327.
- Tribe, C. J., 1990. Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. **J. Mamm.**, 71(4): 566-569.
- Tyndale-Biscoe C. H. e Mackenzie, R. B., 1976. Reproduction in *Didelphis marsupialis* e *D. albiventris* in Colombia. **J. Mamm.** 57: 249-265.
- Vandermeer, J. H., 1972. Niche theory. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 3: 107-132.
- Vieira, M. V., 1989. **Dinâmica de populações, variação sazonal de nichos e seleção de microhabitat numa comunidade de roedores de cerrado brasileiro**. Tese de mestrado. Instituto de Biologia - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, pp. 96.
- Vieira, E. M. e Baumgarten, L. C., 1995. Daily activity patterns of small mammals in a cerrado area from central Brazil. **J. Trop. Ecol.**, 11: 255-262.
- Voltolini, J. C. e Malcolm, J. R., 1994. Padrões de distribuição vertical de marsupiais e roedores arborícolas nas Florestas Atlântica e Amazônica. **Resumos do XX Congresso Brasileiro de Zoologia**, UFRJ, Rio de Janeiro, pp. 125-126.
- Whitten, J. E. J., 1981. Ecological separation of three diurnal squirrels in tropical rainforest on Siberut Island, Indonesia. **J. Zool., Lond.**, 193: 405- 420.
- Williams, D. F. e Braun, S. E., 1983. Comparison of pitfall and conventional traps for sampling small mammal populations. **J. Wildl. Mng.**, 47(3): 841-845.
- Williams-Linera, G., 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. **J. Ecol.**, 78(3): 356-373.
- Willis, E. O., 1976. Seasonal changes in the invertebrate litter fauna on Barro Colorado Island, Panama. **Rev. Bras. Biol.** 36(3): 643-657.

- Wilson, D. S., 1975. The adequacy of body size as a niche difference. **Am. Nat.**, 109: 769-784.
- Woodman, N.; Slade, N. A. e Timm, R. M., 1995. Mammalian community structure in lowland, tropical Peru, as determined by removal trapping. **Zool. J. Linnean Soc.**, 113: 1-20.