



MARCUS VINÍCIUS *Luva*

DINÂMICA DE POPULAÇÕES, VARIAÇÃO SAZONAL DE NICHOS
E SELEÇÃO DE MICROHABITATS NUMA COMUNIDADE DE
ROEDORES DE CERRADO BRASILEIRO

ORIENTADOR: DR. AUGUSTO SHYNIA ABE

*Este exemplar corresponde à
redação final da tese defendida
pelo candidato Marcus Vinicius Luva
e aprovada pela comissão
 julgadora
J
25/06/1989*

Tese Apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade
Estadual de Campinas para a
Obtenção do Grau de Mestre em
Biologia (Ecologia)

CAMPINAS, SP
1989

À Rosa, e ao Cláudio, meus pais

À Margarida

Aos mosqueteiros cariocas,

às mesas de bar, às matas

AGRADECIMENTOS

Começando do princípio:

Ao Prof. Alexandre F.B. Araújo, que me iniciou nessa estória de ecologia.

Ao Dr. Rui Cerqueira, responsável pela minha formação em mamíferos, e aos colegas Felipe, Leandro, Leila, Mônica, Márcia do Laboratório de Ecologia de Vertebrados da UFRJ.

Ao Dr. Augusto Shynia Abe, pela orientação, pela amizade, pelas injeções de ânimo e pelas cervejas.

Agradeço especialmente ao Porcel, Clóvis, Celso, e a todos os funcionários do Instituto Florestal em Itirapina, SP, que me ajudaram como puderam e com a melhor disposição durante todo o trabalho de campo, tornando possível essa tese.

Aos inúteis brasileiros, Cica, Evandro, Mari, Tri, Zé Roberto e Verinha, pelos grandes e melhores momentos durante esses anos, de ônibus quebrado na Belém-Brasília até casas alagadas em Caraguatatuba, e a todos os amigos do café, Márcio, Martinho, Cláudio, Cláudia, Dulce, Gilda, Fu, Su.

Ao Prof. Célio Valle, pelo apoio, sugestões e pelo dinamômetro (Pesola).

Ao Prof. Raimundo, pelas sugestões e incentivo ainda durante a fase inicial da tese.

Aos colegas mamólogos durante o mestrado na UNICAMP, Emygdio e Fernando Fernandez, pelas discussões, idéias e troca de experiências.

Ao amigo Paulo Cesar Motta (Tri), o incansável monitor de computação da Zoologia, pela grande ajuda com programas, pacotes, disquetes, etc.

Ao Dr. Sérgio Furtado dos Reis, pelos comentários, interesse e disposição demonstrados sempre que o procurei.

Aos Drs. Harold Fowler e Arício Xavier Linhares, pelos comentários e correções durante a pré-banca.

Ao órgãos financeiros CNPq, FAPESP, CAPES, pelas bolsas concedidas, e ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo, pelo apoio logístico em Itirapina.

CAPÍTULO 1: DINÂMICA DAS POPULAÇÕES

Índice Geral

RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO.....	3
MATERIAL E MÉTODOS	
Área de Estudo.....	6
Métodos de Campo.....	7
Análise dos Dados.....	9
RESULTADOS	
Espécies Capturadas.....	12
Probabilidade de Captura, Densidade e Biomassa.....	12
Razão Sexual.....	16
Estrutura Etária, Crescimento e Tempo de Permanência.....	16
Dispersão.....	18
DISCUSSÃO	
Densidades e sua Variação em Outros Cerrados.....	34
Atividade Reprodutiva.....	36
Tempos e Taxas de Permanência.....	37
Razão Sexual.....	38
Regulação Populacional de Roedores em Savanas Tropicais.....	39
Dispersão.....	43
Tamanho de Corpo, Filogenia e Características Demográficas.....	45
CONCLUSÕES.....	46
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	47

índice de Figuras

- Figura 1 - Taxa de captura em cada dia dos períodos de captura, de indivíduos marcados no período de captura anterior (MA), marcados durante o período (MP), e não-marcados (NM)...20,21
- Figura 2 - Número de indivíduos capturado na grade (N.o Ind) e taxa de permanência da população (Permane) ao longo do período de estudo.....22,23
- Figura 3 - Densidade (a) e biomassa (b) das quatro espécies de roedores ao longo do período de estudo.....25
- Figura 4 - Peso dos indivíduos capturados ao longo do ano em Clyomys bishopi (a), Oryzomys subflavus (b), Oryzomys eliurus (c) e Bolomys lasiurus (d).....27,28
- Figura 5 - Frequência relativa (F. Rel.) dos tempos de permanência individuais por sexo e espécie.....29,30
- Figura 6 - Distâncias percorridas após a primeira captura (DPPC) em Clyomys bishopi (a), Oryzomys subflavus (b), Oryzomys eliurus (a) e Bolomys lasiurus (b).....31,32

índice de Tabelas

- Tabela 1 - Densidade (ind/ha) em relação a área efetiva total da grade, e média de capturas por espécie.....24
- Tabela 2 - Razão sexual por espécie e estação do ano.....26
- Tabela 3 - Densidades de roedores em áreas de cerrado, de diversas regiões.....33

CAPÍTULO 2: VARIAÇÃO SAZONAL DE NICHOS E SELEÇÃO DE MICROHABITATS

índice Geral

RESUMO.....	51
ABSTRACT.....	52
INTRODUÇÃO.....	53
MATERIAL E MÉTODOS	
Área de Estudo.....	58
Métodos de Campo.....	59
Análise dos Dados.....	61
Nicho.....	61
Seleção de Microhabitats.....	65
RESULTADOS	
Espécies Capturadas.....	69
Dieta.....	69
Uso e Seleção de Microhabitats.....	71
Largura e Superposição de Nicho.....	73
Coeficientes Parciais de Regressão Entre Espécies.....	74
DISCUSSÃO	
Preferências de Microhabitat e Dieta.....	84
Diferenças Entre índices de Nicho.....	87
Competição? Quando?.....	87
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	93

índice de Figuras

Figura 1 - Coeficientes parciais de regressão (b_{mj}) entre espécies, par a par, plotados contra os índices de nicho de cada par.....	83
--	----

índice de Tabelas

Tabela 1 - Comparações entre espécies das frequências relativas transformadas ($\arcseno \sqrt{x}$) de cada categoria da dieta (ANOVA), e da dieta geral (MANOVA).....	76
Tabela 2 - Médias e erros padrão (se) das frequências relativas de cada categoria da dieta por espécie e estação.....	77
Tabela 3 - Comparações entre o número de capturas por microhabitat de cada espécie e estação do ano (Teste Log-linear).....	78
Tabela 4 - Número de capturas, intensidade de uso (I_m), e hipótese nula de uso indiscriminado de microhabitats (H_0), por microhabitat, estação e espécie.....	79
Tabela 5 - Coeficientes parciais de regressão (b_{mj}) das variáveis independentes de cobertura vegetal, por espécie e estação (variáveis dependentes).....	80
Tabela 6 - índices de largura e superposição de uso de microhabitats e dieta por espécie e estação do ano.....	81
Tabela 7 - Coeficientes parciais de regressão (b_{mj}) das variáveis independentes de abundância das espécies, por estação e espécie (variáveis dependentes).....	82

Capítulo 1:

Dinâmica das Populações

RESUMO

A disponibilidade de alimento pode regular o tamanho das populações naturais por flutuação sazonal, estocástica ou relacionada com a densidade populacional. Em todos esses casos a regulação pode ocorrer pelo aumento da mortalidade, dispersão ou pela redução da atividade reprodutiva nos períodos de escassez de alimento. A flutuação populacional é dependente das características de história de vida (life-history), que por sua vez são relacionadas com o tamanho do corpo. Nesse trabalho analiso a variação de densidade, a sazonalidade da reprodução e a importância da mortalidade e dispersão na regulação das populações de uma comunidade de quatro espécies de roedores de vegetação de cerrado em Itirapina, SP, Brasil. Analiso também a relação desses parâmetros com o tamanho de corpo. Os roedores foram marcados e recapturados em períodos mensais de 6 noites de captura, durante 13 meses, de setembro de 1985 a setembro de 1986, em uma grade de pontos de captura com 1,32 ha.

A maior atividade reprodutiva ocorreu do meio da estação das chuvas até a metade da estação seca em Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus, as espécies de maior tamanho de corpo e de dieta mais especializada em partes vegetativas de mono e dicotiledôneas, respectivamente. Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus, espécies de menor tamanho de corpo e com maior proporção de sementes na dieta, tiveram maior atividade reprodutiva do início à metade da estação seca. A maior atividade reprodutiva parece ocorrer em épocas de maior disponibilidade de alimento. Houve uma queda brusca no tamanho das populações do meio da estação seca até o início das chuvas, pelo aumento da dispersão dos indivíduos.

Palavras chave: Roedores; densidade; marcação e recaptura; atividade reprodutiva; dispersão; variação sazonal; tamanho de corpo; cerrado.

ABSTRACT

Resource availability can regulate population size through seasonal, stochastic, or density dependent fluctuations. In all these cases the regulation can act by increasing mortality/dispersal or by reducing reproductive activity during the periods of resource shortage. The population fluctuation is dependent on life-history characteristics, which in turn are dependent on body size. Here, I analyze the density variation, the seasonality of reproductive activity, and the importance of mortality and dispersal to the regulation of populations in a community of four species of cerrado vegetation rodents, in Itirapina, SP, Brasil. I also analyze the relationships between these factors and body size. The rodents were marked and recaptured in monthly sessions of 6 consecutive capture nights, during 13 months, from september 1985 until september 1986, in a 1.32 ha grid.

The greatest reproductive activity occurred from the middle of the rainy season until the middle of the dry season in Clyomys bishopi and Dryomys subflavus, species with greater body sizes and diets more specialized in vegetative parts of mono and dicotyledons, respectively. Dryomys eliurus and Bolomys lasiurus, species with smaller body size and greater proportion of seeds in their diets, had greater reproductive activity from the beginning until the middle of the dry season. The greater reproductive activity seems to occur at times of greater resource availability. There was a sharp decrease in the size of the populations from the middle of the dry season until the beginning of the rains due to the increase of dispersal.

Key words: Rodents; density; mark and recapture; reproductive activity; dispersal; seasonal variation; body size; cerrado.

INTRODUÇÃO

É um fato bem estabelecido que o alimento limita o tamanho das populações naturais (Krebs 1985). Entretanto, isso pode acontecer por flutuação sazonal (Fretwell 1972), flutuação estocástica (Wiens 1977) ou por uma flutuação relacionada com a densidade populacional (Krebs 1985). Estes mecanismos podem atuar alternadamente ou em conjunto, causando crescimento ou declínio populacional. Nas aves, por exemplo, Lack (1954) sustenta que a mortalidade no período não-reprodutivo, causada pelas flutuações de alimento, seria o fator básico que afetaria o tamanho populacional. Entretanto, Arcese e Smith (1988) mostram que a flutuação de alimento causa uma redução na atividade reprodutiva dos pardais Melospiza melodia. Esta redução na atividade reprodutiva é mais importante para a regulação do tamanho da população do que mortalidade. Esses mecanismos de regulação do tamanho populacional podem ocorrer não só em aves, mas também em outros grupos de organismos, como mamíferos.

A flutuação populacional de cada espécie está ligada também à sazonalidade da reprodução e às características de história de vida ("life history"), como tamanho de corpo, número e tamanho de filhotes por prole, número de proles, tempo de desenvolvimento, etc. Essas características são frequentemente correlacionadas entre si, constituindo duas síndromes: (1) espécies com maior tamanho de corpo, maior longevidade, maior número de proles, maior tempo de desenvolvimento e menor número de filhotes por prole, em oposição a (2) espécies com menor tamanho de corpo, menor longevidade, menor número de proles, menor tempo de desenvolvimento e maior número de

filhotes por prole. As espécies com a síndrome (1) são comumente chamadas de K-selecionadas ou K-estrategistas, e as espécies com a síndrome (2) de r-selecionadas ou r-estrategistas, uma conceituação proposta por Pianka (1970), a partir do modelo de MacArthur & Wilson (1967). Entretanto, neste estudo evitei usar essa terminologia devido à diversidade de conotações que ela possui (Boyce 1984).

No caso mais específico de roedores, French et al. (1975), numa revisão da literatura, dividiram-nos em três grupos baseados em suas histórias de vida: roedores com taxas de reprodução, mortalidade e densidade (1) elevadas, que abrange roedores murídeos e microtinídeos; (2) moderadas, que abrange os cricetídeos; (3) baixas, que abrange os roedores heteromídeos e fossoriais. Esta divisão está bem de acordo com o conceito de estratégia r e K de Pianka (1970). Por essa classificação, French et al. (1975) concluíram que as diferenças de história de vida em roedores eram devidas principalmente a diferenças filogenéticas. Entretanto, o tamanho de corpo é em média menor no grupo (1), intermediário no grupo (2) e maior no grupo (3), se correlacionando com a diferença filogenética. Assim, apenas por essa classificação não é possível saber se as diferenças de história de vida são devidas a diferenças de tamanho de corpo ou relação filogenética. Stearns (1983, 1984), através de análise de componentes principais, achou que o tamanho de corpo explica uma maior porcentagem da variação de características demográficas (da história de vida) em mamíferos e répteis. A relação filogenética vem em segundo lugar.

Os dados analisados por French et al. (1975) são em sua maioria de regiões temperadas. Os dados provenientes de regiões tropicais se restringem a três espécies de roedores de matas tropicais e pradarias

da Argentina. A América do Sul possui um número bem maior de espécies de roedores, entretanto, os poucos dados existentes dificultam maiores conclusões sobre determinantes da história de vida em roedores tropicais. Apesar disso, O'Connell (1982), comparando as características demográficas de roedores de pradarias temperadas e tropicais, observou que os padrões básicos definidos por French *et al.* (1975) ocorriam em ambos os tipos de pradarias. Essas semelhanças poderiam ser explicadas em parte por semelhanças filogenéticas e, em parte, por semelhanças ecológicas. O tamanho de corpo estaria ligado a essas diferenças ecológicas.

Os roedores de vegetação de cerrado do Brasil parecem ter flutuações regulares em populações do Brasil Central, a área central de distribuição do cerrado (Alho & Pereira 1985, Mello 1980), e de Minas Gerais (Valle *et al.* 1982). Existem também diferenças de tamanho de corpo, história de vida e flutuação populacional entre espécies que são frequentemente simpátricas (Mello 1978a, 1978b, 1982).

Apresento então um estudo sobre a ecologia de populações de uma comunidade quatro espécies de roedores numa área periférica da distribuição do cerrado, no Estado de São Paulo. Analiso a variação sazonal da densidade, atividade reprodutiva, estrutura etária em termos de massa corporal, tempo e taxas de permanência na área de estudo, razão sexual e a importância de mortalidade e dispersão na regulação do tamanho dessas populações. O meu objetivo principal é discutir hipóteses sobre os fatores primários que regulam essas populações. Além disso analiso também a relação entre tamanho de corpo, filogenia e história de vida nessa comunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Os dados foram coletados numa área de vegetação de cerrado da Estação Experimental do Instituto Florestal do município de Itirapina, SP, localmente conhecida como "Valério" (22°15'S, 47°49'W). Essa área, que tem aproximadamente 150 ha, é ligada a outras manchas de cerrado apenas por matas de galeria e totalmente cercada por plantações de Pinus spp. Uma parte da área é formada por campo cerrado, com árvores isoladas, esparsas, com altura média de 2 a 3 m, cobertura arbórea entre 10 e 20% e espaços abertos com vegetação herbácea-subarbustiva; outra parte por cerrado denso, com cobertura arbórea de 50 a 70%, altura média de 5 a 8 m e vegetação herbácea-subarbustiva rala (segundo a conceituação de Goodland 1971 e Gibbs et al. 1983). O campo cerrado localiza-se nas partes mais baixas e o cerrado denso nas mais altas, formando um gradiente de cobertura herbácea-subarbustiva e arbórea das partes mais baixas para as mais altas.

O clima na região tem duas estações bem marcadas, uma seca e uma chuvosa. Pela classificação de Koppen, um clima CWA, tipo mesotérmico de inverno seco. Em 1985 a estação seca ocorreu de maio a outubro (estação seca 1); em 1986 de abril a outubro (estação seca 2). A estação das chuvas ocorreu de novembro de 1985 a março de 1986. A precipitação total foi de 118,9 mm durante a estação seca 1; 267,4 mm durante a estação seca 2, e 1056,9 mm durante a estação das chuvas. As temperaturas máxima e mínima médias foram de 26,3°C e 14,1°C, respectivamente, durante a estação seca 1; 27,5°C e 15,0°C durante a estação seca 2, e 28,7°C e 18,8°C durante a estação das chuvas (dados

fornecidos pelo 7º Distrito de Meteorologia (EME), Ministério da Agricultura, estação São Carlos).

Métodos de Campo

Os animais foram marcados e recapturados em uma grade fixa com 156 pontos de armadilha, espaçados 10 m entre si, formando 12 linhas paralelas e ocupando uma área de 120x110m (1,32 ha). Nessa grade ocorriam campo cerrado e cerrado denso, com um gradiente de cobertura vegetal: a cobertura herbácea-subarbustiva diminuía do campo cerrado para o cerrado denso, e a cobertura arbórea aumentava.

Realizei 13 períodos mensais de marcação e recaptura, de setembro de 1985 a setembro de 1986, com duração de 6 noites consecutivas cada um. Devido à limitação do número de armadilhas disponíveis (98) e número de pessoas para maneja-las (1), optei pela técnica de transectos móveis de Alho (1979), com algumas variações. Em cada noite, dispus 78 armadilhas Tomahawk de 30 x 15 x 15 cm sempre em 6 linhas alternadas da grade, de forma que em cada noite apenas metade dos pontos da grade possuíam armadilha. Nas três primeiras noites utilizei as linhas ímpares e nas três últimas as linhas pares, de forma que até o final do período todos os pontos tinham 3 noites consecutivas com armadilha. Com esta técnica foi possível amostrar uma área maior que a que seria possível com armadilhas fixas e um espaçamento de 10 m. Como isca utilizei um pedaço de batata doce e banana em cada armadilha, que se mostraram eficientes em testes preliminares.

Os animais foram marcados pelo corte de dedos, no máximo 2 por pata. Cada animal capturado na grade era marcado se necessário, anotado seu número e ponto de captura, examinado quanto ao sexo, condição reprodutiva (posição dos testículos nos machos (bolsa escrotal/abdome) e vagina aberta/fechada, mamilos aparentes nas fêmeas), pesado e tiradas medidas da cauda, cabeça e corpo, patas posterior e anterior. As fezes foram coletadas e guardadas a seco, congeladas, para análise posterior

Sacrifiquei alguns indivíduos para identificação e comparação do conteúdo estomacal e fecal. Estes indivíduos foram coletados em linhas de armadilhas distantes pelo menos 1.000 m da grade, em áreas fisionômicamente semelhantes. Esses indivíduos foram utilizados também para a identificação das espécies, através da comparação de pele e crânio com exemplares depositados no Museu Nacional no Rio de Janeiro, RJ, e no Museu de Zoologia da USP, SP.

Análise dos Dados

Para estimar o número de indivíduos através de marcação e recaptura, o método de Burnham & Overton (B&O) (1979) é especialmente adequado para pequenos mamíferos. Ele assume que a probabilidade de captura é diferente entre indivíduos da população, uma característica quase geral em populações de pequenos mamíferos (Tanaka 1980).

Entretanto, apenas em alguns meses houve um número de recapturas suficiente para utilizar este método. Utilizei então o número de indivíduos capturado em cada período mensal de captura como o número real existente. Segundo Hilborn *et al.* 1976, desde que a probabilidade de captura seja elevada (maior que 50%), pode-se considerar o número capturado uma estimativa aceitável do tamanho populacional (embora Jolly & Dickson 1983 e Nichols & Pollock 1983 prefiram o método de Jolly-Seber, mesmo quando a probabilidade de captura é elevada).

Como todos os indivíduos foram capturados pela primeira vez, em média, até a 4ª ou 5ª noite do período de captura, e o número de armadilhas/noite em relação ao número total de capturas foi alto, considerei que a densidade de armadilhas empregada garantiu uma probabilidade de captura suficiente para capturar todos os indivíduos presentes na grade durante cada período.

O método de Burnham & Overton (B&O) foi utilizado então, apenas para checar a estimativa baseada no número de indivíduos capturado, calculando seu erro e a probabilidade de captura nesses meses. A probabilidade de captura foi calculada como a razão entre o número de indivíduos capturado e o número estimado pelo método B & O. Krebs & Boonstra (1984) e Nichols (1986) recomendam uma forma semelhante de

calcular a probabilidade de captura baseada no método de Jolly-Seber.

Apliquei também dois testes que Burnham & Overton (1979) desenvolveram para verificar duas premissas de seu método: (1) se a probabilidade de captura de cada indivíduo é constante no tempo, e (2) se a população é fechada. Utilizei ainda o método de Tanaka (1956, em Tanaka 1980) para testar se ocorrem diferenças na probabilidade de captura entre indivíduos. Este método avalia diferenças na probabilidade de captura comparando as frequências acumuladas de capturas em cada dia do período, excluindo-se as recapturas. Foram comparadas as frequências acumuladas dos indivíduos não-marcados (NM), marcados no período de captura anterior (MA) e marcados durante o período de captura (MP).

Calculei a densidade dividindo as estimativas mensais de tamanho populacional pela área efetiva da grade para cada espécie. Isso foi feito de duas formas:

1ª, adicionando ao perímetro do gradeado, uma faixa de largura igual à metade da distância máxima percorrida, em média, por um indivíduo da espécie (Dice 1938, apud Tanaka 1980);

2ª, para as espécies que só ocorreram na parte de campo cerrado da grade, foram calculadas duas áreas efetivas: uma baseada na área total da grade, e outra baseada apenas na área de campo cerrado.

As distâncias percorridas após a primeira captura (DPPC) foram registradas contra o tempo para ter uma idéia, ainda que grosseira, da dispersão em cada espécie. Se as DPPC de um indivíduo aumentassem constantemente, esse indivíduo deveria estar deslocando a sua área de vida (Korn 1986) ou se dispersando. Se as DPPC aumentassem até atingirem as maiores distâncias possíveis dentro da grade (cerca de

130 m), após o que os indivíduos desaparecessem, esses indivíduos deveriam ter saído da grade.

Foram utilizados os testes não-paramétricos de Wilcoxon, para comparação das frequências acumuladas de captura, e de Kruskal-Wallis, para comparação do número de capturas por indivíduo; testes paramétricos, log-lineares de ajuste de hipótese, para razões sexuais (para analisar desvios da razão 1:1) e t de Student, para comparação de médias de pesos (Zar 1984).

RESULTADOS

Espécies Capturadas

Num total de 5928 armadilhas/noite, foram obtidas 213 capturas de 51 roedores, pertencentes a quatro espécies e duas famílias:

Clyomys bishopi (Echimyidae) - 13 indivíduos, capturados 49 vezes.

Oryzomys subflavus (Cricetidae) - 11 indivíduos, capturados 38 vezes.

Oryzomys eliurus (Cricetidae) - 18 indivíduos, capturados 65 vezes.

Bolomys (=Zygodentomys) lasiurus (Cricetidae) - 9 indivíduos, capturados 61 vezes.

Além desses roedores, duas espécies de marsupiais foram eventualmente capturadas: Didelphis albiventris (2 indivíduos capturados 6 vezes) e Marmosa sp (5 indivíduos capturados 9 vezes), entretanto, devido ao seu pequeno número de capturas, decidi trabalhar apenas com os roedores.

Probabilidade de Captura, Densidade e Biomassa

Excluindo Clyomys bishopi, em todas as espécies os animais marcados antes ou depois do período de captura, tiveram maiores taxas de captura que os animais não-marcados ($p < 0,025$), quando o Teste de Wilcoxon foi aplicado para as três espécies (Figura 1). Portanto, nessas três espécies os indivíduos marcados, de uma forma ou de outra, tiveram maior probabilidade de captura que os não-marcados. A maior probabilidade de captura de indivíduos marcados indica que o método B&O deve dar uma estimativa mais acurada que o número de indivíduos

capturados (Burnham & Overton 1979). O número de indivíduos capturados deve então subestimar as populações na ordem de 15%, já que a estimativa B&O foi em média 15% maior (Figura 2).

Nos testes de premissa de B&O, apenas Oryzomys eliurus teve a hipótese nula de fechamento da população rejeitada em setembro de 1985 e setembro de 1986 ($z < 1,645$, $p > 0,37$ em ambos). Nos outros meses em que a estimativa de B&O foi possível para O. eliurus, e em todos os meses nas outras espécies, as hipóteses nulas de constância da probabilidade de captura no tempo e fechamento da população não foram rejeitadas.

Entretanto, pelo método de Tanaka (1956, *apud* Tanaka 1980), para O. eliurus e Bolomys lasiurus, houve uma diferença significativa entre as taxas de captura dos indivíduos marcados antes do período de captura (MA) e marcados durante o período (MP) (Figura 1), indicando uma variação no tempo (entre períodos de captura) da probabilidade de captura. Em O. eliurus os animais marcados durante o período (MP) tiveram maiores taxas de captura que os marcados em períodos anteriores (MA) ($p = 0,05$) (Teste de Wilcoxon). Em B. lasiurus a diferença foi no sentido oposto ($p < 0,025$) (Teste de Wilcoxon). Esse método mostra um resultado diferente do encontrado no teste B&O de constância na probabilidade da captura para essas espécies, que não rejeitou a hipótese nula. Portanto, é possível que, pelo menos nessas duas espécies, a probabilidade de captura varie no tempo, violando uma premissa do método B&O de estimativa populacional. Entretanto, não existe ainda um método livre dessa premissa.

Em todas as espécies só houve permanência dos indivíduos na grade durante as épocas de maior densidade (Figura 2). Nas épocas de baixa densidade nenhum indivíduo permaneceu na grade de um mês para outro. As médias de capturas por indivíduo foram também maiores durante as épocas de maiores densidades (Tabela 1). Apesar disso, não houve diferença significativa entre espécies, estação do ano, classe de peso ou sexo nos números de capturas por indivíduo.

Todas as espécies tiveram variação sazonal de abundância, que foi mais baixa durante a estação chuvosa, entre dezembro de 1985 e março de 1986 (Figura 2). Entretanto, dentro da estação seca 2 houveram diferenças nas épocas de pico populacional e atividade reprodutiva entre dois grupos de espécies: as maiores densidades de Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus ocorreram um pouco antes das maiores densidades de Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus.

O. eliurus e B. lasiurus tiveram um mesmo padrão de variação de densidade, com um declínio acentuado de setembro a novembro de 1985, no final da época seca/início da chuvosa; quase nenhuma captura de dezembro de 1985 a junho de 1986, durante a época das chuvas, e um rápido crescimento da população de julho a setembro de 1986, da metade para o final da época seca. C. bishopi teve um declínio e aumento de densidade mais gradual, com densidades em média mais altas. O. subflavus teve uma densidade baixa, porém constante ao longo de todo o período de estudo, atingindo um máximo de 1,02 ind/ha em novembro de 1985 e maio de 1986. A maior densidade foi de O. eliurus em agosto de 1986, 3,06 ind/ha (Tabela 1).

Quando os resultados de abundância foram transformados para densidade, Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus aumentaram a sua

dominância em termos de número de indivíduos, mas no final das estações secas Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus predominaram (Figura 3a,b). Multiplicando a densidade (ind/ha) pelo peso médio mensal estimei a biomassa (g/ha) mensal de cada espécie. Em termos de biomassa, C. bishopi predominou em quase todos os meses (Figura 3c). $p=0,09$ (Tabela 2).

Razão Sexual

Em todas as espécies o número de machos capturados em cada mês e o número total capturado ao longo de todo o período de estudo foi maior que o de fêmeas. Entretanto, em nenhum caso esta diferença foi estatisticamente significativa (Tabela 2).

Estrutura Etária, Crescimento e Tempo de Permanência

Clyomys bishopi, a maior espécie, teve pesos que variaram de 50 a 350g, seguida por Oryzomys subflavus com variação de 30 a 130g, Bolomys lasiurus de 32 a 64g, e Oryzomys eliurus de 10 a 28 g (Figura 4). Considerei os indivíduos nos extremos da distribuição de peso de cada espécie como jovens e adultos, e os indivíduos no meio da distribuição como sub-adultos. Em C. bishopi e O. subflavus, os jovens apareceram durante a estação das chuvas (Figura 4). Em C. bishopi os adultos continuaram presentes durante essa estação, junto com os jovens. Houve uma discontinuidade na distribuição dos pesos, visto que haviam apenas indivíduos com pesos extremos. Em O. subflavus os adultos desapareceram no início da estação das chuvas, ficando apenas os

jovens. Nessa estação, os indivíduos que ficaram na grade mais que um período de captura, ganharam peso. Na Figura 4 isto é mostrado pela inclinação positiva das linhas que ligam os pontos de um mesmo indivíduo. Nos meses seguintes, progressivamente apareceram indivíduos de maior peso e desapareceram os menores. Em abril, no início da estação seca de 1986, só haviam sub-adultos (indivíduos de peso intermediário) e adultos. Pelas curvas de crescimento de C.bishopi pode-se verificar que a maioria dos indivíduos param de ganhar peso, e alguns chegam até a perder peso no final da estação.

Embora tenham sido capturados poucos indivíduos em condição reprodutiva, os machos de Oryzomys subflavus com testículos na bolsa escrotal foram capturados ao longo da época das chuvas e do início da época seca de 1986.

Em Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus houve um padrão diferente. Quase todos os indivíduos, jovens e adultos, apareceram no final da estação seca de 1985 e de 1986. Pelas curvas de crescimento pode-se ver que todos os quase todos os indivíduos ganharam peso nessas épocas. Nas duas espécies, os machos escrotados e fêmeas com a vagina aberta ou plugue copulatório foram capturados no final das duas estações secas. Em O.eliurus as únicas fêmeas grávidas foram capturadas no final da estação seca de 1985 e na estação das chuvas.

A maioria dos indivíduos de todas as espécies foram capturados apenas durante um período de captura (Figura 5); cerca de 80% foram capturados no máximo dois períodos de captura, o que significa que permaneceram na grade de um a dois meses. Clyomys bishopi teve um tempo de permanência frequentemente maiores que as outras espécies: cerca de 80% dos indivíduos foram capturados no máximo 3 períodos de captura, o que significa que permaneceram grade até 3 meses.

Em C. bishopi, os indivíduos que permaneceram um só período foram em geral mais pesados e capturados mais frequentemente na estação das chuvas e no início da estação seca de 1986. Os indivíduos que permaneceram mais de 1 período foram em geral mais leves, portanto mais jovens (Figura 4). Nas outras espécies não houve um padrão tão claro. A média e erro padrão do peso dos indivíduos capturados um só período de C. bishopi foi $301,67 \pm 18,20g$, 29% maior que a média dos indivíduos capturados mais de 1 período ($215,00 \pm 37,17g$). Apesar disso, não houve diferença significativa entre essas médias, tanto em C. bishopi com nas outras espécies (Teste t).

Dispersão

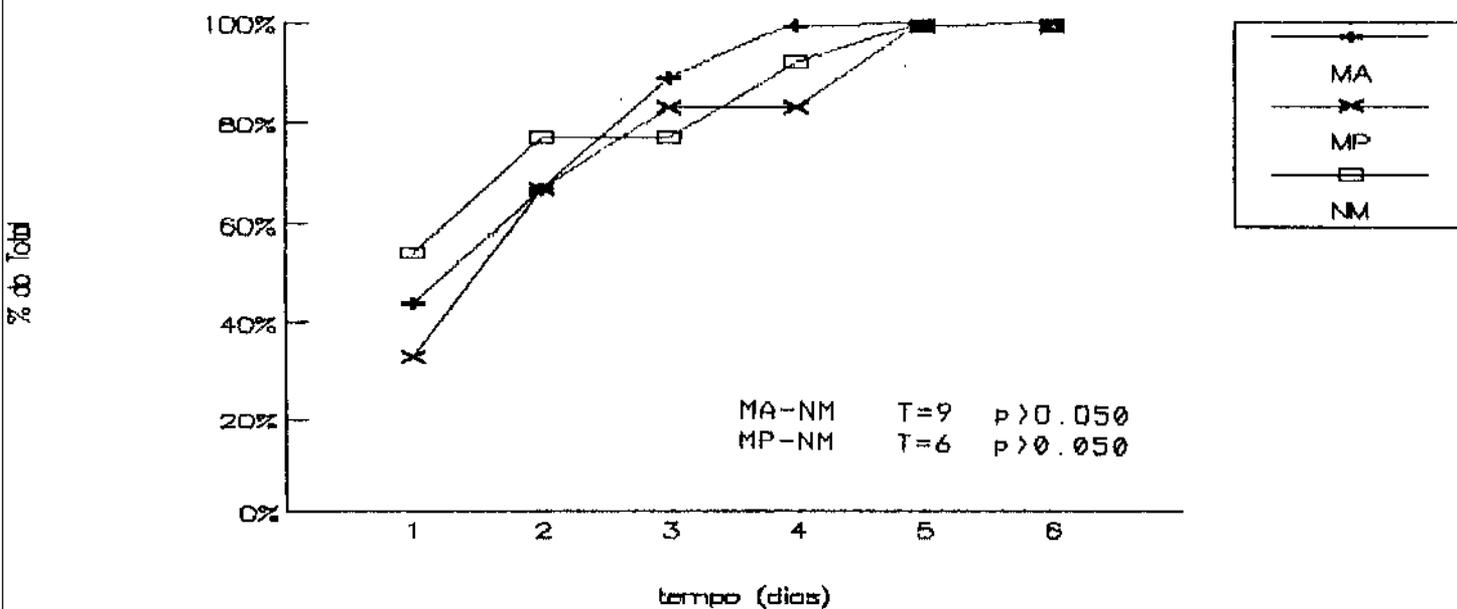
A maior distância percorrida após a primeira captura de um indivíduo de Clyomys bishopi foi de 70 m, menor que a maior distância percorrida por indivíduos das outras espécies, que variou de 100 a 120 m (Figura 6). Em C. bishopi parece que houve uma correlação negativa entre o tempo que um indivíduo foi capturado e a distância percorrida após a primeira captura. As maiores distâncias de C. bishopi ocorreram logo nos dias consecutivos à primeira captura. Nas outras espécies a

distância máxima percorrida se encontra no limite máximo possível dentro da grade. Portanto, se a área da grade fosse aumentada é provável que a distância percorrida após a primeira captura também aumentasse.

Em Dryzomys subflavus as maiores distâncias ocorreram também logo após a primeira captura. Entretanto, alguns indivíduos continuaram aumentando sempre a distância do seu ponto de captura inicial enquanto outros não aumentavam.

Em Dryzomys eliurus e Bolomys lasiurus as distâncias máximas não foram as mais frequentes logo nos primeiros dias, como em C. bishopi e D. subflavus. As distâncias máximas só ocorreram nos últimos dias em que os indivíduos foram capturados.

Clyomys bishopi



Oryzomys subflavus

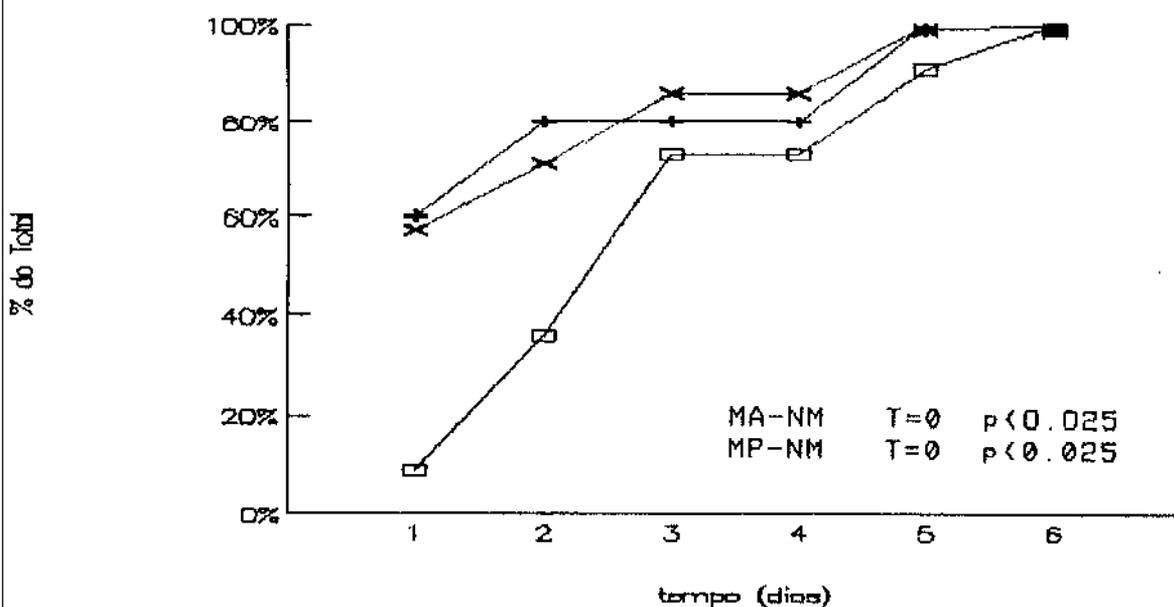
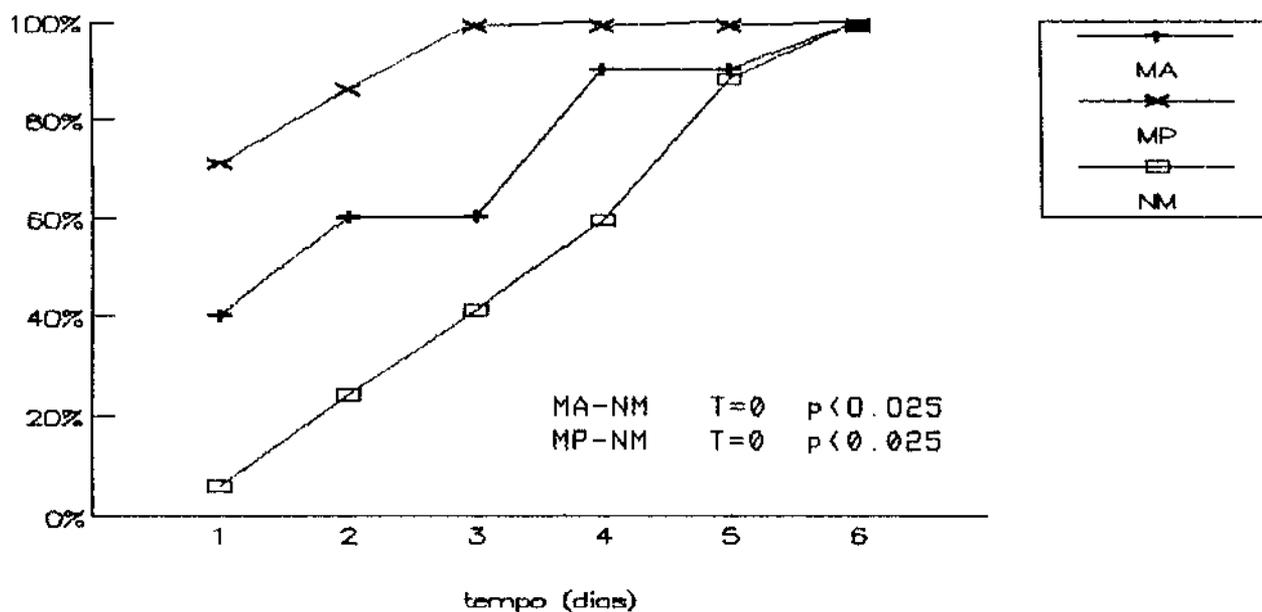


Figura 1a,b - Taxa de captura em cada dia dos períodos de captura (percentual acumulado do número total de indivíduos capturado no final dos períodos), de indivíduos marcados no período de captura anterior (MA), marcados durante o período (MP), e não-marcados (NM). Valores de T e probabilidades do teste de Wilcoxon quando aplicado às diferenças entre taxas.

Oryzomys eliurus



Bolomys lasiurus

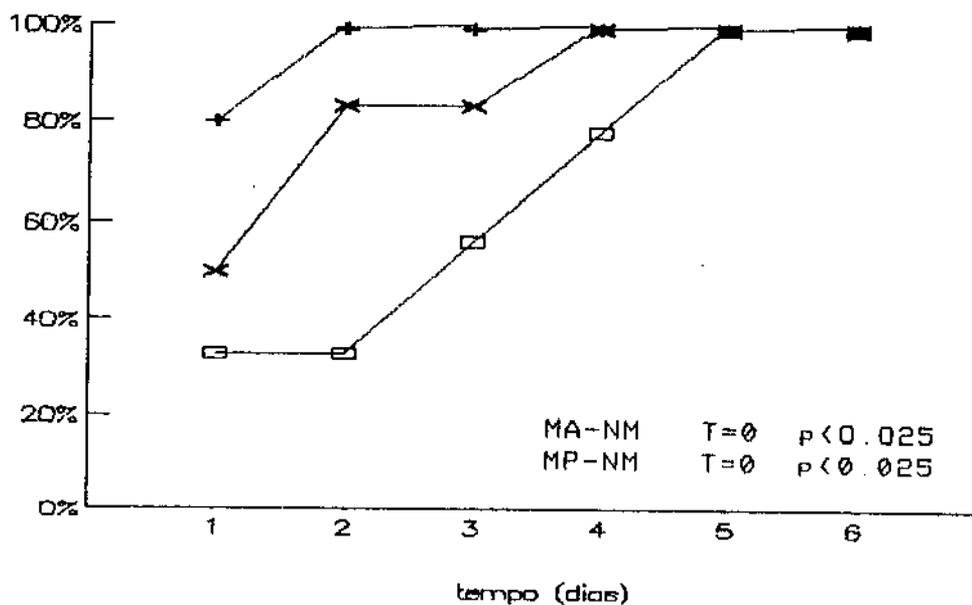
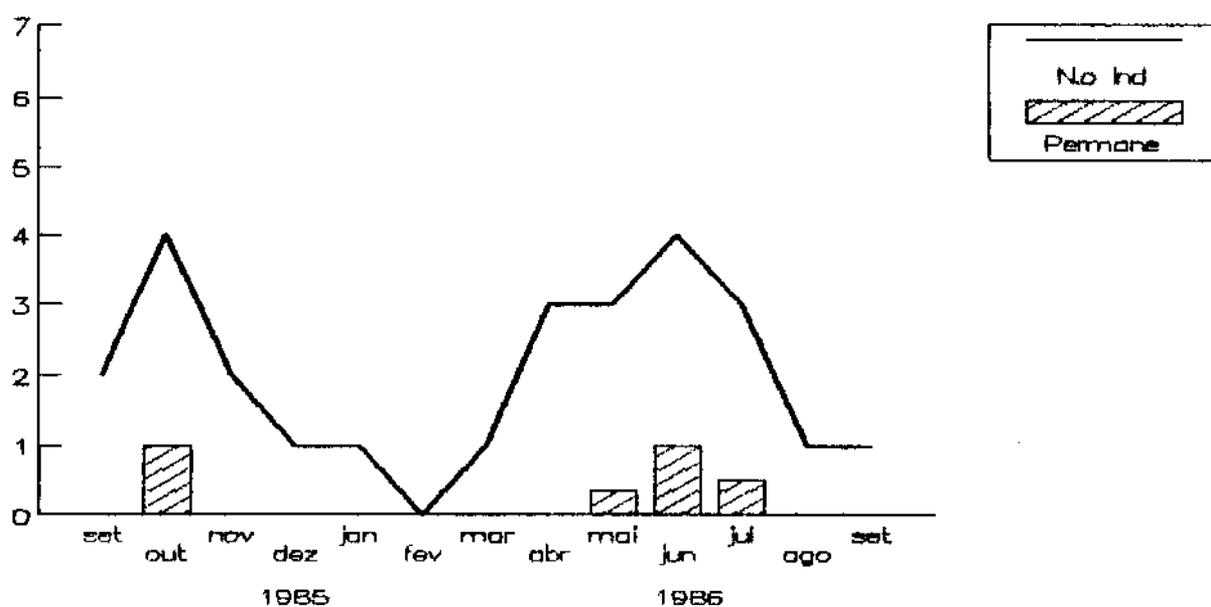


Figura 1c,d - Taxa de captura em cada dia dos períodos de captura (percentual acumulado do número total de indivíduos capturado no final dos períodos), de indivíduos marcados no período de captura anterior (MA), marcados durante o período (MP), e não-marcados (NM). Valores de T e probabilidades do teste de Wilcoxon quando aplicado às diferenças entre taxas.

Clyomys bishopi



Oryzomys subflavus

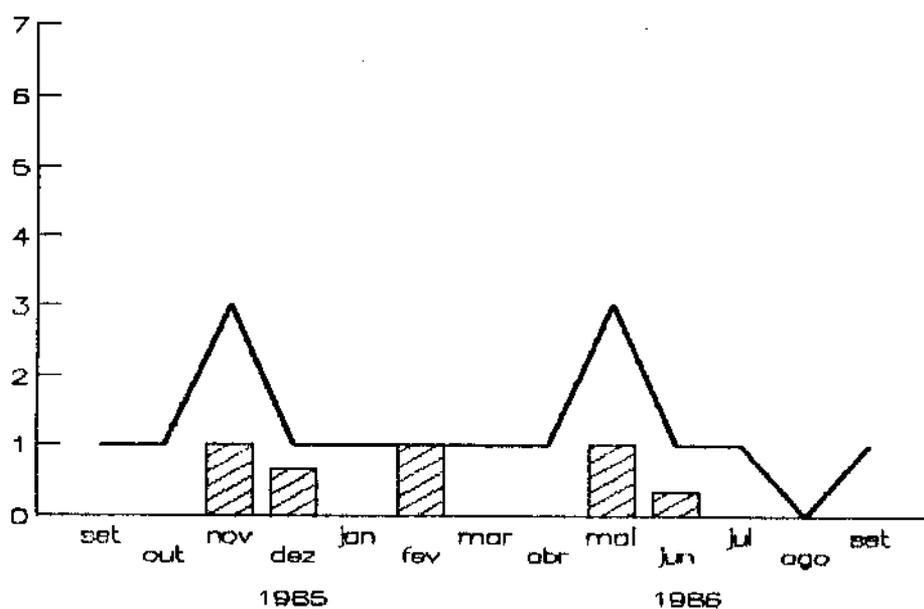
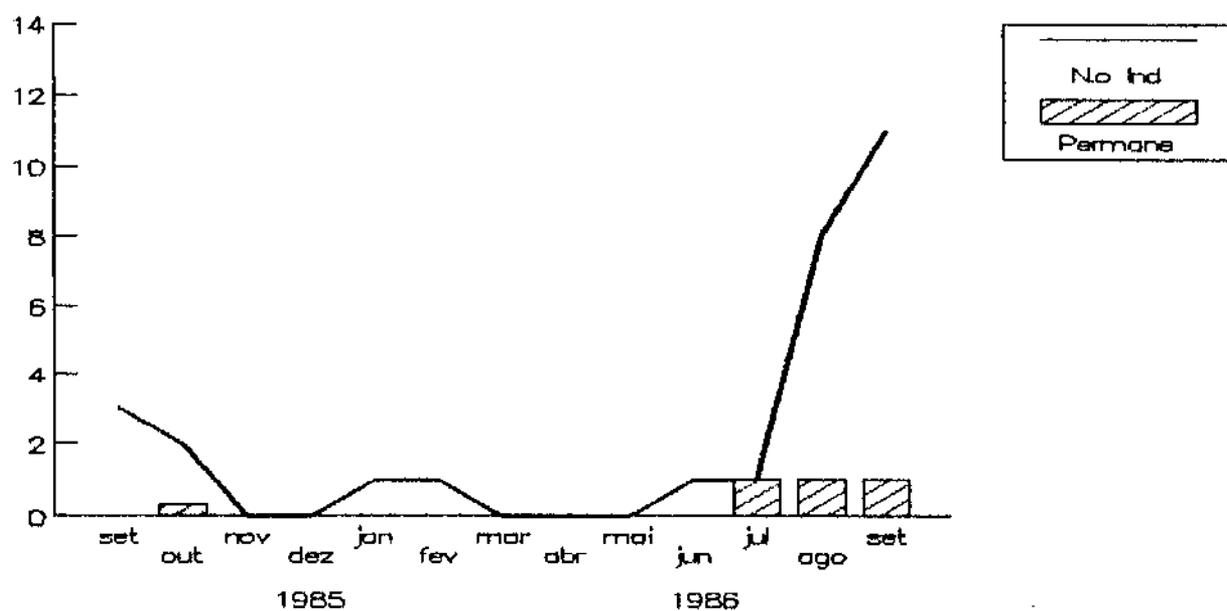


Figura 2a,b - Número de indivíduos capturado na grade (N.o Ind) e taxa de permanência da população (Permane) ao longo do período de estudo (Permane = percentagem de indivíduos que permaneceu na área de um mês para outro).

Oryzomys eliurus



Bolomys lasiurus

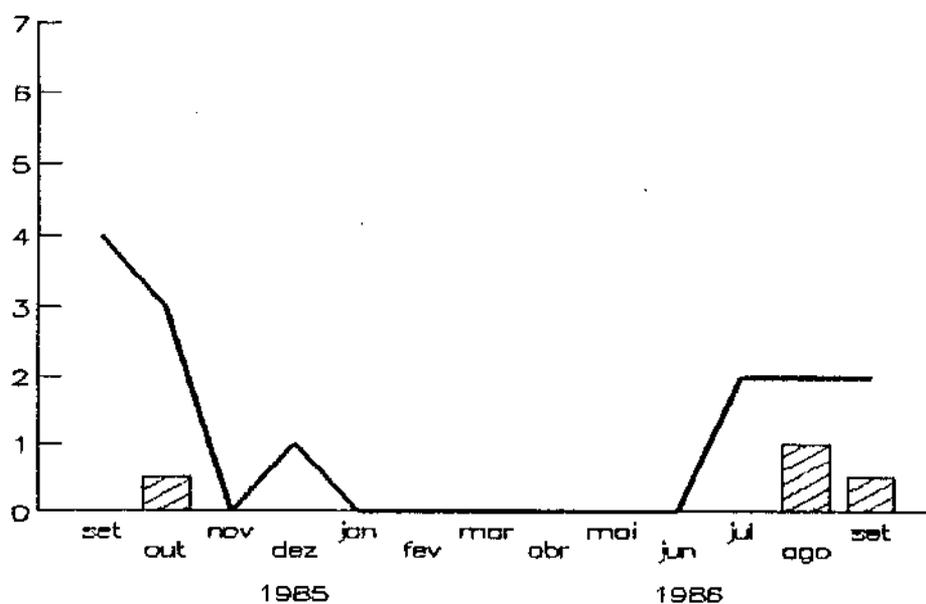


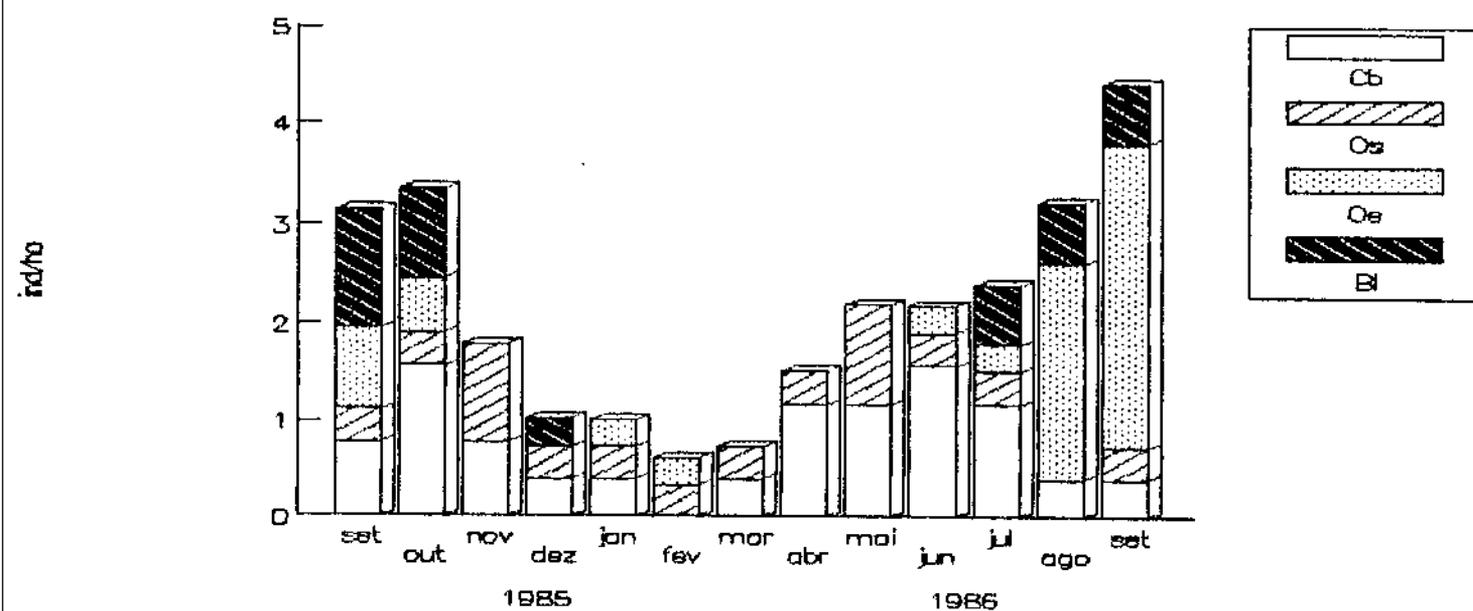
Figura 2c,d - Número de indivíduos capturado na grade (N.o Ind) e taxa de permanência da população (Permane) ao longo do período de estudo (Permane = percentagem de indivíduos que permaneceu na área de um mês para outro).

Tabela 1 - Densidade (ind./ha) em relação a área efetiva total da grade e média de capturas por espécie (x capturas)*.

		1985 1986													
		set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	
		(ind./ha)													
<u><i>Clyomys bishopi</i></u>															
Nº de indivíduos:	2	4	2	1	1	0	1	3	3	4	3	1	1		
Densidade:	0.78	1.57	0.78	0.39	0.39	0.00	0.39	1.18	1.18	1.57	1.18	0.39	0.39		
x capturas por indivíduo:	2.50	2.50	1.50	1.00	1.00	0.00	1.00	3.00	4.30	2.50	2.00	1.00	1.00		
<u><i>Dryomys subflavus</i></u>															
Nº de indivíduos:	1	1	3	1	1	1	1	1	3	1	1	0	1		
Densidade:	0.34	0.34	1.02	0.34	0.34	0.34	0.34	0.34	1.02	0.34	0.34	0.00	0.34		
x capturas por indivíduo:	3.00	2.00	2.50	1.00	1.00	1.00	5.00	1.00	3.30	5.00	1.00	1.00	0.00		
<u><i>Dryomys eliurus</i></u>															
Nº de indivíduos:	3	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	8	11		
Densidade:	0.83	0.56	0.00	0.00	0.28	0.28	0.00	0.00	0.00	0.28	0.28	2.22	3.06		
x de capturas por indivíduo:	2.70	2.00	0.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	2.00	2.60	2.50		
<u><i>Boiomys lasiurus</i></u>															
Nº de indivíduos:	4	3	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	2		
Densidade:	1.19	0.89	0.00	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.59	0.59	0.59		
x de capturas por indivíduo:	2.30	9.70	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.50	3.00	5.00		

* Não houve diferença significativa do número de capturas por indivíduo entre espécies, estação do ano, classe de peso ou sexo, quando a Análise de Variância não-paramétrica de Kruskal Wallis foi aplicada.

a. Densidade



b. Biomassa

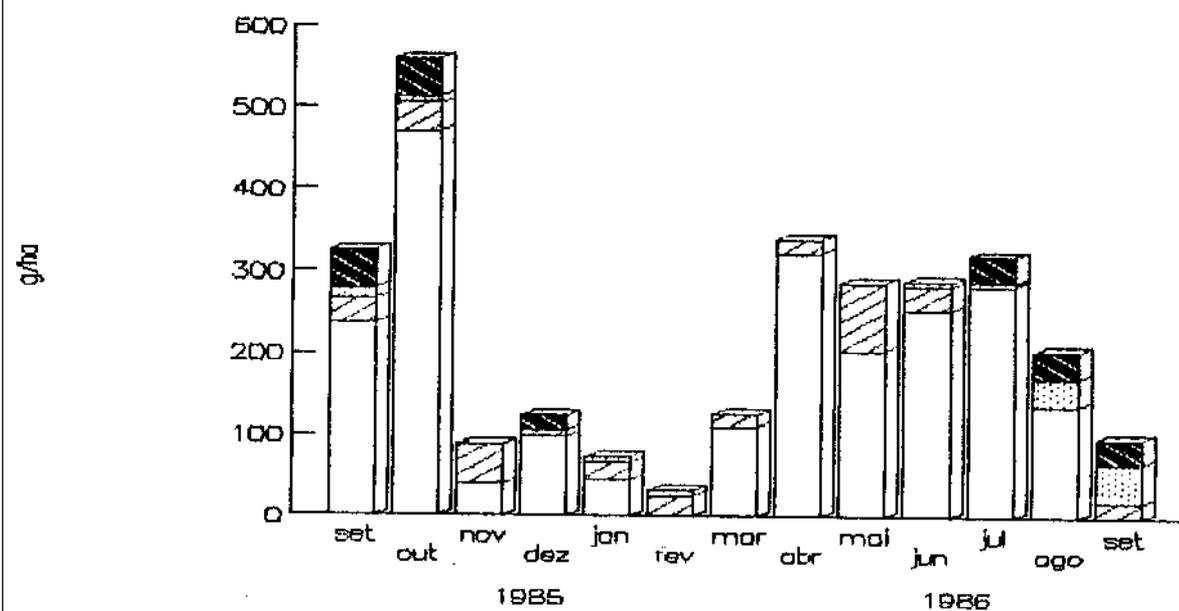
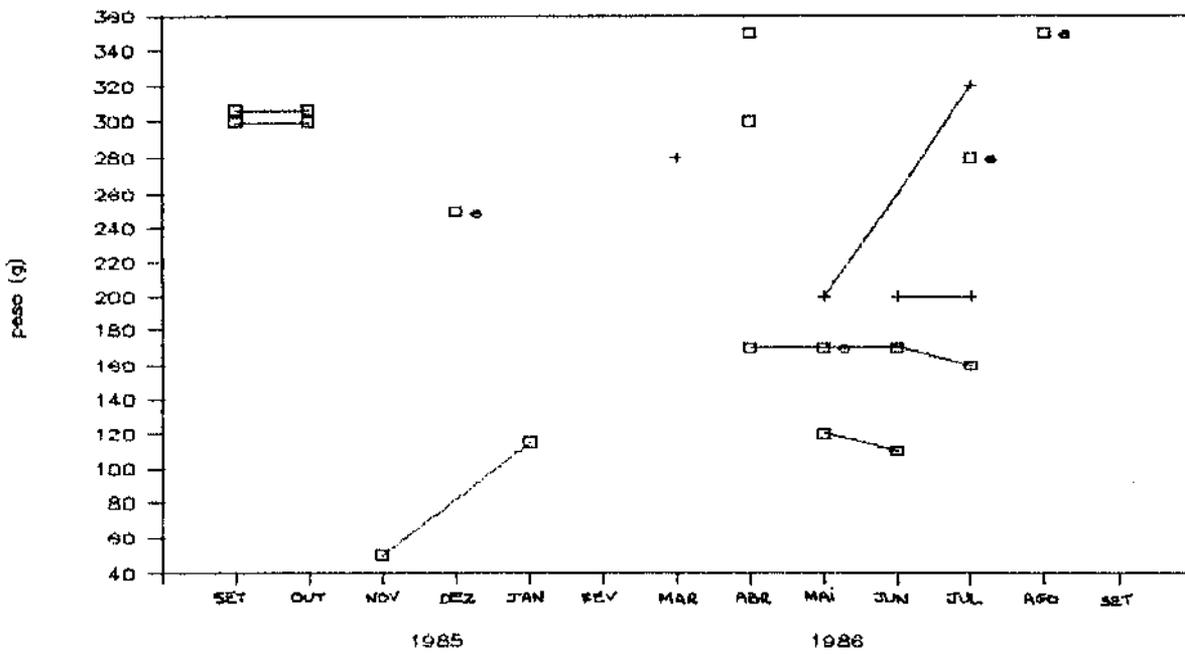


Figura 3a,b - Densidade (a) e biomassa (b) das quatro espécies de roedores ao longo do período de estudo (Cb = *Clyomys bishopi*, Os = *Oryzomys subflavus*, Oe = *Oryzomys eliurus*, Bl = *Bolomys lasiurus*)

Tabela 2 - Razão sexual por espécie e estação do ano. Em nenhum caso a diferença entre o número de machos e fêmeas foi significativa no Teste Log-linear.

Estação do ano	<u>Clyomys bishopi</u>	<u>Oryzomys subflavus</u>	<u>Oryzomys eliurus</u>	<u>Bolomys lasiurus</u>
seca 1	2 : 0	1 : 1	3 : 1	4 : 2
chuvas	2 : 1	4 : 1	0 : 2	1 : 0
seca 2	5 : 2	4 : 1	8 : 4	2 : 1



Oryzomys subflavus

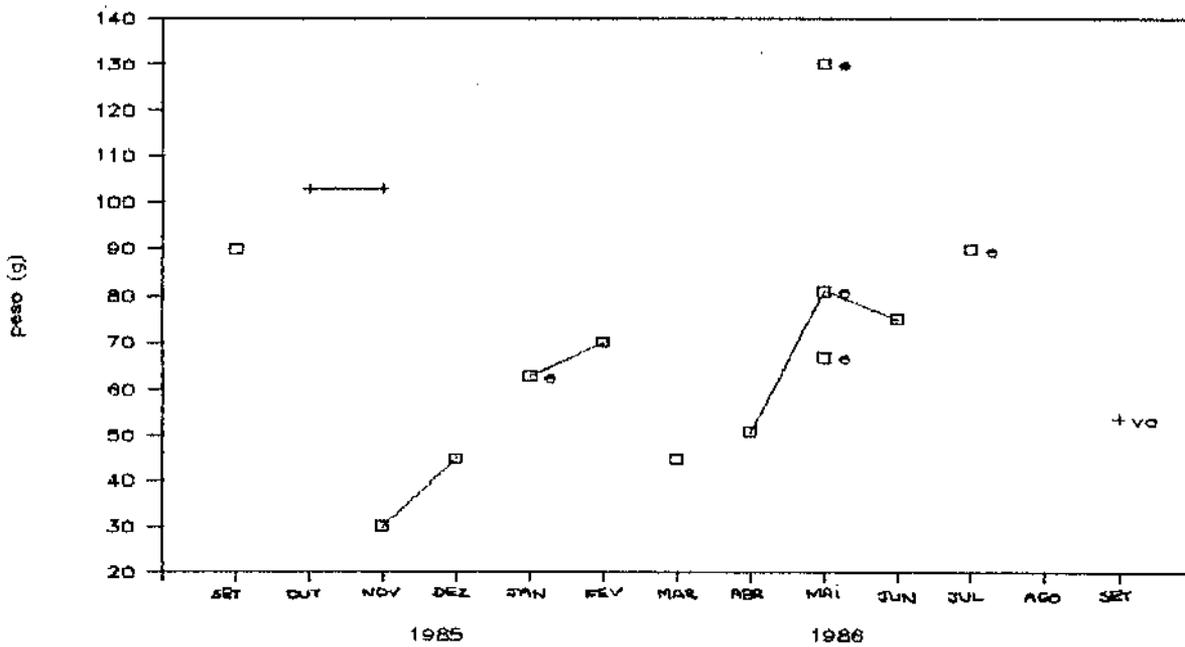


Figura 4a,b - Peso dos indivíduos capturados ao longo do ano em *Clyomys bishopi* (a) e *Oryzomys subflavus* (b). Cada ponto representa a captura de um indivíduo e os pontos interligados são capturas de um mesmo indivíduo (♂ = machos, e = escrotados, + = fêmeas, va = vagina aberta, vp = vagina com plugue copulatório).

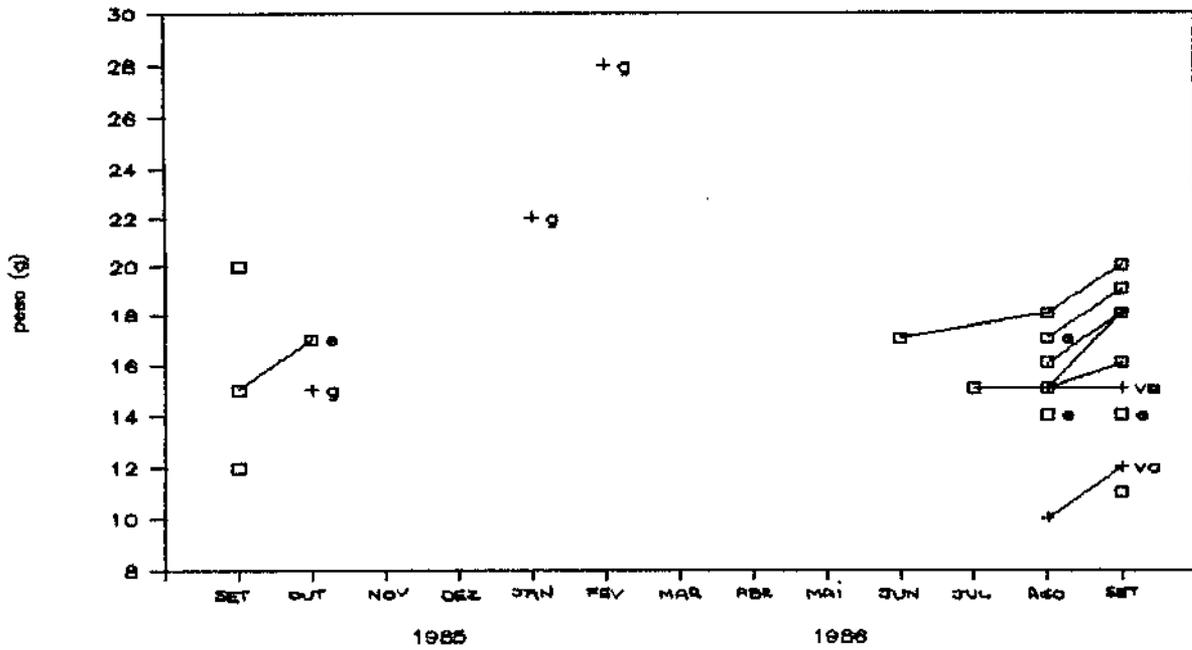
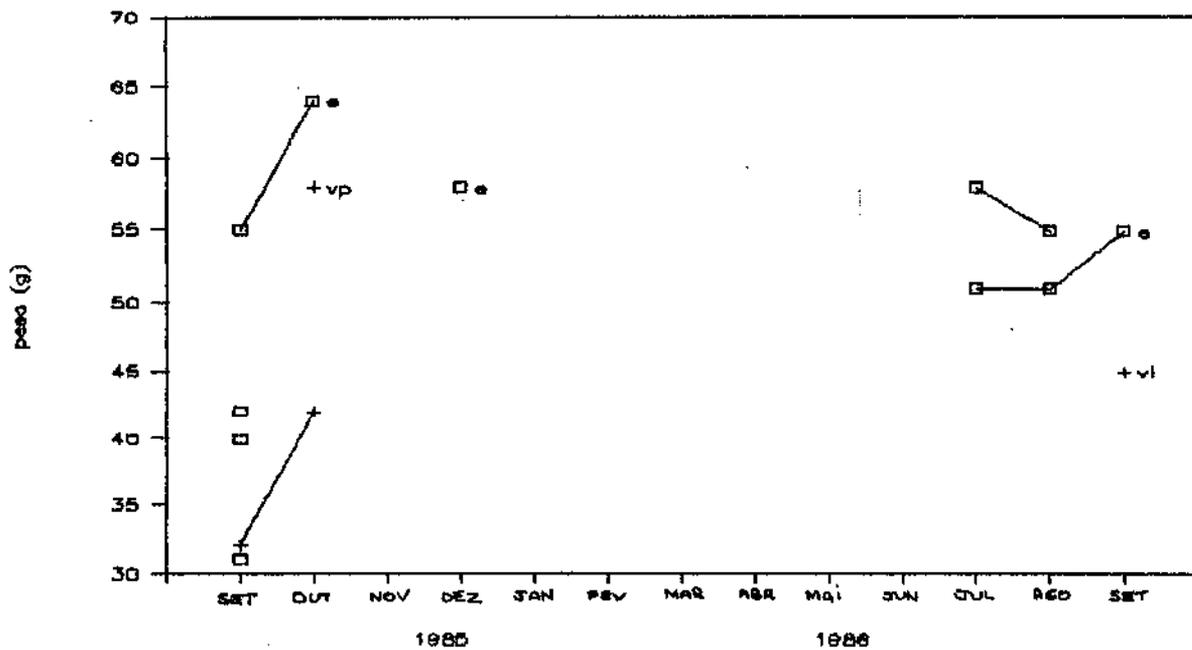
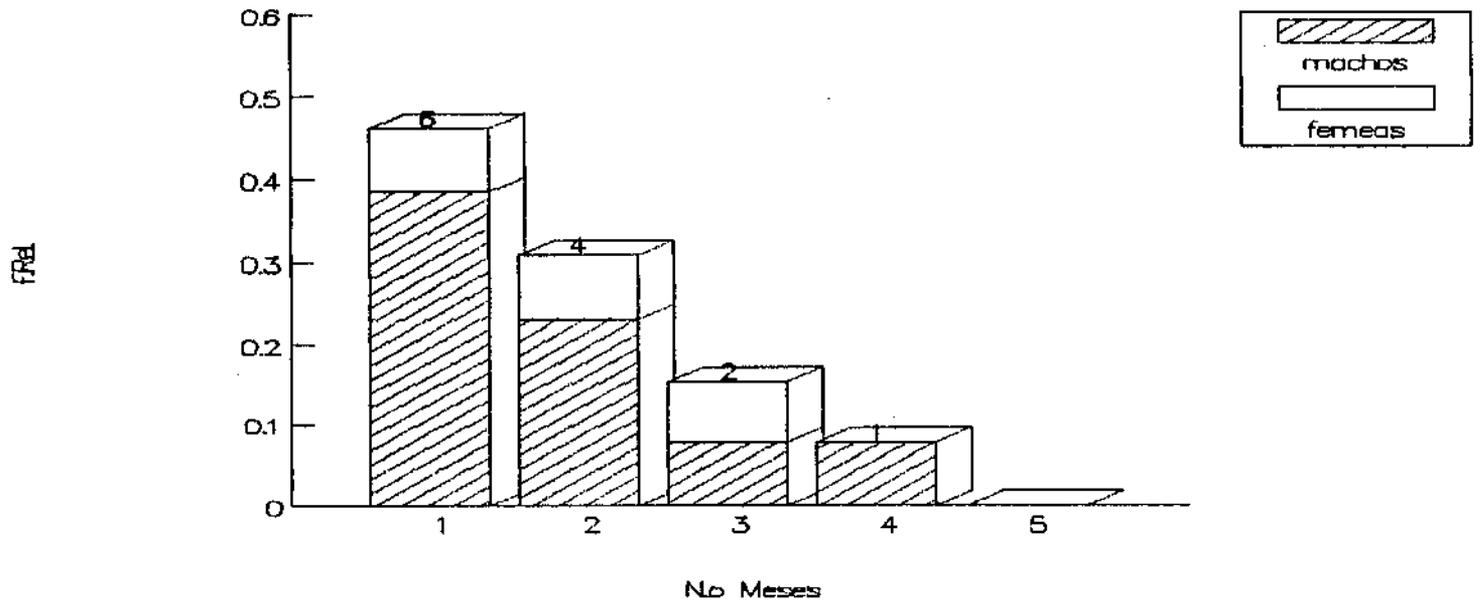
Oryzomys eliurus**Bolomys lasiurus**

Figura 4c,d - Peso dos indivíduos capturados ao longo do ano em Oryzomys eliurus (c) e Bolomys lasiurus (d). Cada ponto representa a captura de um indivíduo e os pontos interligados são capturas de um mesmo indivíduo (□ = machos, e = escrotados, + = fêmeas, va = vagina aberta, vp = vagina com plugue copulatório).

Clyomys bishopi



Oryzomys subflavus

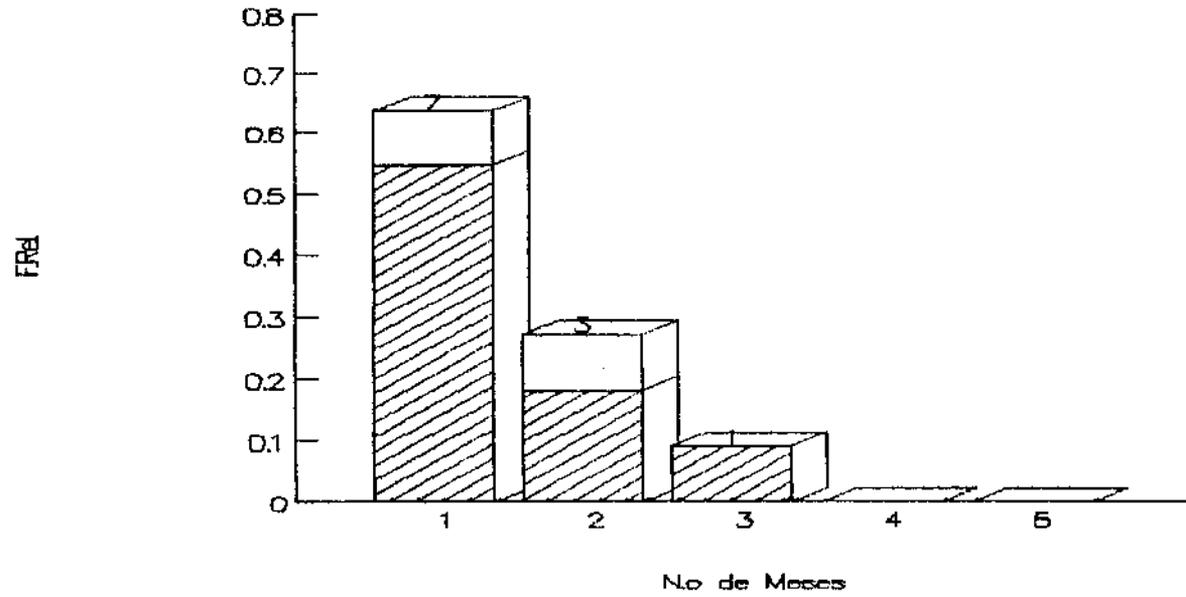
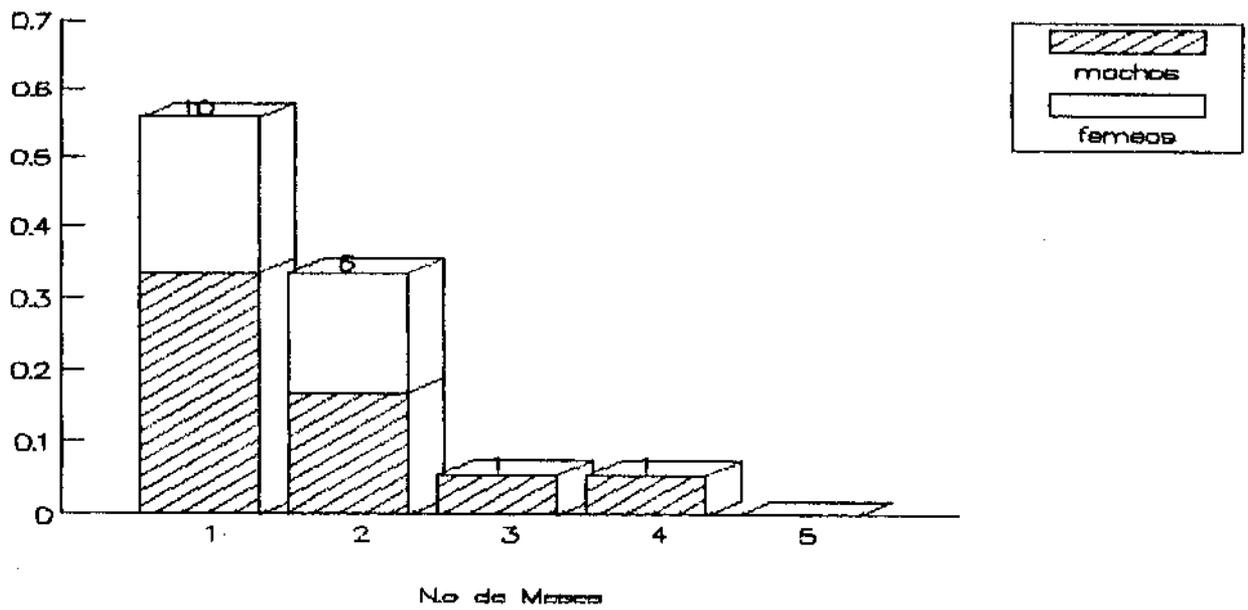


Figura 5a,b - Frequência relativa (F. Rel.) dos tempos de permanência individuais por sexo e espécie. Frequência absoluta acima de cada barra.

Oryzomys eliurus



Bolomys lasiurus

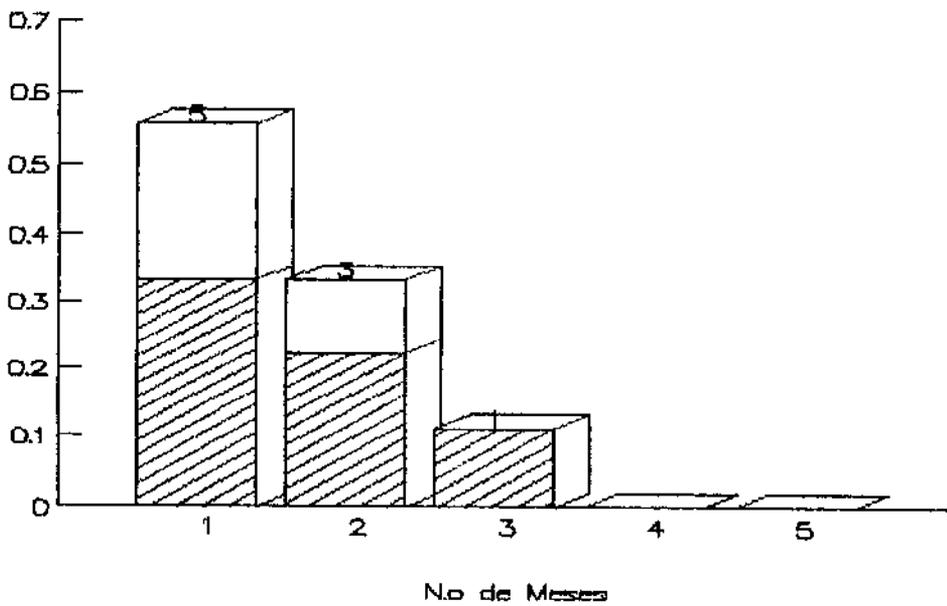
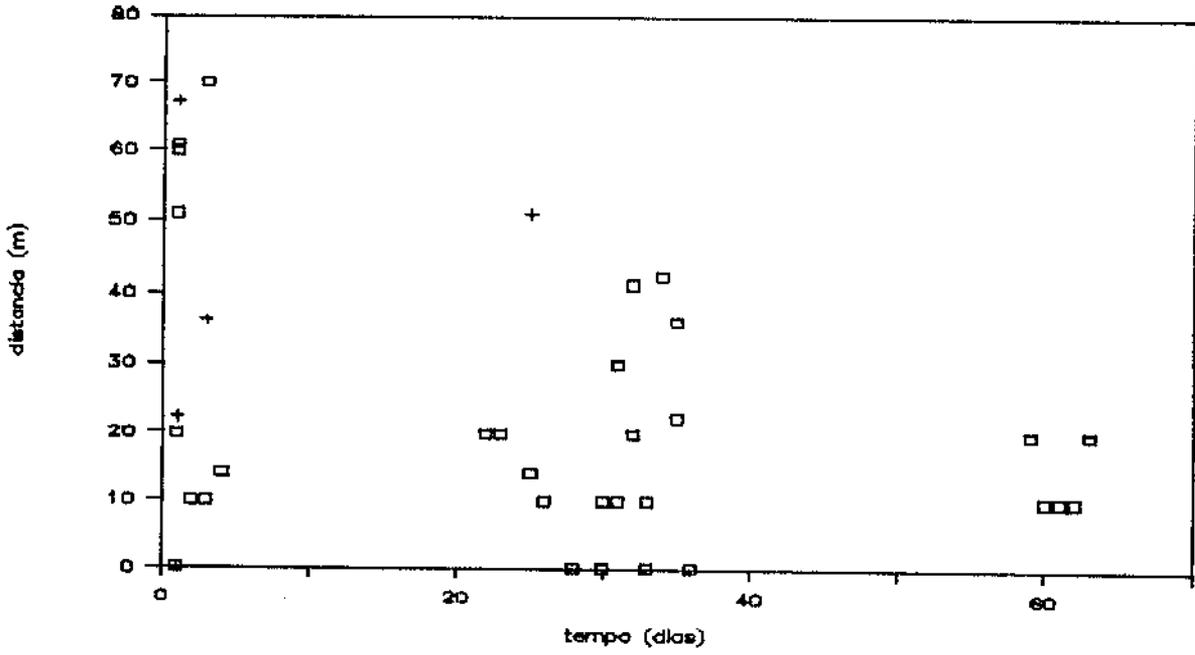


Figura 5c,d - Frequência relativa (F. Rel.) dos tempos de permanência individuais por sexo e espécie. Frequência absoluta acima de cada barra.

Clyomys bishopi



Oryzomys subflavus

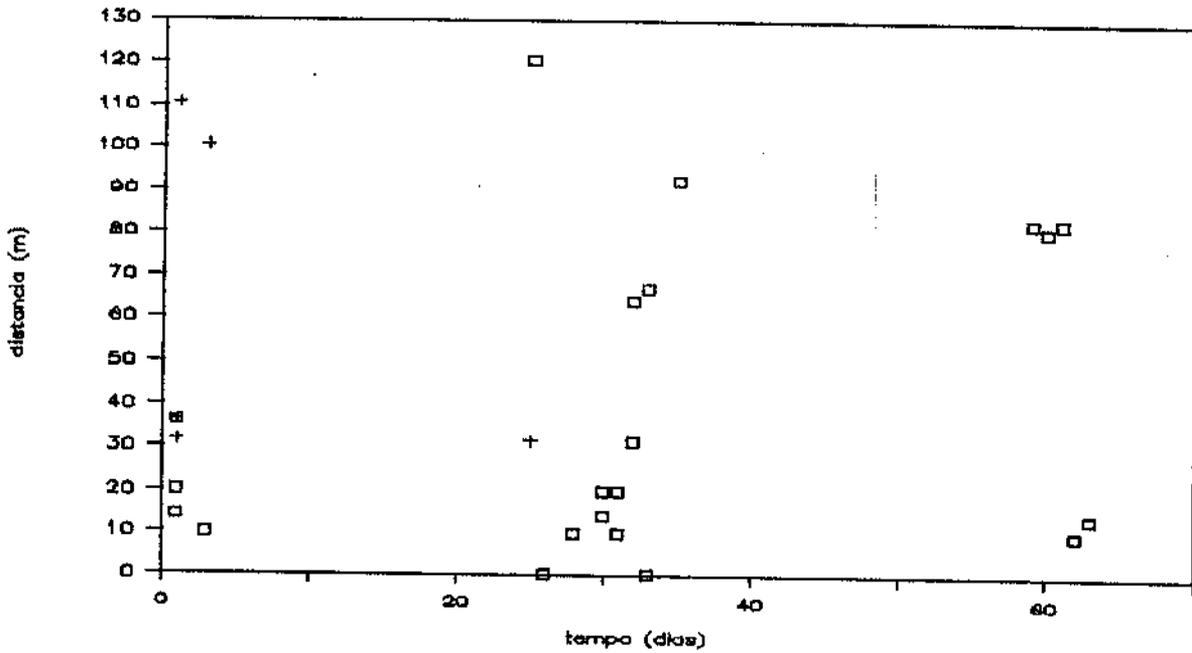


Figura 6a,b - Distâncias percorridas após a primeira captura (DPPC) em Clyomys bishopi (a) e Oryzomys subflavus (b) (□ = machos, + = fêmeas).

Oryzomys eliurus

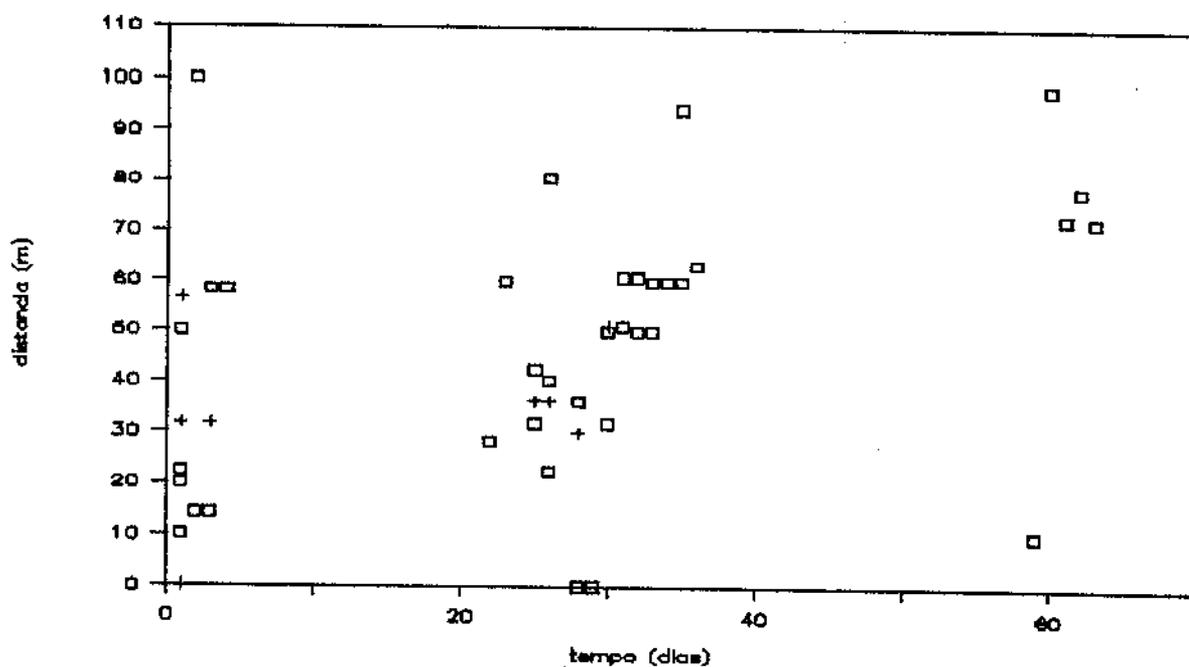


Tabela 3 - Densidades (ind/ha) de roedores em áreas de cerrado, de diferentes regiões

Local	espécies	Densidade			Tempo do estudo (meses)	Efeito de borda avaliado	Tamanho da área de estudo	Autores
		mín.	máx.	média				
Brasília, DF cerrado <u>sensu strictu</u> (15°40'S; 47°40'W)	Cb	-	-	-	12	não	16.00 ha	Alho & Pereira 1985
	Os	0	0.56	0.27				
	Oe	0	0.38	0.07				
	Bl	0	3.00	1.71				
	Cc	0	0.69	0.24				
	Ce	-	-	-				
Formosa, GO cerrado <u>s. strictu</u> (15°32'S; 47°02'W)	Cb	-	-	-	24	não	0.50 ha	Mello 1980
	Os	-	-	-				
	Oe	0	78.00	18.50				
	Bl	-	-	-				
	Cc	1	54.00	13.17				
	Ce	-	-	-				
Formosa, GO cerrado denso (15°32'S; 47°02'W)	Cb	-	-	-	24	não	0.50 ha	Mello 1980
	Os	-	-	-				
	Oe	0	10.00	4.67				
	Bl	-	-	-				
	Cc	0	20.00	4.67				
	Ce	-	-	-				
Formosa, GO capoeira (15°32'S; 47°02'W)	Cb	-	-	-	24	não	0.50 ha	Mello 1980
	Os	-	-	-				
	Oe	0	38.00	15.33				
	Bl	0	42.00	8.50				
	Cc	0	86.00	15.33				
	Ce	-	-	-				
Prudente de Moraes, MG cerrado <u>s. strictu</u> (19°28'S; 44°15'W)	Cb	-	-	-	12	não	1.20 ha	Valle et al 1982
	Os	2	9.17	5.35				
	Oe	-	-	-				
	Bl	2	16.67	8.61				
	Cc	-	-	-				
	Ce	0	2.50	0.56				
Itirapina, SP campo cerrado (22°15'S; 47°49'W)	Cb	0	1.96	0.98	13	sim	1.56 ha	Este estudo
	Os	0	1.02	0.42				
	Oe	0	3.82	0.75				
	Bl	0	1.48	0.40				
	Cc	-	-	-				
	Ce	-	-	-				

Cb = Clyomys bishopi, Os = Oryzomys subflavus, Oe = Oryzomys elurus, Bl = Bolomys lasiurus.

Cc = Calomys callosus, Ce = Calomys expulsus

DISCUSSÃO

Densidades e sua Variação em outros Cerrados

As densidades de Oryzomys subflavus e Bolomys lasiurus em Itirapina, SP, foram semelhantes àquelas encontradas por Alho & Pereira (1985) numa área de vegetação de cerrado sensu strictu no Parque Nacional de Brasília (Tabela 3). Oryzomys eliurus teve densidades mais altas em Itirapina que em Brasília. Embora Alho & Pereira não tenham considerado o efeito de borda da grade (o que resultaria em superestimativas das populações), como o tamanho da grade utilizada por esses autores foi relativamente grande (16 ha) esse erro deve ser pequeno (Flowerdrew 1976, Tanaka 1980).

Já as densidades de O.eliurus encontradas por Mello (1980) em Formosa, no Estado de Goiás, em um habitat de cerrado aparentemente sensu strictu, circundado por capoeira, e em habitat de vegetação secundária herbácea, foram mais altas que em Itirapina, SP. Apenas num terceiro habitat, com cobertura arbórea contínua e menor cobertura herbácea, Mello (1980) encontrou uma densidade de O.eliurus mais baixa que em Itirapina. B.lasiurus foi capturado por Mello apenas na área de vegetação secundária herbácea, e apenas no primeiro ano de estudo. No segundo ano sua densidade diminuiu até quase desaparecer. Apesar disso, no primeiro ano sua densidade foi maior que em Itirapina. Como as grades de captura utilizadas por Mello eram pequenas (0,5 ha), o efeito de borda deve causar um erro significativo. Entretanto, mesmo reduzindo as estimativas de Mello pela metade, as densidades de O.eliurus e B.lasiurus são ainda maiores que na área que estudei.

As densidades de B. lasiurus encontradas por Valle et al. (1982) numa latitude mais próxima à de Itirapina (em Prudente de Moraes, MG), foram também maiores que em Itirapina. As densidades de O. subflavus parecem equivalentes.

Brown (1984) propôs que as espécies, nas suas áreas periféricas de distribuição, teriam densidades menores e mais variáveis espacialmente que na área central de sua distribuição. São Paulo é uma área periférica da distribuição do cerrado (Gibbs et al. 1983) e das espécies que estudei (Walker 1984). Com exceção de Bolomys lasiurus, as densidades dessas espécies no Estado de São Paulo são semelhantes às suas densidades no Estado Minas Gerais e no Brasil Central, a área central de distribuição do cerrado. Entretanto, são necessários dados sobre a densidade dessas espécies em um maior número de localidades de áreas centrais e periféricas da área de distribuição do cerrado. Só assim poderão ser avaliadas não só diferenças de densidade, mas também diferenças na variação da densidade dentro de áreas periféricas e centrais.

O padrão de variação de densidade ao longo do ano em Itirapina foi semelhante ao de outras áreas de cerrado: as maiores densidades ocorreram do meio da estação seca até o início da estação das chuvas, portanto na transição entre as estações (Alho & Pereira 1985, Borchert & Hansen 1983, Dietz 1983, Mello 1980, Valle et al. 1982) (Figura 2). Na estação das chuvas ocorreram as menores densidades de todas as espécies. O aumento de densidade na estação seca ocorreu basicamente pelo recrutamento de indivíduos jovens (leves).

Atividade Reprodutiva

Oryzomys subflavus, Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus são roedores poliestros, com capacidade para reprodução o ano todo (Mello 1978a, 1982 e Villela & Alho 1984). Entretanto, o recrutamento de indivíduos jovens numa época definida indica que pelo menos houve maior atividade reprodutiva numa época anterior a esse recrutamento. Os jovens de Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus apareceram durante a estação das chuvas, em novembro de 1985 (Figura 4a,b). Em laboratório, O.subflavus levou em média cerca de 4 meses da fecundação das fêmeas até os filhotes já se encontrarem em idade reprodutiva (Villela & Alho 1983). Estimei então que os jovens que apareceram na estação das chuvas são resultado de fêmeas fecundadas em junho de 1985. Como C.bishopi teve um peso médio duas vezes maior que O.subflavus (Figura 4a,b), seu tempo de desenvolvimento deve ser maior. Os jovens de C.bishopi que apareceram na estação das chuvas devem ser então filhos de fêmeas fecundadas cerca de 4-5 meses antes, em maio-junho, isto é, do início até a metade da estação seca anterior.

Já o aparecimento de jovens de Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus ocorreu do meio para o final da estação seca (Figura 4c,d). O tempo da fecundação das fêmeas até os filhotes alcançarem idade reprodutiva em laboratório é menor nessas duas espécies, cerca de 3 meses (Mello 1978, 1982). Calculando por esse tempo, a fecundação das fêmeas deveria ter ocorrido então em abril ou maio, do início para o meio da estação seca, na mesma época de C.bishopi e O.subflavus.

Alho & Pereira (1985) verificaram a presença de fêmeas grávidas ao longo de todo o ano em O.subflavus e B.lasiurus, o que confirma o

fato dessas espécies serem poliestras. Os dados de Mello (1978b) mostram o mesmo para Calomys callosus, uma espécie de tamanho semelhante a O. eliurus, não capturada em Itirapina. Entretanto, Alho & Pereira (1985) observaram também épocas de maior atividade reprodutiva em B. lasiurus. A maior proporção de fêmeas grávidas de B. lasiurus capturadas por Alho & Pereira (1985) ocorreu em fevereiro e abril, durante a estação das chuvas. Essas fêmeas devem então ter sido fecundadas no início da estação das chuvas, o que é apoiado pela captura de fêmeas com plugues copulatórios apenas nessa época, em novembro de 1980 e outubro de 1981. Parece então que B. lasiurus, e também O. eliurus, que tem características demográficas semelhantes, podem ter, no cerrado, maior atividade reprodutiva da estação das chuvas (em Brasília), até o início da estação seca (em Itirapina), mas não do meio para o final da estação seca.

Tempos e Taxas de Permanência

Os tempos e taxas de permanência dos indivíduos de todas as espécies em Itirapina foram dos mais curtos já observados para o cerrado. Alho & Pereira (1985) encontraram uma taxa mínima de permanência de Bolomys lasiurus (chamada por esses autores de taxa de sobrevivência) de 30 a 60%. Em Itirapina, a taxa mais frequente foi 0% em todas as espécies (Figura 2) Apenas nos meses de maior densidade essa taxa alcançou 100%. O tempo máximo de permanência de um indivíduo encontrado por Mello (1980) foi de 3 meses em B. lasiurus e 4 meses em Oryzomys eliurus. O tempo médio de permanência de um indivíduo de B. lasiurus encontrado por Alho & Pereira (1985) foi de 4,3 meses. Em

Itirapina, os tempos de permanência mais frequentes em todas as espécies foram de 1-2 meses (Figura 5).

Razão Sexual

A razão sexual observada por Alho & Pereira (1985), Dietz (1983), Valle et al. (1982) foi bem próxima de 1:1. Por outro lado, Mello (1980) notou um número sempre "ligeiramente" maior de machos de Oryzomys elurus. Em Itirapina, o número de machos foi frequentemente duas vezes o número de fêmeas, embora essa diferença não tenha sido estatisticamente significativa (Tabela 2). Souza & Alho (1980) observaram uma razão sexual significativamente diferente de 1:1, em favor dos machos. A razão sexual parece ser variável no cerrado. Entretanto, em nenhum caso houve um maior número de fêmeas que de machos. Isto poderia ser explicado se houvesse competição entre machos por fêmeas, pelo menos em épocas de acasalamento. Assim, nessas épocas, os machos se concentrariam em áreas onde houvessem fêmeas, resultando numa razão sexual que os favoreceria.

Regulação Populacional de Roedores em Savanas Tropicais

As características demográficas dos roedores das savanas tropicais da Venezuela, os Llanos, são semelhantes às dos roedores de cerrado, também uma savana tropical: as densidades caem rapidamente na estação das chuvas; os picos de densidade na estação seca coincidem com o aparecimento de jovens; a reprodução ocorre o ano todo, mas há maior atividade reprodutiva na transição entre estações; os tempos de permanência são curtos e a razão sexual favorece os machos, pelo menos na estação seca (August 1981 e O'Connell 1981, apud O'Connell 1982).

August (1981) e O'Connell (1981) (apud O'Connell 1982) atribuíram a queda de densidade das espécies na estação das chuvas à inundação dos llanos que ocorre nessa estação. Isto reduziria a disponibilidade de locais próprios para ninhos nas espécies terrestres, o que aumentaria as taxas de mortalidade e dispersão. Mello (1980) também levantou essa hipótese para o cerrado. A falta de abrigo ou a dificuldade para a sua construção seria uma situação que afetaria mais os jovens que os adultos. Na estação das chuvas, os adultos teriam maior chance de sobrevivência que os jovens. Se essa hipótese fosse verdadeira, as menores espécies seriam mais afetadas que as maiores, já que os indivíduos menores perdem calor mais facilmente devido a sua maior razão área/volume do corpo (Schmidt-Nielsen 1970). Isso explicaria também a maior flutuação populacional das menores espécies, como Dryomys eliurus e Bolomys lasiurus, nos cerrados do Brasil e Zygodontomys brevicauda e Sigmomys alstoni nos llanos da Venezuela.

Uma hipótese alternativa seria a queda de densidade devida a uma redução na disponibilidade de alimento no final da estação seca. Esta redução aumentaria as taxas de mortalidade e dispersão, causando a queda de densidade. Taylor & Green (1976) mostraram que a disponibilidade de alimento influencia a atividade reprodutiva e a densidade em roedores granívoros de pradarias tropicais africanas do Kenia. Esses roedores têm um padrão de atividade reprodutiva semelhante ao que ocorre no cerrado brasileiro e nos llanos da Venezuela. A maior atividade reprodutiva ocorre três ou quatro meses após o início das chuvas, junto com a maior disponibilidade de sementes. Apenas o roedor herbívoro Otomys angoniensis reproduziu-se ao longo de todo o ano, não sendo afetado pela disponibilidade de sementes.

Clyomys bishopi é um herbívoro especializado em monocotiledôneas, embora se alimente também de sementes (Capítulo 2). Oryzomys subflavus, embora não tão especializado como C. bishopi, parece utilizar mais partes vegetativas de dicotiledôneas que Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus, que parecem ter uma dieta mais generalizada, com maior proporção de sementes na dieta (Capítulo 2). Realmente, na época de maior densidade, B. lasiurus e O. eliurus tiveram preferência por microhabitats com cobertura herbácea, onde sementes de monocotiledôneas são mais abundantes.

Durante a estação das chuvas, segundo observações pessoais de campo e de acordo com Mantovani (1982), a produção de frutos e o crescimento vegetativo são maiores. Portanto, nessa estação a oferta de brotos vegetativos, folhas, raízes e principalmente frutos seria maior. Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus devem ter então um aumento

na oferta de alimento um pouco após o início das chuvas, quando todas as plantas já rebrotaram e os frutos já estão sendo produzidos. Esta seria então uma boa época para o desenvolvimento dos jovens e sub-adultos, que de fato apareceram nesta época. Do início à metade da estação seca, os indivíduos novos, em condição reprodutiva, poderiam reproduzir-se. Nessa época existem ainda brotos, folhas novas e frutos da estação das chuvas. Da metade até o meio da estação seca, de julho a setembro, as folhas no cerrado já estão secas e existem poucos frutos. A atividade reprodutiva diminuiria junto com a densidade e as taxas de permanência devido à diminuição na oferta de alimento. Entretanto, nessa época é possível que outros fatores atuem na limitação do tamanho populacional, como algum tipo de comportamento social que forçasse a dispersão dos indivíduos (Fairbairn 1977, Gaines & McClenaghham 1980). Na estação das chuvas seguinte, ocorreria então o recrutamento dos jovens da nova geração.

Já a disponibilidade de sementes, principalmente a disponibilidade de sementes no solo, só começaria a aumentar três ou quatro meses após o início das chuvas, quando os frutos já tivessem sido produzidos e dispersos. De fato, Alho & Pereira (1985) observaram em Brasília uma maior quantidade de sementes no solo nessa época. As sementes que não germinassem na estação das chuvas, ficariam dormentes no solo durante a estação seca até a próxima estação favorável. Haveria então uma reserva de alimento no solo na estação seca. Para espécies com um desenvolvimento rápido, como Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus, esta seria então uma época boa para a reprodução e desenvolvimento dos jovens. Daí, a maior atividade reprodutiva e o recrutamento de jovens ter ocorrido nessa época em Itirapina e em

Brasília (Alho & Pereira 1985). A reserva de sementes iria diminuindo até o final da estação seca. Com o início das chuvas, a disponibilidade de sementes ter-se-ia reduzido muito, e as sementes que sobrassem começariam a germinar, havendo uma queda na sua disponibilidade e aumentando a dispersão e mortalidade de O. elius e B. lasiurus.

Essas duas hipóteses não são mutuamente exclusivas, ou seja, no final da estação seca/início das chuvas, tanto a disponibilidade de alimento como de materiais e locais para ninhos podem aumentar a mortalidade e dispersão, causando a queda de densidade. Ainda existe a possibilidade de uma terceira hipótese, do comportamento social aumentar a dispersão em altas densidades. De qualquer modo a regulação das populações far-se-ia principalmente pela mortalidade e dispersão num período de menor atividade reprodutiva (final da estação seca/início das chuvas), e não tanto pela redução da atividade reprodutiva, de forma semelhante ao descrito por Lack (1954) para aves.

Dispersão

As quedas de densidade no final da estação seca são muito rápidas para serem explicadas apenas por mortalidade. A dispersão dos indivíduos nessa época deve ser então um fator tanto ou mais importante que a mortalidade. Pelos dados de distâncias percorridas após a primeira captura (DPPC), a maior parte dos indivíduos de Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus se dispersam. Suas DPPC aumentam continuamente até a distância máxima possível, após o que os indivíduos desaparecem (Figura 6c,d). Em Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus alguns indivíduos dispersam (aumentando suas DPPC até desaparecerem), e outros não, pelo contrário, suas DPPC diminuem até o seu desaparecimento (Figura 6a,b). O desaparecimento desses indivíduos deve então ser devido à sua mortalidade. Em C. bishopi os indivíduos que se dispersam o fazem logo após a primeira captura; em O. subflavus parecem haver sempre os dois grupos todo o tempo: indivíduos em dispersão e residentes.

A dispersão antes da transição entre a estação seca e das chuvas deve ser menor que a dispersão após essa transição. Isto é indicado pelos tempos e taxas de permanência iguais a zero após a transição entre essas estações (Figuras 2 e 4). Portanto, a época em que ocorre maior dispersão parece estar relacionada com épocas de escassez de recursos e altas densidades, um mecanismo de dispersão comum em pequenos mamíferos (Gaines & McClenaghnam 1980). Nessas épocas, predominavam adultos em todas as populações, de modo que a dispersão parece ocorrer mais na idade adulta. Não foi possível avaliar a dispersão por indivíduos jovens e adultos durante a época em que havia

maior proporção de jovens nas espécies, do início das chuvas até a metade da estação seca. Entretanto, em Clyomys bishopi o peso médio dos indivíduos que permaneciam de um mês para o outro, considerados residentes, foi em média menor que o peso médio dos indivíduos capturados apenas em um período de captura, considerados vagantes, ou seja, indivíduos se dispersando (Figura 4a), o que indica dispersão em C.bishopi ocorre mais na idade adulta.

Para onde iriam os indivíduos que se dispersam? Ostfeld & Klosterman (1986) observaram que, numa população de Microtus californicus, em um ambiente heterogêneo, a dispersão ocorria no sentido do habitat de qualidade "superior" para o "inferior", e que este mecanismo poderia aumentar a estabilidade dessa população. Recentemente, Pullian (1988) propôs inclusive um modelo relacionando regulação populacional com a presença de habitats chamados "fonte" e "escoadouro". Seria possível que o campo cerrado, no final da estação seca, funcionasse como um habitat "fonte" de indivíduos para outros habitats "escoadouros"? O cerradão adjacente ao campo cerrado poderia ser o habitat escoadouro no final da estação seca, pelo menos para Dryzomys eliurus que foi capturado menos frequentemente no cerradão (Capítulo 2). O oposto pode acontecer com Dryzomys subflavus, que foi capturado mais frequentemente no cerradão, ou seja, o cerradão pode ser o habitat fonte e o campo cerrado o habitat escoadouro.

A razão sexual nos habitats fonte tanto poderia ser próxima de 1:1, como poderia favorecer aos machos. Tudo dependeria do grau de superposição em áreas de vida permitido pelos machos: quanto maior fosse, maior seria o número de machos possível no habitat fonte.

Tamanho de Corpo, Filogenia e Características Demográficas

O fato das espécies com menor massa e tamanho de corpo se dispersarem mais e terem maior flutuação populacional já foi observado em outros grupos de organismos (Gaston & Lawton 1988). Isso pode ser explicado em parte pelos hábitos alimentares mais generalizados, tamanho de prole e desenvolvimento rápidos, o que possibilita que essas espécies explorem fontes de recursos pouco previsíveis ou sazonais.

A estratégia das espécies de maior tamanho de corpo, principalmente Clyomys bishopi, mas também Oryzomys subflavus, é oposta, ou seja, a dieta é mais especializada em recursos mais previsíveis ou menos sazonais, e o tempo de desenvolvimento é necessariamente mais longo.

Assim, embora as diferenças filogenéticas entre o echimídeo C. bishopi e os cricetídeos se correlacionem com diferenças em dieta e flutuação populacional, o tamanho de corpo é um fator que parece se correlacionar melhor com essas diferenças. Isto está mais de acordo com os resultados de Steans (1983, 1984) para mamíferos e répteis, do que com os resultados de French et al. (1975)

CONCLUSÕES

As populações dos roedores do cerrado de Itirapina têm flutuações de tamanho semelhantes às que ocorrem em roedores de cerrados de outras latitudes, mais próximas a área central de distribuição do cerrado e das espécies de roedores comuns no cerrado. As maiores densidades ocorrem na estação seca, basicamente pelo recrutamento de jovens. Nas espécies de maior tamanho de corpo e que se alimentam de partes vegetativas de monocotiledôneas (Clyomys bishopi) e partes vegetativas e frutos de dicotiledôneas (Oryzomys subflavus), o recrutamento de jovens começa na estação das chuvas, os indivíduos permanecem na área até o meio da estação seca, quando então aumenta a mortalidade e dispersão. Nas espécies com menor tamanho de corpo e dieta mais generalizada, com maior proporção de sementes na dieta, o recrutamento de jovens começa no meio da estação seca e vai até o final, quando então os indivíduos já adultos se dispersam.

As populações são reguladas principalmente pela dispersão e mortalidade que ocorrem no final da estação seca/início das chuvas, cujas causas podem ser: redução na disponibilidade alimento; redução na disponibilidade de ninhos, destruídos pelas chuvas; comportamento social que force a dispersão em altas densidades. Esta dinâmica é semelhante à que ocorre em outras pradarias tropicais, como os llanos da Venezuela e em pradarias do Kenia, na África.

As diferenças de características demográficas entre as espécies parecem ter uma relação maior com diferenças em tamanho de corpo que diferenças em filogenia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alho, C.R.J. 1979. The application of a technique to survey small mammal populations under ecological circumstances. *Rev.Bras.Biol.* 39: 597-600.
- Alho, C.R.J. e Pereira, L.A. 1985. Population ecology of a cerrado rodent community in central Brazil. *Rev.Bras.Biol.* 45(4): 597-607.
- Arcese, P. e Smith, J.N.M. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in song sparrows. *Journal of Animal Ecology* 57: 119-136.
- Borchert, M. e Hansen, R.L. 1983. Effects of flooding and wildfire on valley side wet campo rodents in Brazil. *Rev.Bras.Biol.* 43: 229-240.
- Boyce, M.S. 1984. Restitution of r- and K- selection as a model of density-dependent natural selection. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 15: 427-447.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am.Nat.* 124: 255-279.
- Burnham, K.P. e Overton, W.S. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animal. *Ecology* 60: 927-936.
- Dietz, J.M. 1983. Notes on the natural history of some small mammals in Central Brazil. *J.Mamm.* 64: 521-523.
- Fairbairn, D.J. 1977. The spring decline in deer mice: death or dispersal? *Can.J.Zool.* 55: 867-871.
- Flowerdrew, J.R. 1976. Ecological methods. *Mammal Review* nº 6(4): 123-160.
- French, N.R., Stoddart, D.M. e Bobek, B. 1975. Patterns of demography in small mammal populations. pp. 73-102, Cap. 4, em "Small mammals, their productivity and population dynamics", ed. Golley, F.B., Petruszewicz, K. e Ryskowski, L. I.B.P. nº 5.
- Fretwell, S.D. 1972. *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, E.U.A.
- Gaines, M.S. e McClenagh, L.R., Jr. 1980. Dispersal in small mammals. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 11: 163-196.
- Gaston, K.J. e Lawton, J.H. 1988. Patterns in body size, population dynamics and regional distribution of bracken herbivores. *Am.Nat.* 132: 662-680.

- Gibbs, P.E., Leitão-Filho, H.F. e Shepherd, G.J. 1983. Floristic composition and community structure in an area of cerrado in SE Brazil. *Flora, Jena* 173: 433-449.
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *J.Ecol.* 59(2): 411-419.
- Hilborn, R., Redfield, J.A. e Krebs, C.J. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Can.J.Zool.* 54: 1019-1024.
- Jolly, G.M. e Dickson, J.M. 1983. The problem of unequal catchability in mark-recapture estimation of small mammal populations. *Can.J.Zool.* 61: 922-927.
- Korn, H. 1986. Changes in home range size during growth and maturation of the wood mouse (Apodemus sylvaticus) and the bank vole (Clethrionomys glareolus). *Oecol.(Berlin)* 68: 623-628.
- Krebs, C.J. 1985. The experimental analysis of distribution and abundance. 3a. ed. Harper & Row Publ., New York, E.U.A.
- Krebs, C.J. e Boonstra, R. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. *Can.J.Zool.* 62: 2440-2444.
- Lack, D. 1954. The regulation of animal numbers. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.
- MacArthur, R.H. e Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. *Monographs in Population Biology* 1: 1-203.
- Mantovani, W. 1982. Composição e Similaridade Florística, Fenologia e Espectro Biológico do Cerrado da Reserva Biológica de Mogi Guaçu. Tese de Mestrado - Instituto de Biologia - Depto de Morfologia e Sistemática Vegetal - UNICAMP. Campinas - SP.
- Mello, D.A. 1978a. Some aspects of the biology of Oryzomys eliurus (Wagner, 1845) under laboratory conditions (Rodentia, Cricetinae). *Rev.Bras.Biol.* 38: 293-295.
- Mello, D.A. 1978b. Biology of Calomys callosus (Rengger, 1830) under laboratory conditions (Rodentia, Cricetinae). *Rev.Bras.Biol.* 38: 807-811.
- Mello, D.A. 1980. Estudo populacional de algumas espécies de roedores do cerrado (Norte do Município de Formosa, Goiás). *Rev.Bras.Biol.* 40: 843-860.
- Mello, D.A. 1982. Biologia de Zygodontomys lasiurus (Rodentia-Cricetidae) em condições de laboratório. *Brasil Florestal* 50: 57-63.

- Nichols, J.D. 1986. On the use of enumeration estimators for interspecific comparisons, with commentes on a "trappability" estimator. *J.Mamm.* 67(3): 590-593.
- Nichols, J.D. e Pollock, K.H. 1983. Estimation Methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *J.Mamm.* 64(2): 253-260.
- O'Connell, M.A. 1982. Population biology of North and South American grassland rodents: A comparative review. *Spec.Publ. Pymatuning Lab.Ecol.* 6: 167-185.
- Ostfeld, R.S. e Klosterman, L.L. 1986. Demographic substructure in a California vol population inhabiting a pathy environment. *J.Mamm.* 67: 693-700.
- Pianka, E.R. 1970. On r and K selection. *Am.Nat.* 104: 592-597.
- Pullian, H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *Am.Nat.* 132: 652-661.
- Schmidt-Nielsen, K. 1970. *Animal Physiology*. 3ª ed. Prentice-Hall.
- Souza, J.M. e Alho, C.J. 1980. Distribuição espacial do roedor silvestre Zygodontomys lasiurus em habitat natural do cerrado. *Brasil Florestal* 44: 31-74.
- Stearns, S.C. 1983. The influence of size and phylogeny on patterns of coveriation among life-history traits in the mammals. *Oikos* 41: 173-187.
- Stearns, S.C. 1984. The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123: 56-72.
- Tanaka, R. 1980. Controversial problems in advanced reserch on estimating populations densities of small rodents. *Res.Pop.Ecol.*, supl. 2: 1-67.
- Taylor, K.D. e Green, M.G. 1976. The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. *J.Zool., Lond.* 180: 367-389.
- Valle, C.M.C., Alves, M.C., Santos, I.B. e Varejão, J.B.M. 1982. Observações sobre a Dinâmica de População de Bolomys lasiurus (Lund 1841), Calomys expulsus (Lund 1841) e Oryzomys subflavus (Wagner 1842) em vegetação de cerrado no vale do Rio das Velhas (Prudente de Moraes, Minas Gerais, Brasil - 1981)(Rodentia = Cricetidae). *Lundiana, Belo Horizonte*, nº 2: 71-83.
- Villela, O.M.M. e Alho, C.J.R. 1983. Postnatal development and growth of Oryzomys subflavus (Rodentia:Cricetidae) in laboratory setting. *Rev.Bras.Biol.* 43: 321-326.

Walker, E.P. 1975. Mammals of the world. 3^d ed. John Hopkins Press, Baltimore.

Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. Am.Sci. 65: 590-597.

Capítulo 2:

Variação Sazonal de Nichos e Seleção de Microhabitats

RESUMO

Numa época de escassez recursos (declínio populacional), se ocorre competição interespecífica, as populações devem restringir a diversidade de categorias utilizadas do recurso pelo qual competem, de forma a evita-la; se ocorrer apenas competição intraespecífica, as populações aumentariam a diversidade de categorias desse recurso. Se houvesse competição por microhabitats, dependendo do grau de semelhança da preferência de microhabitat entre as espécies, a superposição de microhabitats poderia aumentar, diminuir ou não se alterar com o aumento da competição. Analisei então a variação da dieta, seleção de microhabitats e superposição de nichos espacial e alimentar, em épocas de crescimento e declínio populacional, numa comunidade de roedores de vegetação de cerrado em Itirapina, SP, Brasil. Os roedores foram marcados e recapturados em períodos mensais de 6 noites de captura, durante 13 meses, de setembro de 1985 a setembro de 1986, em uma grade de pontos de captura com 1,32 ha. Analisei a seleção de microhabitats pelo método de Crowell & Pimm, através de análise de regressão linear múltipla.

Na época de declínio populacional, no final da estação seca/início das chuvas, as larguras e as superposições de nicho alimentar em geral maiores e os coeficientes parciais de regressão positivos, indicam que nessa época houve competição intraespecífica, mas não interespecífica, por alimento. Na época de crescimento populacional, do início à metade da estação seca, as larguras e superposições de nicho espacial em geral maiores e os coeficientes parciais de regressão negativos indicam que houve competição intraespecífica por microhabitats.

Palavras chave: Roedores; nicho; superposição de dieta; superposição de microhabitats; seleção de microhabitats; variação sazonal; competição; cerrado.

ABSTRACT

At a time of resource scarcity (population decrease), if interspecific competition occurs, the populations must restrict the diversity of categories of the kind of resource being utilized which is the subject of competition, in order to avoid it. If only intraspecific competition occurs, the populations must increase and not restrict the diversity of resource categories used. In microhabitat competition, depending on the similarity of the microhabitat preference between species, the microhabitat overlap could increase, decrease, or remains almost the same. I analyze here the variation of the diet, microhabitat selection and space and food niche metrics at times of population increase and decrease in a community of four species of brazilian cerrado vegetation rodents, in Itirapina, SP, Brazil. The rodents were marked and recaptured in monthly sessions of 6 consecutive capture nights, during 13 months, from september 1985 until september 1986, in a 1.32 ha grid. I analyzed the microhabitat selection by stepwise multilinear regression (Crowell & Pimm's method).

At a time of population decrease, at the end of the dry season/begin of the rainy season, the greater food niche breadth and overlap and the positive partial regression coefficients indicate that there was intraspecific, but not interspecific, competition for food. At the time of population increase, from the beginning until the middle of the dry season, the greater space niche breadth and overlap and the negative partial regression coefficients indicate that there was intraspecific competition for microhabitats.

Key words: Rodents; niche; diet overlap; microhabitat overlap; microhabitat selection; seasonal variation; competition; cerrado.

INTRODUÇÃO

Os biólogos sempre estiveram interessados nas diferenças de morfologia e hábitos entre espécies relacionadas e suas causas. A partir dos experimentos e idéias de Gause (1934) e dos modelos matemáticos de Volterra (1926) e Lotka (1932) (apud Schoener 1986), surgiu o princípio da exclusão competitiva. Segundo este princípio, espécies semelhantes não poderiam coexistir sem uma diferença ecológica, como tipo de alimento ou habitat, e, a partir disso, os biólogos começaram a procurar diferenças que "permitissem a coexistência das espécies". Estes estudos são chamados de partilha de recursos, de estrutura de comunidades ou guildas.

A linguagem utilizada nesses trabalhos é baseada no conceito de nicho de Hutchinson (1957), conhecido como "modelo de hipervolume". Atualmente, o nicho é definido como uma distribuição de frequências da utilização das categorias de um recurso (Schoener 1986). A utilização pode ser imaginada como um histograma de frequências relativas onde são colocadas as proporções (p_{ih}) da utilização por uma espécie de cada categoria (i) de um recurso do nicho (h), por exemplo alimento. Assim como no hipervolume de Hutchinson, a utilização pode ser multidimensional e os histogramas são frequentemente apresentados como uma distribuição contínua. Cada recurso ou dimensão é uma dimensão do nicho.

Muitas vezes a dimensão alimento é chamada de nicho alimentar, a dimensão espaço de nicho espacial, etc. A partilha de recursos é então descrita em termos de largura e superposição das dimensões do nicho entre as espécies. A largura de nicho é frequentemente medida pela

diversidade de categorias utilizadas de um recurso (Schoener 1986).

Atualmente, a importância da competição interespecífica como causa das diferenças no uso de recursos e como a principal força estruturadora das comunidades, tem gerado um debate extenso. Críticas de natureza metodológica e filosófica foram feitas aos trabalhos sobre partilha de recursos e competição (ex.: Wiens 1977, Connor & Simberloff 1979, 1986, Connell 1980, MacNally 1983). Por outro lado, surgiram críticas a essas críticas (para mais referências ver Schoener 1986). Assim, não há um consenso sobre a importância da competição interespecífica na estruturação de comunidades.

As melhores evidências de atuação da competição vêm de manipulações experimentais de populações parcialmente competidoras (Grant 1972, Connell 1975 e Neil 1975), embora, devido a problemas práticos, torne-se difícil uma abordagem experimental no campo. Uma abordagem alternativa é a observação de respostas de consumidores a uma variação natural da disponibilidade de alimento. A competição interespecífica ocorreria mais provavelmente numa época de escassez de alimento, indicada pela redução na densidade, aumento da dispersão e mortalidade (Fretwell 1972). Se isto ocorresse, as populações deveriam restringir a diversidade do recurso pelo qual competem, evitando assim a competição (Schoener 1986). Entretanto, se houver apenas competição intraespecífica na época de escassez de recursos, o resultado seria oposto: as populações tenderiam a aumentar a diversidade de suas dietas (MacArthur & Pianka 1966, Pullian 1974) ou dos habitats utilizados (Fretwell 1972, MacArthur & Levins 1964, 1967).

Em relação a utilização de habitats, toda uma teoria se formou para explicar a seleção de habitats e sua relação com a competição

intra e interespecífica (MacArthur & Levins 1964, 1967, Fretwell 1972, Rosenzweig 1974, 1981, Pimm & Rosenzweig 1981). Crowell e Pimm (1976) e Schoener (1974), independentemente chegaram a propor um método "direto" para medir a competição, através de "coeficientes de interação entre espécies", e analisar a seleção de habitats. Este método foi aplicado a algumas comunidades de roedores (ex.: Hallet 1982, Hallet et al. 1983), embora a sua confiabilidade tenha sido questionada por Rosenzweig et al. (1985) e Abramsky et al. (1986) (entretanto veja Pimm (1985) e Schoener (1985) para um ponto de vista contrário).

Segundo Rosenzweig & Pimm (1986), de acordo com a teoria de seleção de habitats, as espécies poderiam ter três tipos de preferências por habitats:

(1) Preferência em comum. As espécies ocupam o mesmo habitat, quando a densidade é baixa. Quando aumentam a densidade e a competição interespecífica, diferenças de habitat podem surgir por comportamento agressivo, ou seja, competição por interferência. Uma espécie dominante forçaria a outra (ou as outras) espécie (s) subordinada (s) a usar habitats secundários em preferência. Se a subordinada fosse totalmente excluída do habitat preferido, as duas espécies teriam nichos espaciais diferentes; se a subordinada fosse apenas forçada a usar habitats secundários, mas não excluída do habitat preferido, a espécie dominante teria o nicho espacial incluído no da espécie subordinada (Colwell & Fuentes 1975). Em ambos os casos a superposição de nicho espacial diminuiria, já que as espécies passariam a ocupar pelo menos alguns habitats de forma diferente. Se houvesse apenas competição intra ou interespecífica por exploração de recursos no

habitat preferido, ambas as espécies seriam forçadas a utilizar habitats secundários. Se esses habitats fossem os mesmos para ambas as espécies, as superposições de nicho espacial pouco se alterariam. É importante deixar claro que, competição em um habitat não significa competição em todos os habitats em que as espécies ocorrem. É possível que ocorra competição em um habitat, mas que o "recurso" habitats, como um todo, não seja limitante.

(2) Preferências distintas. Cada espécie ocupa seu habitat preferido quando as densidades nesses habitats são baixas. Quando aumentam a densidade e a competição intraespecífica, as espécies começam a invadir habitats secundários. Nos habitats em que uma espécie é um competidor inferior em relação a outras espécies, as chances de invasão são pequenas. Entretanto, devem haver alguns habitats onde a invasão seria possível e vantajosa. A superposição de nicho espacial deve ser menor em baixas densidades e maior em altas densidades.

(3) Preferências parcialmente comuns. As espécies têm uma preferência em comum por um determinado habitat, dito "central", mas preferências distintas por habitats secundários "periféricos". Rosenzweig & Pimm (1986) chamaram este padrão de organização centrífuga de comunidades. Quando a densidade no habitat preferido é baixa, as espécies ocupam o mesmo habitat, como na situação de preferência em comum. Com o aumento da densidade e da competição intra ou interespecífica, as espécies passariam a utilizar habitats secundários, que seriam diferentes de espécie para espécie. A superposição de nicho espacial seria maior em baixas densidades e menor em altas densidades.

Em termos de superposição de nicho espacial, em situações de preferência em comum e parcialmente comum com competição

interespecífica, a tendência geral é a mesma: a superposição diminui com o aumento da competição. Entretanto, na preferência em comum, os habitats secundários são os mesmos para as espécies, e na preferência parcialmente comum são diferentes, o que resultaria em maiores superposições no caso de preferência em comum.

O habitat pode ainda ser subdividido em duas dimensões, o macro e o microhabitat, que podem ser selecionados de formas diferentes pelas espécies (Morris 1987). Por isso, é importante que a escala de habitat analisada fique claramente definida.

Os roedores do cerrado, uma vegetação tropical sulamericana do tipo savana arbustiva com estações secas e chuvosas bem marcadas (Eiten 1972), parecem ter flutuações populacionais também bem marcadas, com maiores densidades durante a estação seca e menores durante a estação das chuvas (Capítulo 1). Estes roedores têm também um uso diferenciado de habitats e microhabitats (Alho 1981, Borchert & Hansen 1983, Mares et al. 1986). Seria interessante então determinar a largura e superposição de nichos numa comunidade de roedores de cerrado, e avaliar a sua variação entre épocas de crescimento e declínio populacional. Pela comparação dos padrões de largura e superposição de nichos das espécies entre essas épocas, seria possível determinar a ocorrência de competição intra e interespecífica. Este é um dos objetivos deste trabalho. Outro objetivo, que complementa o anterior, é aplicar o método de Crowell & Pimm (1976), para determinar os mecanismos de seleção de microhabitats e a relação dos "coeficientes de interação entre espécies" com os padrões de largura e superposição de nichos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Os dados foram coletados numa área de vegetação de cerrado da Estação Experimental do Instituto Florestal do município de Itirapina, SP, localmente conhecida como "Valério" (22°15'S, 47°49'W). Essa área, que tem aproximadamente 150 ha, é ligada a outras manchas de cerrado apenas por matas de galeria e totalmente cercada por plantações de Pinus spp. Uma parte da área é formada por campo cerrado, com árvores isoladas, esparsas, com altura média de 2 a 3 m, cobertura arbórea entre 10 e 20% e espaços abertos com vegetação herbácea-subarbustiva; outra parte por cerrado denso, com cobertura arbórea de 50 a 70%, altura média de 5 a 8 m e vegetação herbácea-subarbustiva rala (segundo a conceituação de Goodland 1971 e Gibbs et al. 1983). O campo cerrado localiza-se nas partes mais baixas e o cerrado denso nas mais altas, formando um gradiente de cobertura herbácea-subarbustiva e arbórea das partes mais baixas para as mais altas.

O clima na região tem duas estações bem marcadas, uma seca e uma chuvosa. Pela classificação de Koppen, um clima CWA, tipo mesotérmico de inverno seco. Em 1985 a estação seca ocorreu de maio a outubro (estação seca 1); em 1986 de abril a outubro (estação seca 2). A estação das chuvas ocorreu de novembro de 1985 a março de 1986. A precipitação total foi de 118,9 mm durante a estação seca 1; 267,4 mm durante a estação seca 2, e 1056,9 mm durante a estação das chuvas. As temperaturas máxima e mínima médias foram de 26,3°C e 14,1°C, respectivamente, durante a estação seca 1; 27,5°C e 15,0°C durante a estação seca 2, e 28,7°C e 18,8°C durante a estação das chuvas (dados

fornecidos pelo 7º Distrito de Meteorologia (EME), Ministério da Agricultura, estação São Carlos).

Métodos de Campo

Os animais foram marcados e recapturados em uma grade fixa com 156 pontos de armadilha, espaçados 10 m entre si, formando 12 linhas paralelas e ocupando uma área de 120x110m (1,32 ha). Nessa grade ocorriam campo cerrado e cerrado denso, com um gradiente de cobertura vegetal: a cobertura herbácea-subarborescente diminuía do campo cerrado para o cerrado denso, e a cobertura arbórea aumentava.

Realizei 13 períodos mensais de marcação e recaptura, de setembro de 1985 a setembro de 1986, com duração de 6 noites consecutivas cada um. Devido à limitação do número de armadilhas disponíveis (98) e número de pessoas para maneja-las (1), optei pela técnica de transectos móveis de Alho (1979), com algumas variações. Em cada noite, dispus 78 armadilhas Tomahawk de 30 x 15 x 15 cm sempre em 6 linhas alternadas da grade, de forma que em cada noite apenas metade dos pontos da grade possuíam armadilha. Nas três primeiras noites utilizei as linhas ímpares e nas três últimas as linhas pares, de forma que até o final do período todos os pontos tinham 3 noites consecutivas com armadilha. Com esta técnica foi possível amostrar uma área maior que a que seria possível com armadilhas fixas e um espaçamento de 10 m. Como isca utilizei um pedaço de batata doce e banana em cada armadilha, que se mostraram eficientes em testes preliminares.

Os animais foram marcados pelo corte de dedos, no máximo 2 por pata. Cada animal capturado na grade era marcado se necessário, anotado seu número e ponto de captura, examinado quanto ao sexo, condição reprodutiva (posição dos testículos nos machos (bolsa escrotal/abdome) e vagina aberta/fechada, mamilos aparentes nas fêmeas), pesado e tiradas medidas da cauda, cabeça e corpo, patas posterior e anterior. As fezes foram coletadas e guardadas a seco, congeladas, para análise posterior

Sacrifiquei alguns indivíduos para identificação e comparação do conteúdo estomacal e fecal. Estes indivíduos foram coletados em linhas de armadilhas distantes pelo menos 1.000 m da grade, em áreas fisionômicas semelhantes. Esses indivíduos foram utilizados também para a identificação das espécies, através da comparação de pele e crânio com exemplares depositados no Museu Nacional no Rio de Janeiro, RJ, e no Museu de Zoologia da USP, SP.

Para ter uma estimativa das coberturas herbácea-subarbustiva e arbórea, dei duas notas, uma para cada tipo de cobertura, em cada ponto da grade. Como visualmente só consegui diferenciar quatro graus de cada tipo de cobertura, as notas variaram de 1 a 4 para cada cobertura. Para simplificação, a cobertura herbácea-subarbustiva será chamada apenas de "cobertura herbácea"

Análise dos Dados

Agrupei os dados nas três estações que cobriram o tempo de estudo: estação seca 1 (set.-out. de 1985), estação das chuvas (nov. de 1985 a março de 1986) e estação seca 2 (abr.-set. 1986).

Todas as análises foram feitas com o pacote estatístico SYSTAT (Wilkinson 1986).

Nicho

O uso de habitats e microhabitats e o nicho espacial são frequentemente analisados através de métodos de análise multivariada aplicados a diversas variáveis medidas nos locais onde cada animal é capturado, especialmente Análise de Discriminante (M'Closkey 1978, Dueser & Shugart 1979, Seagle 1985). Esses métodos têm como premissas que as variáveis utilizadas sejam independentes, sigam uma distribuição normal multivariada e tenham igualdade de variâncias (Cooley & Lohnes 1971). A distribuição das variáveis de cobertura vegetal que utilizei é desconhecida e sua escala de mensuração foi apenas ordinal. Assim, preferi seguir um procedimento semelhante ao utilizado por Llewellyn & Jenkins (1987), classificando os pontos da grade em categorias de microhabitats e analisando os dados categóricos resultantes com testes log-lineares. Cada arranjo das notas de cobertura herbácea e arbórea defini como categoria de microhabitat, permitindo, em teoria, a existência de 16 categorias de microhabitat.

Analisei o nicho alimentar em termos da dieta geral, basicamente através da análise das fezes dos animais capturados, em termos de

quatro categorias apenas: frutos e/ou sementes, partes vegetativas de monocotiledôneas, partes vegetativas de dicotiledôneas e artrópodos.

O material vegetal como o animal presente nas fezes, foi fixado em FAA (5 partes de Formol 40%, 50 partes de Álcool 95°, 40 partes de H₂O destilada e 2 partes de Ácido Acético). Para a análise, o material fecal foi macerado manualmente para homogeneização, misturado e retirada uma amostra. A amostra foi colocada sobre uma lâmina, aquecida em uma placa quente, tratada com ácido láctico para clareamento e desidratada pingando-se uma série de álcoois de 50° a 99°, deixando o álcool evaporar entre cada etapa. As lâminas foram montadas em meio de gelatina-glicerina, com laminulas de 20 x 20 mm e vedadas com esmalte de unha, comercial, transparente. Desenvolvi esse procedimento baseando-me em Hansson (1970).

As lâminas foram examinadas em microscópio com aumento de 80 x e uma ocular dividida em grade. A área visual de cada fragmento observado foi estimada através do número de intersecções da grade que se superpunham com o fragmento. A partir disso foi estimada a densidade relativa de cada categoria da dieta. Segundo Hansson (1970) este método dá um resultado mais próximo da proporção real de cada categoria nas fezes.

Foram escolhidos 10 campos visuais ao acaso e, em cada um, a área visual de cada fragmento foi estimada. Esse número de campos visuais foi estimado como o número médio a partir do qual o resultado não se alterava (Hansson 1970).

Os fragmentos encontrados foram classificados em cinco categorias:

- 1,2. partes vegetativas de monocotiledônea (1) ou dicotiledônea (2) - a partir da parede celulósica, formato e disposição das células de tecidos vegetais;
3. fruto e/ou semente - a partir de grânulos de amido e testas de semente;
4. artrópodos - partes do exoesqueleto;
5. outros - fragmentos não identificados.

Como a concentração de material fecal variou entre amostras e entre lâminas, as frequências absolutas de cada categoria da dieta não são comparáveis entre lâminas diferentes. Por isso, calculei a frequência relativa de cada categoria, em cada lâmina, e transformei-as para $\arcseno\sqrt{x}$, para que se aproximassem mais de uma distribuição normal (Zar 1984). Os dados assim transformados foram comparados entre espécies, estações do ano, classes de peso e sexos através de análise de variância multivariada (MANOVA).

Calculei a largura de dieta (ou de nicho alimentar) pelo índice de diversidade de Simpson (B), utilizado primeiramente por Levins (1968):

$$B = 1 / \sum_j p_j^2$$

onde p_j é a proporção relativa de uso da categoria j de um recurso por um consumidor.

Para o nicho espacial, como a disponibilidade de categorias de microhabitats era conhecida (q_j), utilizei um índice que calcula a largura de microhabitats (do nicho espacial) relativa à disponibilidade do recurso, o índice de Hurlbert (1978):

$$B' = 1 / \sum_j (p_j^2 / q_j)$$

A superposição de dietas (nicho alimentar) foi calculada pelo índice de Pianka (1973):

$$O_{ik} = \frac{\sum_j p_{ij} p_{kj}}{\left(\sum_j p_{ij}^2 \cdot \sum_j p_{kj}^2 \right)^{1/2}}$$

onde p_{ij} é a proporção da categoria j de um recurso, utilizada pelo consumidor i , e p_{kj} é a proporção da categoria j , utilizada pelo consumidor k .

Como a disponibilidade do recurso microhabitat é conhecida, um índice que incorporasse essa disponibilidade daria uma estimativa mais real da superposição de nicho espacial. Assim, para calcular a superposição de nicho espacial utilizei também o índice de Pianka, O_{ik} , mas com uma modificação. Em vez de utilizar a proporção de capturas em cada microhabitat, utilizei a proporção utilizada em relação ao total disponível de cada microhabitat. Deste modo, a superposição de nicho espacial também foi analisada em relação à disponibilidade do recurso.

Seleção de Microhabitats

Comparei as frequências de captura por microhabitat de cada espécie com a frequência de cada microhabitat na grade para verificar se estes foram usados de acordo com a proporção disponível ou não. Além disso, defini um índice para comparar a intensidade de uso de cada microhabitat (I_m):

$$I_m = \frac{\text{N}^\circ \text{ de capturas no microhabitat } m}{\text{N}^\circ \text{ de pontos disponíveis do microhabitat } m \text{ na grade}}$$

Entretanto, dependendo das interações com outras espécies, o uso de microhabitats por uma espécie pode não refletir a sua preferência. O ideal seria examinar cada espécie numa situação de isolamento de outras espécies. Como isto raramente é possível, métodos que avaliem e "descontem" o efeito de outras espécies são necessários.

O método de Crowell & Pimm (1976), em sua proposição original, consiste no uso de Análise de Regressão Múltipla Passo a Passo ("Stepwise Multiple Regression Analysis") para estimar o efeito de uma espécie sobre a outra após avaliar e "descontar" as diferenças de preferência de habitat de cada espécie. Da mesma forma, este método permite determinar as preferências de habitat depois de avaliar e "descontar" as influências de outras espécies.

Para avaliar essas preferências de habitat, são medidas variáveis que descrevam o habitat nos locais de captura de cada espécie. No modelo de regressão são então necessários dois tipos de variáveis: (1) as variáveis de descrição do habitat, e (2) as

abundâncias das espécies.

Assim, para cada espécie, em todas as estações possíveis, fiz uma Análise de Regressão Múltipla Passo a Passo. Era feito um modelo inicial de regressão, com todas as variáveis, da seguinte forma:

$$Y_j = a + b_{1j}X_1 + b_{2j}X_2 + \dots + b_{mj}X_m$$

A variável dependente, Y_j , era a abundância de uma espécie; as variáveis independentes, X_m , eram as abundâncias das outras espécies e as variáveis de descrição do habitat. Um coeficiente parcial de regressão (também chamado de coeficiente parcial de inclinação da reta), b_{1j} , por exemplo, expressa quanto Y_j mudaria devido a uma mudança de unidade em X_1 , mantendo X_2, X_3, \dots, X_m constantes. Por isso é dito que b_{1j} é uma medida da relação entre Y e X_1 depois de "removidos" ou "descontados" os efeitos de $X_2, X_3, \text{etc.}$, sobre Y e X_1 (Zar 1984).

A variável com α (alfa) $< 0,15$, menor valor de t e valor de tolerância elevado era eliminada do modelo. Uma variável com $\alpha < 0,15$ pode ser considerada como tendo pouca influência na variável dependente. Um valor de tolerância elevado significa que existe um grau de correlação elevado com outras variáveis do modelo. Um novo modelo de regressão com as variáveis restantes era gerado. Se a diferença entre os R^2 dos dois modelos fosse menor que $0,10$, o novo modelo explicava quase a mesma quantidade de variação (uma diferença de menos de 10%) com um menor número de variáveis. O novo modelo era então aceito como melhor que o anterior. O procedimento se repetia até ser encontrado um modelo em que a diferença entre os R^2 fosse

maior que 0,10. Nesse caso, o modelo com maior R^2 era considerado melhor e a análise terminava.

Quando ocorre um coeficiente parcial de regressão positivo entre duas espécies, b_{mj} , isto significa que, depois de descontadas as influências das outras variáveis incluídas no modelo de regressão, um aumento na abundância de uma espécie (variável independente X_m) resulta no aumento da abundância da outra (variável dependente Y_j). Quando ocorre um coeficiente negativo, b_{mj} , o aumento da espécie X_m reduz a abundância da espécie Y_j . Os b_{mj} entre duas espécies foram chamados de coeficientes de interação ou competição, já que indicariam os efeitos de uma espécie sobre a outra (ex.: Rosenzweig et al. 1984 e Abramsky et al. 1986).

As variáveis de descrição do habitat frequentemente são medidas em cada ponto da grade de captura e assim entram na análise de regressão (ex.: Hallet 1982 e Porter & Dueser 1982). Entretanto, quando é utilizada apenas uma armadilha de captura única por ponto, o primeiro indivíduo capturado evitará que outros que existam neste ponto sejam capturados. Portanto, são necessárias mais de uma armadilha por ponto ou área de amostragem. Além disso, a área de amostragem deve ser grande o suficiente para serem feitas estimativas de abundância confiáveis (Morris 1987).

Como neste estudo utilizei uma armadilha por ponto da grade, para a análise de regressão, dividi a grade em 36 lotes quadrados de 2 x 2 (4 armadilhas/lote), de forma que cada área de amostragem tivesse mais de uma armadilha. Utilizei as duas somas das notas da cobertura herbácea e arbórea nos 4 pontos de cada lote como as medidas dessas duas variáveis. Isto reduz a variação dentro da grade,

introduzindo um viés na regressão. Entretanto, acredito que o aumento na confiança da estimativa de abundância supera esse viés.

Para contornar um pouco esse problema, outras duas variáveis foram calculadas para avaliar a heterogeneidade de cada cobertura vegetal dentro de cada lote: a equidade ("equitability") de cobertura herbácea e arbórea, calculadas em cada lote através do índice de equidade de Simpson (Begon & Harper 1987):

$$E = \frac{\sum_{j=1}^S P_j^2}{S}$$

onde S é o número de categorias do recurso j.

Esse índice varia de 0 a 1. Quanto maior seu valor, maior será a equidade entre as proporções dos microhabitats no lote, ou seja, maior a heterogeneidade.

Assim, as 4 variáveis de cobertura vegetal utilizadas foram codificadas da seguinte maneira:

- HERB - cobertura herbácea-subarbustiva em cada lote, dada pela soma das notas de cada um dos quatro pontos do lote
- ARB - cobertura arbórea em cada lote, dada pela soma das notas de cada um dos quatro pontos do lote
- EHERB - equidade da cobertura herbácea-subarbustiva em cada lote
- EARB - equidade da cobertura arbórea em cada lote

RESULTADOS

Espécies Capturadas

Num total de 5928 armadilhas/noite, obtive 213 capturas de 51 roedores, pertencentes a quatro espécies e duas famílias:

Clyomys bishopi (Echimyidae) - 13 indivíduos, capturados 49 vezes.

Oryzomys subflavus (Cricetidae) - 11 indivíduos, capturados 38 vezes.

Oryzomys eliurus (Cricetidae) - 18 indivíduos, capturados 65 vezes.

Bolomys (=Zygodontomys) lasiurus (Cricetidae) - 9 indivíduos, capturados 61 vezes.

Além desses roedores, capturei eventualmente duas espécies de marsupiais: Didelphis albiventris (2 indivíduos capturados 6 vezes) e Marmosa sp (5 indivíduos capturados 9 vezes), entretanto, devido ao seu pequeno número de capturas, decidi trabalhar apenas com os roedores.

Dieta

Todas as espécies diferiram significativamente em suas dietas (Tabela 1). Apenas Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus tiveram um número de dados suficiente para análise da estação das chuvas. Assim, a dieta das outras espécies foi comparada em relação às duas estações secas apenas. Dentro das espécies, não houve diferença significativa entre estações, classes de peso e sexo.

Devido ao pequeno número de indivíduos capturados e sacrificados para comparação do conteúdo estomacal e fecal, não fiz nenhuma análise

estatística desses dados. A única diferença que observei entre os resultados ocorreu na categoria "grânulos de amido", cuja frequência relativa média foi cerca de 1,5 vezes maior no estômago que nas fezes, em todas as espécies.

Clyomys bishopi teve uma diferença, embora não significativa, na proporção de partes vegetativas de monocotiledôneas entre estações secas e estação das chuvas (Tabela 2). Durante as duas estações secas C. bishopi teve quase 100% de monocotiledôneas nas fezes. Durante a estação das chuvas parece ter havido um aumento de dicotiledôneas, embora o número de capturas tenha sido pequeno para tal afirmação (n = 2). Em observações eventuais das galerias escavadas por essa espécie, encontrei raízes de gramíneas e sementes de uma pequena palmeira (Attalea geraensis) roídas. A forma das cúspides de seus dentes é também típica de roedores herbívoros. Tudo isso indica que C. bishopi é um herbívoro especializado em monocotiledôneas.

Oryzomys subflavus teve uma predominância de partes vegetativas de dicotiledôneas, embora não tão clara como Clyomys bishopi teve para monocotiledôneas. Teve também fruto/semente (grânulos de amido) em sua dieta.

Oryzomys eliurus teve predominância de fruto/semente (grânulos de amido) e partes vegetativas de dicotiledôneas, nessa ordem.

Bolomys lasiurus foi a espécie com maior equidade entre categorias da dieta. Dos três cricetídeos, foi a espécie com maior proporção de partes de artrópodos nas fezes. Embora B. lasiurus tenha tido a dieta com o maior B, é possível que esta espécie seja mais especializada no uso de sementes de gramíneas e de artrópodos, como Karimi et al. (1976) e Borchert & Hansen (1983) verificaram para

B.lasiurus na caatinga e numa vegetação de campo úmido próximo ao cerrado, respectivamente. Se a frequência relativa de fruto/semente (grânulos de amido) é realmente maior que a encontrada nas fezes, isto significaria que fruto/semente é a categoria com a maior frequência relativa na dieta de B.lasiurus.

Uso e Seleção de Microhabitats

Das 16 categorias de microhabitats possíveis, resultantes dos arranjos das quatro notas de cada cobertura vegetal (herbácea e arbórea), apenas 10 ocorreram em mais de três pontos da grade. O número de capturas obtido em todas as espécies permitiu comparações apenas entre espécies e estações do ano.

Apenas Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus tiveram diferenças significativas entre as estações secas nas suas frequências de uso de microhabitats ($G = 17,430$; $gl = 9$; $P < 0,05$ para O.eliurus e $G = 14,067$; $gl = 7$; $P < 0,05$ para B.lasiurus no Teste Log-linear). Não houve diferença significativa entre quaisquer estações nas frequências de uso de microhabitats de Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus.

Durante a estação seca 1 nem todas as espécies tiveram diferenças significativas entre as suas frequências de uso de microhabitats (Tabela 3). Os seguintes pares de espécies foram diferentes entre si: C.bishopi e O.subflavus, O.subflavus e B.lasiurus, e O.eliurus e B.lasiurus.

Durante a estação seca 2, e agrupando os dados sem separação por estação, todas as espécies usaram os microhabitats de forma significativamente diferente uma das outras.

Para C.bishopi, a hipótese nula, de uso dos microhabitats de acordo com a sua disponibilidade, foi rejeitada nas duas estações secas (Tabela 4). C.bishopi foi proporcionalmente mais capturado em microhabitats com maior cobertura herbácea em todas as estações. Quanto maior o grau de cobertura herbácea de um microhabitat, maior foi a sua intensidade de uso (I_m).

Durante as estações das chuvas e seca 2 os modelos de regressão múltipla selecionados incluíram um coeficiente parcial de regressão positivo com a cobertura herbácea (HERB), o que reforça essa relação (Tabela 5).

Durante a estação seca 1, além da relação positiva com a cobertura herbácea, C.bishopi teve também uma relação positiva com a cobertura arbórea (ARB), embora em menor grau.

Oryzomys subflavus usou os microhabitats de acordo com a sua disponibilidade em todas as estações, ou seja, a hipótese nula de uso de microhabitats não foi rejeitada em nenhuma estação (Tabela 4). Apesar disso, O.subflavus teve coeficientes parciais de regressão positivos com a cobertura arbórea durante as estações seca 1 e das chuvas (Tabela 5).

Durante a estação das chuvas O.subflavus teve também relação positiva com a equidade de cobertura arbórea (EARB). Entretanto, durante a estação seguinte, a estação seca 2, teve um resultado oposto, ou seja, uma relação negativa de mesmo grau com a equidade de cobertura arbórea (Tabela 5).

Com relação a Oryzomys eliurus a hipótese nula de uso de microhabitats foi aceita para a estação seca 1 (Tabela 4). Na estação seca 2, apesar da hipótese nula ter sido rejeitada, os índices de

intensidade de uso, I_m , não mostraram relação entre microhabitats mais usados e grau de cobertura arbórea, ou herbácea.

Os resultados da regressão múltipla com as variáveis de cobertura vegetal mostraram o mesmo padrão (Tabela 5). Na estação seca 1 nenhuma das variáveis utilizadas se relacionou com a abundância de *D. eliurus*. Na estação seca 2 houve uma relação positiva com a cobertura herbácea (HERB) e negativa com a cobertura arbórea (ARB).

Bolomys lasiurus teve a hipótese nula de uso de microhabitats rejeitada nas duas estações secas. Nessas estações, os microhabitats com maior grau de cobertura herbácea tiveram maior intensidade de uso (I_m) (Tabela 4).

Na regressão múltipla houve um coeficiente parcial de regressão positivo com a cobertura herbácea nas duas estações secas (Tabela 5). Na estação seca 1 houve também um coeficiente de regressão negativo com a cobertura arbórea e na estação seca 2 um coeficiente parcial de regressão positivo com a equidade de cobertura herbácea (EHERB).

Largura e Superposições de Nicho

Clyomys bishopi foi a espécie mais especializada na dieta, com uma largura de dieta (B) cerca de 4,5 vezes menor que a de *Bolomys lasiurus*, a espécie com dieta mais generalizada (Tabela 6). As quatro espécies se colocaram na seguinte ordem em termos de largura de dieta (B): *C. bishopi* < *Dryzomys subflavus* < *Dryzomys eliurus* < *B. lasiurus*. Apesar das dietas não terem sido significativamente diferentes entre estações, para as três espécies com dieta mais generalizada, a largura da dieta foi maior durante a estação seca 2.

As larguras de uso de microhabitat em todas as espécies foram todas maiores na estação seca 2 (maiores B'), apesar de apenas O. eliurus e B. lasiurus terem tido distribuições de capturas por microhabitat significativamente diferentes entre estações.

Em termos de superposição de dietas, as três espécies com dieta mais generalizada, Oryzomys subflavus, Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus, tiveram entre si os maiores valores de superposição, em geral em torno de 0,800 durante as duas estações secas (Tabela 6). Clyomys bishopi teve os menores valores de superposição de dietas, o maior deles com B. lasiurus, durante a estação seca 1. Embora não tenha havido diferença significativa de dieta entre estações do ano, as superposições de dieta entre C. bishopi e as outras espécies e entre as duas espécies de Oryzomys foram menores na estação seca 2.

Em termos de superposição de microhabitats, as superposições entre espécies durante a estação seca 2 foram maiores que na estação seca 1, um padrão oposto ao das superposições de dieta (Tabela 6). Durante a estação seca 2, as maiores superposições de microhabitats ocorreram entre C. bishopi e B. lasiurus, e entre O. subflavus e B. lasiurus. Durante a estação seca 1, as maiores superposições de microhabitats ocorreram também entre C. bishopi e B. lasiurus e entre C. bishopi e O. subflavus.

Coeficientes Parciais de Regressão entre Espécies

Durante a estação seca 1, esses coeficientes (b_{mj}), incluídos no modelo de regressão selecionado, foram todos positivos (Tabela 7). Clyomys bishopi e Bolomys lasiurus, e Oryzomys subflavus e B. lasiurus

tiveram abundâncias positivamente relacionadas. Portanto, estas espécies tendem a ocorrer juntas em lotes da grade, mesmo depois de "descontadas" as variáveis de vegetação. A abundância de Oryzomys eliurus não se relacionou com nenhuma outra espécie.

Na estação das chuvas só foram possíveis análises com C.bishopi e O.subflavus, que tiveram um coeficiente positivo entre si.

Na estação seca 2 ocorreu um padrão oposto ao da estação seca 1. Quase todos os coeficientes encontrados foram negativos, com exceção de O.subflavus e O.eliurus (Tabela 7). C.bishopi teve coeficientes negativos com O.subflavus e B.lasiurus. B.lasiurus teve coeficientes negativos com C.bishopi e O.eliurus. Isto significa que estas espécies tendem a se alternar em lotes da grade depois de "descontadas" as variáveis de vegetação. O.eliurus não se relacionou com nenhuma espécie, como na estação seca 1.

Parece haver então uma correlação positiva dos coeficientes parciais de regressão (b_{mj}) com a superposição em dieta, e uma correlação negativa com a superposição em microhabitats. Esta correlação, entretanto, não parece linear (Figura 1a). Quando os b_{mj} são negativos, na estação seca 2, as superposições em dieta são maiores que na estação seca 1, quando os b_{mj} são positivos, e as superposições em microhabitats são maiores.

Parece ocorrer um padrão semelhante na a largura de dieta. Já para a largura do uso de microhabitats, não há um padrão definido (Figura 1b).

Tabela 1 - Comparações entre espécies das frequências relativas transformadas (arcoseno \sqrt{x}) de cada categoria da dieta (ANOVA), e da dieta em geral (MANOVA) (monocot e dicot = partes vegetativas de mono e dicotiledôneas; amido = grânulos de amido; artrop = partes de artrópodos).

Comparações*		ANOVA				MANOVA			
		monocot	amido	dicot	animal	Wilks' lambda	F	GL	P
Cb x Os	F	74.909	1.397	33.071	3.110	0.617	20.946	4, 135	0.000
	P	0.000	0.239	0.000	0.080				
Cb x Oe	F	82.519	17.478	11.536	0.285	0.612	21.425	4, 135	0.000
	P	0.000	0.000	0.001	0.594				
Cb x Bl	F	58.601	3.888	11.479	7.912	0.688	15.309	4, 135	0.000
	P	0.000	0.051	0.001	0.006				
Os x Oe	F	0.339	8.277	9.249	6.335	0.896	3.935	4, 135	0.005
	P	0.561	0.005	0.003	0.013				
Os x Bl	F	2.500	0.511	7.605	0.878	0.934	2.372	4, 135	0.055
	P	0.116	0.476	0.007	0.350				
Oe x Bl	F	2.205	8.653	0.044	23.396	0.822	7.310	4, 135	0.000
	P	0.140	0.004	0.834	0.000				

* Cb = Clyomys bishopi
Oe = Oryzomys eliurus

Os = Oryzomys subflavus
Bl = Bolomys lasiurus

Tabela 3 - Comparações entre o número de capturas por microhabitat de cada espécie e estação do ano. (Teste Log-linear).

Comparações*	Estação	G	Gl	P
Cb x Os	seca 1	11.353	5	<0.050
	chuvas	13.283	6	<0.050
	seca 2	26.259	8	<0.001
Cb x Oe	seca 1	6.684	5	n.s.
	seca 2	35.513	9	<0.001
Cb x Bl	seca 1	9.908	6	n.s.
	seca 2	17.620	7	<0.050
Os x Oe	seca 1	9.396	5	n.s.
	seca 2	18.075	9	<0.050
Os x Bl	seca 1	25.819	8	<0.005
	seca 2	16.234	8	<0.050
Oe x Bl	seca 1	27.634	8	<0.001
	seca 2	17.165	9	<0.050

* Cb = Clyomys bishopi Os = Oryzomys subflavus
 Oe = Oryzomys eliurus Bl = Bolomys lasiurus

Tabela 4 - Número de capturas, intensidade de uso (Im), e hipótese nula de uso indiscriminado de microhabitats (Ho), por microhabitat, estação e espécie.

SP* Estação Im	Microhabitats** (número de pontos de captura do microhabitat na grade)										Ho	
	1-1 (3)	1-3 (20)	1-4 (8)	2-1 (11)	2-2 (43)	2-3 (23)	3-1 (11)	3-2 (19)	4-1 (7)	4-2 (3)	G	P
seca 1				1	2	3	1	3			17.548	(0.050)
Cb chuvas				0.023	0.087	0.091	0.158					
				1	2	1					9.610	n.s.
seca 2				0.043	0.091	0.105	0.143					
				3	9	2	18	3	1		32.799	0.000
				0.273	0.209	0.087	0.162	0.947	0.429	0.333		
seca 1			1	3	1	1					11.915	n.s.
chuvas			0.050	0.378	0.023	0.043						
			2	3	2		1				11.541	n.s.
seca 2			0.100	0.378	0.070	0.087						
			1	1	4	7	3	1	3		13.665	n.s.
			0.050	0.125	0.093	0.304	0.273	0.053	0.429			
seca 1			1	1	3	5	1				11.047	n.s.
seca 2			0.333	0.050	0.070	0.217	0.053					
			3	4	1	13	3	5	4	7	6	
			1.000	0.200	0.125	0.455	0.302	0.130	0.455	0.211	1.000	2.000
seca 1			2	3	2	4	8	11	5		46.487	0.000
seca 2			0.070	0.087	0.364	0.421	1.571	1.667				
			3	3	2	10	7	3	1		23.839	(0.010)
			0.150	0.182	0.070	0.087	0.909	0.368	0.429	0.333		

* Cb = *Clyomys bishopi* Os = *Oryzomys subflavus* Oe = *Oryzomys eliurus* BI = *Bolomys lasiurus*
 ** 1-1 = cobertura herbácea 1 - cobertura arbórea 1

Tabela 5 - Coeficientes parciais de regressão (b_{mj}) das variáveis independentes de cobertura vegetal, por espécie e estação (variável dependente).

Variáveis Dependentes		Variáveis Independentes			
SP	Estação	HERB	ARB	HERB	EARB
<u>Clyomys</u>	seca 1	-	-	-	-
<u>bishopi</u>	chuvas	0.025*	-	-	-
	seca 2	0.572**	0.139*	-	-
<u>Dryomys</u>	seca 1	-	0.139**	-	-
<u>subflavus</u>	chuvas	-	0.136**	-	1.135*
	seca 2	-	-	-	-1.703*
<u>Dryomys</u>	seca 1	-	-	-	-
<u>eliurus</u>	seca 2	0.121*	-0.153**	-	-
<u>Bolomys</u>	seca 1	0.178*	-0.269**	-	-
<u>lasiurus</u>	seca 2	0.243**	-	-	2.614**

* P<0,15

* P<0,05

** P<0,005

Tabela 6 - índices de largura e superposição de uso de microhabitats e dieta por espécie e estação do ano.

Largura:

SP*	Uso de Microhabitats B'			Dieta B		
	(N)			(N)		
	sêca 1	chuvas	sêca 2	sêca 1	chuvas	sêca 2
<u>Clyomys bishopi</u>	3.062 (7)	3.529 (5)	4.398 (34)	1.007 (3)	1.990 (2)	1.374 (35)
<u>Oryzomys subflavus</u>	1.596 (6)	3.151 (11)	4.753 (20)	2.641 (6)	1.847 (10)	1.498 (11)
<u>Oryzomys eliurus</u>	3.111 (11)		5.208 (51)	4.040 (7)		2.208 (44)
<u>Bolomys lasiurus</u>	3.171 (35)		4.803 (31)	5.858 (22)		3.901 (23)

Superposição:

SP x SP	Microhabitat O _{ik}			Dieta O _{ik}		
	(N)			(N)		
	sêca 1	chuvas	sêca 2	sêca 1	chuvas	sêca 2
Cb x Os	0.045	0.260	0.463	0.355	0.754	0.154
Cb x Oe	0.326		0.526	0.231		0.169
Cb x B1	0.228		0.655	0.666		0.186
Os x Oe	0.078		0.418	0.831		0.673
Os x B1	0.005		0.685	0.842		0.832
Oe x B1	0.047		0.587	0.822		0.862

*Cb = Clyomys bishopi
Oe = Oryzomys eliurus

Os = Oryzomys subflavus
B1 = Bolomys lasiurus

Tabela 7 - Coeficientes parciais de regressão (b_{mj}) das variáveis independentes de abundância de espécies, por estação e espécie (variável dependente).

Variáveis Dependentes		Variáveis Independentes				R ²
Estação	SP	Cb	Os	Oe	B1	
seca 1	Cb	-	-	-	0.102**	0.135
	Os	-	-	-	0.094**	0.574
	Oe	-	-	-	-	0.000
	B1	0.943**	0.974*	-	-	0.543
chuvas	Cb	-	-	-	-	0.068
	Os	0.521*	-	-	-	0.437
seca 2	Cb	-	-0.476**	-	-0.559**	0.593
	Os	-	-	0.177*	-	0.128
	Oe	-	-	-	-	0.232
	B1	-0.178**	-	-0.164*	-	0.455

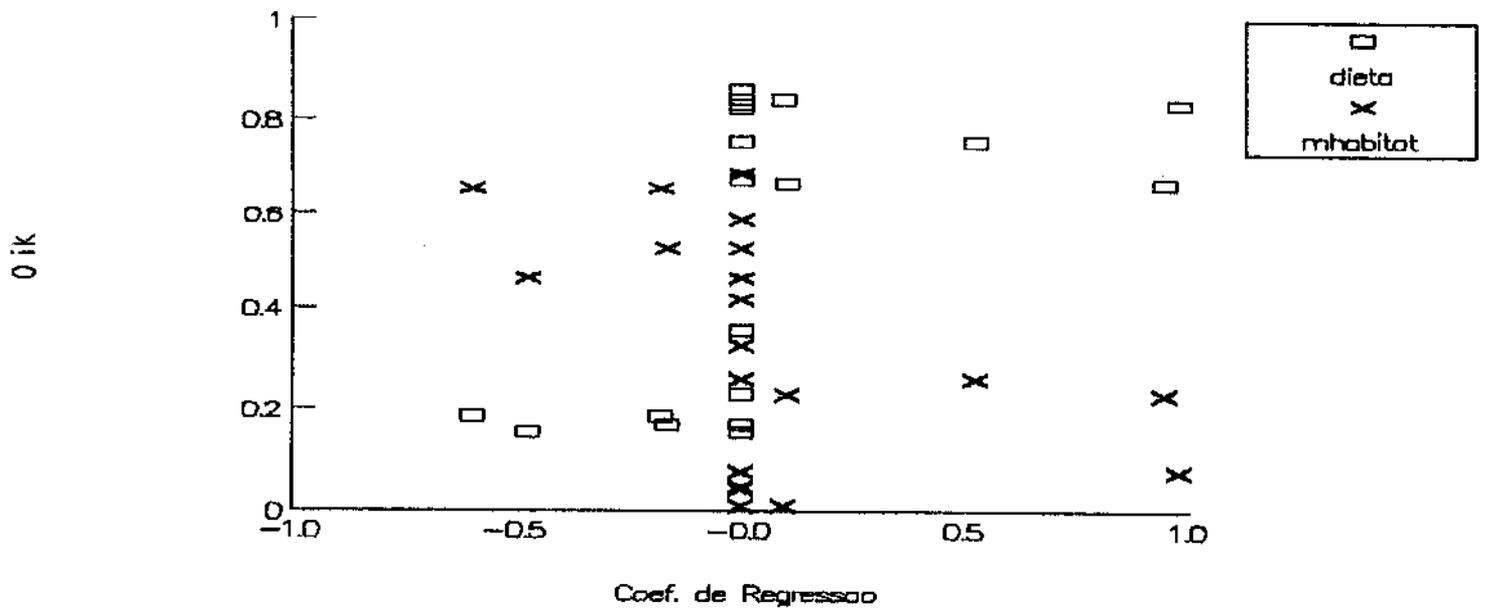
* P<0,15

** P<0,05

*** P<0,001

Cb = Clyomys bishopiOs = Oryzomys subflavusOe = Oryzomys eliurusB1 = Bolomys lasiurus

a. Superposição



b. Largura

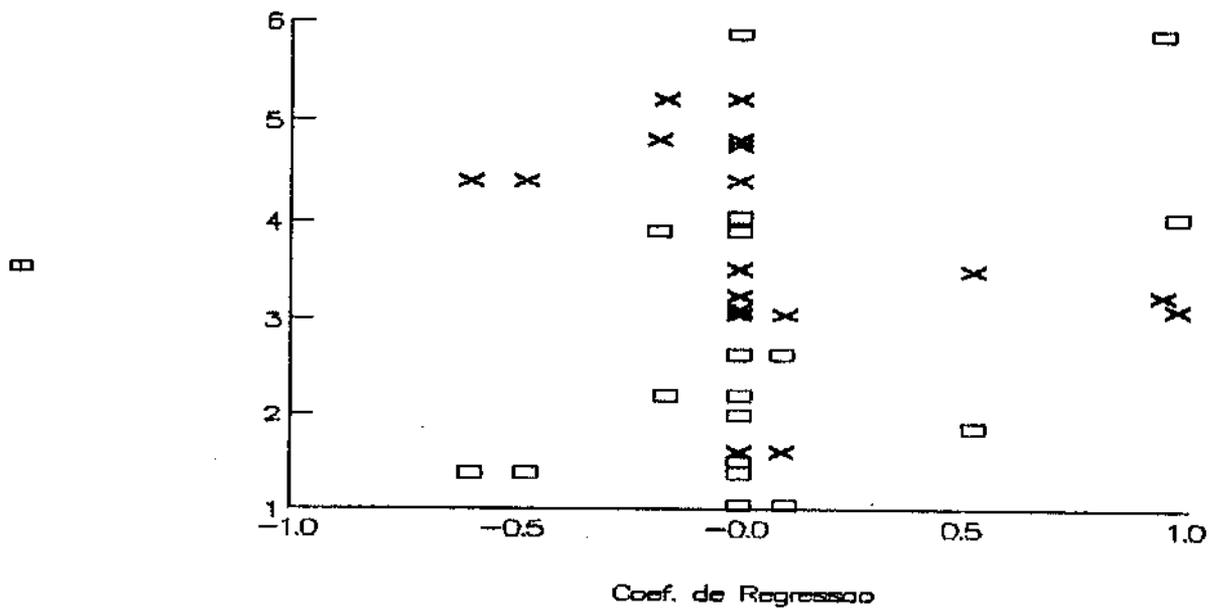


Figura 1 - Coeficientes parciais de regressão (b_{mj}) entre espécies, par a par, plotados contra os índices de nicho de cada par. a. Contra os índices de superposição (O_{ik}) em dieta e microhabitats. b. Contra os índices de largura de dieta (B) e uso de microhabitats (B').

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Preferências de Microhabitat e Dieta

Dos quatro roedores que estudei, Clyomys bishopi e Dryzomys subflavus parecem ter preferências distintas por microhabitats entre si e entre Bolomys lasiurus/Dryzomys eliurus. C.bishopi teve preferência por microhabitats com cobertura herbácea (Tabela 5), o que seria esperado de um herbívoro especializado em monocotiledôneas (Tabela 2). D.subflavus teve preferência por microhabitats com maior grau de cobertura arbórea (Tabela 5), o que também seria esperado devido à presença de dicotiledôneas na sua dieta (Tabela 2). Entretanto, C.bishopi teve também uma relação positiva com a cobertura arbórea na estação seca 2 (Tabela 5) e foi proporcionalmente mais capturado em áreas em que a combinação das coberturas herbácea e arbórea era maior (maiores I_m , Tabela 4), o que o diferencia de B.lasiurus/D.eliurus. C.bishopi deve ser especializado em monocotiledôneas, mas deve depender também de outros recursos disponíveis em maior quantidade em áreas de cobertura arbórea, provavelmente dicotiledôneas. De fato, tem sido verificado que para herbívoros especialistas os alimentos não são perfeitamente substituíveis um pelo outro, pois cada alimento é qualitativamente diferente em termos de nutrientes essenciais (Westoby 1974, Rapport 1980). C.bishopi tem ainda outra característica que o diferencia dos outros roedores: é um roedor de hábito semi-fossorial (Ávila Pires & Wutke 1981). Frequentemente, no crepúsculo, observei indivíduos de C.bishopi entrando ou saindo de suas tocas ou galerias, que eram

muitas na área de estudo.

Bolomys lasiurus e Oryzomys eliurus parecem ter preferências parcialmente comuns por microhabitats. Do início à metade da estação seca 2, a disponibilidade de recursos para estas espécies devia ser maior, já que as populações estavam crescendo (Capítulo 1). Nesta época, as duas espécies tiveram uma preferência em comum por microhabitats com maior grau de cobertura herbácea (Tabela 5). No final da estação seca 1/início da estação das chuvas, a disponibilidade de alimento devia ser reduzida, já que as populações diminuíram rapidamente de tamanho. Nesta época, O.eliurus não mostrou preferência por nenhum tipo variável, mas B.lasiurus teve preferência por microhabitats com maior grau de cobertura herbácea, como na estação seca 2. Uma outra diferença de preferência de microhabitats entre essas espécies pode estar relacionada com o uso vertical do espaço por O.eliurus, demonstrado pela sua habilidade escansorial (Alho & Villela 1984).

A preferência parcialmente comum por microhabitats e o alto grau de superposição do nicho alimentar de O.eliurus e B.lasiurus (Tabela 6) tornam-os competidores em potencial. Alho (1982) já havia levantado essa hipótese devido à superposição de áreas de vida entre essas espécies. A sua dinâmica populacional semelhante indica que estão explorando recursos em comum (Capítulo 1), o que também torna possível a hipótese de competição interespecífica.

Mares et al. (1986) no cerrado, e Alho et al. (1988) no pantanal mato-grossense, trabalhando a nível de macrohabitats, haviam verificado a maior abundância de Clyomys bishopi, Oryzomys subflavus e Bolomys lasiurus em macrohabitats com maior grau de cobertura

herbácea. No caso específico de C.bishopi, Alho et al. (1988) verificaram sua maior abundância em áreas de transição de mata para o campo, áreas com cobertura herbácea e arbórea, confirmando o resultado que encontrei. O.subflavus, embora capturado em maior abundância em áreas de cobertura herbácea por Mares et al. e Alho et al. em Itirapina, a nível de microhabitat teve preferência por áreas de cobertura arbórea. Assim, embora esta espécie possa ser capturada no mesmo macrohabitat que B.lasiurus e C.bishopi, existem diferenças de preferência a nível de microhabitats.

Magnusson e Sanaiotti (1987) encontraram uma grande proporção de sementes viáveis de Miconia albicans (Melastomataceae) nas fezes de Bolomys lasiurus coletados no Norte do Brasil, no Estado do Pará. Como o meu objetivo era analisar quantitativamente a dieta geral, foi necessário macerar as fezes para homogeneização e contagem ao microscópio. Caso houvessem sementes macias e pequenas nas fezes, estas teriam sido maceradas junto com o resto do material fecal. Portanto, pela metodologia que utilizei não é possível dizer se haviam ou não sementes intactas nas fezes. Entretanto, a presença de grânulos de amido em grande quantidade nas fezes de algumas espécies só poderia ser explicada pela presença de sementes não digeridas. Quando estas sementes foram maceradas, o endosperma foi exposto, liberando grânulos de amido, que apareceram nas lâminas. De outra forma, os grânulos de amido seriam facilmente digeridos na passagem pelo estômago do roedor.

Diferenças entre índices de Nicho

O fato dos índices de largura e superposição de nicho espacial (uso de microhabitats) terem sido menores na estação seca 1 poderia ser explicado como resultado de um pequeno tamanho amostral nessa estação. Entretanto, Bolomys lasiurus teve um número de capturas quase igual nas duas estações e ainda assim sua largura e superposição de nicho espacial na estação seca 1 foi menor (Tabela 6). Assim, considerei que na estação seca 1 os índices de nicho espacial foram, em geral, realmente menores que na estação seca 2.

No caso dos índices de nicho alimentar (dieta), um viés devido a um pequeno número de capturas não explicaria os menores valores na estação seca 2, já que nessa estação o número de capturas foi maior que na estação seca 1.

Competição? Quando?

Os coeficientes de regressão devem ser interpretados apenas pelo seu sinal e pelo padrão geral formado, como aconselham Pimm (1985) e Schoener (1985). Os resultados individuais podem apresentar inconsistências, mas não o padrão geral. O mesmo se aplica ao índices de largura e superposição de nicho. Portanto, dei mais atenção ao padrão geral formado pelos coeficientes e índices.

Alguns pares de espécies que tiveram coeficientes positivos na estação seca 1, na estação seca 2 tiveram coeficientes negativos (Tabela 7). Isto significa que realmente ocorre um padrão geral que é diferente para cada estação seca, não importando tanto os pares de

espécies analisados.

A relação inversa entre coeficientes de regressão e superposições em microhabitat (Figura 1a), mostra que, quando as espécies se superpoem mais em microhabitats, tendem a se alternar em lotes da grade, daí os coeficientes negativos. Ocorre então uma subdivisão do espaço entre as espécies, dentro de cada microhabitat (estação seca 2). Quando a superposição em microhabitats é menor, as espécies tendem a ocorrer agrupadamente em certos lotes da grade, embora utilizando microhabitats diferentes, resultando em coeficientes positivos (estação seca 1).

Este padrão poderia ser explicado:

1. Como resultado da presença de competição interespecífica durante a estação seca 2 e ausência durante a estação seca 1.

Esta seria a visão inicial dos coeficientes de regressão, dada por Crowel e Pimm (1976). Assume-se que as principais variáveis relacionadas com a distribuição das espécies estudadas tenham sido medidas.

Durante a estação seca 2, com o aumento de densidade, aumentaria a competição interespecífica. Essa competição ocorreria principalmente por microhabitats, já que a superposição em microhabitats é maior nessa estação. Como resultado da competição, indivíduos de espécies diferentes se evitariam, ou evitariam locais onde outros indivíduos se encontrassem, embora suas preferências de microhabitats fossem semelhantes. Isto resultaria em coeficientes de regressão negativos.

2. Como resultado da existência de outras variáveis não analisadas, que as espécies utilizariam de maneiras diferentes entre si e entre

estações.

Na estação seca 2 essas variáveis não consideradas estariam relacionadas com o uso de diferentes recursos alimentares. Os coeficientes negativos e a menor superposição em dieta indicariam que as espécies estão utilizando alimentos diferentes. Por isso as espécies se alternam em lotes, porque sua distribuição se relaciona com a disponibilidade de alimentos.

Na estação seca 1 os coeficientes positivos indicariam uma associação de duas espécies com uma ou mais variáveis em comum, não consideradas. Junto com a maior superposição em dieta, isto indicaria que essas espécies estariam utilizando mais recursos em comum que na estação seca 2.

Os coeficientes parciais de regressão passam então a ser índices de superposição em algum recurso utilizado por ambas as espécies, possivelmente recursos alimentares.

A existência de competição interespecífica numa estação em que a população está aumentando é improvável. Para duas espécies competirem, os recursos teriam que ser limitantes. Nesse caso, a competição, intra e interespecífica, seria alta. Não seria possível que todas as populações crescessem durante essa época.

Ainda segundo a 1ª hipótese, dever-se-ia concluir que coeficientes positivos encontrados na estação seca 1 seriam o resultado de uma relação mutualística (Rosenzweig *et al.* 1984), o que é muito improvável.

A 2ª hipótese parece mais plausível. Numa estação de crescimento populacional os recursos alimentares devem ser abundantes. Nessa

situação cada espécie deve estar selecionando alimentos que tenham a menor relação custo/benefício e que melhor preencham suas necessidades nutricionais (Pyke 1984). Estes alimentos devem ser diferentes para cada espécie, daí a menor superposição em dietas nessa estação e os coeficientes de regressão negativos.

A largura e a superposição de microhabitats parecem ter aumentado quando ocorreram coeficientes de regressão (b_{mj}) negativos, na estação seca 2 (Figura 1 e Tabela 7). Isto significa que, ao mesmo tempo que as espécies estão selecionando mais os alimentos nessa estação, estão também procurando alimentos em um maior número de microhabitats. As espécies estão então utilizando uma menor diversidade de alimentos por microhabitat. Este aumento na largura e superposição de microhabitats deve ser causado pelo aumento da densidade e da competição intraespecífica (e talvez interespecífica) nos microhabitats preferidos.

Os indivíduos em competição nesses microhabitats teriam duas escolhas: usar um novo microhabitat, secundário em preferência, mas com menos competidores; ou usar apenas os microhabitats preferidos e alargar a dieta, incluindo itens secundários em preferência. A escolha dependeria de diversos fatores, mas principalmente da disponibilidade e qualidade de alimentos nos outros microhabitats e nos microhabitats preferidos.

Na estação seca 2 foi feita a primeira escolha: os indivíduos passaram a usar microhabitats secundários em preferência. Nessa situação devem existir microhabitats pouco usados, com alimento disponível. As populações podem crescer usando esses microhabitats. Não há limitação de recursos, embora haja competição nos microhabitats

preferidos.

Na estação seca 1 a densidade diminuiu rapidamente. Portanto, os recursos devem ser limitantes. Numa situação de limitação de recursos as espécies tenderiam a incluir em sua dieta alimentos mais pobres nutritivamente ou com uma maior relação custo/benefício. Essa menor seletividade tornaria sua dieta mais generalizada (maior B). Além disso, se os recursos são escassos, as espécies terão um conjunto reduzido de escolhas possíveis de alimentos. Junto com a menor seletividade, isto resultaria em maior largura e superposição de dietas na estação seca 1. Se os coeficientes de regressão indicam uma relação de duas espécies com variáveis relacionadas a algum recurso, então os coeficientes positivos na estação seca 1 indicam que as espécies estão utilizando recursos em comum, mais do que na estação seca 2.

As maiores larguras e superposições em dieta indicam também este fato, confirmando a previsão de generalização e maior superposição na dieta numa situação de escassez de recursos.

As menores larguras e superposições de microhabitats na estação seca 1 indicam que ocorre uma diminuição no número de microhabitats usados por cada espécie e no número de microhabitats usados em comum pelas espécies, apesar do aumento no número de alimentos usados.

A redução da disponibilidade de recursos na estação seca 1 deve ser tal, que apenas alguns microhabitats, em alguns lotes da grade, sustentam indivíduos. Por isso a diminuição das populações e da largura de uso de microhabitats e os coeficientes positivos.

Nessa situação, os indivíduos fazem a segunda escolha: permanecem nos microhabitats preferidos (com mais recursos), passando

a usar alimentos secundários em preferência.

Concluindo, nesta comunidade os padrões de largura e superposição em nicho indicam que a competição por recursos entre as espécies deve ser mais forte no final da estação seca/início da estação das chuvas, quando a densidades diminuem. Quando ocorre um aumento na densidade de todas as espécies, durante o início da estação seca, deve ocorrer competição intraespecífica nos microhabitats preferidos de cada espécie.

Parecem ocorrer dois mecanismos de seleção de microhabitats. Clyomys bishopi e Oryzomys subflavus têm preferências distintas, um do outro, e em relação a Oryzomys eliurus/Bolomys lasiurus. Já Oryzomys eliurus e Bolomys lasiurus parecem ter mais preferências em comum do que distintas por microhabitats. São competidores em potencial, já que têm dinâmica populacional, dieta e preferência de microhabitats semelhantes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abransky M.E., Bowers, M.A. e Rosenzweig, M.L. 1986. Detecting interspecific competition in the field: Testing the regression method. *Oikos* 47(2): 199-204.
- Alho, C.R.J. 1979. The application of a technique to survey small mammal population under ecological circumstances. *Rev.Bras.Biol.* 39: 597-600.
- Alho, C.J.R. 1981. Small mammal populations of brazilian Cerrado: The dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Rev. Bras.Biol.* 41(1): 223-230.
- Alho, C.J.R. 1982. Brazilian rodents: Their habitats and habits. *Spec. Publ.Pymatuning Lab.Ecol.* 6: 143-166.
- Alho, C.J.R, Lacher, T.E.Jr., Campos, Z.M.S. e Gonçalves, H. 1988. Mamíferos da Fazenda Nhumirim, sub-região de Nhecolândia, Pantanal do Mato Grosso do Sul: levantamento preliminar de espécies. *Rev. Brasil.Biol.* 48(2): 213-225.
- Alho, C.J.R. e Villela, D.M. 1984. Scansorial ability in Oryzomys eliurus and O.subflavus (Rodentia:Cricetidae) from the cerrado. *Rev.Brasil.Biol.* 44(4): 403-408.
- Ávila Pires, F.D. e Wutke, M.R.C. 1981. Taxonomia e evolução de Clyomys Thomas, 1916 (Rodentia, Echimyidae). *Rev.Bras.Biol.* 41: 529-534.
- Begon, M. Harper, J.L. e Townsend, C.R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 875pp.
- Borchert, M. e Hansen, R.L. 1983. Effects of flooding and wildfire on valley side wet campo rodents in central Brazil. *Rev.Brasil.Biol.* 43(3): 229-240.
- Colwell, R.K. e Fuentes, E.R. Experimental studies of the niche. *Ann. Rev.Ecol.Syst.* 6: 281-310.
- Connell, J.H. 1975. Producing structure in natural communities. Pp460-490 em "Ecology and evolution of communities. M.L. Cody e J.M. Diamond eds. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, EUA.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Connor, E.F. e Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology* 60(6): 1132-1140.

- Connor, E.F. e Simberloff, D. 1986. Competition, scientific method, and null models in ecology. *Am.Sci.* 74: 155-162.
- Cooley, W.W. e Lohnes, P.R. 1971. *Multivariate data analysis*. Wiley Publ., New York, 364 pp.
- Crowell, K.L. e Pimm, P.L. 1976. Competition and niche shift of mice introduced onto small islands. *Oikos* 27: 251-258.
- Dueser, R.D. e Shugart, H.H.Jr. 1979. Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology* 60(1): 108-118.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 205-341.
- Fretwell, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, New Jersey, EUA.
- Gibbs, P.E., Leitão-Filho, H.F. e Shepherd, G.J. 1983. Floristic composition and community structure in an area of cerrado in SE Brazil. *Flora, Jena* 173: 433-449.
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *J.Ecol.* 59(2): 411-419.
- Grant, P.R. 1972. Interspecific competition among rodents. *Ann.Rev. Ecol.Syst.* 3: 79-106.
- Hallet, J.G. 1982. Habitat selection and the community matrix of a desert small-mammal fauna. *Ecology* 63(5): 1400-1410.
- Hallet, J.G., O'Connell, M.A. e Honeycutt, R.L. 1983. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals.
- Hansson, L. 1970. Methods of morphological diet micro-analysis in rodents. *Oikos* 21: 255-266.
- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67-77.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Karimi, Y., Rodrigues de Almeida, C. e Petter, F. 1976. Note sur les rongeurs du nord-est du Bresil. *Mammalia* 40: 258-266.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, EUA.
- Llewellyn, J.B. e S.H. Jenkins. 1987. Patterns of niche shift in mice: seasonal changes in microhabitat breadth and overlap. *Am.Nat.* 129(3): 365-381.

- MacArthur, R.H. e Levins, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 51: 1207-1210.
- MacArthur, R.H. e Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am.Nat.* 101: 377-385.
- MacArthur, R.H. e Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am.Nat.* 100: 603-609.
- MacNally, R.C. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64(6): 1646-1652.
- Magnusson, W. e Sanaiotti, T.M. 1987. Dispersal of Miconia seeds by the rat Bolomys lasiurus. *J.Trop.Ecol.* 3: 277-278.
- Mares, M.A., Ernest, K.A. e Gettinger, D.D. 1986. Small mammal community structure and composition in the Cerrado Province of central Brazil. *J.Trop.Ecol.* 2(4): 289-300.
- McCloskey, R.T. 1978. Niche separation and assembly in four species of sonoran deserts rodents. *Am.Nat.* 112: 683-694.
- Morris, D.W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68(2): 362-369.
- Neil, W.E. 1975. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. *Ecology* 56: 809-826.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizards communities. *Ann.Rev.Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- Pimm, S.L. 1985. Estimating competition coefficients from census data. *Decologia* 67: 588-590.
- Pimm, S.L. e Rosenzweig, M.L. 1981. Competitors and habitat use. *Oikos* 37: 1-6.
- Porter, J.H. e Dueser, R.D. 1982. Niche overlap and competition in an insular small mammal fauna: test of the niche overlap hypothesis. *Oikos* 39: 228-236.
- Pullian, H.R. 1974. On the theory of optimal diets. *Am.Nat.* 108: 59-74.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Ann.Rev. Ecol.Syst.* 15: 523-576.
- Rapport, D.J. 1980. Optimal foraging for complementary resources. *Am.Nat.* 116: 324-346.

- Rosenzweig, M.L. 1974. On the evolution of habitat selection. Pp.401-404 em "Proceedings of the First International Congress of Ecology. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, Netherlands.
- Rosenzweig, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62(2): 327-335.
- Rosenzweig, M.L. e Abramsky, Z. 1985. Detecting density-dependent habitat selection. *Am.Nat.* 126: 405-417.
- Rosenzweig, M.L., Abramsky, Z. e Brand, S. 1984. Estimating species interactions in heterogeneous environments. *Oikos* 43: 329-340.
- Rosenzweig, M.L., Abransky, Z., Kotler, B. e Mitchell, W. 1985. Can interacion coefficients be determined from cnesus data?. 1985. *Oecologia* 66: 194-198.
- Rosenzweig, M.L. e Pimm, S.L. 1986. Centrifugal community organization. *Oikos* 46: 339-348.
- Schoener, T.W. 1974. Competition and the form of habitat shift. *Theor. Pop.Biol.* 6: 265-307.
- Schoener, T.W. 1985. On the degree of consistency expected when different methods are used to estimate competition coefficients from census data. *Oecologia* 67: 591-592.
- Schoener, T.W. 1986. Resource Partitioning. Em "Community Ecology: Pattern and Process" (eds. Kikkawa, J. e Anderson, D.J.) pp.91-126. Blackwell Scientific Publications, Boston, Massachusetts. EUA
- Seagle, S.W. 1985. Competition and coexistence of small mammals in an east Tennesse pine plantation. *Am.Midl.Nat.* 114: 272-282.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am.Nat.* 108: 290-304.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. *Am.Sci.* 65: 590-597.
- Wilkinson, L. 1986. SYSTAT: The System for Statistics. Evanston, IL: SYSTAT, Inc.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2ª ed. Prentice-Hall, Inc., New Jersey. 718 pp.