



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Uso dos estratos verticais por pequenos mamíferos em formações florestais do Cerrado brasileiro: padrões de diversidade, relação com a disponibilidade de recursos, seleção de hábitat e habilidade de locomoção arborícola das espécies

Nícolas Ferreira de Camargo

Brasília, 2015



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Uso dos estratos verticais por pequenos mamíferos em formações florestais do Cerrado brasileiro: padrões de diversidade, relação com a disponibilidade de recursos, seleção de hábitat e habilidade de locomoção arborícola das espécies

Nícolas Ferreira de Camargo

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

Orientador: Emerson Monteiro Vieira

Brasília, 2015

Tese de Doutorado

NICHOLAS FERREIRA DE CAMARGO

Título:

“Uso dos estratos verticais por pequenos mamíferos em formações florestais do Cerrado brasileiro: padrões de diversidade, relação com a disponibilidade de recursos, seleção de hábitat e habilidade de locomoção arborícola das espécies”

Banca Examinadora:



Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira
Presidente
ECL/UnB



Prof. Dr. Regina Helena Ferraz Macedo
Membro Titular
ZOO/UnB



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



Prof. Dr. Rodrigo Gurgel Gonçalves
Membro Titular
FM/UnB



Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira
Membro Titular
UFRJ

Prof. Dr. André Faria Mendonça
Suplente
ECL/UnB

Brasília, 09 de abril de 2015.

Agradecimentos

À Universidade de Brasília, ao Departamento de Ecologia e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia por concederem a oportunidade e a infraestrutura para o desenvolvimento do estudo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida.

À equipe da Fazenda Água Limpa, Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília, Embrapa Cerrados, Escola de Administração Fazendária e a CAESB, pelas permissões para a realização da pesquisa.

Ao Professor Emerson M. Vieira pela grande oportunidade e orientação.

Às pessoas que me auxiliaram em campo (estagiários, técnicos, amigos e familiares), especialmente à Nayara Y. Sano que me acompanhou e auxiliou em todas as fases de coletas de dados.

À Juliana F. Ribeiro por ter contribuído com dados para o capítulo 3 da tese.

Ao Amábilio J. A. de Camargo pelo auxílio na triagem dos artrópodes.

Aos amigos e familiares por todo apoio e compreensão.

Aos colegas e professores do curso pela convivência e pelo aprendizado.

Aos membros da banca pelas sugestões que contribuíram enormemente para essa tese.

Este estudo teve apoio da *American Society of Mammalogists* por meio do prêmio *Latin American Student Field Research Award*, concedido a NFC.

Resumo

No presente estudo, investigamos diferentes aspectos da estratificação vertical de pequenos mamíferos em ambientes florestais do Cerrado. Além de descrevermos padrões gerais no uso do espaço vertical de marsupiais e roedores, investigamos possíveis variações na utilização dos estratos verticais (solo, sub-bosque [1-4 m de altura] e dossel [> 7 m de altura]) pelos animais, levando em consideração duas diferentes fitofisionomias (mata de galeria e cerradão), estações do ano (seca e chuva) e disponibilidade de recursos (artrópodes e frutos). Além disso, nós comparamos a seleção de hábitat de seis espécies de roedores e três espécies de marsupiais em ambas fitofisionomias, avaliando variáveis relacionadas com a complexidade do hábitat. Para isso, consideramos a microescala (estações de captura), a mesoescala (transecções de estações de captura) e as capturas em cada um dos estratos verticais amostrados. Também descrevemos e comparamos a habilidade de locomoção arborícola de sete espécies de roedores sigmodontíneos do Cerrado. Para tanto, realizamos testes por meio de suportes cilíndricos horizontais (nicho fundamental) e relacionamos os resultados com dados de arborealidade obtidos em campo desses animais (nicho realizado). Das 11 espécies capturadas, o marsupial *Caluromys lanatus* foi capturado somente no dossel em ambas fitofisionomias. O marsupial *Monodelphis americana* e o roedor *Calomys expulsus* em cerradão, e o roedor *Proechimys roberti* em mata de galeria, foram capturados somente no solo. Dentre as espécies que utilizaram somente o solo e o sub-bosque (em ambas fitofisionomias), estavam os roedores *Hylaeamys megalcephalus* (primariamente terrestre), *Oligoryzomys nigripes* e *O. fornesi* (escansoriais). As espécies que utilizaram os três estratos verticais (em diferentes intensidades) foram os marsupiais *Didelphis albiventris*, *Gracilinanus agilis*, e os roedores *Oecomys* cf. *roberti* e *Rhipidomys macrurus*. Nossos resultados indicaram que *R. macrurus* utiliza mais o dossel em cerradão, e que o *G. agilis* utiliza com maior intensidade o solo e o sub-bosque na estação seca em ambas fitofisionomias. Além disso, verificamos associações entre a utilização dos estratos verticais e a disponibilidade de frutos (*G. agilis*, *O.* cf. *roberti* e *R. macrurus*), e a biomassa de artrópodes (*R. macrurus*), coleópteros (*O.* cf. *roberti* e *R. macrurus*) e lepidópteros (*G. agilis*). Também verificamos que, em mata de galeria, existe a tendência de um acréscimo de espécies quando os diferentes estratos verticais são considerados, e que a diversidade beta entre estratos verticais é maior do que entre áreas. Adicionalmente, nossos resultados de seleção de hábitat indicaram que

na microescala, a seleção do hábitat diferiu entre as duas fitofisionomias, e que os animais tenderam a selecionar características importantes para a locomoção arborícola (e.g., densidade de lianas em mata e número de estratos verticais em cerradão). Também verificamos que, para a mesoescala, a seleção de variáveis do hábitat foi importante somente no cerradão, onde animais arborícolas selecionaram áreas com maior densidade de ramos. Já os resultados de seleção do hábitat, levando em consideração estratos verticais, indicaram que as espécies que utilizam o dossel e o sub-bosque tendem a selecionar características mais relacionadas à locomoção arborícola (número de estratos verticais e densidade de ramos em cerradão, e densidade de lianas em mata de galeria), enquanto que animais que utilizam o solo selecionaram características relacionadas à proteção contra predadores (principalmente profundidade da serapilheira e densidade de ramos em ambas fitofisionomias). Nossos resultados de habilidade de locomoção de roedores revelaram que animais predominantemente arborícolas apresentaram maiores velocidades em comparação com roedores terrestres. Tal velocidade se deu por meio do aumento da frequência de passos e diminuição do tamanho de passos. Adicionalmente, verificamos uma forte associação entre capturas acima do solo e o tamanho e frequência de passos. Contudo, tais aspectos da habilidade de locomoção tiveram fraca relação com a massa corporal e não tiveram relação com a filogenia das espécies analisadas.

Palavras chave: arborealidade, habilidade de locomoção, marsupiais, roedores, seleção de hábitat.

Abstract

In the present study, we investigated different aspects of vertical stratification of small mammals in forest formations of the Cerrado. In addition to describing general patterns of vertical use by marsupials and rodents, we also investigated possible variations in use of the vertical strata (ground, understory [1-4 m high] and canopy [> 7 m high]) by the animals, taking into consideration different two phytophysiognomies (gallery forest and dry woodland - cerradão), seasons (cool-dry and warm-wet) and resource availability (arthropods and fruits). Additionally, we verified habitat selection by six rodents and three marsupials in both forest formations, evaluating variables related to habitat complexity. In this context, we considered the micro-habitat scale (capture stations), the meso-habitat scale (transects of capture stations), and captures in each sampled vertical strata. We also described and compared arboreal locomotion ability of seven sigmodontine rodent species of the Cerrado. For that, we performed tests using horizontal cylindrical supports (fundamental niche), and associated these results with arboreality data of the animals captured in the field (realized niche). Among the 11 captured species, the marsupial *Caluromys lanatus* was captured, in both physiognomies, only in the canopy. The marsupial *Monodelphis americana* and the rodent *Calomys expulsus* were captured in the dry woodland, and the rodent *Proechimys roberti* in the gallery forest, were captured only on the ground. Among the species that used the ground and understory, were the rodent *Hylaeamys megacephalus* (mainly terrestrial) and *Oligoryzomys nigripes* and *O. fornesi* (scansorials). The species that used the three vertical strata (in different intensities) were the marsupials *Didelphis albiventris* and *Gracilinanus agilis*, and the rodents *Oecomys* cf. *roberti* and *Rhipidomys macrurus*. Our results showed that *R. macrurus* used the canopy more intensely in the dry woodland compared to gallery forest, and *G. agilis* used the ground and understory in higher intensity in the cool-dry season in both physiognomies. Additionally, we verified a relation between vertical strata utilization and availability of fruits (*G. agilis*, *O. cf. roberti* e *R. macrurus*), and biomass of arthropods (*R. macrurus*), coleopterans (*O. cf. roberti* e *R. macrurus*), and lepidopterans (*G. agilis*). We also verified that in gallery forest, there is an increase in species considering different vertical strata, and also that beta diversity is higher among strata than among areas. Our results related to habitat selection showed that at micro-habitat scale, habitat selection differed between the two forest formations, and the animals tended to select habitat

features that are important for arboreal locomotion (e.g., density of lianas in gallery forest and number of vertical layers in dry woodland). We also verified habitat selection in the meso-habitat scale only in the dry woodland by more arboreal animals, preferring areas with higher density of branches. We also found that animals captured in the canopy and understory tended to select habitat variables more related to arboreal locomotion (number of vertical layers and density of branches in dry woodland, and density of lianas in gallery forest), while animals captured on the ground selected habitat variables more related to protection against predators (mainly litter depth and density of branches in both forest formations). Our results on locomotion ability of rodents showed that arboreal species generally present higher velocities in comparison with terrestrial species. Such velocities were obtained by the animals by increasing stride frequency and decreasing stride length. Additionally, our results also showed a strong association between above-ground captures and stride length and frequency. However, these performance aspects were weakly related to body mass and had no relation to phylogeny of the studied species.

Key words: arboreality, habitat selection, locomotion ability, marsupials, rodents.

Sumário

Introdução geral	11
Aspectos ecológicos no uso do espaço vertical	11
A estratificação vertical no Brasil	13
A estratificação vertical no Cerrado	16
Métodos indiretos no estudo do uso do espaço vertical: adaptações e o nicho fundamental.....	18
Referências.....	19
Capítulo 1 - Uso dos estratos verticais por pequenos mamíferos em mata de galeria e cerradão do Cerrado do Brasil central: padrões de diversidade, dinâmica temporal e disponibilidade de recursos	25
Resumo	25
Introdução	27
Métodos.....	30
Métodos de captura	31
Disponibilidade de recursos	33
Análise de dados.....	34
Resultados	38
Padrões gerais de estratificação vertical.....	38
Utilização dos estratos verticais: fitofisionomia e dinâmica temporal.....	38
Disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais.....	42
Padrões gerais de diversidade	46
Estrutura na utilização dos estratos verticais.....	47
Discussão	52
Padrões gerais de estratificação.....	52
Utilização dos estratos verticais: fitofisionomia e dinâmica temporal.....	55
Disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais.....	57
Padrões gerais de diversidade	59
Estrutura na utilização dos estratos verticais.....	61
Conclusão.....	62
Referências.....	63
Material suplementar	69

Capítulo 2 - Seleção de hábitat por pequenos mamíferos em ambientes florestais do Cerrado do Brasil central: efeitos da complexidade na micro e mesoescala.....	77
Resumo	77
Abstract.....	78
Introdução	79
Métodos.....	81
Medição das variáveis de hábitat	81
Análises estatísticas.....	83
Resultados	84
Discussão	97
Conclusão.....	100
Referências.....	101
Capítulo 3 - Contrasting the realized and fundamental niche of arboreal walking performance of neotropical rodents	105
Methods.....	110
Study area and capture procedures	110
Performance tests	112
Image analyses	113
Statistical analysis	114
Results.....	117
Discussion.....	124
Resumo	128
Acknowledgments.....	129
References.....	130
Appendix.....	139
Considerações Finais	142

Introdução geral

Aspectos ecológicos no uso do espaço vertical

Florestas tropicais são complexas e heterogêneas (Kricher 1997), e, portanto podem abrigar espécies que apresentam diferentes padrões na utilização dos estratos verticais (e.g., Lowman & Wittman 1996; Vieira & Monteiro-Filho 2003; Leiner et al. 2010). Entretanto, até meados dos anos noventa poucos estudos realizados em florestas tropicais avaliavam a composição e abundância de pequenos mamíferos nos estratos superiores (e.g. Malcolm, 1995). Tal escassez de estudos se devia principalmente pela dificuldade logística na instalação de armadilhas no dossel (Lowman & Wittman, 1996; Lambert et al. 2005). Contudo, o interesse crescente relacionado ao uso dos estratos verticais por pequenos mamíferos, fez com que o número de estudos sobre esse tema tenha aumentado nas últimas décadas (e.g. Leite et al. 1994; Malcolm 1995; Vieira 1998; Patton et al. 2000; Voss et al. 2001; Grelle 2003; Vieira & Monteiro-Filho 2003; Viveiros de Castro & Fernandez 2004, Lambert et al. 2005; Prevedello et al. 2008; Hannibal & Cáceres 2010). Tal interesse se deve, basicamente, a uma nova percepção da importância da utilização de diferentes camadas da vegetação e o que isso pode significar no entendimento de aspectos ecológicos dos pequenos mamíferos. Dentre tais aspectos, estão, por exemplo, o uso do espaço e segregação vertical (Vieira & Monteiro-Filho 2003; Lambert et al. 2005; Hannibal & Cáceres 2010; Leiner et al. 2010), utilização de recursos (Lambert et al. 2006; Rader & Krockenberger 2006), risco de predação (Prevedello et al. 2008) e seleção de hábitat (Lambert et al. 2006; Hannibal & Cáceres 2010).

De acordo com Vieira & Monteiro-Filho (2003), podem existir até quatro guildas relacionadas ao padrão de utilização do estrato vertical de pequenos mamíferos não voadores (*i.e.* marsupiais e roedores). A primeira guilda é composta de espécies que são estritamente terrestres; a segunda é composta de animais escansoriais, que utilizam o solo e os estratos verticais mais baixos; as espécies da terceira guilda utilizam tanto o solo, quanto o sub-bosque e o dossel; já na quarta guilda, as espécies utilizam exclusiva ou primariamente o dossel. Apesar de muitas espécies utilizarem em algum grau os estratos superiores das florestas, animais estritamente arborícolas (ou que compõem a quarta guilda) são encontrados somente em florestas tropicais (Malcom 1995).

Levando em consideração tais guildas, a captura em diferentes estratos é recomendável para que se obtenha uma avaliação confiável da composição da comunidade de pequenos mamíferos em ambientes florestais (Bakker & Kelt 2000; Malcolm 1995; McClearn et al. 1994). Estudos conduzidos na Amazônia (Malcolm 1991) e na Mata Atlântica (Vieira & Monteiro-Filho 2003), por exemplo, revelam que aproximadamente 25% do total das espécies capturadas utilizaram exclusivamente o dossel. Isto indica que ao negligenciar amostragens que avaliam os estratos verticais superiores, há grande probabilidade de se obter a composição de espécies florestais de maneira menos acurada, além de subestimar a riqueza e abundância de espécies.

Apesar dos estudos que descrevem como as espécies estão distribuídas nas diferentes camadas da vegetação, a investigação dos fatores que podem determinar os padrões da estratificação vertical de pequenos mamíferos ainda está em uma fase inicial. Dentre estes mecanismos, ou fatores que podem determinar o padrão na utilização dos estratos verticais, estão, por exemplo, a disponibilidade de recursos e sua relação com a sazonalidade (Charles-Dominique et al. 1981; Wells et al. 2004; Lambert et al. 2006), a competição intra ou interespecífica (Vieira & Camargo 2012; Cunha & Vieira 2005; Hannibal & Cáceres 2010), ou a própria estrutura da vegetação (Grelle 2003; Vieira & Palma 2005; Lambert et al. 2006; Wells et al. 2004, 2006; Hannibal & Cáceres 2010).

O dossel de ambientes florestais menos susceptíveis às variações sazonais, como por exemplo, a Amazônia (Ribeiro & Walter 1998), pode representar habitats extremamente favoráveis para animais arborícolas e semiarborícolas devido à menor flutuação na disponibilidade de recursos (Charles-Dominique et al. 1981). Contudo, para ambientes florestais que são mais sazonais, como as matas secas decíduas e semidecíduas (Ribeiro & Walter 1998), não se sabe ao certo se as espécies de pequenos mamíferos variam na utilização dos estratos verticais em função da variação de recursos. Em teoria, estes ambientes de maior variação sazonal, podem apresentar recursos mais acessíveis nos estratos inferiores (Wells et al. 2004), com uma menor quantidade de frutos no dossel na época de menor precipitação.

A partição de recursos e a segregação do hábitat entre espécies similares podem ser determinantes na estruturação das comunidades (Schoener 1974). Desta forma, a competição pode também determinar padrões na variação da utilização dos estratos verticais por marsupiais e roedores. Animais filogeneticamente próximos normalmente apresentam características corporais e requerimentos ecológicos semelhantes, e desta forma, tendem a competir com maior intensidade (Lack, 1971). Sendo assim, já foi

proposto que pequenos mamíferos com tais características, tendem a utilizar os estratos verticais das florestas de maneira diferenciada, sendo um padrão geral para as florestas tropicais (Charles-Dominique et al 1983; Vieira & Monteiro-Filho 2003).

Além disso, as relações entre os pequenos mamíferos e as características estruturais da vegetação também podem influenciar não só a distribuição e composição das espécies com diferentes modos de locomoção, mas como ocorre a segregação no espaço (Hannibal & Cáceres 2010). Estudos na América do Sul têm confirmado que a distribuição de pequenos mamíferos na paisagem é altamente variada, apresentando padrões de mudança entre diferentes fitofisionomias, densidade das florestas e presença de água, revelando uma forte relação entre mamíferos e a estrutura do hábitat (August 1983; Lyra-Jorge et al. 2001; Grelle 2003; Pardini et al. 2005; Lambert 2006). A ocorrência de determinadas espécies pode ser altamente relacionada às características da vegetação, tais como: a complexidade dos hábitats (i.e., níveis de camadas que compõe os estratos verticais) - que pode aumentar a quantidade de níveis de ocupação pelas espécies e a partição de nicho (Malcolm 1995; Grelle 2003, Wells et al. 2004); as lianas, as quais aumentam o volume do dossel (também aumentando a complexidade) e conectam as árvores umas às outras e disponibilizam caminhos que propiciam o deslocamento para forrageamento (Emmons 1995; Wells et al. 2004); e a densidade de cobertura arbórea, que aumenta a conectividade entre as árvores (Emmons 1995; Wells et al. 2004), além de potencialmente fornecer maior quantidade de recursos (Emmons 1995).

Estas questões aqui apresentadas ainda precisam ser investigadas de maneira intensiva, objetivando avaliar a influência de fatores bióticos e abióticos nos padrões de utilização dos estratos verticais por pequenos mamíferos, e em diferentes tipos de florestas tropicais.

A estratificação vertical no Brasil

No Brasil, a maior parte dos estudos ecológicos sobre a estratificação vertical de pequenos mamíferos está concentrada na Amazônia (Malcolm 1991,1995; Patton et al. 2000; Lambert et al. 2005) e na Mata Atlântica (Grelle 2003; Vieira & Monteiro-Filho 2003; Prevedello et al. 2008). Tais estudos certamente resultaram em melhores

descrições sobre a composição de espécies, abundância, riqueza, além das descrições da utilização dos diferentes estratos verticais pelos animais.

Malcolm (1995) é enfático ao ressaltar como a amostragem em diferentes estratos é necessária. Em seu estudo conduzido na Amazônia, foram capturadas 10 espécies (66%) de 15 que utilizavam somente um dos estratos amostrados (solo, sub-bosque ou dossel) e três espécies que utilizavam todos os estratos. Adicionalmente, o autor discute a alta variação de sucesso de captura de algumas espécies ao se comparar os diferentes estratos. Dentre as espécies capturadas no solo, por exemplo, foram registrados 50 indivíduos do roedor do gênero *Proechimys* e três indivíduos de *Caluromys philander*, uma espécie de marsupial arborícola. Ao ser amostrado o estrato correspondente ao dossel (cerca de 15 m de altura), o autor não capturou nenhum indivíduo de *Proechimys*, porém capturou 56 indivíduos de *C. philander* (Malcolm 1995)

Por outro lado, um estudo posterior conduzido na Bacia do Rio Xingú, também na Amazônia, indicou pouca contribuição à avaliação da diversidade de pequenos mamíferos advinda da utilização de armadilhas instaladas no dossel (Lambert et al. 2005). De acordo com os autores, isto se deve principalmente à descontinuidade e alta variação das características do dossel, além das influências de Cerrado próximas à região. Apesar desta constatação, mesmo assim a distribuição do marsupial *Caluromys lanatus* foi ampliada para a região. Adicionalmente, espécies como os roedores *Oecomys roberti* e *Rhipidomys mastacalis*, e o marsupial *Micoureus (=Marmosa) demerarae* foram claramente mais capturados no sub-bosque e no dossel, indicando a relevância dos estratos verticais para estes animais.

Padrões similares de uso dos estratos superiores da floresta têm sido verificados em estudos desenvolvidos na Mata Atlântica. O estudo conduzido por Vieira & Monteiro-Filho (2003) revela que das 27 espécies capturadas, 25% mostraram-se exclusivamente arbóreas, enquanto 32% das espécies eram primariamente ou exclusivamente arbóreas. Neste estudo, foi constatado que a composição de comunidade e a abundância relativa não foram similares nos diferentes estratos amostrados, com um padrão geral de diminuição no número de espécies e abundância nos estratos mais altos. Contudo, foi verificado que existem diferenças significativas nas capturas dos animais em função dos estratos verticais (solo, sub-bosque [1,5 – 2,0 m de altura] e dossel [média de 10 m de altura]), grupos taxonômicos e localidades.

Um outro estudo conduzido em Mata Atlântica, que utilizou diferentes técnicas de amostragens (ninhos artificiais, carretéis e armadilhas), indicou que a amostragem do dossel é altamente relevante para a caracterização adequada da estrutura da comunidade, em especial para a estimativa da abundância relativa das espécies (Prevedello et al., 2008). Analisando os diferentes métodos de amostragem, foi constatado que a comunidade de pequenos mamíferos da área amostrada apresenta marcada estratificação vertical. Contudo, os autores ressaltam que os diferentes métodos são altamente complementares, e que a utilização somente do método de armadilhagem pode subestimar a utilização dos diferentes estratos verticais pelos animais.

A partir destes estudos conduzidos no Brasil, vários avanços tem sido obtida a partir da utilização de armadilhas nos diferentes estratos verticais: 1) melhor caracterização da composição de espécies; 2) uma melhor estimativa de parâmetros que descrevem diversidade de espécies; 3) descrições mais detalhadas sobre quais espécies utilizam os diferentes estratos verticais, ou que compõe as guildas, como sugerido por Vieira & Monteiro-Filho (2003). Contudo, não diferentemente do que já foi verificado para os trópicos, no Brasil, ainda existe um baixo entendimento dos mecanismos que promovem tais padrões. Isto fica evidente nos estudos conduzidos para a Amazônia (Malcolm 1991, 1995; Lambert et al. 2005) e Mata Atlântica (Vieira & Monteiro-Filho 2003) quando se observa padrões distintos na utilização dos estratos verticais por pequenos mamíferos sugerindo a importância de se amostrar tais estratos em diferentes áreas. Os mecanismos citados anteriormente (estrutura da vegetação, competição e a sazonalidade) provavelmente estão envolvidos na variação de tais padrões.

De acordo com Grelle (2003), a riqueza de espécies de pequenos mamíferos da Mata Atlântica pode ser positivamente relacionada com a complexidade do hábitat. Dentre as variáveis que compunham tal complexidade, estavam o volume do dossel, sub-bosque e cobertura herbácea, número de estratos verticais e conectividade entre galhos e folhas. Isto evidencia a importância da complexidade da vegetação para a ocupação das espécies nos diferentes estratos verticais, possibilitando a coexistência. Além disso, Lambert et al. (2006) ao estudar a estratificação vertical de pequenos mamíferos na Amazônia de acordo com parâmetros estruturais da vegetação e disponibilidade de recursos, verificou que algumas espécies de marsupiais e roedores apresentaram relação negativa com a abertura do sub-bosque, densidade de caules lenhosos no sub-bosque e tamanho e densidade de árvores, mas tiveram relação positiva com a densidade de lianas, tamanho médio, volume e quantidade de troncos caídos e

disponibilidade de insetos e frutos no ambiente. Estes estudos revelam a importância de avaliar como as espécies que utilizam os diferentes estratos verticais, mudam os padrões de utilização do hábitat de acordo com a variação dos parâmetros estruturais da vegetação ou de recursos (devido à sazonalidade ou diferenças inerentes às fitofisionomias ou biomas) em diferentes formações florestais.

Além disso, estudos que relacionem o uso dos estratos verticais diretamente com a competição interespecífica ainda são extremamente raros no Brasil. Embora este tema ainda não seja amplamente explorado, estudos parecem indicar tal relação em pequenos mamíferos. Leiner et al. (2010), por exemplo, verificaram diferenças na utilização dos estratos verticais pelas espécies congênicas e sintópicas *Marmosops paulensis* e *M. incanus*. *Marmosops paulensis* utiliza mais o solo do que *M. incanus*, enquanto que esta última espécie utiliza mais o sub-bosque e o dossel. Adicionalmente, Hannibal & Cáceres (2010) propuseram que a maior utilização do solo por *Gracilinanus agilis* em uma área de cerrado no oeste de Mato Grosso, poderia ser dentre outros fatores, devido à presença do marsupial *Cryptonanus agricolai*, um gênero filogeneticamente próximo ao gênero *Gracilinanus* (Voss et al., 2005). Um padrão semelhante também é observado para os roedores sigmodontíneos *Oecomys bicolor*, que habita o dossel, e *O. concolor*, que usualmente utiliza com mais frequência o sub-bosque (Alho 2005).

A estratificação vertical no Cerrado

No Cerrado, o estudo sobre a composição de espécies relacionada ao uso do estrato vertical ainda é muito escasso. Somente um estudo foi realizado até o momento por Hannibal & Cáceres (2010) em matas de galeria e cerrado no Sudoeste brasileiro, com o objetivo de verificar padrões de estratificação vertical de pequenos mamíferos. De acordo com esse estudo, três espécies (27%) de 11 foram capturadas exclusivamente em armadilhas arbóreas. Entretanto, o padrão de utilização dos estratos verticais foi extremamente variado. Por exemplo, nenhuma espécie foi registrada somente no dossel. Contudo, o marsupial *Caluromys philander* foi capturado principalmente nesse estrato vertical. Já outro marsupial, *Marmosa murina*, foi capturado em todos os estratos, porém, foi mais comum no sub-bosque, da mesma forma que o roedor *Oecomys bicolor*.

Além disso, o padrão diferenciado na utilização dos estratos verticais por algumas espécies estudadas por Hannibal & Cáceres (2010), foram atribuídas às características distintas das duas fitofisionomias. Enquanto que a mata de galeria apresentou maior

densidade de lianas, densidade do dossel e complexidade vertical, o cerradão apresentou maior quantidade de arbustos. Os marsupiais *Gracilinanus agilis* e *Micoureus constantiae* (= *Marmosa*) *constantiae*, que normalmente estão associados aos estratos superiores (Vieira & Camargo 2012), foram capturado mais no solo. De acordo com os autores uma das possíveis explicações (outra explicação seria a competição), é de que o dossel em cerradão é relativamente baixo além de menos complexo. Além disso, Hannibal & Cáceres (2010) sugerem que os marsupiais *C. Philander* e *Marmosa murina*, além dos roedores *Nectomys rattus* e *O. bicolor*, estão mais associados às matas de galeria devido às maiores densidades de lianas na vegetação.

Mais recentemente, um estudo ainda não publicado, realizado em diferentes fitofisionomias do Cerrado, Silva (2013) utilizou armadilhas no solo, sub-bosque e dossel. Apesar do objetivo principal desse estudo não ter sido a avaliação da estratificação vertical de marsupiais e roedores, o autor não só apresentou a composição e abundância de espécies capturadas nos diferentes estratos verticais, como também apresentou o primeiro registo do gênero *Phyllomys* para a região (capturado no dossel). Posteriormente foi constatado que se trata de uma espécie nova (L.F. Machado, comunicação pessoal). Segundo esse estudo, 13 espécies de pequenos mamíferos foram encontradas em mata de galeria e cerradão. Dessas espécies, *Caluromys lanatus* foi a única espécie capturada exclusivamente no dossel, diferentemente da espécie congênica *C. philander* capturada por Hannibal & Cáceres (2010). Além disso, entre as espécies capturadas exclusivamente no solo, estavam o marsupial *Monodelphis americana*, e os roedores *Calomys expulsus*, *Nectomys squamipes* e *Proechimys roberti*. Dentre as espécies que utilizaram somente o solo e o sub-bosque, estavam os roedores *Hylaeamys megacephalus* e *Cerradomys scotti*, embora fossem mais capturados no solo. Por fim, as espécies que utilizaram os três estratos verticais foram os roedores *Oecomys bicolor*, *O. cf. catherinae*, *Phyllomys* sp. e *Rhipidomys macrurus*, e os marsupiais *Didelphis albiventris* e *G. agilis*. Tal estudo não somente contribui para a descrição de padrões de estratificação vertical de pequenos mamíferos, como também evidencia a importância de se amostrar diferentes alturas da vegetação em florestas tropicais.

Métodos indiretos no estudo do uso do espaço vertical: adaptações e o nicho fundamental

Existe um consenso de que existe uma dificuldade inerente ao se estudar o uso do espaço vertical por pequenos mamíferos, devido não só ao esforço empregado na instalação de armadilhas (e.g., Lowman & Wittman 1996; Lambert et al. 2005; Vieira & Monteiro-Filho 2003; Camargo & Vieira 2012), mas como também à manutenção das mesmas ao longo do estudo (observação pessoal). Sendo assim, a avaliação do nicho fundamental por meios indiretos pode ser particularmente útil na complementação de estudos conduzidos em campo, e da predição na utilização dos estratos verticais por pequenos mamíferos, especialmente quando estes são raros e/ou que dificilmente são capturados em armadilhas (Camargo et al. 2012).

A locomoção em galhos, troncos e ramos de lianas pode ser desafiadora para mamíferos em geral (Emmons 1995). A locomoção no substrato em diferentes ângulos e direções (Cartmill 1974), a capacidade de se equilibrar diante de oscilações do substrato e do corpo (Delciellos & Vieira 2007; Schmidt & Fischer 2010), o efeito da gravidade em suportes verticais (Delciellos & Vieira 2009a) e a travessia por suportes horizontais descontínuos (Delciellos & Vieira 2009b), são exemplos de como os animais precisam estar adaptados para a utilização dos estratos superiores da vegetação. Dentre tais adaptações, estão, por exemplo, o grau de encefalização dos animais (Lemen 1980), devido à necessidade de maior percepção tridimensional; características nas patas, como dígitos opositores em marsupiais (Argot 2001, 2002) e patas mais largas em roedores (Camargo et al. 2008; 2012); e caudas longas (preênseis em marsupiais funcionando como quinto membro) como forma de manter o equilíbrio (Charles-Dominique 1983, Rasmussen 1990, Schmitt and Lemelin 2002; Dalloz et al. 2012). Sendo assim, essas são características que podem servir como indicativos na exploração dos estratos superiores da vegetação. Por exemplo, Lemen (1980), verificou a relação entre tamanho do cérebro e a habilidade trepadora de roedores do gênero *Peromyscus*. Adicionalmente, Camargo et al. (2012) verificaram uma forte associação entre o formato de pegadas de roedores sigmodontíneos do Cerrado e a porcentagem de captura no sub-bosque, evidenciando que à medida que espécies exploram os estratos superiores da vegetação as patas apresentam uma característica de serem mais largas.

Além da utilização de características morfológicas como forma de verificar padrões na utilização dos estratos superiores da vegetação, a avaliação do desempenho

de locomoção também já foi utilizada com o mesmo propósito. Uma locomoção mais eficiente em suportes finos como os galhos ou os ramos de lianas, pode ser alcançada pelos pequenos mamíferos pela capacidade de se agarrar no substrato (Preuschoft 2002), pela velocidade (Schmitt 2003; Lammers & Biknevicius, 2004; Vieira 2006; Delciellos & Vieira 2006, 2007, 2009a; Schmidt & Fischer 2010), e/ou pela postura corporal adotada ao se locomoverem (Fischer & Blickhan 2006; Hackert et al. 2006; Vieira 2012; Schmidt & Fischer 2010). Ao avaliar medidas de velocidade, frequência e tamanho de passos de marsupiais da Mata Atlântica, Delciellos & Vieira (2009a) verificaram que existe uma relação entre tais parâmetros com o grau de utilização dos diferentes estratos verticais da vegetação. Tais estudos, além de reforçar a ideia de que métodos indiretos podem ser úteis para avaliar a estratificação vertical de pequenos mamíferos, também fornecem resultados importantes que permitem avaliar como os animais conseguem se locomover com eficiência em substratos arbóreos.

Com isso, nosso estudo teve como principal objetivo avaliar os padrões de estratificação vertical de pequenos mamíferos do Cerrado avaliando aspectos ecológicos e de nicho fundamental. Para tanto, este estudo foi estruturado de forma que pudéssemos avaliar os padrões de estratificação vertical de pequenos mamíferos em áreas de mata de galeria e cerradão, comparando sazonalidade, disponibilidade de recursos, fitofisionomias (capítulo 1), estrutura do hábitat (capítulo 2) e habilidade de locomoção arbórea (capítulo 3). A metodologia básica descrita no capítulo 1, envolvendo as áreas de amostragem e a metodologia de captura serve para todos os capítulos desta tese de doutorado. Metodologias específicas estarão descritas em cada capítulo quando necessário.

Referências

- Alho CJR. 2005. Intergradation of habitats of non-volant small mammals in patchy cerrado landscape. *Arquivos do Museu Nacional* 63:41-48.
- Argot C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 247:51-79.

- Argot C. 2002. Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253:76-108.
- August PV. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507.
- Bakker VJ, Kelt DA. 2000. Scale-dependent patterns in body size distributions of neotropical mammals. *Ecology* 81:3530-3547.
- Camargo NF, Gurgel-Gonçalves R, Palma ART. 2008. Variação morfológica de pegadas de roedores arborícolas e cursoriais do Cerrado. *Revista Brasileira de Zoologia* 25: 696-704.
- Camargo NF, Ribeiro JF, Gurgel-Gonçalves R, Palma ART, Mendonça AF, Vieira EM. 2012. Is footprint shape a good predictor of arboreality in sigmondontine rodents from a neotropical savanna? *Acta Theriologica* 57:261-267.
- Cartmill M. 1974. Pads and claws in arboreal locomotion. In: Jenkins Jr FA (ed). *Primate Locomotion*. Academic Press, New York, pp. 43-83.
- Charles-Dominique P, Atramentowics M, Charles-Dominique M, Gérard H, Hladik A, Hladik CM, Prévost MF. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 35:341-436.
- Charles-Dominique P. 1983. Ecology and social adaptation in didelphid marsupials: comparisons with eutherians of similar ecology. In: Eisenberg JF (ed). *Advances in the study of mammalian behavior*. American Society of Mammalogists, Shippensburg, pp. 395-422.
- Cunha AA, Vieira MV. 2005. Age, season, and arboreal movements of the opossum *Didelphis aurita* in an Atlantic rain forest of Brazil. *Acta Theriologica* 50: 551-560.
- Dalloz MF, Loretto D, Papi B, Cobra P, Vieira MV. 2012. Positional behaviour and tail use by the bare-tailed woolly opossum *Caluromys philander* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalian Biology* 77:307-313.
- Delciellos AC, Vieira MV. 2006. Arboreal walking performance in seven didelphid marsupials as an aspect of their fundamental niche. *Astral Ecology* 31:449-457.
- Delciellos AC, Vieira MV. 2007. Stride lengths and frequencies of arboreal walking in seven species of didelphid marsupials. *Acta Theriologica* 52:101-110.

- Delciellos AC, Vieira MV. 2009. Jumping ability in the arboreal locomotion of didelphid marsupials. *Mastozoologia Neotropical* 16:299-307.
- Delciellos AC, Vieira MV. 2009a. Allometric, phylogenetic, and adaptive components of climbing performance in seven species of didelphid marsupials. *Journal of Mammalogy* 90:104-113.
- Emmons LH. 1995. Mammals of Rain forest canopies. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds). *Forest canopies*. Academic Press, London, pp. 199-221.
- Fischer MS, Blickhan R. 2006. The trisegmented limbs of therian mammals: kinematics, dynamics, and self-stabilization-a review. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology* 305:935-952.
- Grelle CEV. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna Environment* 38:81-85.
- Hackert R, Schilling N, Fischer MS. 2006. Mechanical self-stabilization, a working hypothesis for the study of the evolution of body proportions in terrestrial mammals? *Comptes Rendus Palevol* 5:541-549.
- Hannibal W, Caceres NC. 2010. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia* 74:247-255.
- Kricher J. 1997. *A Neotropical companion*. Princeton University Press, Princeton, pp. 451.
- Lack D. 1971. *Ecological isolation in birds*. Cambridge: Harvard University Press, 2ed.
- Lambert TD, Malcolm JR, Zimmerman BL. 2005. Variation in small mammal species richness by trap height and trap type in southeastern Amazonia. *Journal of Mammalogy* 86:982-990.
- Lambert TD, Malcolm JR, Zimmerman BL. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy* 87:766-776.
- Lammers AR, Biknevicius AR. 2004. The biodynamics of arboreal locomotion: the effects of substrate diameter on locomotor kinetics in the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *Journal of Experimental Biology* 207:4325-4336.
- Leiner NO, Dickman CR, Silva WR. 2010. Multiscale habitat selection by slender opossums (*Marmosops* spp.) in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Mammalogy* 91:561-565.

- Leite YLR, Stallings JR, Costa LP. 1994. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na reserva biológica de Poço das antas, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia* 54:525-536.
- Lemen C. 1980. Relationship between relative brain size and climbing ability in *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* 61:3360-364.
- Lowman MD, Wittman PK. 1996. Forest canopies: methods, hypothesis, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:55-81.
- Lyra-Jorge MC, Pivello VR, Meirelles ST, Vivo M. 2001. Riqueza e abundância de pequenos mamíferos em ambientes de cerrado e floresta, na Reserva Cerrado Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga (Santa Rita do Passo Quatro, SP). *Naturalia* 26:287-302
- Malcolm JR, Ray J. 2000. Influence of timber extractions routes on central African small- mammal communities, forest structure and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- Malcolm JR. 1991. Comparative abundances of Neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy* 72:188-192.
- Malcolm JR. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds). *Forest canopies*. Academic Press, London, pp. 179-197.
- McClearn D, Kohler J, McGowan KJ, Cedeno E, Carbone LG, Miller D. 1994. Arboreal and terrestrial mammal trapping on Gigante peninsula, Barro Colorado nature monument, Panama. *Biotropica* 26:208-213.
- Pardini R, Souza SM, Braga-Neto R, Metzger JP. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124:253-266.
- Patton JL, Da Silva MNF, Malcolm JR. 2000. Mammals of the Rio Jurua and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244:1-306.
- Preuschoft H. 2002. What does “arboreal locomotion” mean exactly and what are the relationships between “climbing”, environment and morphology? *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 83:171-188.
- Prevedello JA, Ferreira P, Papi BS, Loretto D, Vieira MV. 2008. Uso do espaço vertical por pequenos mamíferos no Parque Nacional Serra dos Orgãos, RJ: um estudo

- de 10 anos utilizando três métodos de amostragem. *Espaço & Geografia* 11:35-58
- Rader R, Krockenberger A. 2006. Does resource availability govern vertical stratification of small mammals in an Australian lowland tropical rainforest? *Wildlife Research* 33:571-576.
- Rasmussen DT. 1990. Primate origins: lessons from a neotropical marsupial. *American Journal of Primatology* 22:263-277.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 1998. Fitofisionomias do Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (eds). *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, DF, pp. 87-166.
- Schmidt A, Fischer M. 2010. Arboreal locomotion in rats - the challenge of maintaining stability. *The Journal of Experimental Biology* 213:3615-3624.
- Schmitt D, Lemelin P. 2002. Origins of primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum. *American Journal of Physical Anthropology* 118:231-238.
- Schmitt D. 2003. Evolutionary implications of the unusual walking mechanics of the common marmoset (*C. jacchus*). *American Journal of Physical Anthropology* 122:28-37.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Silva AP. 2013. Diversidade de comunidades de pequenos mamíferos de três fitofisionomias do Cerrado no Brasil central: parição da diversidade regional em componentes alfa e beta. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, pp. 63.
- Vieira EM, Camargo NF. 2012. Padrões do uso vertical do habitat por marsupiais brasileiros. In: Cáceres NC, Monteiro-filho ELA (Orgs). *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*, Campo Grande: Editora UFMS, 2ed, p. 347-364.
- Vieira EM, Monteiro-Filho ELA. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 501-507.
- Vieira EM, Palma ART. 2005. Pequenos mamíferos do Cerrado: distribuição dos gêneros e estrutura das comunidades nos diferentes habitats. In: Scariot A, Sousa-Silva JC, Felfili JM (orgs). *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp. 265-282.

- Vieira EM. 1998. A technique for trapping small mammals in the forest canopy. *Mammalia* 62:306-310.
- Vieira MV, Delciellos AC. 2012. Locomoção, morfologia e uso do hábitat em marsupiais Neotropicais. In: Cáceres NC, Monteiro-filho ELA (Orgs). Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução, Campo Grande: Editora UFMS, 2ed, p. 365-383.
- Viveiros de Castro EB, Fernandez FAS. 2004. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 119:73-80.
- Voss RS, Lunde DP, Jansa SA. 2005. On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid. *American Museum Novitates* Number 3482:1-36.
- Voss RS, Lunde DP, Simmons NB. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna-part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 263:3-236.
- Wells K, Pfeiffer M, Lakim MB, Kalko EKV. 2006. Movement trajectories and habitat partitioning of small mammals in logged and unlogged rain forests on Borneo. *Journal of Animal Ecology* 75:1212-1223.
- Wells K, Pfeiffer M, Lakim MB, Linsenmair KE. 2004. Use of arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *Journal of Biogeography* 31:641-652.

Capítulo 1

Uso dos estratos verticais por pequenos mamíferos em mata de galeria e cerrado do Cerrado do Brasil central: padrões de diversidade, dinâmica temporal e disponibilidade de recursos

Resumo

O estudo dos padrões do uso do espaço vertical por pequenos mamíferos no Cerrado é importante devido às características inerentes de diferentes fitofisionomias. Formações florestais desse bioma podem apresentar diferentes graus de complexidade e diferenças relacionadas à sazonalidade e oferta de recursos. Dessa forma, tais características do hábitat podem auxiliar na compreensão dos mecanismos que contribuem para diferentes padrões de estratificação vertical. No presente estudo, investigamos a estratificação vertical de roedores e marsupiais na estação seca e chuvosa em quatro áreas de cerrado e quatro áreas de mata de galeria, por meio de armadilhas instaladas no solo, sub-bosque (1-4 m) e dossel (> 7 m). Além disso, avaliamos a disponibilidade de frutos (por meio de contagem) e artrópodes (por meio de armadilhas do tipo janela e *pitfalls*) com o objetivo de verificar como a disponibilidade de recursos contribui nos padrões de estratificação vertical de pequenos mamíferos. Das 11 espécies capturadas, o marsupial *Caluromys lanatus* (em ambas fitofisionomias) foi capturado somente no dossel. O marsupial *Monodelphis americana* e o roedor *Calomys expulsus* em cerrado, e o roedor *Proechimys roberti* em mata de galeria, foram capturados somente no solo. Dentre as espécies que utilizaram somente o solo e o sub-bosque (em ambas fitofisionomias), estavam os roedores *Hylaeamys megacephalus* (primariamente terrestre), *Oligoryzomys nigripes* e *O. fornesi* (escansoriais). As espécies que utilizaram os três estratos verticais (em diferentes intensidades) foram os marsupiais *Dideplphis albiventris*, *Gracilinanus agilis*, e os roedores *O. cf. roberti* e *Rhipidomys macrurus*. Nossos resultados indicaram que *R. macrurus* utiliza mais o dossel em cerrado, e que o *G. agilis* utiliza com maior intensidade o solo e o sub-bosque na estação seca em ambas fitofisionomias. Além disso, verificamos associações entre a utilização dos estratos verticais e a disponibilidade de frutos (*G. agilis*, *O. cf. roberti* e *R. macrurus*), e a biomassa de artrópodes (*R. macrurus*), coleópteros (*O. cf. roberti* e *R. macrurus*) e lepidópteros (*G. agilis*). Também verificamos que em mata de galeria, existe a tendência de um acréscimo de espécies quando os diferentes estratos verticais são considerados, e que a

diversidade beta entre estratos verticais é maior do que entre áreas. Nossos resultados indicam que diferentes estações do ano e fitofisionomias, e a disponibilidade de recursos, podem influenciar na estratificação vertical de diferentes espécies de pequenos mamíferos e da comunidade. Entretanto, nossos resultados indicam que os padrões encontrados estão, em certo grau, associados à complexidade do hábitat, provavelmente pelas maiores oportunidades na subdivisão do nicho.

Palavras chave: arborealidade, artrópodes, complexidade, frutos, marsupiais, roedores.

Abstract

The study of vertical stratification patterns by small mammals in the Cerrado is important due to the distinct characteristics among phytophysiognomies. Forest formations of this biome can present different degrees of complexity and differences related to seasonality and resource availability. Thus, habitat features contribute to different patterns of vertical stratification. In this study we evaluated the vertical stratification of rodents and marsupials in the cool-dry and warm-wet seasons in four areas of cerradão (dry-woodland) and four areas of gallery forest, installing live-traps on the ground, understory (1-4 m) and canopy (>7 m). We also verified fruit (by counting) and arthropod availability (using window traps and pitfalls), to evaluate how resource availability contributes to vertical stratification of small mammals. Among the 11 captured species, the marsupial *Caluromys lanatus* (in both physiognomies) was captured only in the canopy. The marsupial *Monodelphis americana* and the rodent *Calomys expulsus* were captured in cerradão, and the rodent *Proechimys roberti* in gallery forest, were captured only on the ground. Among the species that used the ground and understory, were the rodent *Hylaeamys megacephalus* (mainly terrestrial) and *Oligoryzomys nigripes* and *O. fornesi* (scansorial). The species that used the three vertical strata (in different intensities) were the marsupials *Didelphis albiventris* and *Gracilinanus agilis*, and the rodents *Oecomys* cf. *roberti* and *Rhipidomys macrurus*. Our results showed that *R. macrurus* used the canopy in greater intensity in the cerradão compared to gallery forest, and *G. agilis* used the ground and understory in greater intensity in the cool-dry season in both physiognomies. Additionally, we verified a relation between vertical strata utilization and availability of fruits (*G. agilis*, *O.* cf. *roberti* e *R. macrurus*), and biomass of arthropods (*R. macrurus*), coleopterans (*O.* cf.

roberti e *R. macrurus*), and lepidopterans (*G. agilis*). We also verified that in gallery forest, there is an increase in number of species considering different vertical strata, and also that beta diversity is more similar among strata than among areas. Our results indicate that different seasons and phytophysiognomies, and availability of resources are important factors to be considered in the vertical stratification patterns of different species and in the community of small mammals. However, our results also indicate that the patterns found in this study, are, to a certain degree, associated with environment complexity, probably due to the greater opportunities of niche segregation.

Key words: arboreality, arthropods, complexity, fruits, marsupials, rodents.

Introdução

Florestas tropicais são habitats heterogêneos e complexos, com árvores que podem apresentar até 40 metros de altura (Kricher 1997). Tanto a heterogeneidade quanto a complexidade dessas formações podem contribuir para uma maior diversidade de espécies. Estudos tem demonstrado o papel da complexidade do habitat na diversidade de comunidades de pequenos mamíferos (e.g. August 1983; Fernandez & Gentile 1999; Grelle 2003), já que espécies que ocorrem nos estratos superiores podem não ocorrer no solo, ou raramente explorar esse estrato vertical (Lowman & Wittman 1996). Sendo assim, a captura em diferentes estratos é recomendável para que se obtenha uma avaliação confiável da composição da comunidade de pequenos mamíferos em ambientes florestais (McClearn et al. 1994; Malcolm 1995; Bakker & Kelt 2000), uma vez que a riqueza e abundância de espécies podem ser subestimadas. Por exemplo, em um estudo conduzido em Bornéu, foi verificado que cerca de 40% dos animais capturados utilizavam tanto o solo quanto o dossel, e que 63% das espécies raras estavam no dossel, sendo uma exclusivamente capturada no dossel (Wells et al. 2004)

A utilização dos diferentes estratos verticais das florestas pode ser vantajosa para as espécies capazes de explorar estes habitats, devido ao potencial aumento na oferta de recurso que está disponível no dossel. Animais que utilizam os estratos superiores podem utilizar prioritariamente os recursos disponíveis nas copas das árvores (e.g., insetos, frutos, flores, néctar e goma), os quais estariam disponíveis apenas eventualmente para os animais que utilizam o solo (Vieira & Camargo 2012). Além disso, existe a possibilidade de melhor aproveitamento do habitat ao utilizá-lo em três

dimensões (possibilitando viver em menores áreas), e o menor risco de predação (Vieira & Camargo 2012). Sendo assim, a maneira como os animais partilham os recursos pode representar a forma como as comunidades de pequenos mamíferos estão estruturadas no ambiente, permitindo a coexistência (August 1983).

Nos Neotrópicos, o estudo no uso dos estratos superiores das florestas pelos mamíferos ainda está passando de uma fase inicial, meramente descritiva, que identifica quais espécies ocupam os diferentes estratos verticais, para uma fase seguinte de estudos que resultem em um entendimento dos mecanismos que regem a dinâmica da utilização destes estratos por esses animais. De uma forma geral, a relativa escassez de estudos sobre o tema se deve principalmente à dificuldade logística na instalação de armadilhas no dossel (Lowman & Wittman, 1996; Lambert et al. 2005). No Brasil, a maioria dos estudos foram conduzidos na Mata Atlântica (e.g., Graipel et al. 2003, Grelle 2003, Vieira & Monteiro-Filho 2003) e na Amazônia (e.g., Malcolm 1991, 1995, Lambert et al. 2005), e somente um estudo até o momento foi publicado utilizando dados do Cerrado (Hannibal & Cáceres 2010). Dessa forma, pouco se sabe, até o momento, quais são os padrões gerais de estratificação vertical em ambientes florestais do Cerrado e quais são os possíveis mecanismos responsáveis para tais padrões.

O Cerrado é uma formação savânica com uma sazonalidade bem definida (uma estação seca e outra chuvosa), e extremamente diversa, composta por áreas abertas (e.g. campos e veredas), formações tipicamente savânicas (e.g. cerrado *sensu stricto*) e também formações florestais (Eiten 1972). Dentre essas últimas, há tanto florestas associadas a cursos d'água permanentes, como as matas de galeria, quanto florestas secas, como o cerradão. O estudo relacionado à estratificação vertical nas diferentes formações florestais do Cerrado, em diversos aspectos, pode ser interessante uma vez que as mesmas possuem características distintas que podem contribuir para elucidar uma série de padrões sobre a estratificação vertical de pequenos mamíferos comuns nessas distintas fitofisionomias. Enquanto o cerradão é um tipo de formação florestal xeromórfico menos complexo que possuem entre 8 a 15 metros de altura com cobertura arbórea que oscila de 50 a 90%, as matas de galeria apresentam árvores que estão presentes ao longo de córregos e rios do planalto central com até 20 metros de altura com uma cobertura varia de 70 a 95% (Ribeiro & Walter 1998). Desta forma, uma vez que as matas de galeria estão associadas a cursos de água, estão menos sujeitas aos efeitos da marcada sazonalidade climática do Cerrado (Ribeiro & Walter 1998;

Marimon & Haridasan 2005), mantendo de forma mais constante a estrutura da vegetação e, pelo menos em teoria, a disponibilidade de recursos em geral.

No presente estudo, nós investigamos os padrões de composição e dinâmica temporal das populações de espécies de pequenos mamíferos não voadores associados ao uso dos estratos verticais da vegetação (solo, sub-bosque e dossel) em diferentes áreas de ambientes florestais do Cerrado (matas de galeria e cerradão). Dessa forma, nossos objetivos foram: 1) comparar a utilização dos estratos verticais entre as duas fitofisionomias por espécies comuns à ambas; 2) avaliar possíveis variações sazonais na utilização dos estratos verticais pelas espécies; 3) investigar se há relação entre a utilização dos diferentes estratos verticais pelos pequenos mamíferos e a disponibilidade de recursos; 4) avaliar como a amostragem em diferentes estratos verticais contribui para os padrões de diversidade das duas fitofisionomias amostradas; 5) avaliar se há um padrão de divergência na utilização do estrato vertical, que poderia contribuir para a coexistência das espécies.

Em relação aos pontos apresentados acima, nossa expectativa foi de que diferentes espécies utilizem de forma diferenciada os estratos verticais da vegetação. Além disso, também esperamos que mesmo as espécies com maiores atividades arborícolas utilizassem com maior frequência o sub-bosque e o solo no cerradão em comparação com a mata de galeria. Tal expectativa se deve pela menor complexidade do hábitat do cerradão (Hannibal & Cáceres 2010), e por um possível maior efeito da sazonalidade tanto na estrutura da vegetação quanto na disponibilidade de recursos nessa fitofisionomia. Portanto, devido a uma maior variação sazonal no cerradão, esperamos que os animais utilizassem com maior intensidade os estratos inferiores devido à maior disponibilidade ou acessibilidade de insetos e menor disponibilidade de frutos no dossel. Sendo assim, nossas expectativas também foram de que a utilização dos diferentes estratos verticais fosse diretamente relacionada à disponibilidade de recursos. Assumindo a importância em se amostrar diferentes estratos verticais da vegetação para estimativas mais confiáveis da composição e abundância de pequenos mamíferos em ambientes florestais (McClearn et al. 1994; Malcolm 1995; Bakker & Kelt 2000), também esperamos que a diversidade fosse maior ao incluir todos os estratos verticais, em comparação a amostragens do solo e sub-bosque ou somente do solo. Além disso, esperamos uma variação na distribuição espacial das espécies em relação aos estratos verticais. Mais especificamente, nossa expectativa era de que a diversidade beta entre estratos fosse maior entre os estratos verticais do que entre

diferentes áreas da mesma fitofisionomia. Além disso, devido a uma maior complexidade estrutural em mata de galeria, esperamos que as espécies dessa fitofisionomia tendessem a uma utilização mais diferenciada dos estratos verticais. Como consequência, espécies filogeneticamente próximas e/ou com tamanho corporal similar, difeririam na utilização dos estratos verticais uma vez que estão mais propícias a apresentarem requerimentos ecológicos mais semelhantes em outras dimensões do nicho (Schoener 1974; Charles-Dominique et al. 1981). Dessa forma, nossa expectativa era de que as espécies apresentassem um padrão de utilização dos estratos verticais de forma estruturada.

Métodos

Áreas de estudo

Realizamos o estudo em áreas de Cerrado do Brasil central. Esse bioma é considerado o segundo maior bioma Neotropical (2×10^6 km²), incluindo fitofisionomias savânicas, campestres e florestais reguladas por meio de características climáticas e edáficas do platô do Brasil Central (Eiten 1972). Além disso, o Cerrado apresenta duas estações do ano bem definidas: uma chuvosa (quando ocorre 90% da precipitação anual de 1.100-1.600 mm entre outubro e abril) e uma seca (Miranda et al. 1993).

Coletamos os dados em quatro áreas de cerradão e quatro áreas de mata de galeria no Distrito Federal. Com exceção de uma área de cerradão (EMBRAPA), localizada na Embrapa Cerrados (15°36' S, 47°42' O), e uma área de mata de galeria (CAESB) localizada na Área de Proteção de Manancial da Caesb (15°57' S, 47°58' O), Companhia de Saneamento Ambiental do Distrito Federal, as outras seis áreas restantes estavam inseridas na Área de Proteção Ambiental (APA) Gama Cabeça-de-Veados (APA-GCV). A APA apresenta fitofisionomias naturais típicas de Cerrado em cerca de 10.000 ha de áreas protegidas contíguas no Distrito Federal. Dessas seis áreas, duas áreas de mata de galeria (Barragem e Capetinga) estavam na Fazenda Água Limpa (15°58' S, 47°59' O), área de conservação e pesquisa da Universidade de Brasília; uma área de mata de galeria (Mata JB) e duas de cerradão (JB1 e JB2) localizadas na Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (EEJBB – 15°52' S, 47°50' O); e uma área de

cerradão (ESAF) na Escola de Administração Fazendária (15°51' S, 47°49' O) (Figura 1).

Métodos de captura

Em cada uma das áreas de cerradão, estabelecemos grades quadradas de 60 estações de captura (5 x 12) com intervalos de 15 metros entre elas. Nas áreas de mata de galeria, estabelecemos duas transecções, cada uma com 30 estações de capturas com 15 metros de distância entre si. Optamos por essa conformação das armadilhas nessa fitofisionomia devido às características mais “lineares” destas matas e como forma de evitar que as armadilhas ficassem pelo menos a 15 metros de distância das bordas.

Em cada uma das oito áreas conduzimos três sessões de capturas no período da seca e três sessões de capturas no período da chuva, cada uma com duração de seis noites consecutivas, entre agosto de 2012 e fevereiro de 2014. Tanto nas áreas de mata de galeria como de cerradão, dispusemos 60 armadilhas no solo, 60 armadilhas no sub-bosque e 30 armadilhas no dossel, totalizando 43.200 armadilhas-noite (21.600 armadilhas-noite por fitofisionomia) durante todo estudo. Nas áreas de cerradão, instalamos as armadilhas do sub-bosque entre 1 e 2 m de altura. Nas áreas compostas de mata de galeria, metade das armadilhas do sub-bosque foram instaladas entre 1 e 2 m de altura, e a outra metade foi instalada entre 2 e 4 m de altura (ver *Estruturação na utilização dos estratos verticais em Análises estatísticas*, para maiores detalhes). As armadilhas no dossel foram içadas com o auxílio de uma corda de nylon e um contrapeso. Posteriormente, as armadilhas foram presas em um suporte de madeira para auxiliar na estabilidade ao alcançar os galhos e folhas (Vieira 1998). A altura média (\pm DP) das armadilhas do dossel no cerradão foi de 7,6 m \pm 1,3 (mínima: 5,2 m; máxima: 12,8 m), e na mata de galeria foi de 13,2 \pm 2,1 (mínima: 7,5; máxima: 18,8).

Em todas as áreas amostradas, nós utilizamos alternadamente armadilhas modelo *Sherman* grandes (11,0 x 12,5 x 37,0 cm) e pequenas (9,0 x 9,5 x 23,0 cm) no solo e sub-bosque. No dossel, foram utilizadas somente armadilhas grandes. Utilizamos dois tipos de iscas colocadas alternadamente nas armadilhas: pedaços de banana ou uma mistura uniforme de creme de amendoim, farinha de milho, banana, óleo de fígado de bacalhau e essência de baunilha. Cada indivíduo capturado foi marcado com um brinco numerado (National Band & Tag Co., Newport, KY, USA), e teve registrado a espécie, sexo, peso e tamanho corporal (cabeça-corpo e circunferência).

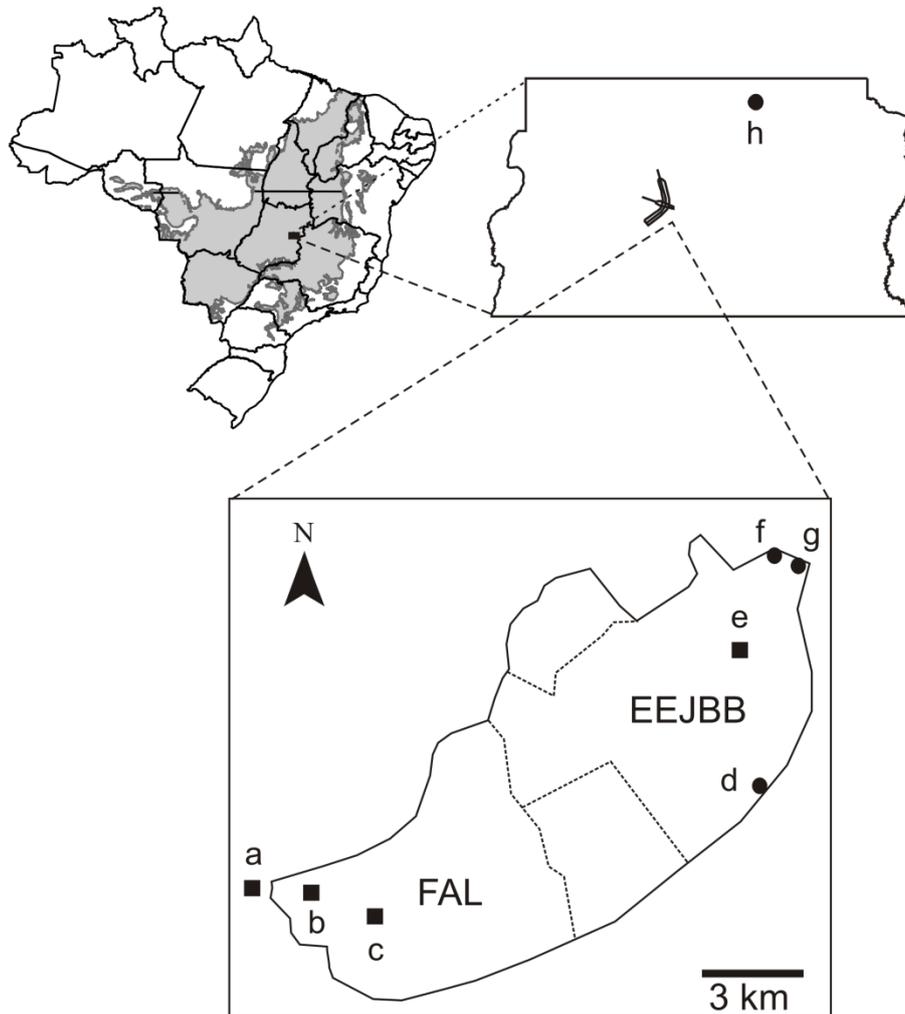


Figura 1. Mapa contendo as áreas de estudo de mata de galeria (quadrado) e cerradão (círculo) em Brasília, DF. A região em cinza no mapa do Brasil representa a distribuição do bioma Cerrado. As áreas da Estação Ecológica do Jardim Botânico (EEJBB) e da Fazenda Água Limpa (FAL) estão inseridas na APA Gama Cabeça-de-Veado. a=CAESB, b=Barragem, c=Capetinga, d=JB2, e=Mata JB, f=JB1, g=ESAF, h=EMBRAPA. Para maiores detalhes ver *Áreas de estudo* em *Métodos*.

Indivíduos que morreram nas armadilhas ou coletados como espécime testemunho foram depositados na Coleção de Mamíferos do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília. Os métodos adotados neste estudo foram aprovados pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animais do Instituto de Biologia e seguiram as recomendações da *American Society of Mammalogists*. Esse estudo foi conduzido com a autorização emitida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio (permissão: 33092-2).

Disponibilidade de recursos

Artrópodes

Para estimar a abundância de insetos disponíveis, utilizamos armadilhas de intercepção e queda (*pitfalls*). Para esta estimativa, instalamos 30 *pitfalls* em cada área e em cada sessão de captura por três dias consecutivos. Utilizamos copos de plástico de 200 ml preenchidos com uma solução de detergente, água e formol enterrados no solo até a borda. Também avaliamos os insetos disponíveis a partir de armadilhas do tipo janela instaladas de forma intercalada nas estações de captura em cada um dos estratos verticais (solo, sub-bosque e dossel), resultando em 30 estações de captura com armadilhas instaladas. Essa armadilha era composta de uma garrafa PET (2 litros) que foi içada com o auxílio de um fio de nylon preso a um gancho, e com uma abertura de aproximadamente 17 cm de altura por 12 cm de largura por onde os insetos caíram na mesma solução utilizada nas *pitfalls* (metodologia modificada de Melo et al. 2001). Em cada campanha, escolhíamos aleatoriamente 10 estações de captura (das 30 disponíveis) nas quais os insetos foram amostrados por seis dias consecutivos e posteriormente quantificados. Identificamos os artrópodes até o nível de Ordem e os acondicionamos em uma estufa durante três dias consecutivos a 60° C para a posterior pesagem. Desta forma, obtivemos a biomassa (peso seco) de cada ordem de inseto nas estações seca e chuvosa de cada um dos estratos verticais. A avaliação da disponibilidade de artrópodes foi realizada em duas áreas de mata de galeria (Capetinga e Barragem) e duas áreas de cerradão (JB1 e EMBRAPA) (Figura 1).

Frutos

Para estimar a disponibilidade dos frutos ao longo do ano, contamos os frutos em dez transecções de 15 m x 3 m estabelecidas de forma aleatória ao longo das 60 estações de capturas. Em cada campanha, os frutos produzidos por cada indivíduo reprodutivo no sub-bosque e dossel foram contabilizados. Os frutos do dossel foram contabilizados com o auxílio de um binóculo. Uma vez que frutos caídos no chão também podem ser considerados como um recurso disponível para os animais, amostramos os frutos deste estrato com o auxílio de 10 coletores de frutos, instalados aleatoriamente ao longo das 60 estações de captura (distância mínima de 15 m entre eles) em cada sessão de captura durante seis dias consecutivos.

O coletor de frutos consistiu de quatro hastes de alumínio equidistantes 1 metro, formando um quadrado, que serviram de suporte para um tecido. O tecido teve aproximadamente 1,5 m² para que não ficasse completamente rígido quando instalado nas hastes. No centro deste tecido costuramos uma tampa com um buraco, onde um pote de plástico foi encaixado. O princípio básico deste coletor é de que quando o fruto caísse, escorregaria para o pote de plástico, evitando que ficasse exposto e passível de ser consumido por animais. A disponibilidade frutos, de forma semelhante à estimativa da disponibilidade de artrópodes, foi realizada em duas áreas de mata de galeria (Capetinga e Barragem) e duas áreas de cerradão (JB1 e EMBRAPA) (Figura 1).

Análise de dados

Utilização dos estratos verticais

Para comparar a utilização dos estratos verticais das espécies capturadas e testar possíveis diferenças em função da estação do ano e fisionomia, realizamos uma ANOVA fatorial, utilizando distribuição de Poisson devido à natureza não normalizada dos dados. Cada armadilha foi considerada uma unidade amostral, utilizando o número de capturas como variável dependente e estrato de captura, fitofisionomia e estação do ano como variáveis independentes (fatores). Essa análise foi realizada somente para os roedores *Rhipidomys macrurus* (Gervais, 1855) e *Oecomys* cf. *roberti* (Thomas, 1904), e para o marsupial *Gracilinanus agilis* (Burmeister, 1854). Tais espécies foram as mais capturadas em todas as sessões de captura na maioria das áreas de ambas

fitofisionomias estudadas. Entretanto, quando as capturas foram ausentes entre estações do ano, excluimos a área da análise (ver resultados).

Para espécies com baixas capturas (entre 15 e 50), ou que foram capturadas somente em uma estação do ano e/ou fitofisionomia, optamos por fazer as comparações utilizando testes de Qui-quadrado com 10.000 aleatorizações utilizando o método de *bootstrap*, levando em consideração o esforço total em cada um dos estratos verticais.

Disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais

Como forma de verificar se as proporções de capturas dos animais nos diferentes estratos verticais estavam relacionadas com a disponibilidade de recursos em cada fitofisionomia, realizamos testes de regressão por aleatorização com 10,000 iterações. Para as análises, utilizamos como variável resposta a proporção de captura das espécies nos diferentes estratos em cada campanha, calculada a partir do número de capturas dividido pela quantidade de armadilhas instaladas em cada estrato vertical. Como variável explanatória, utilizamos a proporção de artrópodes (biomassa) em cada um dos estratos verticais por sessão de captura em relação à biomassa total da sessão de captura. A proporção de artrópodes disponíveis no solo foi calculada considerando tanto as armadilhas do tipo janela instalada nesse estrato vertical, como as armadilhas de interceptação e queda (*pitfalls*). Além disso, verificamos se existia tal relação de acordo com a disponibilidade dos principais grupos de artrópodes. Dessa forma, utilizamos a biomassa das ordens de artrópodes que representaram pelo menos 10% da biomassa total. Similarmente, também avaliamos se existia relação entre a proporção de captura dos pequenos mamíferos analisados de acordo com a proporção de frutos em cada um dos estratos verticais, em relação ao número total de frutos obtidos em todos os estratos verticais. Em ambos os casos (invertebrados e frutos), as análises foram realizadas separadamente para as espécies mais capturadas durante o estudo (mata de galeria: *G. agilis*, *O. cf. roberti* e *R. macrurus*; cerradão: *G. agilis* e *R. macrurus*) e para a comunidade como um todo. As proporções de capturas de pequenos mamíferos e de disponibilidade de frutos e insetos em cada estrato vertical foram transformadas para o arco-seno da raiz quadrada do valor original, como recomendado para dados de porcentagem (Zar 1999).

Padrões de diversidade

Para avaliar como a amostragem em diferentes estratos verticais contribui para a diversidade por área amostrada, geramos curvas de rarefação utilizando o número de indivíduos capturados como variável independente e o acúmulo de espécies como variável dependente. Realizamos esta análise utilizando o *software* EstimateS 9.0.0 (Colwell 2012) utilizando 10.000 iterações de *bootstrap* como forma de produzir intervalos de confiança de 84% que indiquem se existem diferenças entre as amostragens nos diferentes estratos verticais. Esse intervalo de confiança é mais adequado para detectar diferenças ao nível de significância de 5%, uma vez que o intervalo de confiança tradicional de 95% pode gerar resultados excessivamente conservativos (Payton et al. 2004). Realizamos as comparações utilizando dados de captura total (solo, sub-bosque e dossel), capturas do solo e sub-bosque e somente capturas do solo.

Para testar a diversidade beta (*turnover*) entre as amostras, levamos em consideração as abundâncias totais de cada espécie, agrupando as épocas seca e chuvosa. Realizamos as análises separadamente para mata de galeria e cerradão, uma vez que o objetivo da análise foi verificar o *turnover* entre áreas da mesma fitofisionomia avaliando os possíveis efeitos dos diferentes estratos verticais. Dessa forma, também pudemos verificar se os padrões seriam convergentes tanto para as áreas de cerradão quanto para as matas de galeria. A variação espacial na diversidade beta foi avaliada a partir de 12 amostras por fitofisionomia (três estratos verticais e quatro áreas) por meio do índice de Jaccard com um estimador do efeito de espécies compartilhadas não vistas, proposto por Chao et al. (2005). Para a visualização, realizamos uma análise de agrupamento hierárquico aglomerativo (Kaufman & Rousseeuw 2009) por meio do método de distância UPGMA (*unweighted pair-group method*). Para tanto, utilizamos uma matriz de dissimilaridade das diversidades betas entre cada uma das 12 amostras por fitofisionomia, utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al. 2007) do software R 2.13.1 (R Development Core Team 2011). Adicionalmente, utilizamos a função *simprof* do pacote *clustsig* (Whitaker & Christman 2010), que permite determinar o número de grupos que são estatisticamente significativos por meio de permutações (10.000 iterações).

Estrutura na utilização dos estratos verticais

Como forma de avaliar se existe estruturação das espécies relacionada à estratificação vertical em matas de galeria, utilizamos o *software* TimeOverlap (Castro-Arellano 2010). A escolha desta fitofisionomia para a análise se deve à maior complexidade estrutural, principalmente devido à maior altura das árvores. Sendo assim, a utilização de quatro categorias de altura (ver *Métodos de Captura em Métodos*) permitiu uma avaliação mais fina da utilização dos diferentes estratos verticais. O TimeOverlap foi desenvolvido originalmente para avaliar se espécies de uma assembleia são temporalmente estruturadas considerando intervalos de horário como diferentes estados de recurso utilizados. Entretanto, para essa análise, consideramos os estratos verticais como os diferentes estados de recursos. O *software* é baseado no algoritmo Rosario, que calcula a média da sobreposição de nicho observada utilizando os índices de Pianka e Czechanowski e compara esta sobreposição com assembleias sorteadas aleatoriamente por simulações de Monte Carlo (10.000 iterações). Portanto, esta análise é capaz de detectar se existe uma sobreposição de nicho no conjunto de espécies analisadas maior ou menor do que esperado ao acaso. Realizamos as análises para as espécies mais abundantes (capturas ≥ 20 por estação do ano) para cada área de mata de galeria amostrada, considerando as capturas em cada estrato vertical na estação seca e na estação chuvosa. Optamos por apresentar somente os resultados dos índices de Pianka uma vez que foram consistentemente similares aos índices de Czechanowski. Adicionalmente, testamos as diferenças entre os diferentes pares de espécies na utilização dos estratos verticais por meio de testes de Kolmogorov-Smirnov utilizando o *software* Past 2.17c (Hammer et al. 2001). Dessa forma, verificamos se o padrão de diferenciação entre os pares de espécies seguiam a proposta geral em que espécies filogeneticamente próximas e/ou com tamanho corporal similar diferiam na utilização dos estratos verticais uma vez que estão mais propícias a apresentarem requerimentos ecológicos semelhantes em outras dimensões do nicho (Schoener 1974; Charles-Dominique et al. 1981).

Resultados

Padrões gerais de estratificação vertical

Durante o estudo, nós registramos 11 espécies de pequenos mamíferos (Figura 2). Dessas, quatro espécies eram de marsupiais (*Caluromys lanatus* [Olfers, 1818], *Gracilinanus agilis* [Burmeister, 1854], *Didelphis albiventris* Lund, 1840 e *Monodelphis americana* [Müller, 1776]) e sete espécies eram de roedores (*Calomys expulsus* [Lund, 1841], *Hylaeamys megacephalus* [Fischer 1814], *Oecomys* cf. *roberti* [Thomas 1904], *Oligoryzomys nigripes* [Olfers, 1818], *O. fornesi* [Massoia, 1973], *Proechimys roberti* Thomas, 1901 e *Rhipidomys macrurus* [Gervais, 1855]). O marsupial *M. americana* e o roedor *C. expulsus* foram capturados somente nas áreas de cerradão, e o cricetídeo *O. fornesi* e o equimiídeo *P. roberti* foram capturados somente em áreas de mata de galeria. Nessas áreas, registramos 225 capturas de 141 indivíduos (sucesso de captura de 2,6%) no solo, 318 capturas de 189 indivíduos (3,8%) no sub-bosque, e 61 capturas de 38 indivíduos (1,4%) no dossel. Já nas áreas de cerradão, nós registramos 222 capturas de 125 indivíduos (2,6%) no solo, 360 capturas de 158 indivíduos (4,2%) no sub-bosque, e 149 capturas de 67 indivíduos (3,4%) no dossel. Das 11 espécies capturadas, o marsupial *M. americana* e os roedores *P. roberti* e *C. expulsus* (27,2% das espécies totais) foram capturados exclusivamente no solo, e o marsupial *C. lanatus* (9,0%) foi a única espécie capturada exclusivamente no dossel. As sete espécies restantes foram capturadas nos três estratos verticais analisados (36,3%), ou somente no solo e sub-bosque (27,2%) (Figura 2).

Utilização dos estratos verticais: fitofisionomia e dinâmica temporal

A ANOVA fatorial com distribuição de Poisson, usada como forma de avaliar os padrões de estratificação vertical, indicou que *O. cf roberti* (Figura 3), de uma forma geral, não diferiu na utilização dos estratos verticais, não apresentou interação entre estrato vertical e fitofisionomia, e nem interação entre estrato vertical, fitofisionomia e estação do ano (Tabela 1). Já *R. macrurus*, apresentou diferenças na utilização dos estratos verticais de uma forma geral (Tabela 1) sendo mais capturado no sub-bosque e

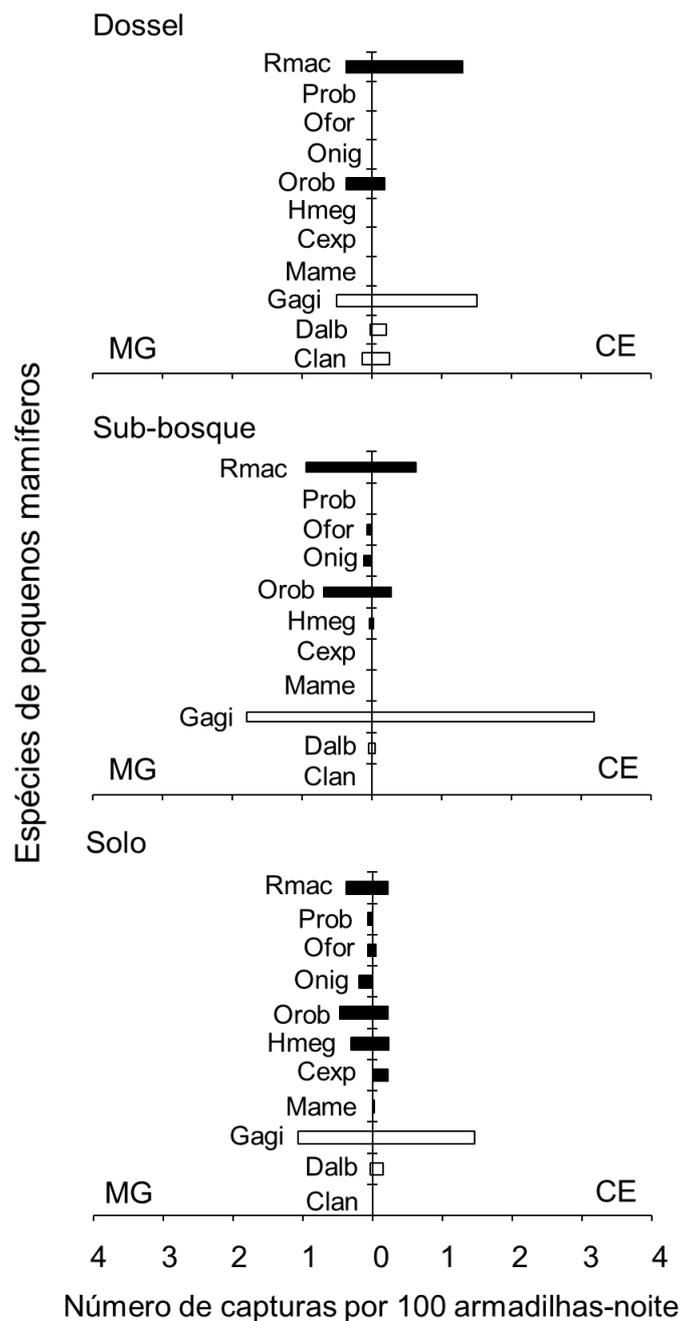


Figura 2. Padrões de utilização do solo, sub-bosque e dossel por pequenos mamíferos do Cerrado em quatro áreas de mata de galeria (MG) e quatro áreas de cerradão (CE) localizados em Brasília, DF, considerando todas as capturas de cada fitofisionomia. Rmac=*Rhipidomys macrurus* (número de indivíduos e número de capturas em cada fitofisionomia - MG: 77, 130; CE: 30, 130); Prob=*Proechimys roberti* (MG:4, 6; CE:0,0); Ofor=*Oligoryzomys fornesi* (MG=11, 12; CE: 4, 4); Ofor=*Oligoryzomys nigripes* (MG: 15, 27; CE: 0, 0); Orob=*Oecomys* cf. *roberti* (MG: 79, 116; CE: 40, 51); Hmeg=*Hylaeamys megacephalus* (MG: 21, 30; CE: 10, 22); Cexp=*Calomys expulsus* (MG: 0, 0; CE: 13, 19); Mame=*Monodelphis americana* (MG: 0, 0; CE: 2, 0); Gagi=*Gracilinanus agilis* (MG: 124, 269; CE: 217, 466); Dalb=*Didelphis albiventris* (MG: 5, 8; CE: 17, 26); Clan=*Caluromys lanatus* (MG: 4, 6; CE: 9, 11). Barras pretas representam espécies de roedores, e barras brancas representam espécies de marsupiais.

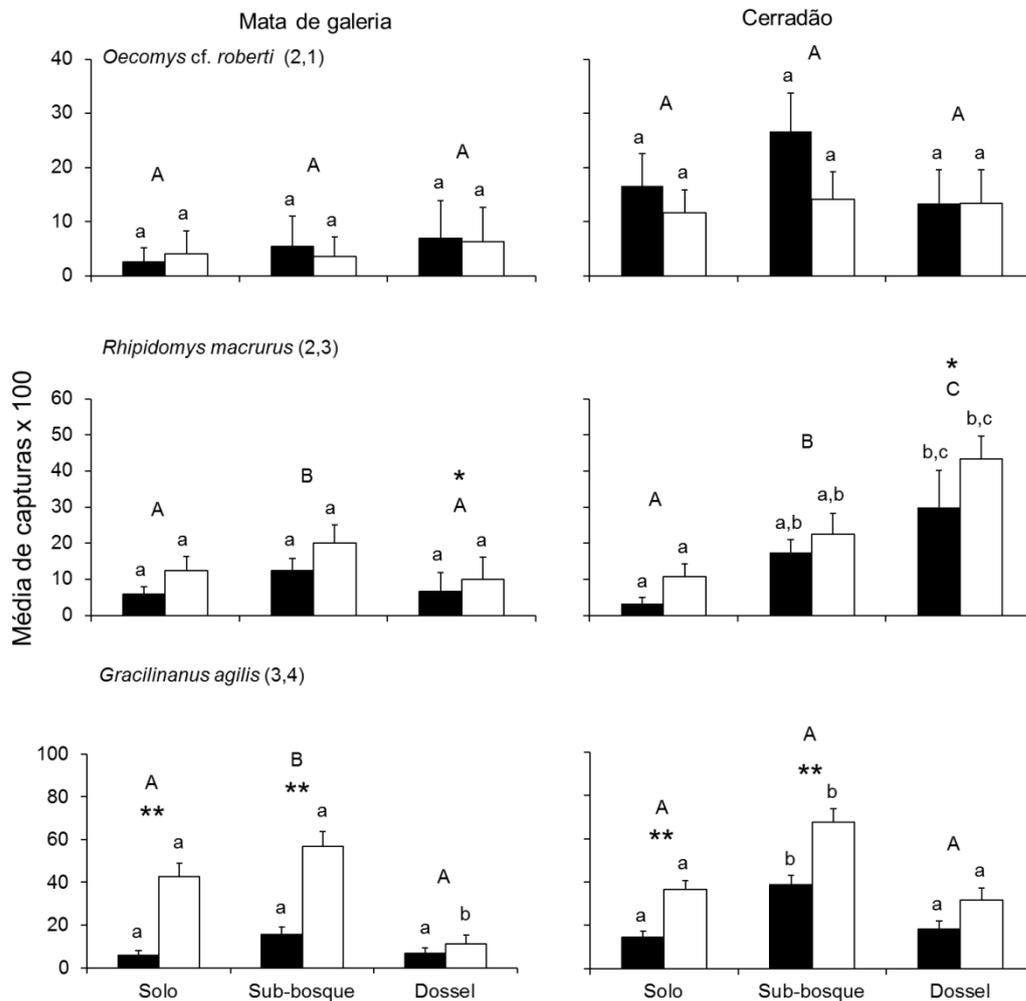


Figura 3. Média de capturas por 100 armadilhas em três estratos verticais (60 armadilhas por área no dossel e sub-bosque e 30 no dossel) de dois roedores (*R. macrurus* e *O. cf. roberti*) e um marsupial (*G. agilis*) em mata de galeria (MG) e cerradão (CE) na estações chuvosa (C) (colunas pretas) e seca (S) (colunas brancas). Números em parênteses ao lado do nome das espécies indicam o número de áreas utilizadas de mata de galeria e cerradão nas análises (ANOVA fatorial). Os asteriscos simples indicam diferenças significativas (teste a posteriori de Tukey – $P < 0.05$) na utilização dos estratos verticais entre fitofisionomias. Letras diferentes em maiúsculo indicam diferenças na utilização dos estratos verticais na mesma fitofisionomia. Letras diferentes em minúsculo indicam diferenças significativas entre os estratos verticais na mesma estação do ano. Asteriscos duplos indicam diferenças significativas na utilização dos estratos verticais entre estações do ano. *O. cf. roberti* (estação do ano [fitofisionomia]): capturas no solo, sub-bosque e dossel – C[MG]: 8, 31, 11; S[MG]: 26, 17, 5; C[CE]: 10, 16, 4; S[CE]: 7, 8, 4); *R. macrurus* (C[MG]: 7, 15, 4; S[MG]: 15, 38, 6; C[CE]: 3, 21, 18; S[CE]: 13, 27, 26); *G. agilis* (MG[C]: 2, 28, 6; MG[S]: 77, 102, 10; CE[C]: 35, 93, 22; CE[S]: 87, 160, 38). Barras indicam o Erro Padrão.

Tabela 1. Resultados obtidos a partir de ANOVAs fatoriais avaliando as diferenças na utilização de três estratos verticais (solo, sub-bosque e dossel), em duas formações florestais do Cerrado (mata de galeria e cerradão), e duas estações do ano (seca e chuvosa), por duas espécies de roedores (*Oecomys cf. roberti* e *Rhipidomys macrurus*) e uma espécie de marsupial (*Gracilinanus agilis*). Valores em negrito indicam diferenças significativas (P<0,05).

	Wald- χ^2	g.l.	P
<i>O. cf. roberti</i>			
Fitofisionomia	0,000	1	1,000
Estação do ano	2,054	1	0,151
Estrato vertical	4,155	2	0,125
Fitofisionomia x Estação do ano	0,448	1	0,503
Estação do ano x Estrato vertical	4,343	2	0,051
Estrato vertical x Fitofisionomia	0,002	2	0,991
Estrato vertical x Fitofisionomia x Estação do ano	4,838	2	0,090
<i>R. macrurus</i>			
Fitofisionomia	4,179	1	0,041
Estação do ano	12,385	1	<0,001
Estrato vertical	23,605	2	<0,001
Fitofisionomia x Estação do ano	0,073	1	0,786
Estação do ano x Estrato vertical	1,361	2	0,506
Estrato vertical x Fitofisionomia	16,078	2	<0,001
Estrato vertical x Fitofisionomia x Estação do ano	1,889	2	0,389
<i>G. agilis</i>			
Fitofisionomia	32,492	1	<0,001
Estação do ano	58,626	1	<0,001
Estrato vertical	64,503	2	<0,001
Fitofisionomia x Estação do ano	12,340	1	<0,001
Estação do ano x Estrato vertical	14,951	2	<0,001
Estrato vertical x Fitofisionomia	4,658	2	0,100
Estrato vertical x Fitofisionomia x Estação do ano	8,853	2	0,012

dossel em relação ao solo (Figura 3), porém sem diferenças entre esses dois estratos arbóreos (teste a *posteriori* de Tukey: $P < 0,05$). Entretanto, apesar desse roedor não apresentar interação entre estrato vertical, estação do ano e fitofisionomia (Tabela 1; Figura 3), verificamos que existe diferença na utilização dos estratos verticais de acordo com as fitofisionomias amostradas, com a espécie utilizando o dossel com maior intensidade no cerradão em comparação à mata de galeria (Tabela 1; Figura 3). Além disso, para *G. agilis* verificamos diferença entre as capturas nos diversos estratos verticais (Tabela 1), revelando que esse marsupial utiliza de uma forma geral o sub-bosque com maior intensidade em comparação com o solo ou o dossel (sem diferença entre esses dois últimos – Figura 3). Adicionalmente, esse marsupial não diferiu na utilização dos estratos verticais em mata e cerradão (Tabela 1; Figura 3), mas diferiu quando levados em consideração os fatores estação do ano, estrato vertical e fitofisionomia (Tabela 1; Figura 3), utilizando com maior intensidade o solo e sub-bosque na seca em comparação com a chuva tanto em mata de galeria quanto cerradão.

De acordo com as possíveis comparações por meio do teste de qui-quadrado, para as espécies menos abundantes, verificamos que *D. albiventris* não diferiu na utilização dos estratos verticais quando desconsiderado as duas fitofisionomias. O roedor *H. megacephalus* também não diferiu na utilização dos estratos verticais comparando as duas fitofisionomias amostradas, porém diferiu na utilização do solo em relação ao sub-bosque somando as capturas das duas fitofisionomias. Adicionalmente, de uma forma geral tanto *Oligoryzomys fornesi* quanto *O. nigripes* não diferiram na utilização do solo em relação ao sub-bosque (Tabela 2).

Disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais

De acordo com resultados relacionados à disponibilidade de recursos obtidos por meio de *pitfalls*, 11 ordens de insetos e três de aracnídeos foram registradas. Adicionalmente, registramos 13 ordens de insetos e duas ordens de aracnídeos a partir das armadilhas do tipo janela. Dentre esses artrópodes, as ordens mais abundantes (>10% da biomassa total) foram Coleoptera, Hymenoptera (*pitfall* e janela) e Lepidoptera (janela). Comparações mais detalhadas para a disponibilidade de recursos (tanto frutos como artrópodes), levando em consideração fitofisionomias, estratos verticais e estação do ano podem ser verificadas nas tabelas suplementares de 1 a 8 após as referências bibliográficas.

Tabela 2. Resultados obtidos a partir de testes de Qui-quadrado (χ^2) comparando as capturas obtidas em três estratos verticais (solo, sub-bosque e dossel) em áreas de mata de galeria (MG) e cerradão (CE) para um marsupial (*Didelphis albiventris*) e três roedores (*Hylaeamys megacephalus*, *Oligoryzomys fornesi* e *Oligoryzomys nigripes*). Os números na coluna "Capturas" indicam respectivamente as capturas no solo, sub-bosque e dossel. Valores em negrito indicam diferenças significativas ($P < 0,05$). Traços indicam comparações que não foram possíveis de realizar devido ao número (N) baixo de capturas ($N < 15$).

	Capturas	g.l.	χ^2	P
<i>D. albiventris</i>				
Total	13, 7, 10	2	2,356	0,308
Fitofisionomia (MG/CE)	-	-	-	-
<i>H. megacephalus</i>				
Total	46, 6, 0	2	30,770	<0,001
Fitofisionomia (MG/CE)	26, 3, 0 / 20, 3, 0	2	0,092	0,792
<i>O. fornesi</i>				
Total	10, 6, 0	2	1,000	0,317
Fitofisionomia (MG/CE)	-	-	-	-
<i>O. nigripes</i>				
Total	17, 9, 0	2	2,462	0,117
Fitofisionomia (MG/CE)	-	-	-	-

Tabela 3. Resultados baseados em regressões simples utilizando 10.000 iterações relacionando utilização dos estratos verticais (solo, sub-bosque e dossel) por três espécies de pequenos mamíferos e da comunidade (nove espécies por fitofisionomia – ver *Padrões gerais de estratificação vertical* em resultados para maiores detalhes), e a disponibilidade de recursos em duas áreas de mata de galeria e duas áreas de cerradão. Os dados utilizados na análise foram resultantes de três sessões de captura em cada estação do ano (seca e chuva) por área, resultando em 12 amostras por fitofisionomia. A disponibilidade de frutos foi obtida a partir de contagens e a disponibilidade de artrópodes por meio de armadilhas do tipo janela e *pitfalls* (ver *Disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais* em métodos para maiores detalhes). Valores fora dos parênteses indicam os coeficientes de correlação (r). Valores dentro dos parênteses indicam probabilidades estatísticas para cada teste. Valores significativos (P<0,05) estão indicados em negrito.

	Mata de galeria				Cerradão		
	<i>G.agilis</i>	<i>O. cf. roberti</i>	<i>R.macrurus</i>	Comunidade	<i>G.agilis</i>	<i>R.macrurus</i>	Comunidade
Solo							
Artrópodes	-0,56 (0,015)	0,27 (0,411)	-0,19 (0,561)	0,18 (0,290)	-0,32 (0,319)	-0,20 (0,353)	0,16 (0,629)
Hymenoptera	0,16 (0,637)	0,40 (0,228)	0,32 (0,305)	0,35 (0,264)	0,30 (0,344)	0,17 (0,376)	0,14 (0,670)
Lepidoptera	-0,63 (0,037)	-0,46 (0,089)	-0,51 (0,066)	0,37 (0,236)	-0,43 (0,162)	0,37 (0,219)	0,28 (0,382)
Coleoptera	-0,78 (0,004)	0,28 (0,405)	-0,12 (0,704)	-0,81 (0,001)	-0,62 (0,032)	-0,18 (0,361)	0,09 (0,790)
Frutos	0,25 (0,442)	0,02 (0,939)	0,63 (0,027)	-0,52 (0,053)	-0,57 (0,028)	-0,05 (0,458)	0,38 (0,224)
Sub-bosque							
Artrópodes	-0,34 (0,298)	-0,16 (0,622)	0,85 (0,002)	-0,17 (0,126)	-0,23 (0,479)	-0,64 (0,120)	-0,20 (0,544)
Hymenoptera	0,29 (0,381)	-0,43 (0,132)	0,00 (0,994)	-0,56 (0,032)	0,11 (0,730)	0,00 (0,472)	-0,55 (0,034)
Lepidoptera	-0,10 (0,769)	-0,23 (0,465)	-0,59 (0,038)	-0,14 (0,649)	0,61 (0,015)	-0,43 (0,157)	0,07 (0,829)
Coleoptera	-0,34 (0,304)	0,58 (0,021)	0,55 (0,037)	-0,25 (0,402)	-0,43 (0,160)	-0,07 (0,458)	-0,18 (0,576)
Frutos	0,55 (0,008)	-0,16 (0,622)	0,54 (0,049)	-0,63 (0,028)	0,10 (0,756)	0,32 (0,276)	0,10 (0,756)

Dossel

Artrópodes	-0,31 (0,350)	-0,49 (0,072)	-0,22 (0,487)	-0,11 (0,723)	0,03 (0,923)	-0,12 (0,374)	-0,12 (0,722)
Hymenoptera	0,02 (0,947)	-0,58 (0,023)	-0,13 (0,690)	-0,38 (0,229)	-0,49 (0,073)	0,423 (0,202)	0,43 (0,131)
Lepidoptera	0,60 (0,048)	-0,23 (0,472)	-0,23 (0,465)	-0,63 (0,029)	0,64 (0,026)	0,25 (0,338)	0,10 (0,750)
Coleoptera	-0,34 (0,309)	0,08 (0,803)	0,19 (0,551)	-0,27 (0,394)	-0,24 (0,451)	0,04 (0,485)	-0,13 (0,695)
Frutos	0,21 (0,158)	0,52 (0,048)	0,14 (0,665)	-0,62 (0,030)	-0,06 (0,849)	0,26 (0,351)	-0,63 (0,028)

De acordo com os resultados referentes à estratificação vertical e disponibilidade de recursos (artrópodes como um todo, frutos e as ordens mais abundantes), verificamos 21 associações significativas considerando ambas fitofisionomias (Tabela 3). No solo de mata de galeria, as capturas de *G. agilis* estiveram negativamente relacionadas com a biomassa de artrópodes (considerando todas as ordens), coleópteros e lepidópteros. De forma similar, em cerradão, as capturas desse marsupial estiveram negativamente relacionadas com a biomassa de coleópteros e a quantidade de frutos do solo. No sub-bosque de mata de galeria, tanto as capturas de *R. macrurus* quanto de *O. cf. roberti* tiveram relação positiva e significativa com a biomassa de coleópteros, e as capturas de *R. macrurus* e *G. agilis* tiveram relação positiva com a quantidade de frutos. Além disso, verificamos que as capturas de *R. macrurus* no sub-bosque estiveram positivamente relacionadas com a biomassa de artrópodes, mas negativamente relacionada com a biomassa da ordem Lepidoptera. Em cerradão, as capturas no sub-bosque de *G. agilis* foram positivamente relacionadas com a biomassa de lepidópteros. De acordo com as capturas realizadas no dossel, verificamos que em mata de galeria *G. agilis* foi positivamente correlacionado com a biomassa de lepidópteros tanto em mata de galeria como em cerradão. Também verificamos que as capturas de *O. cf. roberti* foram positivamente relacionadas com a quantidade de frutos, mas negativamente relacionadas com a biomassa de formigas.

Para as métricas da comunidade de pequenos mamíferos como um todo, as associações entre disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais foram negativas. Em mata de galeria, verificamos uma associação entre capturas do solo e a biomassa de besouros, e as capturas do dossel com a quantidade de frutos e a biomassa de lepidópteros. Em cerradão, verificamos associação entre as capturas do sub-bosque e a biomassa de Hymenoptera, e entre as capturas do dossel e a quantidade de frutos.

Padrões gerais de diversidade

De acordo com as curvas de rarefação produzidas em cada uma das áreas amostradas, diferentes padrões foram verificados: ocorreu um acréscimo significativo de espécies significativo quando levado em consideração capturas do solo, capturas do solo e sub-bosque, e capturas de todos os estratos verticais (Barragem); um acréscimo de espécies quando levadas em consideração capturas de todos os estratos verticais enquanto que capturas somente do solo e capturas do solo e sub-bosque não diferiram

significativamente (Capetinga); um acréscimo de espécies quando levadas em consideração capturas totais e capturas do solo e sub-bosque (não diferindo significativamente) em relação a capturas somente do solo (CAESB); nenhuma contribuição no acréscimo de espécies quando levadas em consideração as capturas no solo, solo e sub-bosque e todos os estratos verticais (Mata JB). Em áreas de cerradão, no geral, não houve diferenças significativas em relação às diferentes comparações, com exceção da área JB1, onde foi verificado um acréscimo significativo de espécies quando levadas em consideração as capturas de todos os estratos verticais, em comparação com as capturas do solo e as capturas do solo e sub-bosque (Figura 5).

A variação espacial na beta diversidade entre os diferentes estratos verticais indicou uma clara divergência entre as comunidades de mata de galeria e cerradão (Figura 6). Enquanto em matas de galeria a comunidade de pequenos mamíferos teve um maior *turnover* entre os diferentes estratos verticais, em áreas de cerradão não houve um padrão consistente, revelando agrupamentos tanto entre áreas como estratos diferentes.

Estrutura na utilização dos estratos verticais

A partir dos dados obtidos nas quatro diferentes áreas de mata de galeria, foi possível analisar somente a estrutura na utilização dos diferentes estratos verticais para três espécies capturadas na Barragem e quatro espécies capturadas na Capetinga (Figura 7). Em nossas análises, verificamos que em ambas as áreas, na estação chuvosa, a sobreposição entre as espécies na utilização dos estratos verticais não difere do esperado ao acaso (Barragem: índice de Pianka=0,77; $P=0,677$; Capetinga: índice de Pianka=0,67; $P=0,519$). Já na estação seca, no entanto, houve uma sobreposição significativamente maior do que o esperado ao acaso (Barragem: índice de Pinaka: 0,90; $P=0,036$; Capetinga: índice de Pianka 0,88; $P=0,011$). Adicionalmente, em todas as comparações par a par de espécies, não houve diferenças significativas em nenhuma das duas áreas de mata de galeria tanto na estação seca quanto na estação chuvosa (Tabela 4).

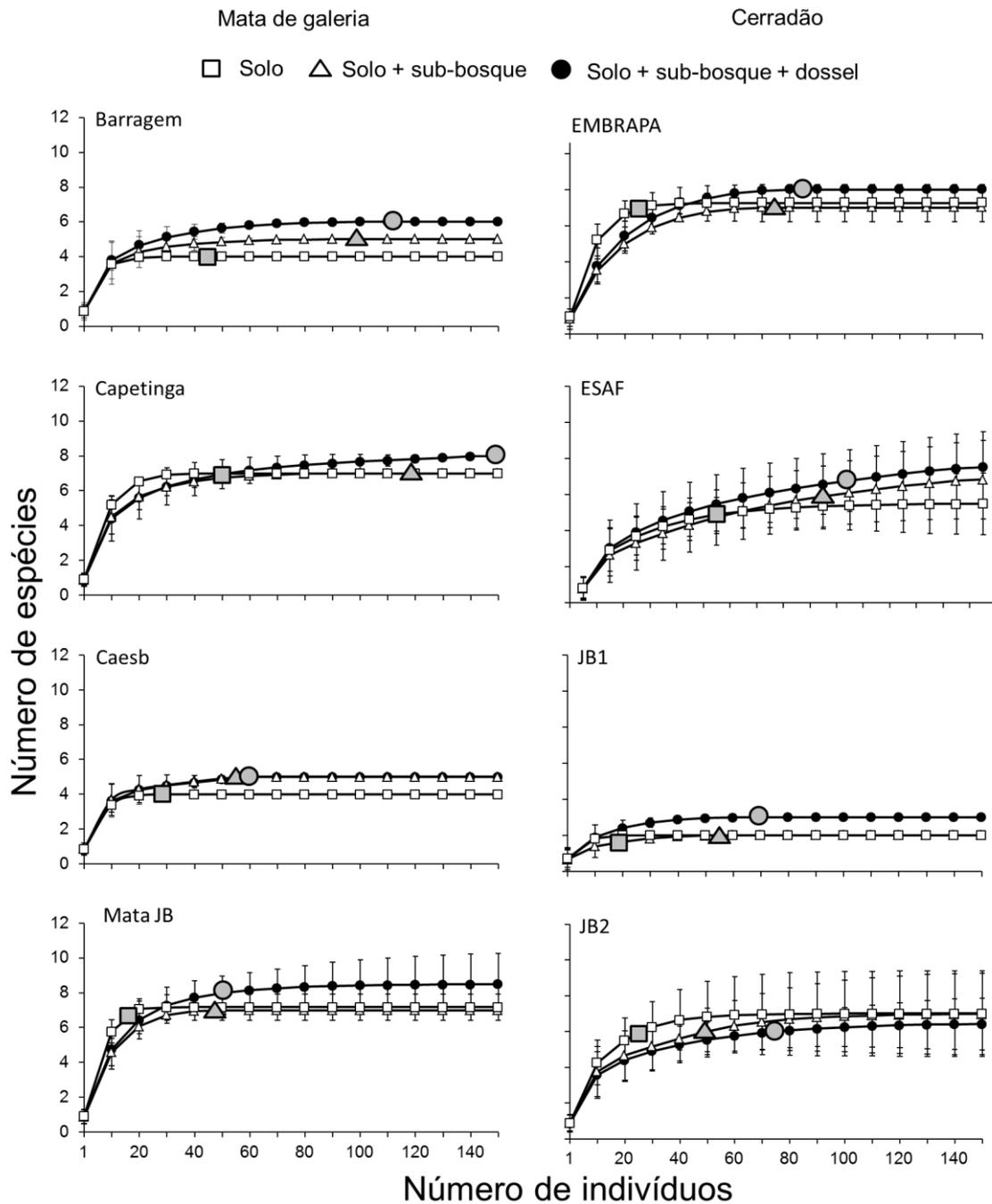


Figura 5. Curvas de rarefação com extrapolação baseadas em indivíduos das áreas de mata de galeria e cerradão amostradas, considerando capturas apenas do solo, capturas apenas do solo e sub-bosque e capturas do solo, sub-bosque e dossel. A extrapolação de amostras foi baseada na área com maior captura de indivíduos (Capetinga=145), somando todos os estratos verticais. Barras horizontais indicam intervalos de confiança de 84%. Símbolos em cinza indicam as capturas obtidas em campo.

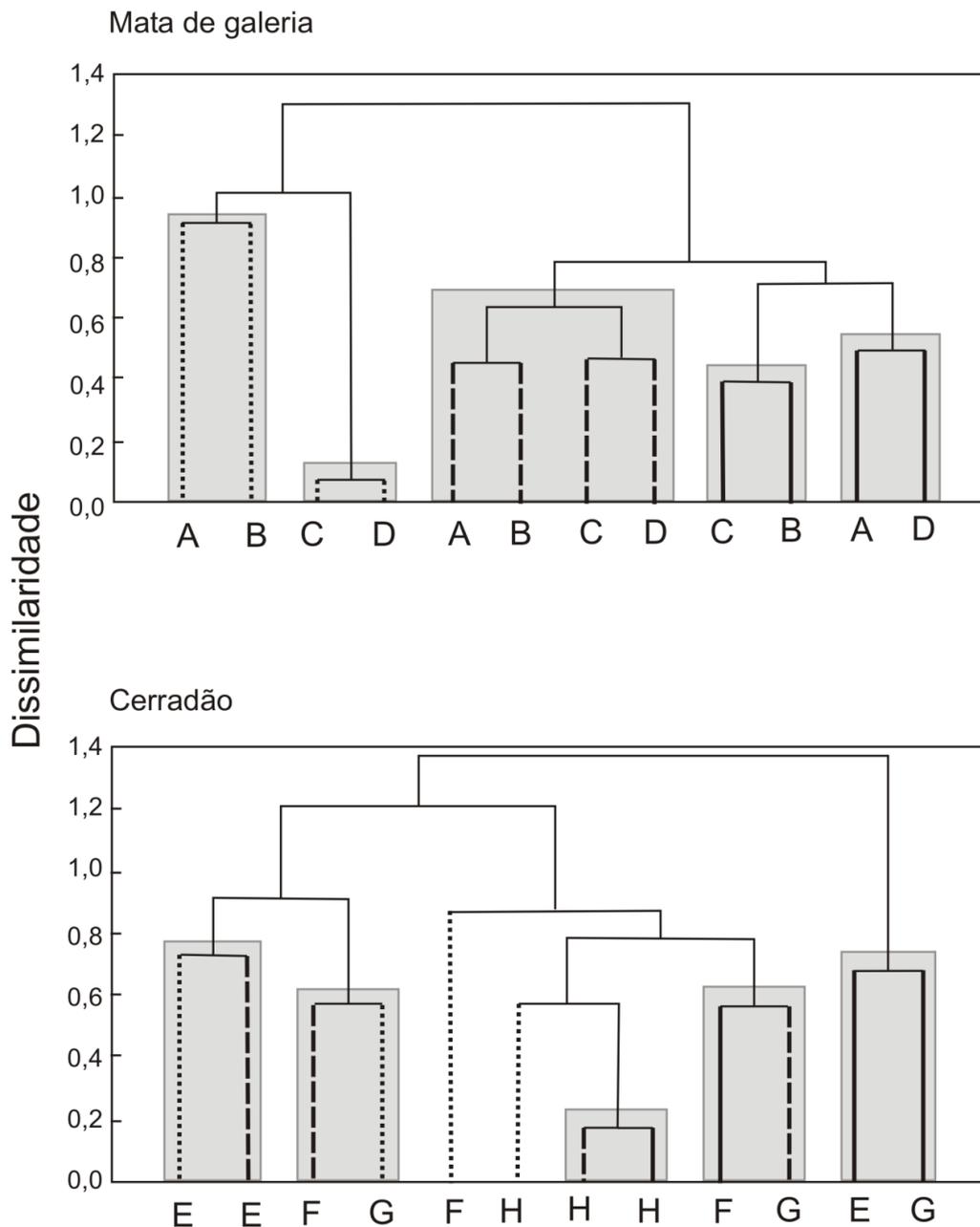


Figura 6. Variação espacial na diversidade beta de pequenos mamíferos (roedores e marsupiais) em 12 amostras (três estratos verticais e quatro áreas) de mata de galeria e cerrado. Mata de galeria: A=Mata JB, B=Barragem, C=CAESB, D= Capetinga; cerrado: E=JB2, F=ESAF, G=EMBRAPA, H=JB1 (ver *Materiais e métodos* para maiores detalhes sobre as áreas de amostragem). Diferentes comprimentos do dendrograma (UPGMA) indicam a dissimilaridade da diversidade beta entre amostras. Linhas contínuas indicam amostras do solo, linhas tracejadas indicam amostras do sub-bosque, e linhas pontilhadas indicam amostras do dossel. Áreas em cinza indicam formações de grupos diferentes do esperado ao acaso ($P < 0,05$).

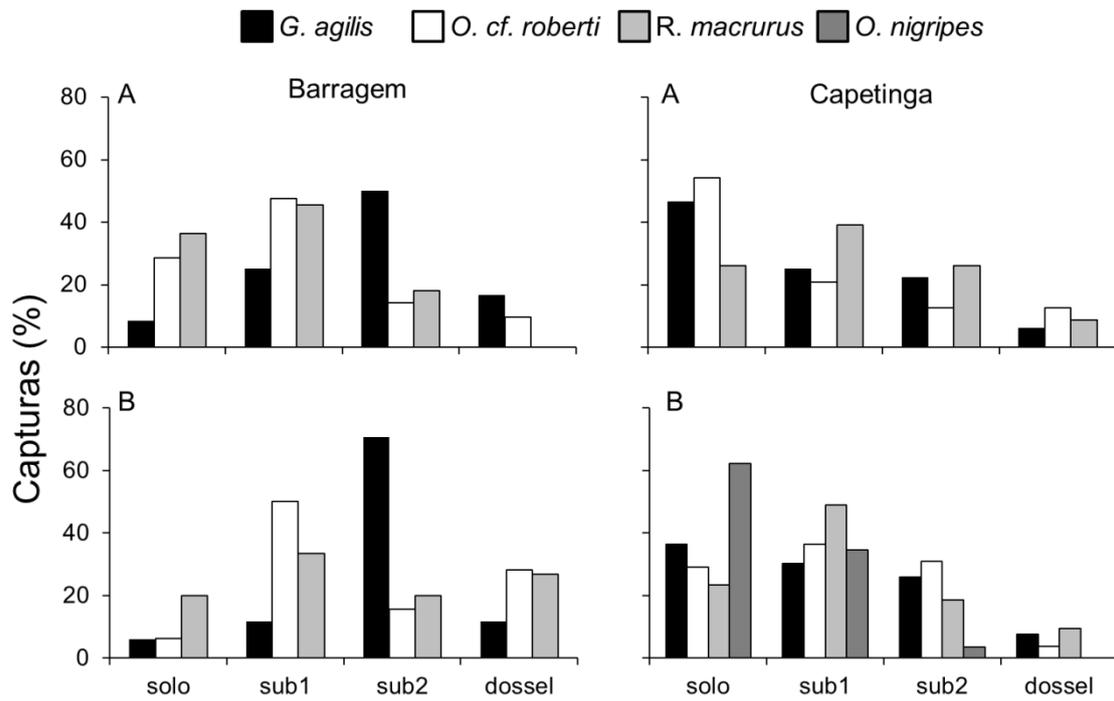


Figura 7. Porcentagem de capturas das espécies (número de capturas ≥ 20) em duas matas de galeria (Barragem e Capetinga) nas estações chuvosa (A) e seca (B) em quatro estratos verticais (solo, sub1 [1-2 m de altura], sub2 [2-4 m de altura] e dossel [>7 m de altura]). Barragem: (espécie [capturas da chuva, capturas da seca] - *Gracilinanus. agilis* [20, 108], *Oecomys cf. roberti* [21, 24] e *Rhipidomys macrurus* [21, 23]); Capetinga (*G. agilis* [20, 63], *O. cf. roberti* [32, 55], *Oligoryzomys nigripes* [0, 29] e *R. macrurus* [20, 24]).

Tabela 5. Comparações par a par de espécies capturadas em quatro estratos verticais (solo, sub-bosque [1-2 m de altura], sub-bosque [2-4 m de altura] e dossel [>7 metros de altura]) por meio de testes de Kolmogorov-Smirnov. Números fora dos parênteses indicam o valor do teste. Números dentro de parênteses indicam probabilidades das comparações serem diferentes ($P < 0,05$) em cada teste. As proporções de capturas em cada um dos estratos verticais, e o número de capturas utilizados nos testes podem ser verificadas na Figura 8 na sessão *Estrutura na utilização dos estratos verticais em Resultados*.

	Chuva	Seca
Barragem		
<i>G. agilis</i> - <i>O. cf. roberti</i>	0,25(1,000)	0,75(0,233)
<i>G. agilis</i> - <i>R. macrurus</i>	0,25(1,000)	0,75(0,222)
<i>O. cf. roberti</i> - <i>R. macrurus</i>	0,50(0,662)	0,50(0,657)
Capetinga		
<i>G. agilis</i> - <i>O. nigripes</i>	-	0,50(0,761)
<i>G. agilis</i> - <i>O. cf. roberti</i>	0,50(0,655)	0,25(1,000)
<i>G. agilis</i> - <i>R. macrurus</i>	0,75(0,221)	0,50(0,775)
<i>O. nigripes</i> - <i>O. cf. roberti</i>	-	0,50(0,769)
<i>O. nigripes</i> - <i>R. macrurus</i>	-	0,50(0,765)
<i>O. cf. roberti</i> - <i>R. macrurus</i>	0,50(0,658)	0,50(0,776)

Discussão

Padrões gerais de estratificação

Nossos resultados reforçam a importância de amostrar diferentes estratos verticais para obter estimativas mais adequadas de parâmetros da diversidade como um todo de pequenos mamíferos (McClearn et al. 1994; Malcolm 1995; Bakker & Kelt 2000). Nesse estudo verificamos, por exemplo, que embora o marsupial *Caluromys lanatus* possa ser capturado em estratos verticais inferiores (Vieira & Camargo 2012), nesse estudo 100% das capturas foram registradas no dossel em ambas fitofisionomias. Até então, nas áreas amostradas neste estudo, acreditava-se que esse marsupial era extremamente raro. Entretanto, durante o período de estudo registramos um total de 17 capturas de 13 indivíduos, considerando ambas as fitofisionomias. Além disso, das 11 espécies registradas, sete foram capturadas no solo e sub-bosque ou nos três estratos verticais. Sendo assim, a utilização de armadilhas em diferentes estratos verticais não só pode fornecer estimativas mais adequadas sobre a composição e abundância de espécies primariamente arborícolas ou escansoriais, mas também fornecer informações adicionais sobre a ecologia de determinadas espécies. Por exemplo, apesar do roedor *H. megacephalus* ser classificado como um animal terrestre (Bonvicino et al. 2008) verificamos que 11% das capturas em mata de galeria (29 capturas) e 15% dos indivíduos capturados em cerradão (23 capturas) foram registrados no sub-bosque, evidenciando que esse roedor eventualmente explora esse estrato vertical. Tal padrão de utilização dos estratos verticais também foi inferido por meio do formato das pegadas e proporções de captura no sub-bosque por Camargo et al. (2012).

Nossos resultados estiveram de acordo com a classificação de Vieira & Camargo (2012), na qual os autores estabelecem quatro guildas de acordo com a utilização dos estratos verticais por marsupiais didelfídeos: *M. americana* sendo classificado como pertencente à guilda de animais estritamente terrestres, *G. agilis* e *D. albiventris* como animais que utilizam o solo, sub-bosque e dossel com razoável frequência, e *C. lanatus* como pertencente à guilda de animais que utilizam prioritariamente estratos superiores da vegetação. Apesar dos nossos resultados sobre a utilização dos estratos verticais por *G. agilis* estarem de acordo com tal classificação, foram diferentes dos padrões encontrados no único estudo realizado para o Cerrado nas mesmas fitofisionomias por Hannibal & Cáceres (2010). De acordo com os autores, *G. agilis* em cerradão esteve

mais relacionado com o solo do que com os estratos superiores, mas não foi capturado em mata de galeria. Hannibal & Cáceres (2010) atribuíram tal resultado por possíveis dois motivos: 1) a menor complexidade da área de cerradão amostrada; e 2) o fato desse animal ter sido capturado em sua maioria na estação de menos recursos (seca), tendendo a forragear nos estratos inferiores. Baseado em nossos resultados, o segundo motivo parece ser mais provável, uma vez que verificamos que esse marsupial tende a utilizar o solo e o sub-bosque com maior frequência na estação seca (ver *Utilização dos estratos verticais* em *Resultados*) tanto em mata de galeria (ambiente mais complexo) como em cerradão (ambiente menos complexo), e as áreas de cerradão amostradas nesse estudo foram semelhantes ao de Hannibal & Cáceres (2012) em relação à altura das árvores (entre 5 e 13 metros).

Enquanto em nosso estudo *C. lanatus* foi capturado exclusivamente em dossel tanto em cerradão quanto em mata de galeria, no estudo de Hannibal & Cáceres (2012) a espécie congênica *C. philander* foi capturada no sub-bosque (duas capturas) e no dossel (quatro capturas). Ambos os resultados se assemelham aos obtidos na Amazônia por Lambert et al. (2005), onde *C. lanatus* foi capturado somente no dossel (duas capturas) e *C. philander* no solo (uma captura), sub-bosque (seis capturas) e dossel (cinco capturas). Já os estudos em Mata Atlântica revelam que *C. philander* tende a utilizar os estratos superiores da vegetação com maior intensidade, embora também utilize em algum grau os estratos inferiores (Leite et al. 1996; Grelle 2003; Prevedello et al. 2008). Uma vez que espécies filogeneticamente próximas, com tamanhos e ecologia similares tendem a divergir em certos aspectos do nicho (Schoener 1974; Charles-Dominique et al. 1981), é possível que essas duas espécies utilizem de forma diferenciada os estratos verticais. Entretanto, como *C. lanatus* e *C. philander* não foram espécies simpátricas nesse estudo e nem no estudo de Hannibal & Cáceres (2012), é difícil interpretar se tal padrão é produto da história evolutiva dessas duas espécies (produzindo características inerentes de cada espécie na utilização dos estratos verticais), ou se o padrão surge somente quando as duas espécies estão coexistindo. Embora os resultados obtidos principalmente no Cerrado e na Amazônia possam sugerir a primeira opção, tal questão certamente merece maiores investigações com um número adequado de capturas.

Seguindo a classificação de guildas de acordo com a utilização dos estratos verticais por pequenos mamíferos (Vieira & Monteiro-Filho 2003), para roedores, os nossos resultados mostram que as espécies *Calomys expulsus*, *Hylaeamys*

megacephalus e *Proechimys roberti* podem ser classificados dentro da guilda em que as espécies são exclusivamente (*C. expulsus* e *P. roberti*) ou primariamente (*H. megacephalus*) terrícolas (grupo 1). Tal padrão está de acordo com outros estudos que investiram padrões de estratificação vertical (e.g., Lambert et al. 2005) e arborelidade (Camargo et al. 2012), ou que descrevem de forma mais abrangente os hábitos desses animais (Bonvicino et al. 2008; Paglia et al. 2012). Adicionalmente, de acordo com nossos resultados, verificamos que as espécies *Oligoryzomys nigripes* e *O. fornesi*, estão dentro da guilda de espécies que utilizam o solo e o sub-bosque com frequências similares (grupo 2). Ambas as espécies tiveram proporções similares de captura no sub-bosque (34,6% e 37,5% respectivamente) e não diferiram na utilização do solo e sub-bosque. Esse padrão é corroborado, por exemplo, com o estudo de Vieira & Monteiro-Filho (2003) conduzido na Mata Atlântica, com o estudo de Lambert et al. (2005) conduzido na Amazônia, e com o estudo de Camargo et al. (2012) conduzido no Cerrado relacionando grau de arborelidade e formato de pegadas de sigmodontíneos.

Dentro do grupo de espécies que utilizam com razoável frequência tanto o solo quanto o sub-bosque e o sub-dossel/dossel, está o roedor *Oecomys cf. roberti* (grupo 3). A captura desse roedor nos três estratos verticais analisados está de acordo, por exemplo, com o estudo de Hannibal & Cáceres (2010), e o estudo de Vieira & Monteiro-Filho (2003). Entretanto, ambos os estudos mostram que esse animal está mais associado ao sub-bosque, enquanto que nossos resultados não indicaram diferença significativa na captura desse roedor nos três estratos verticais. Interessantemente, esse padrão foi consistente tanto em cerradão quanto em mata de galeria. No presente estudo, o roedor *R. macrurus* foi o único considerado como pertencente do grupo de animais essencialmente arborícolas (grupo 4). De acordo com nossos resultados, de uma forma geral, esse animal utiliza com mais intensidade o sub-bosque e o dossel em comparação ao solo. Esse gênero de fato é composto por espécies arborícolas que normalmente utilizam com maior frequência os estratos superiores da vegetação (Mauffrey & Catzeflis 2003; Vieira & Monteiro Filho 2003; Lambert et al. 2005). Entretanto, esse padrão pode diferenciar quando levado em consideração fitofisionomias diferentes do Cerrado (nesse estudo), ou outras localidades de outros biomas. Por exemplo, em nosso estudo verificamos que *R. macrurus* utiliza mais o dossel no cerradão em comparação à mata de galeria, e Lambert et al. (2005) relata esse roedor como generalista na utilização dos estratos verticais na Amazônia meridional.

Utilização dos estratos verticais: fitofisionomia e dinâmica temporal

De acordo com nossos resultados, verificamos diferenças entre fitofisionomias e estação do ano na utilização dos estratos verticais por duas espécies de pequenos mamíferos. Observamos uma maior utilização do dossel por *R. macrurus* em cerradão em comparação com mata de galeria. Isso contraria as nossas expectativas, pois prevíamos que, no caso de diferença entre fitofisionomias, tal padrão surgiria em matas de galeria devido à maior complexidade (Ribeiro & Walter 1998; Hannibal & Cáceres 2010; ver capítulo 2 para maiores detalhes), e às maiores oportunidades na subdivisão do nicho destas (Basset et al. 2003; Lewinsohn et al. 2005; Vieira & Camargo 2012). De fato, a diferença na complexidade entre fitofisionomias pode ter produzido um efeito nesse padrão, entretanto, de forma contrária. Uma vez que o cerradão é um ambiente menos complexo, com uma cobertura vegetal menos densa (Ribeiro & Walter 1998; Hannibal & Cáceres 2010; ver capítulo 2 para maiores detalhes), é possível que algumas espécies sejam mais susceptíveis à predação e prefiram ficar nos estratos superiores. Dentre os roedores arborícolas encontrados no cerradão, *R. macrurus* foi a espécie com maior tamanho corporal (entre 100 e 160 mm de cabeça-corpo), e possivelmente mais perceptível por predadores. Dessa forma, a maior utilização dos estratos verticais superiores poderia ser uma vantagem tanto para evitar os predadores terrestres (e.g., canídeos – Langguth 1975; Silva & Talamoni 2003), como escapar mais facilmente de predadores aéreos (e.g., corujas - Bonvicino & Bezerra 2003). Tal relação entre tamanho corporal e maior chance de predação já foi verificada, por exemplo, para roedores predados por corujas no Cerrado (de Arruda Bueno & Motta-Júnior 2008) e no deserto norte americano (Kotler et al. 1988). Roedores arbóreos sigmodontíneos possuem características morfológicas típicas para a locomoção arborícola, tais como patas mais largas que promovem maior superfície de contato com o substrato arbóreo (Palma & Gurgel-Gonçalves 2007; Camargo et al. 2012), caudas longas que proporcionam melhor equilíbrio (Emmons & Feer 1997), e olhos e cérebros grandes, adaptações essenciais a uma melhor percepção do espaço tridimensional (Lemen 1980; Emmons & Feer 1997). Dessa forma, o roedor *R. macrurus* ao utilizar os estratos superiores, não só evita predadores terrestres, mas provavelmente é mais eficiente ao escapar de predadores aéreos se locomovendo no estrato arbóreo.

Alternativamente, a maior utilização dos estratos superiores por *R. macrurus* em cerradão em relação a mata de galeria poderia ser atribuída às diferenças na

disponibilidade de frutos entre fitofisionomias. Enquanto em cerradão não existe diferença entre a disponibilidade de recursos no sub-bosque e dossel, em mata de galeria encontramos uma maior disponibilidade de recursos no sub-bosque (ver Tabelas suplementares de 6 a 8 para maiores detalhes). De fato, em mata de galeria verificamos que esse roedor utiliza com maior intensidade o sub-bosque em relação ao solo e ao dossel, e também encontramos uma associação positiva e significativa entre a disponibilidade de frutos e capturas nesse estrato vertical. Entretanto, no cerradão não verificamos nenhuma associação entre disponibilidade de frutos e capturas de *R. macrurus* em nenhum estrato vertical. Portanto é razoável sugerir que diferentes fatores (disponibilidade de frutos em mata de galeria e maior risco de predação em cerradão) poderiam ser responsáveis pela utilização dos estratos verticais em diferentes fitofisionomias.

Adicionalmente, também verificamos diferenças na utilização dos estratos verticais na seca e na chuva pelo marsupial *G. agilis*. Tanto em cerradão como em mata de galeria, esse marsupial aumentou a intensidade na utilização do solo e do sub-bosque na estação seca em relação à chuvosa. O fato de termos encontrado diferenças na utilização dos estratos verticais por *G. agilis* em função da estação do ano em ambas as fitofisionomias, refuta nossa hipótese inicial de que espécies tenderiam a utilização dos estratos inferiores em cerradão devido a uma menor complexidade e por um possível maior efeito da sazonalidade na disponibilidade de recursos. Portanto, diferenças na complexidade entre fitofisionomias não parece ser o principal agente nos padrões encontrados relacionados à estação do ano. A sazonalidade do Cerrado aparentemente foi mais relevante para os padrões de estratificação observados em ambas as fitofisionomias.

Apesar de verificarmos associações positivas entre as capturas de *G. agilis* no sub-bosque e a disponibilidade de frutos em mata de galeria, e a disponibilidade da ordem Lepidoptera em cerradão, tais resultados por si só não explicam as diferenças na estratificação vertical entre estações do ano encontradas nesse estudo. Isso se deve principalmente ao fato de que não encontramos diferenças na disponibilidade de recursos que justifiquem tais padrões. As *pitfalls* e as janelas não indicaram diferenças na disponibilidade de recursos entre fitofisionomias na estação seca. Adicionalmente, todas as associações significativas encontradas no solo foram negativas. Um estudo conduzido sobre a dieta desse marsupial em cerradão revela que *G. agilis* além de se alimentar mais frequentemente de cupins na estação seca, seleciona esse recurso nessa

época do ano possivelmente como forma de obter água e gordura (Camargo et al. 2014). No entanto, de acordo com os dados obtidos por meio das *pitfalls* e armadilhas do tipo janelas, cupins estavam dentre os artrópodes menos disponíveis no ambiente (média de 0,08% em mata de galeria e 1,2% em cerradão da biomassa total), e, portanto, não foi possível realizar análises que verificassem a associação entre estratificação vertical e esse recurso alimentar. Cupins de uma forma geral podem ser considerados como um recurso mais agrupado e acessível no solo (Pinheiro et al. 2002; Abensperg-Traun & Steven 1997) e, portanto, isso pode explicar o aumento na utilização desse estrato vertical por *G. agilis* na estação seca. Além disso, a presença de cupins arborícolas do gênero *Nasutitermes* (Scheffrahn et al. 2005) na dieta de *G. agilis* (A.J.A. de Camargo, comunicação pessoal) possivelmente pode explicar a maior atividade no sub-bosque na estação seca por esse marsupial. Outra possível explicação seja que o animal passe a maior parte do tempo no sub-bosque (como verificado em nossas análises gerais) ocasionalmente se alimentando de cupins arborícolas, mas ao mesmo tempo mantendo-se mais próximo do solo onde os cupins estão mais agrupados. Dessa forma, é possível que esse marsupial simplesmente alterne sua atividade entre o solo e o sub-bosque somente no momento do forrageamento.

Disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais

Apesar de estudos que avaliam o uso do hábitat considerando a disponibilidade de recursos no ambiente como um todo (e.g., Lambert et al. 2006; Naxara et al. 2009), tal relação considerando diferentes estratos verticais é praticamente inexistente (entretanto, ver Rader & Krockenberger 2006). De fato, nossos resultados mostram que a disponibilidade de recursos pode ter efeito na utilização dos estratos verticais por pequenos mamíferos. Interessantemente, em mata de galeria todas as espécies analisadas estiveram positivamente relacionadas com frutos em pelo menos um estrato vertical. A ausência desse padrão em cerradão sugere que a mata de galeria, por ser uma formação florestal mais complexa, provavelmente apresenta maiores oportunidades para uma subdivisão do nicho (Basset et al. 2003; Lewinsohn et al. 2005; Vieira & Camargo 2012). O fato de *G. agilis* e *R. macrurus* estarem relacionados aos frutos do sub-bosque, e *O. cf. roberti* aos frutos do dossel, pode ser um indicativo desse padrão.

Nossos resultados de utilização dos estratos verticais e disponibilidade de recursos, no geral, estão de acordo com estudos relacionando seleção de hábitat e dieta

dos animais. Por exemplo, em um estudo na Amazônia, Lambert et al. (2006), verificaram que *O. roberti* esteve associado com a disponibilidade de fruto na Amazônia. Além disso, verificamos uma associação *O. cf. roberti* com besouros no sub-bosque. De fato espécies desse gênero tendem a se alimentar tanto de insetos como de frutos (Eisenberg & Redford 1999; Emmons & Feer 1997). Adicionalmente, a associação entre frutos do sub-bosque e capturas de *G. agilis* vão ao encontro do estudo de Camargo et al. (2011). Esse estudo revela não só uma alta proporção de indivíduos consumindo frutos (aproximadamente 86%), mas também um padrão de seleção por esse recurso, evidenciando que frutos podem ter mais importância na dieta desse marsupial do que constatado até então (e.g., Bocchiglieri et al. 2010; Lessa & Costa 2010). Similarmente, a relação entre capturas de *R. macrurus* no sub-bosque e a disponibilidade de frutos nesse estrato vertical também está de acordo com a classificação desse gênero como frugívoro e predador de sementes (Paglia et al. 2012). A relação entre consumo de frutos e estratificação vertical já foi proposta para didelfídeos (Charles-Dominique et al. 1981; Atramentowicz 1982; Julien-Laferrière 1991; Malcolm 1995), como forma de permitir coexistência entre as espécies. Sendo assim, espécies mais arborícolas parecem apresentar uma dieta primariamente frugívora (Charles-Dominique et al. 2001; Atramentowicz 1982; Julien-Laferrière 1991; Malcolm 1995). Além disso, há indicação de relação entre estratificação vertical de duas espécies de roedores (*Melomys cervinipes* e *Pogonomys mollipilosus*) e a disponibilidade de frutos e flores em uma floresta tropical na Austrália (Rader & Krockenberger 2006). De acordo com os autores, tal padrão também sugere que os animais possuem uma vantagem de primeiramente acessar os recursos, e como última consequência, minimizar a competição.

Apesar da associação entre utilização do sub-bosque por *R. macrurus* e a disponibilidade de frutos, também verificamos uma associação com a biomassa total de artrópodes e besouros no sub-bosque. Isso pode sugerir que esse animal seja mais insetívoro do que constatado até então (Pinotti et al. 2011). De forma similar, *G. agilis* esteve relacionado com a disponibilidade de lepidópteros no dossel em mata de galeria, e no sub-bosque e dossel em cerradão. Apesar dessa ordem de inseto não ser considerada uma das mais importantes (presente em aproximadamente 5% de amostras fecais) na dieta de *G. agilis* (Camargo et al. 2014), nossos resultados sugerem o contrário. Provavelmente lepidópteros por apresentarem um corpo menos esclerotizado, dificulte a detecção desse item alimentar em amostras fecais. Sendo

assim, tais resultados não só forneceram indicativos da importância de recursos na estratificação vertical, mas também podem ser potencialmente úteis ao fornecer pistas indiretas sobre a dieta de pequenos mamíferos.

Interessantemente, tanto para essas três espécies analisadas, quanto para a comunidade (considerando todas as capturas em cada estrato vertical), encontramos 11 relações negativas significativas. Tal padrão pode ser atribuído a possíveis três razões não necessariamente exclusivas: 1) particularidades na dieta de cada espécie, podendo selecionar negativamente determinados recursos (e.g., Camargo et al. 2014). Por exemplo, enquanto *R. macrurus* esteve positivamente relacionado a artrópodes e besouros no sub-bosque, este roedor esteve negativamente relacionado com a ordem Lepidoptera; 2) maior atratividade da isca na estação seca (resultando em maiores taxas de captura), época em que o recurso pode ser potencialmente menos disponível (McClearn et al. 1994; Santos-Filho et al. 2008); e 3) vantagem em ocupar determinadas alturas da vegetação, mesmo que recursos estejam disponíveis nos outros estratos verticais, como forma de evitar competição. Por exemplo, enquanto *G. agilis* seleciona negativamente lepidópteros no solo (estrato vertical onde praticamente toda comunidade ocupa, com exceção de *C. lanatus* de acordo com esse estudo), esse marsupial está positivamente relacionado com lepidópteros no dossel.

Padrões gerais de diversidade

A abundância, riqueza e diversidade de espécies em comunidades de pequenos mamíferos nos Neotrópicos podem ser relacionadas à heterogeneidade e complexidade do hábitat (August 1983; Fernandez & Gentile 1999; Grelle 2003; Vieira & Palma 2005). De fato, nossos resultados baseados em padrões de diversidade mostraram um forte indicativo dos efeitos da complexidade do hábitat nos padrões de diversidade. Enquanto três das quatro áreas de mata de galeria o padrão dominante foi de que existe um acréscimo de espécies em função das capturas quando considerado os diferentes estratos verticais, em cerradão em três de quatro áreas esse padrão não é verificado. Novamente, esse é um indicativo de que ambientes mais complexos podem ter um padrão de estratificação diferenciado devido às oportunidades para a subdivisão do nicho (Lewinsohn et al. 2005; Vieira & Camargo 2012).

Apesar de encontramos essas diferenças entre fitofisnomias, é possível verificar que o acréscimo de espécies quando considerado os diferentes estratos

verticais não é tão grande, mesmo que significativamente diferente. Com exceção de *C. lanatus*, todas as outras espécies mais arborícolas também utilizaram com relativa frequência o solo e o sub-bosque (embora que com intensidades diferentes). Similarmente, dentre as espécies mais terrestres em mata de galeria, somente o redor *P. roberti* foi capturado exclusivamente no solo. Mesmo as matas de galeria sendo mais complexas em comparação ao cerradão (Walter & Ribeiro 1998; Hannibal & Cáceres 2010), algumas características estruturais observadas durante o estudo podem ser levadas em consideração para explicar tal padrão. Por exemplo, os estratos verticais em mata de galeria não são isolados o suficiente para gerar um padrão de maior segregação entre espécies. Tal padrão é sugerido por Lambert et al. (2005) em um estudo conduzido na Amazônia com influência da vegetação de Cerrado. Nas áreas estudadas, apesar da presença de árvores altas com mais de 20 m de altura (muitas vezes isoladas), a maior parte do dossel contínuo de fato é constituído de árvores mais baixas (por volta de 10 metros de altura), com um sub-bosque relativamente denso e conectado por cipós e lianas. Sendo assim, tal estrutura permite que os animais com habilidade de ocupar diferentes alturas da vegetação andem livremente entre os estratos. Embora o acréscimo de espécies considerando os estratos verticais não seja surpreendente, nossos dados corroboram a ideia de que amostragem em diferentes estratos verticais em ambientes florestais é recomendável, especialmente quando o objetivo seja avaliar a diversidade da comunidade (composição e abundância). No caso de estimativas de riqueza e composição de espécies, é recomendável ao menos a amostragem de diferentes estratos verticais em avaliações iniciais. Por exemplo, em uma das áreas amostradas (Barragem), Silva (2013) capturou um roedor Echimyidae do gênero *Phyllomys* no dossel. Tal gênero nunca tinha sido registrado para região, e provavelmente se trata de uma espécie nova (L. F. Machado, comunicação pessoal).

Nossos resultados baseados na diversidade beta entre amostras (estrato vertical de cada área amostrada) mostram um padrão não verificado até então para pequenos mamíferos. Interessantemente, enquanto em mata de galeria existe uma maior similaridade entre os mesmos estratos verticais de diferentes áreas, em cerradão não existe um padrão evidente. Sendo assim, a diversidade beta em mata de galeria indica que a estratificação vertical é mais importante do que a distribuição horizontal de microhábitats. Um resultado muito similar foi verificado para comunidades de lepidópteros em uma floresta temperada no Japão (Hirao et al. 2009). Os padrões de estratificação vertical de artrópodes em florestas tropicais são possivelmente regulados

por quatro fatores: fatores abióticos, disponibilidade de recursos, características fitofisionômicas (arquitetura) e padrões de comportamento (Basset et al. 2003; Hirao et al. 2009). Embora efeitos abióticos não tenham sido testados nesse estudo, nossos resultados também indicam que a disponibilidade de recursos, diferentes fitofisionomias e comportamento (e.g., evitar predadores – ver *Utilização dos estratos verticais: fitofisionomia e dinâmica temporal* em *Discussão*) são fatores potencialmente importantes para a estratificação vertical de algumas espécies de pequenos mamíferos. Contudo, tanto as relações baseadas na disponibilidade de recursos (principalmente em mata de galeria) como nos aspectos comportamentais, parecem estar em certo grau, relacionadas às diferenças na complexidade entre fitofisionomias. Sendo assim, nossos resultados baseados na diversidade beta novamente evidenciam o efeito que um ambiente mais complexo pode produzir na estratificação vertical de pequenos mamíferos, mais especificamente nas comunidades de mata de galeria.

Estrutura na utilização dos estratos verticais

Nossos resultados baseados na estruturação dos estratos verticais indicaram um padrão contrário às nossas expectativas de que os animais tenderiam a uma segregação do nicho. Enquanto que na estação chuvosa verificamos para as espécies analisadas uma sobreposição de nicho igual ao esperado ao acaso, na estação seca verificamos uma sobreposição maior do que o esperado ao acaso. Tal resultado possivelmente indica que as espécies analisadas provavelmente estão selecionando algum aspecto de nicho importante nessa estação do ano, e que a competição por espaço não seja um fator predominante. Dois aspectos poderiam gerar tal padrão de maior sobreposição de nicho entre as espécies: a disponibilidade de recursos (ver *Disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais* em *Resultados*; Lambert et al. 2006) e estrutura do hábitat (e.g., Lambert et al. 2006; Hannibal & Cáceres 2010). Com uma possível menor disponibilidade de recursos na estação seca, é razoável assumir que as espécies tenderiam a ocupar o espaço vertical onde o recurso está mais abundante. Entretanto, nossos resultados não indicaram grandes diferenças na disponibilidade de recursos nos estratos verticais entre estações do ano. Sendo assim, características estruturais da vegetação que diferem entre estações do ano (e.g., menor densidade lianas na estação seca – Avalos & Mulkey 1999; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002; ver capítulo 2 para maiores detalhes) e que limitem a movimentação dos animais entre os estratos

verticais, possivelmente são selecionados. Por exemplo, Hannibal & Cáceres (2010) verificaram uma associação entre algumas espécies de mata de galeria e a densidade de lianas na estação seca. Para nossas análises de estruturação de nicho, utilizamos os dados somente das espécies mais abundantes. Dentre tais espécies, estavam as que tendem a ter uma maior utilização dos estratos superiores da vegetação (*G. agilis*, *O. cf. roberti* e *R. macrurus*), além do roedor escansorial *O. nigripes*. Portanto, é provável que tais espécies tendam a selecionar de forma similar os aspectos da vegetação que favoreçam a locomoção e forneçam conexões entre os estratos verticais (entretanto, ver Capítulo 2).

Conclusão

O presente estudo, além de confirmar padrões no uso do espaço vertical para algumas espécies já verificadas em outros estudos (quais espécies utilizam os diferentes estratos verticais), também contribui para o entendimento dos possíveis mecanismos que regem tais padrões em ambientes florestais do Cerrado. Nossos resultados indicam que existem diferenças na estratificação vertical relacionada às fitofisionomias, estação do ano e disponibilidade de recursos. Entretanto as diferenças e associações encontradas nesse estudo parecem estar ligadas à complexidade do ambiente, possibilitando uma subdivisão do nicho. Isso fica evidente quando verificamos, por exemplo, que: 1) a diversidade beta em mata de galeria é mais similar entre estratos verticais de diferentes áreas, em comparação aos diferentes estratos verticais da mesma área; 2) a maioria das associações entre disponibilidade de recursos e utilização dos estratos verticais foi verificada em mata de galeria; 3) existe um acréscimo de espécies quando considerados os diferentes estratos verticais em mata de galeria, sugerindo a importância de se amostrar os diferentes estratos verticais da vegetação, mesmo que em avaliações iniciais.

Referências

- Abensperg-Traun M, Steven D. 1997. Ant- and termite-eating in Australian mammals and lizards: a comparison. *Australian Journal of Ecology* 22:9-17.
- Atramentowicz M. 1982. Influence du milieu sur l'activité locomotrice et la reproduction de *Caluromys philander* (L.). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 36:373-395.
- August PV. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507.
- Avalos G, Mulkey SS. 1999. Seasonal changes in liana cover in the upper canopy of a neotropical dry forest. *Biotropica* 31:186-192.
- Bakker VJ, Kelt DA. 2000. Scale-dependent patterns in body size distributions of neotropical mammals. *Ecology* 81:3530-3547.
- Basset Y, Hammond PM, Barrios H, Holloway JD, Miller SE .2003a. Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (eds). *Arthropods of tropical forests—spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 17-27.
- Basset Y, Hammond PM, Barrios H, Holloway JD, Miller SE. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (eds). *Arthropods of tropical forests—spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 17-27.
- Bocchiglieri A, Mendonça AF, Campos JB .2010. Diet composition of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in dry woodland areas of Cerrado in central Brazil. *Mammalia* 74:225-227.
- Bonvicino CR, Bezerra AM. 2003. Use of regurgitated pellets of barn owl (*Tyto alba*) for inventorying small mammals in the Cerrado of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:1-5.
- Bonvicino CR, Oliveira JA, D'Andrea PS. 2008. *Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS.
- Camargo NF, Cruz RMS, Ribeiro JF, Vieira EM. 2011. Frugivoria e potencial dispersão de sementes pelo marsupial *Gracilinanus agilis* (Didelphidae: Didelphimorphia) em áreas de Cerrado no Brasil central. *Acta Botanica Brasilica* 25:646-656.

- Camargo NF, Ribeiro JF, Camargo AJA, Vieira EM. 2014. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriologica* 59:183-191.
- Camargo NF, Ribeiro JF, Gurgel-Gonçalves R, Palma ART, Mendonça AF, Vieira EM. 2012. Is footprint shape a good predictor of arboreality in sigmondontine rodents from a neotropical savanna? *Acta Theriologica* 57:261-267.
- Castro-Arellano I, Lacher TE, Willig MR, Rangel TF .2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 311-318.
- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Shen TJ .2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-159.
- Charles-Dominique P, Atramentowics M, Charles-Dominique M, Gérard H, Hladik A, Hladik CM, Prévost MF. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 35:341-436.
- Colwell RK. 2013. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.0. User's Guide and Application. Disponível em: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- de Arruda Bueno A, Motta-Junior JC. 2008. Small mammal prey selection by two owl species in southeastern Brazil. *Journal of Raptor Research* 42:248-255.
- Eisenberg J, Redford KH. 1999. Mammals from the Neotropics 3. The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 609.
- Eiten G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-341.
- Emmons LH, Feer F. 1997. Neotropical rainforest mammals. A field guide. (Second edition). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 307.
- Fernandez FAS, Gentile R. 1999. Influence of habitat structure on a streamside small mammal community in a Brazilian rural area. *Mammalia* 63:29-40.
- Graipel ME, Cherem JJ, Miller PRM, Glock L. 2003. Trapping small mammals in the forest understory: a comparison of three methods. *Mammalia* 67:551-558.

- Grelle CEV. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna Environment* 38:81-85.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD .2001. PAST: paleontological statistics. software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. Disponível em: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hannibal W, Caceres NC. 2010. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia* 74:247-255.
- Hirao T, Murakami M, Kashizaki A. 2009. Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecological research* 24:263-272.
- Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant ecology* 160:91-112.
- Julien-Laferriere D. 1991. Organisation du peuplement de marsupiaux en Guyane Française. *Revue d'écologie* 46:125-144.
- Kaufman L, Rousseeuw PJ. 2009. Finding groups in data: an introduction to cluster analysis. (Wiley Series in Probability and Statistics). Wiley-Interscience, 368 pp.
- Kotler BP, Brown JS, Smith RJ, Wirtz WO. 1988. The effects of morphology and body size on rates of owl predation on desert rodents. *Oikos* 53:145-152.
- Kricher J. 1997. A Neotropical companion. Princeton University Press, Princeton, pp. 451.
- Lambert TD, Malcolm JR, Zimmerman BL. 2005. Variation in small mammal species richness by trap height and trap type in southeastern Amazonia. *Journal of Mammalogy* 86:982-990.
- Lambert TD, Malcolm JR, Zimmerman BL. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy* 87:766-776.
- Langguth A. 1975. Ecology and evolution in the South American canids. In: Fox MW (ed). *The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York: 192-206.
- Lemen C. 1980. Relationship between relative brain size and climbing ability in *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy* 61:5360-364.

- Lessa LG, Costa FN. 2010. Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology* 75:10-16.
- Lewinsohn TM, Novotny V, Basset Y. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:597-620.
- Lowman MD, Wittman PK. 1996. Forest canopies: methods, hypothesis, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:55-81.
- Malcolm JR. 1991. Comparative abundances of Neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy* 72:188-192.
- Malcolm JR. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds). *Forest canopies*. Academic Press, London, pp. 179-197.
- Marimon BH, Haridasan M. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerrado e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solos distróficos no leste do Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19:913-923.
- Mauffrey, J.F. and F. Catzefflis. 2003. Ecological and isotopic discrimination of syntopic rodents in a Neotropical rain forest of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 19:209-214.
- McClearn D, Kohler J, McGowan KJ, Cedeno E, Carbone LG, Miller D. 1994. Arboreal and terrestrial mammal trapping on Gigante peninsula, Barro Colorado nature monument, Panama. *Biotropica* 26:208-213.
- Melo LAS, Moreira AN, de An Silva F. (2001). Armadilha para monitoramento de insetos. Embrapa Meio Ambiente.
- Miranda AC, Miranda HS, Dias IFO, Dias BFS. 1993. Soil and air temperatures during provoked cerrado fires in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:313 - 320
- Naxara L, Pinotti BT, Pardini R. 2009. Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy* 90:404-415.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ .2007. The vegan package. Community ecology package.
- Paglia AP, da Fonseca GAB, Rylands AB, Herrmann G, Aguiar LMS, Chiarello AG, Leite YLR, Costa LP, Siciliano S, Kierulff MCM, Mendes SL, Tavares VC,

- Mittermeier RA, Patton JL. 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. Arlington: Conservation International, 2ed.
- Palma ART, Gurgel-Gonçalves R. 2007. Morphometric identification of small mammal footprints from ink tracking tunnels in the Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:333-343.
- Payton ME, Greenstone MH, Schenker N. 2004. Overlapping confidence intervals or standard error interval: what do they mean in terms of statistical significance. *Journal of Insect Science* 3:1-6.
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology* 27:132-136.
- Pinotti BT, Naxara L, Pardini R. 2011. Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46:1-9.
- R development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Rader R, Krockenberger A. 2006. Does resource availability govern vertical stratification of small mammals in an Australian lowland tropical rainforest? *Wildlife Research* 33:571-576.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 1998. Fitofisionomias do Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (eds). *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, DF, pp. 87-166.
- Santos-Filho MD, Silva DJD, Sanaiotti TM. 2008. Seasonal variation in richness and abundance of small mammals and in forest structure and arthropod availability in forest fragments, at Mato Grosso, Brazil. *Biota Neotropica*, 8:115-121.
- Scheffrahn RH, Krecek J, Szalanski AL, Austin JW, Roisin Y. 2005. Synonymy of two arboreal termites (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae): *Nasutitermes corniger* from the Neotropics and *N. polygynus* from New Guinea. *Florida Entomologist* 88:28-33.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Silva JA, Talamoni SA. 2003. Diet adjustments of maned wolves, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger)(Mammalia, Canidae), subjected to supplemental feeding in a private natural reserve, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20:339-345.

- Silva AP. 2013. Diversidade de comunidades de pequenos mamíferos de três fitofisionomias do Cerrado no Brasil central: parição da diversidade regional em componentes alfa e beta. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, pp. 63.
- Vieira EM, Camargo NF. 2012. Padrões do uso vertical do habitat por marsupiais brasileiros. In: Cáceres NC, Monteiro-filho ELA (Orgs). Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução, Campo Grande: Editora UFMS, 2ed, p. 347-364.
- Vieira EM, Monteiro-Filho ELA. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:501-507.
- Vieira EM, Palma ART. 2005. Pequenos mamíferos do Cerrado: distribuição dos gêneros e estrutura das comunidades nos diferentes habitats. In: Scariot A, Sousa-Silva JC, Felfili JM (orgs). Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp. 265-282.
- Wells K, Pfeiffer M, Lakim MB, Linsenmair KE. 2004. Use of arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *Journal of Biogeography* 31:641-652.
- Whitaker D, Christman M. 2010. clustsig: Significant Cluster Analysis. R package version 1.0.
- Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey, pp. 662.

Material suplementar

Tabela suplementar 1. Peso seco (média g \pm erro padrão g) de artrópodes (todas as ordens) e das duas ordens de insetos mais abundantes (>10% da biomassa total) obtido por meio de *pitfalls* em mata de galeria (MG) e cerradão (CE) nas estações seca e chuvosa.

	Seca		Chuva		Total	
	MG	CE	MG	CE	MG	CE
Artrópodes	0,72 \pm 0,18	0,51 \pm 0,13	3,00 \pm 0,41	1,20 \pm 0,27	1,86 \pm 0,30	0,85 \pm 0,16
Coleoptera	0,24 \pm 0,10	0,05 \pm 0,02	2,51 \pm 0,40	0,62 \pm 0,20	1,38 \pm 0,28	0,34 \pm 0,11
Hymenoptera	0,29 \pm 0,01	0,33 \pm 0,13	0,44 \pm 0,01	0,45 \pm 0,13	0,37 \pm 0,06	0,39 \pm 0,01

Tabela suplementar 2. Resultados obtidos a partir de uma MANOVA fatorial comparando a disponibilidade (peso seco) de artrópodes (biomassa total) e as principais (>10% da biomassa total) ordens de insetos (Coleoptera e Hymenoptera) em *pitfalls* instalados em mata de galeria e cerradão, nas estações seca e chuvosa. Valores em negrito indicam diferenças estatísticas significativas ($P < 0,05$). Os valores para a disponibilidade dos artrópodes podem ser verificados na Tabela suplementar 1.

	F	g.l.	P
Fitofisionomia	6.363	3, 66	0,001
Estação do ano	14.021	3, 66	<0,001
Fitofisionomia x Estação do ano	5.486	3, 66	0,002

Tabela suplementar 3. Valores de probabilidade de acordo com testes *a posteriori* de Tukey obtidos a partir de uma MANOVA fatorial, lavando em consideração fitofisionomia e estação do ano, comparando o peso seco de artrópodes (biomassa total), e as ordens de insetos Coleoptera e Hymenoptera obtidos por meio de *pitfalls* em mata de galeria (MG) e cerradão (CE), nas estações seca (S) e chuvosa (C). Valores em negrito indicam diferenças estatísticas significativas ($P < 0,05$). Valores para a disponibilidade de artrópodes podem ser verificados na Tabela suplementar 1.

	CE (C)	CE (S)	MG (C)	MG (S)
Artrópodes				
CE (C)	-			
CE (S)	0,318	-		
MG (C)	<0,001	<0,001	-	
MG (S)	0,621	0,955	<0,001	-
Coleoptera				
CE (C)	-			
CE (S)	0,336	-		
MG (C)	<0,001	<0,001	-	
MG (S)	0,432	0,765	<0,001	-
Hymenoptera				
CE (C)	-			
CE (S)	0,878	-		
MG (C)	0,999	0,892	-	
MG (S)	0,748	0,994	0,768	-

Tabela suplementar 4. Peso seco (média g ± erro padrão g) de artrópodes (todas as ordens) e das ordens de insetos abundantes (>10% da biomassa total) obtido por meio de armadilhas do tipo janela em diferentes estratos verticais em mata de galeria (MG) e cerradão (CE) nas estações seca e chuvosa.

	Seca				Chuva				Total ^c
	Solo	Sub-bosque	Dossel	Total ^a	Solo	Sub-bosque	Dossel	Total ^b	
Artrópodes (MG)	0,43±0,17	0,31±0,12	0,25±0,07	0,33±0,08	0,37±0,21	0,16±0,08	0,14±0,06	0,23±0,08	0,28±0,06
Artrópodes (CE)	0,19±0,09	0,18±0,04	0,40±0,15	0,26±0,06	0,66±0,30	0,21±0,04	0,35±0,10	0,41±0,12	0,33±0,07
Coleoptera (MG)	0,24±0,13	0,24±0,12	0,06±0,03	0,18±0,06	0,08±0,03	0,08±0,06	0,03±0,02	0,07±0,02	0,12±0,04
Coleoptera (CE)	0,09±0,06	0,09±0,03	0,09±0,03	0,09±0,02	0,05±0,01	0,05±0,02	0,05±0,02	0,05±0,01	0,07±0,01
Hymenoptera (MG)	0,01±0,01	0,01±0,00	0,10±0,08	0,04±0,03	0,16±0,12	0,01±0,00	0,01±0,00	0,06±0,04	0,05±0,03
Hymenoptera (CE)	0,04±0,01	0,03±0,01	0,04±0,02	0,04±0,01	0,46±0,29	0,06±0,02	0,08±0,05	0,20±0,11	0,12±0,05
Lepidoptera (MG)	0,00±0,00	0,04±0,01	0,06±0,03	0,03±0,01	0,07±0,06	0,05±0,04	0,07±0,04	0,07±0,03	0,05±0,02
Lepidoptera (CE)	0,00±0,00	0,02±0,01	0,25±0,13	0,09±0,05	0,09±0,08	0,03±0,02	0,11±0,09	0,08±0,04	0,08±0,03

^a Biomassa total considerando os três estratos verticais na estação seca.

^b Biomassa total considerando os três estratos verticais na estação chuvosa.

^c Biomassa total considerando os três estratos verticais e as duas estações do ano.

Tabela suplementar 5. Resultados obtidos a partir de uma MANOVA fatorial comparando a disponibilidade (peso seco) de artrópodes (biomassa total) e as principais (>10% da biomassa total) ordens de insetos (Coleoptera, Hymenoptera e Lepidoptera) em armadilhas do tipo janela instalados em mata de galeria e cerradão, nas estações seca e chuvosa em três estratos verticais da vegetação (solo, sub-bosque e dossel). Valores para a disponibilidade dos artrópodes podem ser verificados na Tabela suplementar 4.

	F	g.l.	P
Fitofisionomia	1,501	3, 58	0,224
Estação do ano	0,330	3, 58	0,803
Estrato vertical	1,074	6, 116	0,382
Fitofisionomia x Estação do ano	3,082	3, 58	0,512
Fitofisionomia x Estrato vertical	0,534	6, 116	0,781
Estação do ano x Estrato vertical	0,679	6, 116	0,667
Fitofisionomia x Estação do ano x Estrato vertical	0,826	6, 116	0,552

Tabela suplementar 6. Média (\pm erro padrão-EP) de frutos disponíveis em mata de galeria (MG) e cerradão (CE) em diferentes estratos verticais nas estações seca e chuvosa. A contagem de frutos no solo foi realizada a partir de coletores de frutos, e contagem de frutos no sub-bosque e dossel foi realizada a partir de transecções estabelecidas em cada fitofisionomia.

	MG	Total	CE	Total
Seca				
Solo	8,4 \pm 3,1		7,8 \pm 2,5	
Sub-bosque	32,6 \pm 6,9	64,6 \pm 26,7	56,0 \pm 18,0	54,5 \pm 12,0
Dossel	96,5 \pm 52,6		53,0 \pm 15,8	
Chuva				
Solo	17,8 \pm 9,1		40,9 \pm 18,0	
Sub-bosque	132 \pm 30,6	74,9 \pm 16,7	185,3 \pm 59,0	170,0 \pm 36,4
Dossel	17,2 \pm 8,5		156,5 \pm 42,5	
Total ^a	13,1 \pm 4,8		24,3 \pm 9,2	
Total ^b	69,7 \pm 15,8		112,7 \pm 19,5	

^aMédia \pm EP considerando contagem total do solo, desconsiderando estação do ano.

^bMédia \pm EP considerando contagem total do sub-bosque e dossel, desconsiderando estação do ano.

Tabela suplementar 7. Resultados obtidos a partir de ANOVAs fatoriais (uma para solo e outra para sub-bosque e dossel) comparando a disponibilidade de frutos no solo (coletores de frutos) e sub-bosque e dossel (contagem) em mata de galeria e cerradão. Valores em negrito indicam diferenças estatísticas significativas ($P < 0,05$). Valores para a disponibilidade de frutos podem ser verificados na Tabela suplementar 6.

	F	g.l.	P
Solo			
Fitofisionomia	2,582	1, 236	0,109
Estação do ano	5,460	1, 236	0,020
Fitofisionomia x Estação do ano	0,918	1, 236	0,339
Sub-bosque e Dossel			
Fitofisionomia	10,920	1, 472	0,001
Estação do ano	2,750	1, 472	0,098
Estrato vertical	11,430	1, 472	0,001
Fitofisionomia x Estação do ano	3,870	1, 472	0,050
Fitofisionomia x Estrato vertical	22,151	1, 472	<0,001
Estação do ano x Estrato vertical	0,033	1, 472	0,855
Fitofisionomia x Estação do ano x Estrato vertical	0,315	1, 472	0,076

Tabela suplementar 8. Valores de probabilidade de acordo com testes a *posteriori* de Tukey, para comparações significativas (ANOVAs - Tabela suplementar 6), comparando a disponibilidade de frutos em mata de galeria (MG) e cerradão (CE), nas estações seca (S) e chuvosa (C) em dois estratos verticais da vegetação (dossel e sub-bosque). Valores para a disponibilidade de frutos podem ser verificados na Tabela suplementar 6.

Fitofisionomia x Estação do ano				
	MG-S	MG-C	CE-S	CE-C
MG (S)	-			
MG (C)	0,996	-		
CE (S)	0,779	0,649	-	
CE (C)	0,002	0,001	0,045	-
Estrato vertical x Fitofisionomia				
	Dossel (MG)	Sub-bosque (MG)	Dossel (CE)	Sub-bosque (CE)
Dossel (MG)	-			
Sub-bosque (MG)	<0,001	-		
Dossel (CE)	<0,001	0,999	-	
Sub-bosque (CE)	<0,001	0,752	0,784	-

Capítulo 2

Uso do hábitat por pequenos mamíferos em ambientes florestais do Cerrado do Brasil central: efeitos da complexidade na micro e mesoescala

Resumo

A avaliação do uso do hábitat por pequenos mamíferos pode ser de grande importância para o entendimento de como essas espécies interagem com o ambiente. Uma vez que roedores e marsupiais variam na utilização dos estratos verticais da vegetação e podem ocupar florestas com níveis de complexidade distintos, a preferência por determinadas características do hábitat deve divergir entre diferentes formações florestais. No presente estudo, nós verificamos o uso do hábitat de seis espécies de roedores e três espécies de marsupiais do Cerrado em áreas de mata de galeria e cerradão, avaliando sete variáveis relacionadas com a complexidade do hábitat. Para isso, consideramos a microescala (animais registrados em diferentes estações de capturas), a mesoescala (animais registrados em diferentes transecções) e as capturas em três estratos verticais (solo, sub-bosque e dossel). Nossas análises revelaram que a mata de galeria é um ambiente florestal mais complexo que contém árvores mais altas, maior densidade de lianas e ramos, além de apresentar maior número de estratos verticais. As Análises de Correspondência Canônica (ACC) indicaram que na microescala, o uso do hábitat foi diferente entre as duas fitofisionomias (e.g., densidade de lianas em mata e número de estratos verticais em cerradão). Adicionalmente, verificamos que para a mesoescala a seleção das variáveis do hábitat foi importante somente para o cerradão para animais arborícolas, que selecionaram principalmente áreas com maior densidade de ramos. Também verificamos que as espécies que utilizam o dossel e o sub-bosque tendem a selecionar características mais relacionadas à locomoção arborícola (número de estratos verticais e densidade de ramos em cerradão, e densidade de lianas em mata de galeria), enquanto que animais que utilizam o solo selecionaram características relacionadas à proteção contra predadores (principalmente profundidade da serapilheira e densidade de ramos em ambas fitofisionomias). Nossos resultados sugerem que os padrões encontrados são provavelmente devidos às diferenças

estruturais da vegetação (principalmente disponibilidade) entre as duas fitofisionomias que facilitam a locomoção arborícola e promovem maior proteção contra predadores.

Palavras chave: arborealidade, cerradão, marsupiais, mata de galeria, roedores.

Abstract

The evaluation of habitat use by small mammals can be important for the understanding of how species interact with the environment. Since rodents and marsupials vary in their utilizations of the arboreal strata and occupy forest with different complexities, preferences for habitat characteristics may differ between forest formations. In this study we verified the habitat use by six rodent and three marsupial species from the Cerrado in gallery forests and dry-woodlands (cerradão). For this, we considered the micro-habitat scale (animals registered in capture stations), the meso-habitat scale (animals captured in different transects), and captures in three vertical strata (ground, understory and canopy). Our analysis showed that gallery forests are a more complex environment that presents taller trees, higher densities of lianas and branches, and have more layers of vertical strata. The Canonical Correspondence Analyses (CCA) showed that at the micro-habitat scale, habitat use was different between the two forest formations (e.g., density of lianas in gallery forest and number of vertical layers in cerradão). Additionally, we verified habitat use in the meso-habitat scale only in the cerradão by more arboreal animals, preferring areas with higher density of branches. We also verified that animals captured in the canopy and understory tended to select habitat features more related to arboreal locomotion (number of vertical layers and density of branches in cerradão, and density of lianas in gallery forests), while animals captured on the ground selected habitat variables more related to protection against predators (mainly litter depth and density of branches in both forest formations). Our results suggest that the patterns found in this study are probably related to structural differences of vegetation (mainly availability) between the two studied forest formations that facilitate arboreal locomotion and promote protection against potential predators.

Key words: arboreality, cerradão, marsupials, gallery forest, rodents.

Introdução

A avaliação da seleção do hábitat pelas espécies pode ser de grande importância para o entendimento de como espécies interagem com o ambiente e/ou com outras espécies em diferentes escalas. As escolhas de determinadas características do ambiente, em parte, podem ser resultados de interações ecológicas tais como competição, predação e herbivoria (Rosenzweig 1991; Falkenberg & Clarke 1998). Dessa forma, o movimento das espécies e a seleção de características do ambiente é provavelmente o resultado de atividades básicas das espécies relacionadas à perseguição e captura de presas, procura de abrigos, e o ato de evitar predadores e potenciais competidores (Schoener 1974; Orians & Wittenberger 1991). Adicionalmente, os estudos de seleção do hábitat têm revelado que a escala de observação pode ser importante no entendimento de como as espécies percebem e interagem com o ambiente (Morris 1987; Orians & Wittenberger 1991; Kelt et al. 1999; Moura et al. 2005). Uma vez que as espécies apresentam preferências do hábitat de acordo com o tamanho corporal e características ecológicas e comportamentais (e.g., dieta e modo de locomoção) (Monamy & Fox 1999), para pequenos mamíferos, a micro e meso escala do hábitat podem ser consideradas apropriadas para a avaliação do uso do hábitat (Moura et al. 2005).

Uma vez que marsupiais e roedores podem apresentar alta riqueza e alta densidade, além de possuir uma grande variação de hábitos (Paglia 2012; Emmons 1997), pequenos mamíferos podem ser excelentes modelos para estudos relacionados à seleção do hábitat. Dentre os diferentes hábitos dos pequenos mamíferos, estão, por exemplo, os modos de locomoção e a variação no uso do espaço vertical da vegetação. Tanto marsupiais como roedores podem ser extremamente versáteis quando levados em consideração esses dois aspectos. Enquanto algumas espécies são essencialmente terrestres ou arborícolas, outras são escansoriais e podem variar amplamente o uso dos diferentes estratos verticais. Os pequenos mamíferos podem ser classificados em quatro principais grupos quanto à utilização dos estratos verticais da vegetação (de acordo com Vieira & Monteiro-Filho, 2003): animais que são primariamente ou essencialmente terrestres; animais escansoriais que utilizam o solo e o sub-bosque em intensidades similares; animais que utilizam o solo, o sub-bosque e o dossel em intensidades similares; e os animais que utilizam essencialmente o dossel, com eventuais ocorrências nos estratos inferiores.

Estudos têm revelado que as relações entre os pequenos mamíferos e as características estruturais da vegetação podem influenciar a distribuição e composição das espécies com diferentes modos de locomoção (August 1983; Lambert 2005, 2006; Hannibal & Cáceres 2010). Na América do Sul, a distribuição de pequenos mamíferos na paisagem é altamente variada, e esses animais podem apresentar padrões de mudança entre diferentes fitofisionomias, revelando uma forte relação entre mamíferos e a estrutura do hábitat (August 1983; Lyra-Jorge et al. 2001; Grelle 2003; Pardini et al. 2005; Lambert 2006). Determinadas espécies podem ser altamente relacionadas às características da vegetação, tais como: a complexidade dos hábitats (i.e. níveis de camadas que compõem os estratos verticais) - que pode aumentar a quantidade de níveis de ocupação pelas espécies e a partição de nicho (Malcolm 1995; Grelle 2003, Wells et al. 2004); a densidade de lianas, as quais aumentam o volume do dossel (também aumentando a complexidade), conectam as árvores umas às outras e disponibilizam caminhos que propiciam o forrageamento (Emmons 1995; Wells et al. 2004); a densidade de cobertura arbórea, que aumenta a conectividade entre as árvores (Emmons 1995; Wells et al. 2004), além de potencialmente fornecer maior quantidade de recursos (Emmons 1995).

Até o momento, com exceção do estudo conduzido por Hannibal & Cáceres (2010), a maioria dos estudos ecológicos com pequenos mamíferos conduzidos no Cerrado investigou essencialmente como as espécies estão relacionadas com características relacionadas à heterogeneidade do hábitat (i.e., variação horizontal do espaço) (e.g., Mares et al. 1986; Lacher & Alho 2001; Bonvicino et al. 2005; Ribeiro & Marinho-Filho 2005). Levando em consideração que as diferentes fitofisionomias desse bioma podem apresentar arquiteturas distintas, incluído maior ou menor complexidade do hábitat, é provável que espécies que apresentam diferentes formas de utilizar o estrato vertical percebam o ambiente e selecionem características do hábitat diferencialmente.

Sendo assim, no presente estudo investigamos padrões na seleção do hábitat por pequenos mamíferos em ambientes florestais do Cerrado. Para tanto, consideramos características inerentes da complexidade do hábitat em diferentes fitofisionomias florestais (mata de galeria e cerradão), diferentes escalas espaciais (micro e mesoescala) e a utilização dos diferentes estratos verticais da vegetação pelos animais (solo, sub-bosque e dossel). Especificamente, tivemos os seguintes objetivos: 1) avaliar a potencial seleção de

características do hábitat relacionadas com à complexidade por roedores e marsupiais presentes no cerradão e em mata de galeria ; 2) verificar se existem diferenças na seleção do hábitat por pequenos mamíferos em ambas fitofisionomias; 3) avaliar se os padrões encontrados diferem na micro e mesoescala; 4) avaliar se as espécies que utilizaram os diferentes estratos verticais da vegetação (solo, sub-bosque e dossel) selecionam características específicas do hábitat. Nossas expectativas foram: 1) apesar de marsupiais e roedores no geral selecionarem aspectos do hábitat em mata de galeria e cerradão, as características selecionadas são diferentes em cada fitofisionomia. O cerradão é menos complexo em comparação com a mata de galeria (Walter & Ribeiro 1998), apresentando menor densidade de lianas, árvores mais baixas e menor quantidade de estratos verticais (Hannibal & Cáceres 2010). Sendo assim, esperamos que os animais mais arborícolas tendam a selecionar diferentes aspectos do hábitat em cada fitofisionomia que sejam importantes para locomoção; 2) esperamos que tais padrões se mantenham independente da escala estudada, devido à importância das características que facilitem a locomoção dos animais entre os diferentes estratos verticais; 3) também esperamos que a importância de determinadas características do hábitat sejam diferentes em cada um dos estratos verticais. Mais especificamente, esperamos que enquanto animais capturados no solo tendam a selecionar características relacionadas à disponibilidade de recursos ou que sejam importantes para evitar a predação (e.g., cobertura arbórea arbustiva e altura da serapilheira - Heck Jr & Wetstone 1977; Busch et al. 2001; Abreu & Oliveira 2014), os animais que utilizam o sub-bosque e o dossel tendam a selecionar características que facilitem a locomoção, tais como densidade de lianas ou de ramos.

Métodos

Medição das variáveis de hábitat

Sete parâmetros da estrutura da vegetação foram avaliados durante o estudo: estratificação da vegetação (ou níveis de camadas de cobertura da vegetação), densidade de ramos, árvores e lianas, altura do dossel, profundidade da serapilheira e cobertura herbácea-arbustiva. Tanto a densidade do dossel como de arbustos podem ser considerados

importantes aspectos da estrutura do hábitat para pequenos mamíferos (Pardini 2005), ainda mais levando em consideração a utilização dos estratos verticais por diferentes espécies. Entretanto, uma vez que há indícios de correlação entre estratificação da vegetação e densidade do dossel, densidade de árvores e densidade de arbustos, e entre densidade de ramos e densidade do dossel em mata de galeria e cerradão (Hannibal & Cáceres, 2010), optamos por mensurar dentre tais variáveis, somente a estratificação da vegetação, densidade de árvores e densidade de ramos.

Todas as variáveis de hábitat foram verificadas a partir de uma coluna imaginária com três metros de diâmetro, baseando-se na metodologia estabelecida por Hannibal & Cáceres (2010). Para avaliar a estratificação da vegetação contamos quantos níveis de camadas de cobertura existem nessa coluna imaginária. Similarmente, contabilizamos, nas árvores, a densidade de ramos com diâmetro maior que 3 cm que ocorriam dentro dessa coluna imaginária. Além disso, nessa mesma coluna imaginária, avaliamos a densidade de árvores contando o número de indivíduos com diâmetro na altura do peito (DAP) maior que 10 cm, e a densidade de lianas contando o número de indivíduos enraizados na base das árvores. A altura do dossel foi estimada baseada em alturas já conhecidas, onde armadilhas do tipo *sherman* foram instaladas nas copas das árvores. A profundidade da serapilheira foi medida com o auxílio de uma régua, em quatro pontos distintos considerando os pontos cardeais norte, sul leste e oeste, e respeitando os limites da coluna imaginária de 3 m de diâmetro. De forma similar, a cobertura herbáceo-arbustiva foi estimada nos quatro pontos cardeais, utilizando uma câmera fotográfica posicionada perpendicularmente ao chão, aproximadamente a 1 m de altura. A partir das imagens registradas, utilizamos o software ImageJ 1.46r (Ferreira & Rasband 2012 - <http://imagej.nih.gov/ij/>), para a avaliar a proporção de vegetação presente em cada fotografia. Para os parâmetros tomados mais de uma vez em cada estação de captura (i.e., cobertura herbácea-arbustiva e altura da serapilheira), consideramos o valor médio obtido. Todas as variáveis do hábitat foram avaliadas em cada uma das estações de captura (60 estações de captura em cada área amostrada) na época seca e chuvosa em quatro áreas de cerradão e quatro de mata de galeria. As áreas de matas de galeria eram compostas de duas transecções de 30 estações de captura, e as áreas de cerradão eram compostas de cinco transecções com 12 estações de capturas. (ver *Métodos de captura* em *Métodos* no Capítulo 1 para maiores detalhes).

Análises estatísticas

Para avaliar se os parâmetros de hábitat obtidos (variáveis dependentes) diferiam entre fitofisionomias e época do ano (variáveis independentes), realizamos uma MANOVA fatorial com medidas repetidas. Para essa análise, assim como as subsequentes, os valores obtidos de cobertura herbáceo-arbustiva, que foram obtidos em proporção, foram transformados para o arco seno da raiz quadrada do valor original obtido, como sugerido por Zar (1999).

Para avaliar a associação de pequenos mamíferos capturados em mata de galeria e cerradão de acordo com as variáveis de hábitat, realizamos uma Análise de Correspondência Canônica (ACC), considerando apenas espécies de marsupiais e roedores que foram capturados pelo menos 10 vezes durante o estudo. Recapturas só foram consideradas caso o animal tivesse sido capturado em diferentes estações de captura. Para avaliar como as espécies selecionam o hábitat na microescala, consideramos cada uma das estações de capturas nas quais as capturas foram registradas. Para avaliar a seleção de habitat na mesoescala, realizamos as análises considerando as capturas totais em cada uma das transecções, e a média das variáveis de hábitat da transecção a partir das medidas tomadas em cada estação de captura. Adicionalmente, realizamos as análises para cada estrato vertical separadamente, considerando somente os indivíduos que foram capturados no estrato vertical analisado. Para avaliar como os animais selecionam o hábitat na meso e microescala, e de acordo com o estrato vertical, realizamos as análises separadamente para mata de galeria e cerradão. Consideramos a estação seca (0) e chuvosa (1) como uma variável binária, e as diferentes áreas amostradas foram consideradas como uma variável aleatória. Para todas as análises de ACC, primeiramente foram verificadas possíveis correlações por meio de testes de correlação de Pearson. Variáveis significativamente correlacionadas e que apresentaram um coeficiente de correlação maior que 0,5 foram retiradas das análises. A significância das análises foi testada a partir de testes de ANOVA com 10.000 iterações utilizando o pacote *vegan* (Oksanen et al. 2010) no software R (R Core Development Team 2011). De forma semelhante, em caso de um resultado significativo, também testamos com ANOVA a significância da correlação dos dois eixos

gerados pela ACC (ACC1 e ACC2) com as variáveis de hábitat e com as espécies de pequenos mamíferos analisados. Essa análise é baseada nas diferenças dos resíduos de regressões múltiplas a partir de permutações de modelos aninhados (Oksanen et al. 2010; Legendre et al. 2011; Legendre & Legendre 2012).

Resultados

Comparando os parâmetros da vegetação entre mata de galeria e cerradão, verificamos diferenças significativas entre fitofisionomias ($F_{7,469}=126,940$; $P<0,001$) e entre fitofisionomias considerando estação do ano ($F_{7,469}=21,816$; $P<0,001$). A partir dos resultados obtidos como teste *a posteriori* de Tukey, verificamos que todas as variáveis de hábitat diferem entre fitofisionomias (Tabela 1) independentemente da estação do ano. Com exceção da densidade de árvores, todos os outros parâmetros da vegetação foram maiores em mata de galeria em comparação com o cerradão. Considerando diferenças entre estações do ano em cada fitofisionomia verificamos que, em mata de galeria, a cobertura herbácea-arbustiva e a densidade de árvores, lianas e ramos são menores na estação seca em comparação com a chuvosa. Entretanto, o oposto é verificado para a profundidade da serapilheira. Já para o cerradão, todos os parâmetros que foram significativamente diferentes entre estações do ano (cobertura herbácea arbustiva, densidade de ramos e a profundidade da serapilheira), sendo maiores na estação chuvosa em comparação com a seca.

Nove espécies foram utilizadas nas análises de seleção de hábitat, sendo seis roedores e três marsupiais (Tabela 2). De acordo com nossas análises levando em consideração a seleção de hábitat na microescala, verificamos uma correlação significativa entre altura do dossel e número de estratos da vegetação tanto em cerradão ($r=0,65$; $P<0,001$), como em mata de galeria ($r=0,69$; $P<0,001$). Tanto a ACC realizada para cerradão ($F_{7,308}=2,123$; $P=0,015$) como para mata de galeria ($F_{7,185}=2,1235$; $P=0,015$) foram significativas. Para o cerradão, os dois primeiros eixos da ACC representaram 87,5% da variação total dos dados, enquanto que para mata de galeria representaram 81,0% da variação total (Figura 1). Os dois eixos gerados, tanto para cerradão (ACC1: $F_{1,309}=14,848$, $P<0,015$, $r=0,43$; ACC2: $F_{1,309}=3,730$, $P<0,001$, $r=0,33$), como para mata de galeria

Tabela 1. Médias \pm desvio padrão de sete parâmetros da vegetação medidos na estação seca e chuvosa em quatro áreas de mata de galeria e quatro áreas de cerrado, cada uma com 60 estações de captura. Cada um dos parâmetros foi medido a partir de uma coluna imaginária com três metros de diâmetro em cada estação de captura. Valores em negrito indicam diferenças estatísticas (MANOVA fatorial) de acordo com o teste a posteriori de Tukey ($P < 0,05$). As comparações apresentadas em negrito foram realizadas entre cada estação do ano na mesma fitofisionomia, e entre fitofisionomias independentemente da estação do ano (total). Os valores de cobertura herbácea arbustiva estão expressos em proporção.

Variáveis do hábitat	Mata de galeria			Cerradão		
	Chuva	Seca	Total	Chuva	Seca	Total
Altura do Dossel (m)	13,6 \pm 4,6	13,5 \pm 5,2	13,6\pm5,0	9,3 \pm 3,5	8,5 \pm 2,9	9,0\pm3,3
Cobertura herbáceo-arbustiva	0,4\pm0,2	0,2\pm0,1	0,3\pm0,1	0,2\pm0,1	0,1\pm0,1	0,2\pm0,1
Densidade de árvores	7,8\pm3,4	5,7\pm2,8	6,6\pm3,2	8,1 \pm 3,7	7,3 \pm 3,2	7,8\pm3,5
Densidade de lianas	9,0\pm6,6	7,2\pm6,6	8,0\pm6,7	2,9 \pm 3,8	2,5 \pm 3,5	2,7\pm3,7
Densidade de ramos	83,1\pm35,3	62,8\pm28,1	71,6\pm32,9	77,6\pm33,7	52,3\pm28,0	66,0\pm33,6
Número de estratos	3,4 \pm 1,1	3,1 \pm 1,3	3,3\pm1,1	2,4 \pm 9,9	2,4 \pm 0,9	2,4\pm0,9
Profundidade da serapilheira (mm)	29,2\pm9,6	50,5\pm22,8	41,3\pm21,1	25,8\pm10,2	20,7\pm12,3	23,4\pm11,5

Tabela 2. Número de capturas totais de indivíduos e recapturas (em parênteses) de nove espécies de pequenos mamíferos em quatro áreas de cerrado e quatro de mata de galeria localizadas em Brasília, DF, utilizados nas análises de seleção de hábitat.

	Cerradão	Mata de Galeria
Roedores		
<i>Calomys expulsus</i>	13 (19)	-
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	10 (22)	21 (30)
<i>Oecomys cf. roberti</i>	40 (51)	79 (116)
<i>Oligorizomys nigripes</i>	-	15(27)
<i>Oligoryzomys fornesi</i>	-	11 (12)
<i>Rhipidomys macrurus</i>	30 (130)	77 (130)
Marsupiais		
<i>Caluromys lanatus</i>	-	9 (11)
<i>Didelphis albiventris</i>	17 (26)	-
<i>Gracilinanus agilis</i>	217 (466)	124 (269)

(ACC1: $F_{1,187}=8,979$, $P<0,001$, $r=0,43$; ACC2: $F_{1,187}=3,273$, $P<0,001$, $r=0,33$) foram significativamente relacionados com os dados de hábitat e com as espécies analisadas.

No cerradão, as variáveis mais importantes no primeiro eixo canônico foram a cobertura herbáceo-arbustiva, a densidade de ramos e a época do ano (seca e chuvosa), enquanto no segundo eixo as variáveis mais importantes foram a densidade de ramos e a cobertura herbáceo-arbustiva (Tabela 3). O roedor *Oecomys cf. roberti* foi a espécie mais relacionada com a cobertura herbácea arbustiva e densidade de ramos. Tanto *Hylaeamys megacephalus* (capturado principalmente na seca) como *Calomys expulsus* (capturado exclusivamente na chuva) foram mais relacionados com a estação do ano, embora tendam a estar relacionados com a serapilheira no segundo eixo canônico (Figura 1). Adicionalmente, dentre as variáveis de hábitat analisados, o número de estratos verticais e densidade de ramos foram as mais importantes para o roedor *Rhipidomys macrurus*. Já em mata de galeria, as variáveis mais importantes no primeiro eixo canônico foram a densidade de árvores, a cobertura herbáceo-arbustiva, a profundidade da serapilheira e a estação do ano. Já no segundo eixo, a densidade de ramos, densidade de lianas e a profundidade da serapilheira foram as variáveis mais importantes. De forma semelhante ao cerradão, o roedor *O. cf. bicolor* esteve mais associado à cobertura herbáceo-arbustiva assim como com a densidade de árvores. Adicionalmente, as variáveis mais importantes para o roedor *R. macrurus* foram a densidade de ramos e lianas. Os roedores congêneros *Oligoryzomys nigripes* e *O. fornesi* estiveram mais associados principalmente à profundidade da serapilheira, enquanto *H. megacephalus* esteve mais associado à cobertura herbáceo-arbustiva (Figura 1).

Ao avaliar a correlação entre as variáveis do hábitat considerando a mesoescala (i.e., transecções), em cerradão encontramos correlação significativa entre números de estratos verticais e altura do dossel ($r=0,70$; $P<0,001$). Dessa forma, optamos por utilizar na ACC somente o número de estratos verticais. Para a mata de galeria encontramos uma correlação significativa entre densidade de árvores e profundidade de serapilheira ($r=-0,63$; $P=0,009$) e densidade de lianas ($r=0,57$; $P=0,019$), entre o número de estratos e a densidade de ramos ($r=0,66$; $P=0,006$) e altura do dossel ($r=0,71$; $P=0,002$), entre altura do dossel e a cobertura herbáceo-arbustiva ($r=-0,51$; $P=0,042$), e entre o número de estratos verticais e a densidade

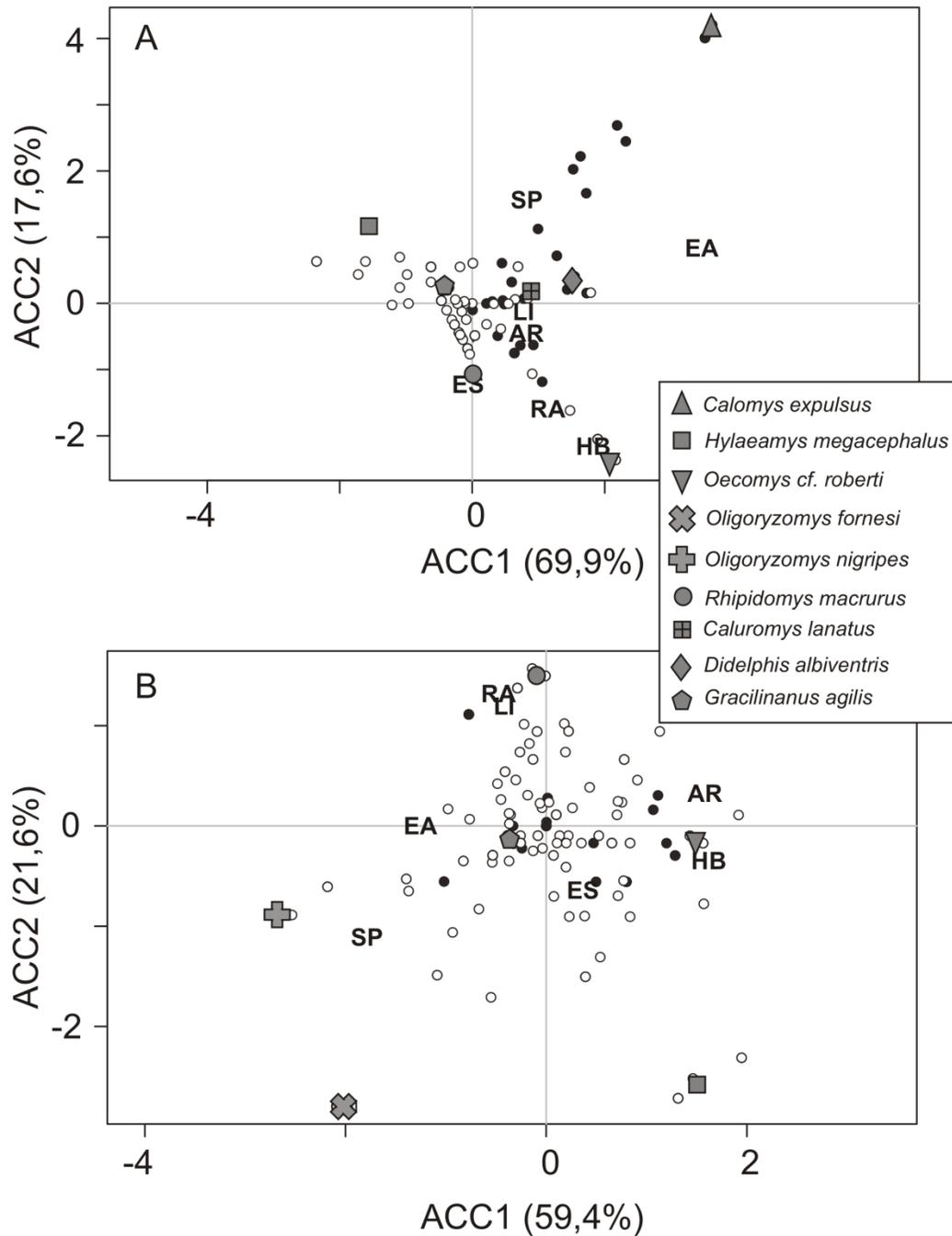


Figura 1. Análise de correspondência Canônica (ACC) revelando a associação entre pequenos mamíferos (símbolos em cinza) capturados no Cerrado do Brasil central e variáveis ambientais em microescala (i.e., estações de captura) em cerradão (A) e mata de galeria (B) e sete parâmetros da vegetação. HB=cobertura herbáceo-arbustiva; AR=densidade de árvores; LI=densidade de lianas; RA=densidade de ramos; EA=época do ano; ES=número de estratos verticais; SP=profundidade da serapilheira. Círculos em preto indicam estações de captura nas quais animais foram capturados na época chuvosa, e círculos em branco indicam estações de captura da época seca.

Tabela 3. Correlação entre as variáveis de hábitat medidas em cerradão e mata de galeria, e os dois primeiros eixos canônicos geradas nas Análises de Correspondência Canônica (ACC) levando em consideração a microescala (i.e., estações de capturas nas quais animais foram capturados). Os valores de altura do dossel não foram adicionados uma vez que foram positivamente correlacionados com o número de estratos nas duas fitofisionomias analisadas (ver resultados para maiores detalhes). Valores em negrito indicam as maiores correlações ente as variáveis ambientais e os dois eixos canônicos.

	Cerradão		Mata de Galeria	
	ACC1	ACC2	ACC1	ACC2
Cobertura herbáceo-arbustiva	0,80	-0,60	0,61	-0,01
Densidade de árvores	0,20	-0,13	0,72	0,23
Densidade de lianas	0,24	-0,25	-0,04	0,50
Densidade de ramos	0,50	-0,55	-0,23	0,55
Época do ano	0,97	0,13	-0,68	0,04
Número de estratos	0,00	-0,50	0,03	-0,31
Profundidade da serapilheira	0,13	0,53	-0,72	-0,53

lianas ($r=0,58$; $P=0,019$). Dessa forma, optamos por retirar da análise a densidade de árvores, o número de estratos verticais, e a densidade de lianas. Ao avaliarmos associação entre pequenos mamíferos e as variáveis da vegetação, verificamos que enquanto em cerradão as associações foram significativas ($F_{7,34}=2,074$; $P<0,001$), o mesmo não ocorreu em mata de galeria ($F_{5,7}=2,191$; $P=0,160$). Para o cerradão, os dois primeiros eixos da ACC representaram 81,4% da variação total dos dados (Figura 2). Os dois eixos gerados (ACC1: $F_{1,35}=6,735$, $P<0,001$, $r=0,82$; ACC2: $F_{1,35}=5,428$, $P<0,001$, $r=0,75$) foram significativamente relacionados com os dados de hábitat e com as espécies analisadas. Levando em consideração a mesoescala no cerradão, verificamos que, no primeiro eixo canônico, a densidade de ramos foi a variável mais importante. Já no segundo eixo, tanto a densidade de ramos como a cobertura herbáceo-arbustiva foram as variáveis do hábitat mais importantes (Tabela 4). O marsupial *Caluromys lanatus* e os roedores *R. macrurus*, *Calomys expulsus* e *O. cf. roberti* foram os mais associados à densidade de ramos.

No entanto, este último também apresentou associação com a cobertura herbáceo-arbustiva. De acordo com nossos dados relacionando as diferentes variáveis do hábitat e a utilização dos estratos verticais da vegetação, verificamos que para todos os estratos verticais em cerradão, as associações (ACC) entre as espécies de pequenos mamíferos e as variáveis de hábitat foram significativas (solo: $F_{7,150}=3,474$, $P<0,001$; sub-bosque: $F_{7,150}=5,019$, $P<0,001$; dossel: $F_{7,67}=1,785$, $P<0,001$). Já para mata de galeria, verificamos associações significativas somente para o solo e o sub-bosque (solo: $F_{7,105}=2,060$, $P<0,001$; sub-bosque: $F_{7,142}=2,748$, $P=0,039$; dossel: $F_{7,13}=1,142$, $P=0,670$). Para cerradão, tanto o primeiro quanto o segundo eixo canônico foram significativos para todos os estratos verticais (estrato vertical: CCA1; CCA2 – solo: CCA1 - $F_{1,152}=10,922$, $P<0,001$, $r=0,51$; CCA2 - $F_{1,152}=9,278$, $P<0,001$, $r=0,40$; sub-bosque: CCA1 - $F_{1,191}=22,473$, $P<0,001$, $r=0,44$; CCA2 - $F_{1,191}=13,605$, $P<0,001$, $r=0,32$; dossel: CCA1 - $F_{1,70}=6,420$, $P<0,001$, $r=0,50$; CCA2 - $F_{1,70}=3,480$, $P=0,010$, $r=0,44$). Para a mata de galeria o resultado foi similar (solo: CCA1 - $F_{1,108}=7,526$, $P<0,001$, $r=0,50$; CCA2 - $F_{1,108}=3,791$, $P=0,015$, $r=0,36$; sub-bosque: CCA1 - $F_{1,146}=11,861$, $P<0,001$, $r=0,43$; CCA2 - $F_{1,146}=4,761$, $P=0,017$, $r=0,30$). Os dois eixos canônicos para o cerradão geraram uma explicação total dos dados de 81,9% para solo, 99,9% para o sub-bosque, e 75,9% para o dossel (Figura 3). Para a mata de galeria, obtivemos valores de 77,5% para o solo e 84,1% para o sub-bosque (Figura 4).

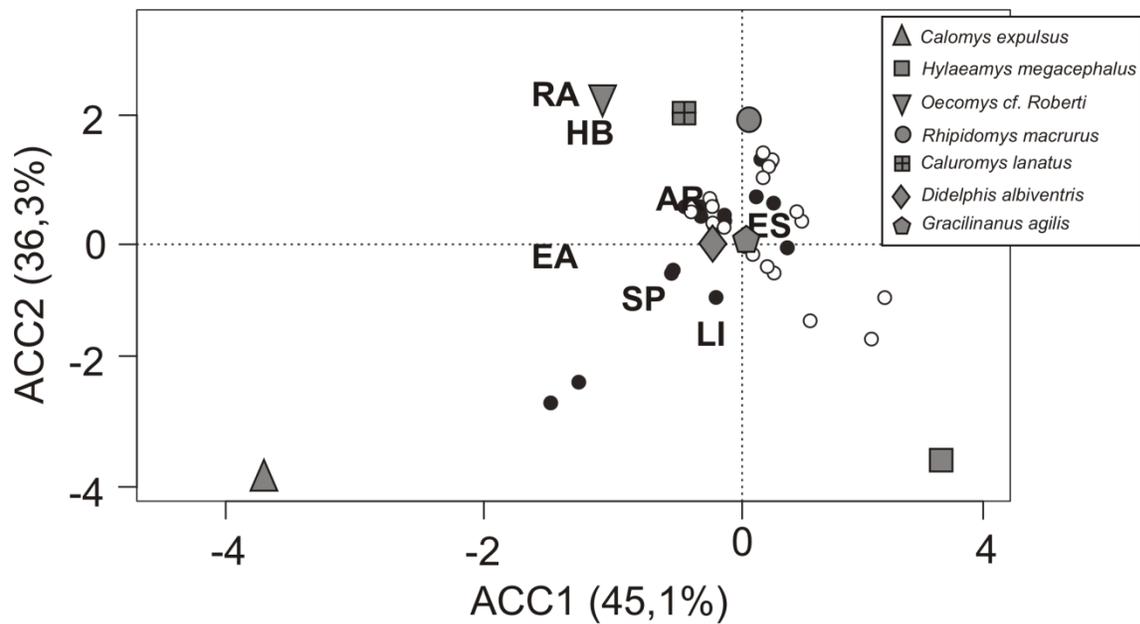


Figura 2. Análise de correspondência Canônica (ACC) revelando a associação entre pequenos mamíferos (símbolos em cinza) capturados no Cerrado do Brasil central e variáveis ambientais em mesoescala (i.e., capturas em cada transeção de 180 m de extensão) em cerradão. HB=cobertura herbáceo-arbustiva; AR=densidade de árvores; LI=densidade de lianas; RA=densidade de ramos; EA=época do ano; ES=número de estratos verticais; SP=profundidade da serapilheira. Círculos em preto indicam transeções de cerradão nas quais animais foram capturados na época chuvosa, e círculos em branco indicam transeções da época seca. Os resultados baseado em capturas em mata de galeria não foram apresentados devido à falta de significância do teste para essa fitofisionomia ($F_{5,7}=2,191$; $P=0,160$).

Tabela 4. Correlação entre as variáveis de hábitat medidas em cerradão e mata de galeria e os dois primeiros eixos canônicos geradas nas Análises de Correspondência Canônica (ACC) levando em consideração a mesoescala (i.e., transecções nas quais animais foram capturados). Os valores para mata de galeria não foram adicionados uma vez que a análise de ACC não foi significativa para essa fitofisionomia (ANOVA - $F_{5,7}=2,191$; $P=0,160$). Valores em negrito indicam as maiores correlações ente as variáveis ambientais e os dois eixos canônicos. Os valores de altura do dossel não foram incluídos uma vez que foram positivamente correlacionados com o número de estratos nas duas fitofisionomias analisadas (ver resultados para maiores detalhes).

	Cerradão	
	ACC1	ACC2
Cobertura herbáceo-arbustiva	-0,14	0,88
Densidade de árvores	-0,38	0,13
Densidade de lianas	-0,22	-0,19
Densidade de ramos	-0,54	0,53
Estação do ano	-0,34	-0,22
Número de estratos	0,25	0,40
Profundidade da serapilheira	-0,05	-0,30

Dentre as variáveis mais importantes no primeiro eixo canônico das análises utilizando as capturas de pequenos mamíferos no solo, estavam a época do ano, a cobertura herbáceo-arbustiva, a profundidade da serapilheira e a densidade de ramos. Para o segundo eixo canônico estavam a densidade herbáceo-arbustiva e a época do ano (Tabela 5). Nesse estrato vertical, é possível verificar uma associação do redor o *O. cf. roberti* com a cobertura herbáceo-arbustiva, e o mesmo padrão se manteve para o marsupial *Didelphis albiventris* e o roedor *C. expulsus* no segundo eixo canônico. Os roedores *H. megacephalus* e *R. macrurus* tenderam a selecionar variáveis do hábitat de forma similar, estando relacionados principalmente à densidade de ramos e profundidade da serapilheira (Figura 3C). No sub-bosque, três variáveis foram as mais importantes, sendo elas a cobertura herbáceo-arbustiva no primeiro eixo canônico, e a densidade de ramos e número de estratos verticais no segundo eixo canônico (Tabela 5). Novamente, o roedor *O. cf. roberti* esteve fortemente relacionado com a cobertura herbáceo-arbustiva, enquanto que *R. macrurus* esteve mais associado ao número de ramos e número de estratos verticais (Figura 3B). No dossel, no primeiro eixo canônico a densidade de árvores e a cobertura herbáceo-arbustiva foram as variáveis mais importantes. Já no segundo eixo a densidade de árvores, a densidade de ramos e o número de estratos foram as variáveis mais importantes. A espécie que esteve mais associada à densidade de árvores e a densidade herbáceo-arbustiva foi o didelfídeo *D. albiventris*. Já o roedor *R. macrurus* esteve mais associado ao número de estratos verticais e densidade de ramos (Figura 3A). De acordo com nossos resultados baseados nas capturas de pequenos mamíferos nos diferentes estratos verticais em mata de galeria, verificamos que no solo, no primeiro eixo canônico, as principais variáveis de hábitat foram a profundidade da serapilheira e a estação do ano. Já no segundo eixo, as principais variáveis foram a densidade de árvores e ramos, assim como o número de estratos verticais (Tabela 5). Das cinco espécies analisadas, o marsupial *G. agilis* e o roedor *O. nigripes* foram os mais relacionados com a altura da serapilheira, enquanto que os roedores, *H. megacephalus*, *O. cf. roberti* e, principalmente, *R. macrurus* foram negativamente relacionados com essa variável. Adicionalmente, *R. macrurus* esteve associado a densidade de ramos, enquanto que *H. megacephalus* esteve mais associado com a densidade de árvores e número de estratos verticais, e *O. cf. roberti* foi mais associado a cobertura herbáceo-arbustiva (Figura 4B). No sub-bosque, a cobertura herbáceo-arbustiva,

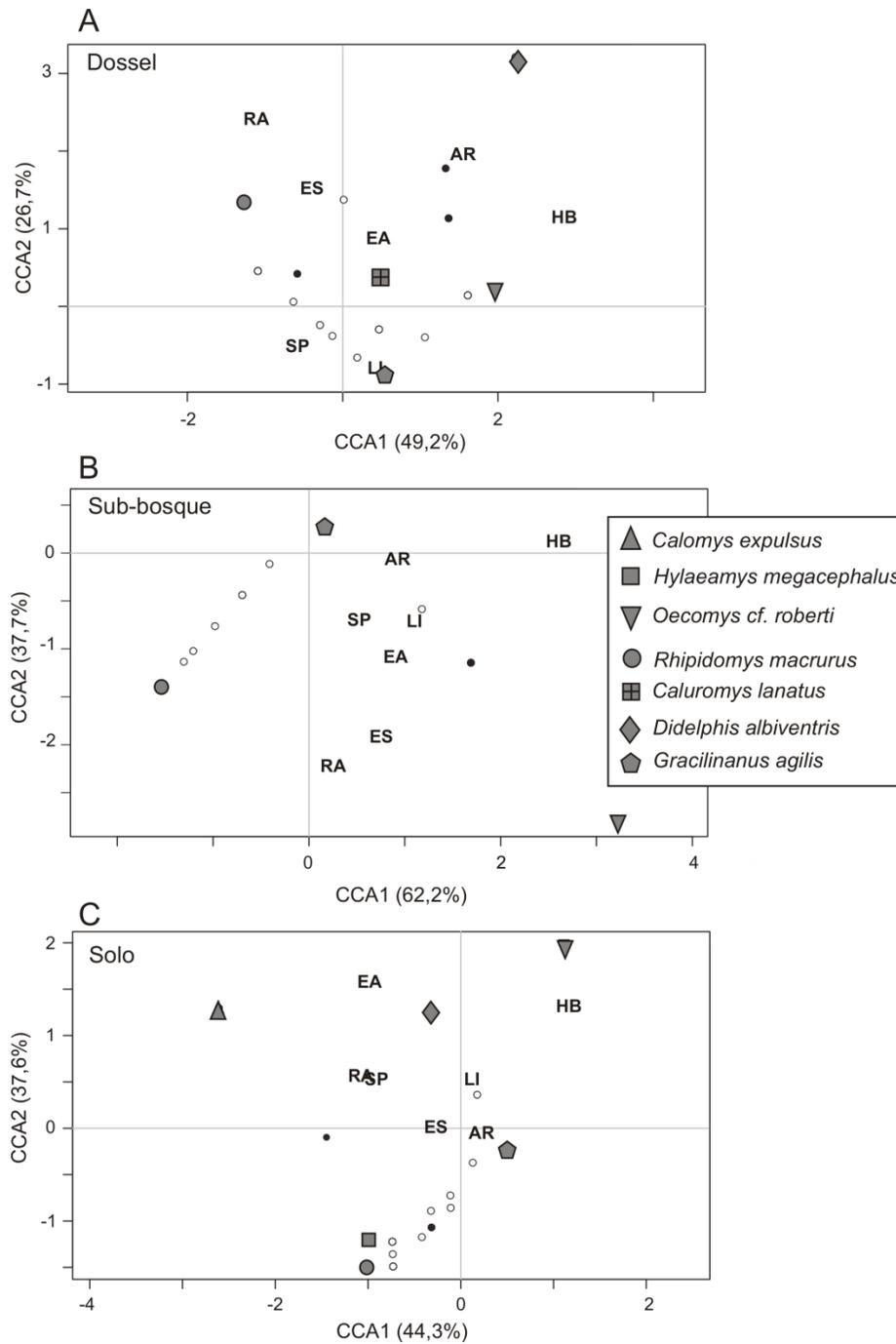


Figura 3. Análise de correspondência Canônica (ACC) indicando a relação entre pequenos mamíferos (símbolos em cinza) capturados em três estratos verticais (solo, sub-bosque e dossel) e variáveis ambientais (microescala) em quatro áreas de cerrado no Brasil central, Brasília, DF. HB=cobertura herbáceo-arbustiva; AR=densidade de árvores; LI=densidade de lianas; RA=densidade de ramos; EA=época do ano; ES=número de estratos verticais; SP=profundidade da serapilheira. Círculos em preto indicam transeções de cerrado nas quais animais foram capturados na época chuvosa, e círculos em branco indicam transeções da época seca.

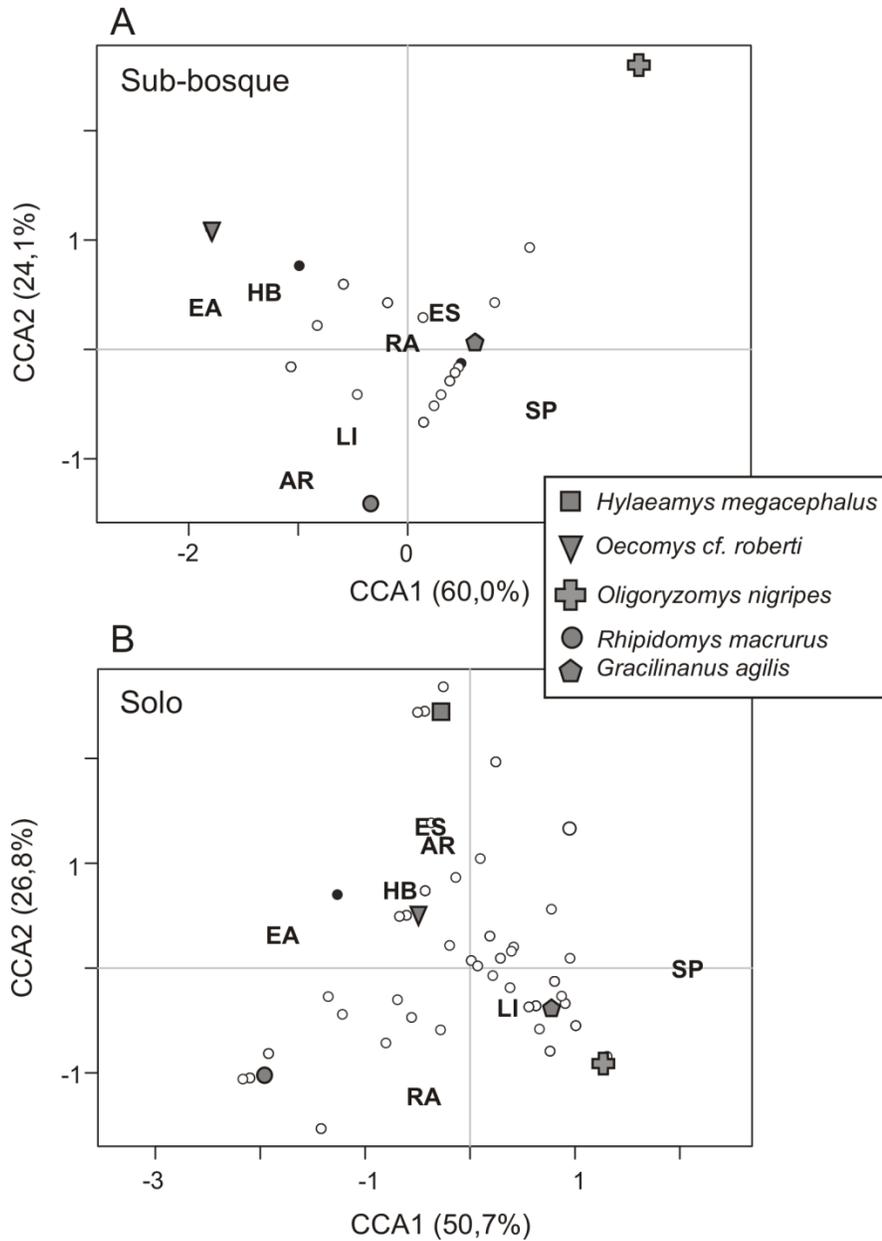


Figura 4. Análise de correspondência Canônica (ACC) indicando a relação entre pequenos mamíferos (símbolos em cinza) capturados em dois estratos verticais (solo e sub-bosque) e variáveis ambientais (microescala) em quatro áreas de mata de galeria do Brasil central, Brasília, DF. HB=cobertura herbáceo-arbustiva; AR=densidade de árvores; LI=densidade de lianas; RA=densidade de ramos; EA=época do ano; ES=número de estratos verticais; SP=profundidade da serapilheira. Círculos em preto indicam transecções de cerradão nas quais animais foram capturados na época chuvosa, e círculos em branco indicam transecções da época seca. Os resultados baseado em capturas somente no dossel não foram apresentados devido à falta de significância do teste para esse estrato vertical ($F_{7,13}=1,142$, $P=0,670$).

Tabela 5. Correlação entre as variáveis de hábitat medidas em cerradão e mata de galeria e os dois primeiros eixos canônicos gerados nas Análises de Correspondência Canônica (ACC) levando em consideração os diferentes estratos verticais (i.e., solo, sub-bosque e dossel). Os valores para mata de galeria do dossel não foram adicionados uma vez que a análise de ACC não foi significativo para esse estrato vertical ($F_{7,13}=1,142$, $P=0,670$). Os valores de altura do dossel não foram adicionados uma vez que foram positivamente correlacionados com o número de estratos nas duas fitofisionomias analisadas (ver resultados para maiores detalhes). Valores em negrito indicam as maiores correlações ente as variáveis ambientais e os dois eixos canônicos.

	Cerradão		Mata de galeria	
	ACC1	ACC2	ACC1	ACC2
Dossel				
Cobertura herbáceo-arbustiva	0,86	0,34		
Densidade de árvores	0,54	0,53		
Densidade de lianas	0,09	0,34		
Densidade de ramos	-0,01	0,63		
Época do ano	0,45	0,24		
Número de estratos	-0,01	0,51		
Profundidade da serapilheira	-0,24	-0,20		
Sub-bosque				
Cobertura herbáceo-arbustiva	0,75	0,41	-0,61	0,33
Densidade de árvores	0,27	0,16	-0,42	-0,57
Densidade de lianas	0,45	0,14	-0,42	-0,52
Densidade de ramos	0,47	-0,74	0,12	0,14
Época do ano	0,44	-0,33	-0,87	0,30
Número de estratos	0,28	-0,52	0,08	0,01
Profundidade da serapilheira	0,26	-0,15	0,60	-0,36
Solo				
Cobertura herbáceo-arbustiva	0,51	0,74	-0,26	0,37
Densidade de árvores	0,08	-0,01	-0,11	0,50
Densidade de lianas	0,01	0,44	-0,14	-0,11
Densidade de ramos	-0,51	0,14	0,20	-0,56
Época do ano	-0,58	0,77	-0,50	0,03
Número de estratos	-0,13	0,01	-0,11	-0,56
Profundidade da serapilheira	-0,50	0,12	0,65	0,00

época do ano e a profundidade da serapilheira foram as principais variáveis no primeiro eixo canônico, enquanto que a densidade de árvores e lianas foram as principais variáveis do segundo eixo canônico (Tabela 5). O roedor *R. macrurus* esteve mais associado com a densidade de árvores e lianas, enquanto que o *O. cf. roberti* esteve mais associado a cobertura herbáceo-arbustiva, e o roedor *O. nigripes* com a profundidade da serapilheira (Figura 4A).

Discussão

Com base nas medidas da estrutura da vegetação em mata de galeria e cerradão, foi possível verificar que, de fato, as áreas de mata de galeria apresentam maior complexidade em relação às áreas de cerradão. Características do hábitat, tais como altura das árvores, número de estratos verticais e a densidade de ramos e lianas foram variáveis que contribuíram para essa diferença na complexidade e, ao mesmo tempo, parecem influenciar na percepção das espécies de pequenos mamíferos e como elas utilizam o hábitat. Essas diferenças na estrutura do hábitat que são relacionadas à complexidade aumentam a quantidade de níveis de ocupação pelos animais e aumentam o volume do dossel, fornecendo maiores quantidades de conexões por onde os animais se movimentam (Malcolm 1995; Emmons 1995; Wells et al. 2004). Um padrão similar foi verificado por Hannibal & Cáceres (2010) nas mesmas fitofisionomias analisadas nesse estudo, onde os autores verificaram maior densidade de lianas, maior quantidade de estratos verticais e uma densidade de copa maior em mata de galeria.

Adicionalmente, verificamos que espécies capturadas tanto em mata de galeria quanto em cerradão, tendem a selecionar diferentes aspectos do habitat, provavelmente pelas diferenças estruturais da vegetação encontradas. Por exemplo, na microescala, o roedor *R. macrurus* seleciona locais com árvores que tenham maior densidade de ramos e lianas em mata de galeria, enquanto que em cerradão esse animal tende a selecionar locais com maior número de estratos verticais e densidade de ramos. É provável que esse padrão tenha surgido devido a menor quantidade de lianas em cerradão, aspecto do hábitat que pode ser importante para a locomoção desse animal arborícola entre estratos verticais. A seleção de áreas com maior quantidade de estratos verticais e ramos pode ser relativamente

importante no cerradão, uma vez que esse animal tende a utilizar o dossel com maior intensidade nessa fitofisionomia (ver capítulo 1 para maiores detalhes), provavelmente como forma de se proteger de potenciais predadores terrestres e aéreos. Possivelmente a maior exposição de um roedor que, comparativamente aos outros, possui um tamanho corporal maior (entre 100 mm e 160 mm de cabeça-corpo), em um ambiente mais aberto, poderia torna-lo mais suscetível a predação (Kotler et al. 1988; de Arruda Bueno & Motta-Júnior 2008; ver capítulo 1 para maiores detalhes).

Essa ideia é reforçada quando observados os padrões de utilização do hábitat do roedor *H. megacephalus*, um animal que, dentre os roedores terrestres analisados, apresenta maior tamanho corporal (entre 100 mm e 120 mm de cabeça-corpo). Enquanto que esse roedor em cerradão tende a selecionar locais com maior profundidade de serapilheira, em mata de galeria tende a selecionar positivamente a cobertura herbáceo-arbustiva. Apesar de ambas as características do hábitat serem importantes para proteção contra predadores (Busch et al. 2001; Abreu & Oliveira 2014), a serapilheira possivelmente é mais eficiente por ser relativamente mais contínua ao longo do espaço horizontal, já que existe uma menor quantidade de cobertura herbáceo-arbustiva em cerradão. Já a seleção da cobertura herbáceo-arbustiva em mata de galeria provavelmente fornece uma vantagem adicional, uma vez que a disponibilidade de recursos, tais como besouros e formigas (Heck Jr & Wetstone 1977; Simonetti 1989; Baum et al. 2009), pode ser maior nesse tipo de vegetação. Entretanto, o roedor arborícola *O. cf. roberti*, em todas as nossas análises, em ambas fitofisionomias, esteve associado à cobertura herbáceo-arbustiva. Mesmo esse animal utilizando todos os estratos verticais com intensidades similares (ver capítulo 1 para maiores detalhes), essa característica do hábitat tendeu a ser consistentemente selecionada. Um padrão similar também foi encontrado por Lambert et al. (2006) em uma área na Amazônia que possui influência de áreas de Cerrado adjacentes, onde foi visto que *O. roberti* e a espécie congênica *O. catherinae* estiveram associados com arbustos, sendo que *O. catherinae* também esteve associado com a disponibilidade de recursos. Isso sugere que *O. cf. roberti* em ambientes florestais do Cerrado, possivelmente esteja mais relacionado à disponibilidade de recursos do que com características específicas da estrutura do hábitat que somente favoreçam a locomoção e/ou evite a predação. Por exemplo, em mata de galeria, foi verificado que a utilização do sub-bosque por esse roedor

aumenta com a disponibilidade de besouros, e a intensidade de utilização do dossel aumenta com a disponibilidade de frutos (ver capítulo 1 para maiores detalhes).

Adicionalmente, verificamos que, quando levada em consideração a seleção de hábitat na mesoesala, existem diferenças em comparação com a microescala. Interessantemente, esse resultado foi observado somente em cerradão. Provavelmente esse padrão é decorrente da menor disponibilidade dos parâmetros da vegetação avaliados no cerradão que são importantes para animais mais arborícolas. Por exemplo, o marsupial *C. lanatus*, e os roedores *O. cf. roberti* e *R. macrurus* estiveram associados à densidade de ramos. Uma vez que a densidade de ramos é correlacionada com a densidade do dossel (Hannibal & Cáceres 2010), é provável que essa característica do hábitat forneça conexões importantes entre as árvores e favoreça a locomoção dessas espécies arborícolas (Emmons 1995; Wells et al. 2004). A seleção de características do hábitat que facilitem a locomoção arborícola é comumente verificada em estudos com pequenos mamíferos tropicais (e.g. Lambert et al. 2003; 2006; Wells et al. 2004; Hannibal & Cáceres 2010). Dessa forma, nossos resultados em cerradão sugerem que os animais mais arborícolas tendem a selecionar determinadas características importantes para a locomoção em uma escala mais ampla, e selecionam características ligadas não só com à locomoção, mas que são possivelmente importantes para o forrageamento e o ato de evitar a predação em uma escala mais fina. A importância da mesoesala já foi verificada para didelfídeos da Mata Atlântica, revelando que esses animais não selecionam características do hábitat na microescala (Moura et al. 2005). Levando em consideração essa escala, de fato não verificamos fortes associações entre marsupiais e as variáveis de hábitat avaliadas.

Aparentemente, esse é o primeiro estudo que relaciona a seleção de hábitat por pequenos mamíferos levando em consideração a utilização dos estratos verticais da vegetação. Similarmente aos resultados baseados na microescala, a seleção de hábitat de acordo com as capturas de pequenos mamíferos nos diferentes estratos verticais também indicam padrões de seleção que potencialmente são importantes tanto para a locomoção como para evitar a predação. Por exemplo, em cerradão, considerando somente as capturas no dossel, verificamos que *R. macrurus* está associado ao número de estratos verticais e a densidade de ramos, assim como o didelfídeo *Didelphis albiventris* também está relacionado com a densidade de árvores. A falta de associação entre as capturas do dossel e

as variáveis do hábitat em mata de galeria, é mais um indicativo de que com a maior abundância dessas variáveis, a seleção por um hábitat mais adequado parece não ser tão necessária para as espécies. Por outro lado, o inverso também pode ser verificado. Por exemplo, enquanto que *R. macrurus* tende a selecionar a densidade de árvores e lianas no sub-bosque de mata de galeria, esse roedor, juntamente com o roedor *O. cf. roberti*, esteve mais associado ao número de estratos verticais e densidade de ramos em cerradão. Adicionalmente, de acordo com as capturas no solo, os roedores *H. megacephalus* (primariamente terrestre) e *R. macrurus* (primariamente arborícola) tendem a selecionar o hábitat de maneira similar no cerradão. Tal padrão reforça a ideia da necessidade desses animais selecionarem características do hábitat que forneçam maior proteção contra predadores, por serem roedores de maior tamanho corporal. Dentre essas características estavam locais com maior profundidade de serapilheira, onde os animais podem se movimentar com menores chances de serem detectados (Yahner 1985; Busch et al. 2001), e maior densidade de ramos, que promove maior cobertura do dossel (Hannibal & Cáceres 2010) dificultando a detecção por predadores aéreos (Dalmagro & Vieira 2005). Similarmente, verificamos que em mata de galeria, *Oligoryzomys nigripes* tende a selecionar a profundidade da serapilheira e a densidade de ramos, enquanto que *R. macrurus* seleciona a densidade de ramos. Tais padrões possivelmente também são um mecanismo para evitar a predação. Por exemplo, espécies do gênero *Oligoryzomys* já foram verificadas como sendo uns dos mais predados, além de serem selecionados por corujas em ambientes florestais (Trejo & Ojeda 2004; Magrini & Facure 2008). Já o roedor *R. macrurus* já foi observado sendo predado pelo macaco prego *Cebus cay* em florestas sazonais do Cerrado (Milano & Monteiro-Filho 2009).

Conclusão

O presente estudo confirma que padrões da seleção do hábitat por pequenos mamíferos podem ser dependentes tanto da escala observada (em cerradão), quanto de características ligadas à complexidade do hábitat. Uma vez que ambientes florestais como o cerradão e a mata de galeria possuem padrões de complexidade distintos, as espécies tendem a selecionar características do hábitat que facilitem tanto a locomoção arborícola

como características que podem ser importantes para evitar a predação. Dessa forma, espécies presentes em ambas as fitofisionomias tenderam a selecionar características do hábitat de forma diferenciada.

Referências

- Abreu MS, Oliveira LR. 2014. Patterns of arboreal and terrestrial space use by non-volant small mammals in an Araucaria forest of southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86:807-819.
- August PV. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507.
- Blaum N, Seymour C, Rossmann E, Schwager M, Jeltsch F. 2009. Changes in arthropod diversity along a land use driven gradient of shrub cover in savanna rangelands: identification of suitable indicators. *Biodiversity and Conservation* 18:1187-1199.
- Bonvicino CR, Lemos B, Weksler M. 2005. Small mammals of Chapada dos Veadeiros National Park (Cerrado of Central Brazil): ecologic, kariologic, and taxonomic considerations. *Revista Brasileira de Biologia* 65:395-406.
- Busch M, Mino MH, Dadon JR, Hodara K. 2001. Habitat selection by *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Muridae) in pampean agroecosystems. *Mammalia* 65:29-48.
- Dalmagro AD, Vieira EM. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* 30:353-362.
- de Arruda Bueno A, Motta-Junior JC. 2008. Small mammal prey selection by two owl species in southeastern Brazil. *Journal of Raptor Research* 42:248-255.
- Emmons LH, Feer F. 1997. Neotropical rainforest mammals. A field guide. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 307.
- Emmons LH. 1995. Mammals of Rain forest canopies. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds). *Forest canopies*. Academic Press, London. pp. 199-221.
- Falkenberg JC, Clarke JA. 1998. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks. *Journal of Mammalogy* 79:558-68.

- Grelle CEV. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:81-85.
- Hannibal W, Caceres NC. 2010. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia* 74:247-255.
- Heck Jr KL, Wetstone GS. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *Journal of Biogeography* 4:135-142.
- Kelt DA, Meserve PL, Patterson BD, Lang BK. 1999. Scale dependence and scale independence in habitat associations of small mammals in southern temperate rainforest. *Oikos* 85:320-334.
- Kotler BP, Brown JS, Smith RJ, Wirtz WO. 1988. The effects of morphology and body size on rates of owl predation on desert rodents. *Oikos* 53:145-152.
- Lacher TE, Alho CJ. 2001. Terrestrial Small Mammal Richness and Habitat Associations in an Amazon Forest-Cerrado Contact Zone. *Biotropica* 33:171-181.
- Lambert TD, Adler GH, Riveros CM, Lopez L, Ascanio R, Terborgh J. 2003. Rodents on tropical land-bridge islands. *Journal of Zoology* 260:179-187.
- Lambert TD, Malcolm JR, Zimmerman BL. 2005. Variation in small mammal species richness by trap height and trap type in southeastern Amazonia. *Journal of Mammalogy* 86:982-990.
- Lambert TD, Malcolm JR, Zimmerman BL. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy* 87:766-776.
- Legendre P, Legendre L. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, 853pp.
- Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJF. 2011. Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 2:269-277.
- Lyra-Jorge MC, Pivello VR, Meirelles ST, Vivo M. 2001. Riqueza e abundância de pequenos mamíferos em ambientes de cerrado e floresta, na Reserva Cerrado Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga (Santa Rita do Passo Quatro, SP). *Naturalia* 26:287-302.

- Magrini L, Facure KG. 2008. Barn owl (*Tyto alba*) predation on small mammals and its role in the control of hantavirus natural reservoirs in a periurban area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68:733-740.
- Malcolm JR. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds). *Forest canopies*. Academic Press, London, pp. 179-197.
- Mares MA, Ernest KA, Gettinger DD. 1986. Small mammal community structure and composition in the Cerrado Province of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 2:289-300.
- Milano MZ, Monteiro-Filho ELA. 2009. Predation on small mammals by capuchin monkeys, *Cebus cay*. *Neotropical Primates* 16:78-80.
- Monamy V, Fox B. 1999. Habitat selection by female *Rattus lutreolus* drives asymmetric competition and coexistence with *Pseudomys higginsii*. *Journal of Mammalogy* 80:232-242.
- Morris WD. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68:362-369.
- Moura MC, Caparelli AC, Freitas SR, Vieira MV. 2005. Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:337-342.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson GL, Solymos P, Wagner H. 2010. The vegan package version 1.15-0. Disponível em: <http://vegan.r-forge.rproject.org>.
- Orians GH, James FW. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* 137:S29-S49.
- Paglia AP, da Fonseca GAB, Rylands AB, Herrmann G, Aguiar LMS, Chiarello AG, Leite YLR, Costa LP, Siciliano S, Kierulff MCM, Mendes SL, Tavares VC, Mittermeier RA, Patton JL. 2012. *Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil*. Arlington: Conservation International, 2ed.
- Pardini R, Souza SM, Braga-Neto R, Metzger JP. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124:253-266.
- Prevedello JA, Mendonça AF, Vieira MV. 2008. Uso do espaço por pequenos mamíferos: uma análise dos estudos realizados no Brasil. *Oecologia Brasiliensis* 12:610-625.

- R development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 1998. Fitofisionomias do Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (eds). Cerrado: ambiente e flora. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, DF, pp. 87-166.
- Ribeiro R, Marinho-Filho J. 2005. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emanadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22:898-907.
- Rosenzweig ML. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *American Naturalist* 137:S5-S28.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Simonetti JA. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56:309-318.
- Trejo A, Ojeda V. 2004. Diet of Barn Owls (*Tyto alba*) in forested habitats of northwestern Argentine Patagonia. *Ornitologia Neotropical* 15:307-311.
- Vieira EM, Monteiro-Filho ELA. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:501-507.
- Wells K, Pfeiffer M, Lakim MB, Linsenmair KE. 2004. Use of arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *Journal of Biogeography* 31:641-652.
- Yahner RH. 1986. Microhabitat use by small mammals in even-aged forest stands. *American Midland Naturalist* 115:174-180.
- Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey, pp. 662.

Capítulo 3*

Contrasting the realized and fundamental niche of arboreal walking performance of neotropical rodents

Nícolás F. de Camargo, Nayara Y. Sano, Juliana F. Ribeiro and Emerson M. Vieira*

Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brazil (NFC, NYS, JFR, EMV)

Laboratório de Ecologia de Vertebrados, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, CP 04457, Universidade de Brasília (UnB), Brasília, DF, 70919-970, DF, Brazil (EMV)

* Capítulo submetido ao periódico *Journal of Mammalogy* e apresentado de acordo com as normas de submissão.

The evaluation of the fundamental niche under controlled conditions can provide relevant information about physiological, evolutionary and ecological aspects of organisms, excluding the influence of external factors. We investigated how allometric, phylogenetic, and adaptive components can contribute to arboreal walking performances of seven sigmodontine rodents of the Brazilian savanna (Cerrado). We captured the rodents in the field and evaluated their performances by measuring stride length, stride frequency and velocity on five different horizontal supports: flat board, and cylindrical plastic tubes with diameters of 5.0, 3.5, 2.5 and 2.0 cm. Arboreal rodents presented high velocities compared to terrestrial ones by increasing stride frequency and decreasing stride length in supports with smaller diameters. However, terrestrial species decreased both stride frequency and stride length, or tended to maintain stride frequency and reduced stride length. Our results also showed a strong association between realized arboreal walking performances (as inferred by proportion of arboreal captures) and stride length and frequency. However, those performance aspects were weakly related to body mass and had no relation to phylogeny. Our results were in accordance with the hypothesis of increasing velocity for maintaining a dynamically stable arboreal walking. Arboreal walking performances probably are more related to ecological factors than phylogenetic constraints.

Key words: arboreality, Cerrado, functional morphology, stride frequency, stride length, velocity

The knowledge of the distinct niche aspects of species is required for the understanding of how they are structured in their environment (Schoener 1974). Field data measurements and data acquisition related to resource or habitat use (i.e., realized niche) are subject to several factors related to interactions of species with the environment and with other species. Therefore, direct measures of organism traits in controlled conditions, without the influence of such factors (i.e., fundamental niche), can be an appropriate way to integrate physiological and ecological approaches to the study of adaptations (Arnold 1983). Considering this perspective, laboratory studies have largely contributed to our understanding about physiological (e.g., Taylor and Heglund 1982; Kenagy and Hoyt 1989; Flaherty et al. 2010; Suzuki et al. 2012), evolutionary (e.g., Losos 1990; Delciellos and Vieira 2009; Bahlman *et al.* 2013), and ecological (e.g., Delciellos and Vieira 2006, 2007 2009; Essener Jr. 2007) aspects related to locomotion ability of several animals. Such aspects are considered important determinants of the success of animals in natural activities such as habitat utilization (Essener Jr. 2007; Delciellos and Vieira 2009), foraging, and escaping from predators (Huey and Hertz 1984; Brown *et al.* 1995; Miles 2004).

Studies related to locomotion in the arboreal strata generally evaluate how animals can freely walk on the elevated substrates without falling. For such studies, it should be taken into consideration that these substrates usually have smaller diameters in relation to the animals' bodies (Jenkins 1974; Witte *et al.* 2002; Schmidt and Fischer 2010), are discontinuous, unstable and oriented in all possible angles (Cartmill 1974). Although these studies provide highly relevant information for the understanding of the locomotion ability of different mammals, most of them focused on species with prehensile extremities, such as monkeys (e.g., Schmidt 2005; Wallace and Demes 2008), lemurs (e.g., Carlson et al. 2005; Franz et al. 2005), and marsupials (e.g., Delciellos and Vieira 2009). Little is known,

however, about how species without prehensile extremities, such as rodents, deal with the difficulties of arboreal walking (but see Schmidt and Fischer 2010).

Rats and mice have different traits that allow them to be, in a broad sense, semi-aquatic, fossorial, terrestrial, or arboreal (Nowak 1999). However, these general categories of locomotion provide a coarse description of habitat use, which embraces a wide variety of locomotory and morphological adaptations. These adaptations, per se, can be considered good indicators of fundamental niche (e.g., Argot 2001, 2002, 2003; Camargo *et al.* 2012). Therefore, the evaluation of locomotion performance related to arboreal ability could be used to evaluate a major aspect of the fundamental niche of rodents, relating to habitat use and preference.

The walking abilities of terrestrial and specialized arboreal dwellers are clearly distinct, with such distinction being detectable even in the field. At the same time, however, these differences are difficult to quantify (Delciellos and Vieira 2007). For such a task, velocity measurements are frequently used as a way to test performance in different organisms (Bennett 1989; Ricklefs and Miles 1994). This velocity is the result of the combination between stride length and frequency (Hildebrand 1988). The decreasing or increasing combination of each one these measures (or both) will depend on the final balance between energetic costs and benefits acquired (Högberg 1952; Heglund and Taylor 1988). Differently from marsupials, that have the ability to grasp using the tail or fingers to prevent falling (Charles-Dominique 1983; Rasmussen 1990; Schmitt and Lemelin 2002; Dalloz *et al.* 2012), rodents have a limited capacity in this regard (Schmidt and Fischer 2010). As a consequence, rodents seem to combine the increase of velocity with postural behavior to reach stability, compensating the lack of grasping ability (Schmidt and Fischer

2010). Thus, evaluating these locomotory traits can be important for understanding how distinct rodent species can explore the vertical strata.

In the present study, we investigated the fundamental and realized arboreal walking performance of seven sigmodontine rodents from the Brazilian savanna (Cerrado). For this, we quantified the locomotory performances by measuring stride length and frequency of each species in horizontal supports with different diameters (i.e., fundamental niche). With these measurements, we were able to compare the intraspecific and interspecific differences in performances. Moreover, we tested whether the quantified performances are related with arboreality levels inferred by field data derived from arboreal captures (i.e., realized niche). Additionally, we also tested the role of phylogeny and allometry (body mass) in such performances. The incorporation of these components in the analyses is highly recommended for understanding if there is a limitation in arboreal walking regarding historical effects (i.e., performance traits inherited clade by clade through evolutionary history), or a limitation resulting from morphological variation (e.g., heavier species tend to have worst performances). Both aspects may have, for example, influence in arboreal performance of rodents (e.g., body mass influence - Gallardo-Santis et al. 2005) and marsupials (e.g., phylogeny and body mass influence - Delciellos and Vieira 2006, 2009).

Our general hypothesis is that arboreal species would perform better than terrestrial ones. More specifically, we expected that arboreal walking performances are strongly related to arboreality levels regardless of phylogeny and allometric effects, with an increase of velocity in horizontal supports with smaller diameters (Schmidt and Fischer 2010). Available data indicate that there are no marked phylogenetic effects on arboreality levels in sigmodontine rodents of the Cerrado (Camargo *et al.* 2012). Since we expected a strong relation between walking performance and arboreality, it is likely that such a component

also does not play an important role in performances. Similarly, since the Cerrado harbors both arboreal and terrestrial rodents within a narrow range of body sizes (e.g., the arboreal *Rhipidomys macrurus* and the terrestrial *Hylaemys megacephalus*), we also anticipate a lack of or little effect of allometry on arboreal walking performances.

METHODS

Study area and capture procedures.—We measured rodent performances of seven rodent species captured in the Brazilian Cerrado. This biome is a large neotropical savanna ($2 \times 10^6 \text{ km}^2$) where at least 78 rodent species occur (Paglia *et al.* 2012). This biome includes typical savannah habitats, grasslands, and forests, influenced by a highly seasonal climate with well-defined rainy (October to April) and dry (May to September) seasons (Miranda *et al.* 1993).

Five species (Table 1) were captured between 2012 and 2014 in four gallery forests and four dry woodland forests (cerradão) in the city of Brasília, Federal District of Brazil. Gallery forests are evergreen formations that occur along the course of rivers. The height of the canopy of these forests varies from 20 to 30 m, with canopy cover ranging from 70% to 95% (Ribeiro and Walter 1998). In contrast, the cerradão is a xeromorphic forest-like physiognomy with a lower canopy (8 to 15 m) and a canopy cover ranging from 50% to 90% (Ribeiro and Walter 1998). We conducted the fieldwork at the following locations: (1) Ecological Station of the Botanic Garden of Brasília (EEJBB in Portuguese; 15°52' S, 47°50' W; two cerradão areas and one gallery-forest area); (2) Fazenda Água Limpa, the ecological and agricultural field station of the Universidade de Brasília (FAL in Portuguese; 15°58' S, 47°59' W; two gallery-forest areas); (3) the Research Center for the Cerrado of

the Brazilian Agricultural Research Corporation (Embrapa in portuguese; 15°35' S, 47°42' W; one cerradão area); (4) School of Finance Administration (ESAF in portuguese; 15°51' S, 47°49' W; one gallery-forest area); and (5) Company of Environmental Sanitation of the Federal District (CAESB in portuguese; 15°57' S, 47°58' W; one gallery-forest area).

In order to obtain performance data of two other species (*Necomys lasiurus* and *Cerradomys scotti*; Table 1), which were not captured in the sampled forests, we used individuals captured during other studies in the Cerrado conducted by the researchers of the Laboratory of Vertebrate Ecology of the University of Brasília. These two species are usually associated to typical savanna vegetation (Henriques et al. 1997; Percequillo et al. 2008), although *C. scotti* can occasionally be captured in forests (Langguth and Bonvicino 2002).

Trapping procedures were similar in cerradão and gallery forests, consisting basically of baited Sherman live traps placed on the ground (N = number of live traps; N = 60), understory (N = 60; 1 to 4 m high) and canopy (N = 30; up to 7 m high), forming 8 by 8 trapping grids in areas of cerradão and 2 by 30 transect lines in gallery forests spaced at 15-m intervals, totalizing 43,200 trapping nights.

We inferred arboreality levels of each species based on the proportion of above-ground captures, obtained from the number of captures (on the ground or above-ground - understory and canopy combined) divided by the number of traps installed in each stratum. We considered only the first capture of each individual, thereby maintaining the independence of the data. We obtained arboreality levels of *N. lasiurus* by Nitikman and Mares (1987) and of *C. scotti* from Camargo *et al.* (2012). Both of these studies were conducted in the Cerrado using live traps on ground and in the understory. We registered body length (to the nearest mm) and body weight (to the nearest g) of each captured

individual, which also received a numbered ear tag for further identification (National Band and Tag Co., Newport, Kentucky, USA, Monel tag, size 1).

All adopted methods in this study were approved by the Ethics in Animal Research Committee of the Institute of Biology of the University of Brasília, and also followed guidelines for the use of mammals in research given by the American Society of Mammalogists (Sikes and Gannon 2011). This study was conducted under authorization of Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (Permit Nbr. 33092-2).

Performance tests.—The tests of locomotory performance in laboratory consisted basically of the method previously developed by Vieira (1995) and applied for didelphid marsupials (Delciellos and Vieira 2006, 2007, 2009). We encouraged the animals to cross 4-m long cylindrical supports made of polyvinyl chloride (PVC) with 5.0, 3.5, 2.5 and 2.0 cm of diameter, simulating tree branches, and, also a 4-m long flat wooden board (15-cm width) for the evaluation of the effect of round surfaces on the performances. All supports had reference marks of 10 cm for scaling purposes in subsequent analysis. The cylindrical support diameters were chosen based on the diameter of the body of each species (Table 1), taking into consideration how species would perform the arboreal walking in supports smaller, equal or larger than their body diameter. We installed the supports 1-m above ground, longitudinally attached to a 4-m long by 2-m wide by 1-m high wooden arena that prevented the escape of animals. Each support was covered with masking tape to standardize the adherence by friction during the locomotion of the animals. We covered the floor with 3-cm thick foam mats to prevent any damage to the animal from injury in case they fell (see appendix for more details).

We recorded locomotion on the supports with a camcorder (CANON VIXIA HF R32), regulated to obtain 30 frames per second, and fixed on a tripod approximately 1 m

from the support and perpendicular to the plane of movement of the individual. We placed the animals at the beginning of the horizontal support, and stimulated them to walk by producing sounds with a key ring when necessary. We repeated the tests three times for each individual and afterwards considered the stride cycle with maximum constant velocity to measure stride length and frequency. A stride cycle was defined as the point where the right posterior foot touched the horizontal support, the subsequent movements of the other legs were triggered, and the right posterior foot touched the horizontal support again. After choosing the best stride cycle we measured stride length and stride frequency of each individual (see next section for more details). We tested only apparent adults (inferred based on body size and fur color) to avoid the effect of ontogeny on observed patterns. Since gestation might potentially influence performances we also excluded pregnant females from tests.

Image analyses.—We transformed all recordings in individual frames using the software Jahshaka 2.0 (<http://jahshaka.org/>) for the selection of the best stride cycles. From these images, we measured the distance covered by the right posterior foot between the first and last frames (stride length) using the software AnalyzingDigitalImages v.11 (<http://analyzingdigitalimages.software.informer.com/>). For that, we positioned the last frame under the first one, and set two reference lines marking the two points where the right posterior foot touched the support. For quantifying stride frequency, we used the inverse of stride duration, which was the number of frames of the stride cycle multiplied by the duration of a single frame (30 frames per second). By using the multiplication of stride length and stride frequency we were able to obtain the absolute velocity. However, we divided velocity by head-body length of each individual to emphasize differences between

species independently of body size (as seen in Delciellos and Vieira 2006). Thus, velocity was obtained in units of body length (body length/s).

Statistical analysis.— We evaluated mean values of stride length, frequency and relative velocity for each species on different supports by using the jackknife method. This statistical method allowed us to reduce the sensitivity of results to the addition and removal of individuals and compare the intraspecific differences of each species in different supports. For analysis of each species and support diameter we removed an individual from the total sample and the average was calculated. The individual was returned to the sample, another one removed, and the mean was recalculated. By these calculated means, we calculated the grand mean and its standard error of the jackknife. We also calculated the 95% confidence intervals (1.96 standard errors) to verify intraspecific differences, which were considered significant when confidence intervals did not overlap.

Supports smaller than body diameters may affect performances (e.g., Delciellos and Vieira 2009; Schmidt and Fischer 2010) making comparisons among species difficult. Thus, we compared interspecific differences in stride length and frequency obtained on supports with diameters similar to the species' body (Table 1) using a Multiple Analysis of Variance (MANOVA). Species identity was considered as the independent factor and performance measurements as dependent variables. Similarly, we evaluated the interspecific differences of velocity separately using an ANOVA. We opted to evaluate this variable independently, as it is the result of the multiplication of stride frequency and stride length. Thus this variable (relative velocity) had a high correlation with each of these two variables (stride frequency – $r = 0.80$, $P < 0.001$; stride length – $r = 0.82$, $P < 0.001$).

TABLE 1.— Morphological measurements (mean±standard deviation) and arboreality level (above-ground captures) of the studied rodent species of the Cerrado (Brazilian savanna). N_p represents the total number of individuals tested in performance analyses and N_a represents the number of individuals used to infer arboreality levels. Body measurements were obtained from individuals used in the performance tests. Species are in ascending order according to arboreality levels.

Species	Head-body (cm)	Body mass (g)	Body diameter (cm)	Arboreality (%)	N_p/N_a
<i>Calomys expulsus</i>	7.5±1.3	19.7±5.0	2.0±0.2	00.0	13/13
<i>Necomys lasiurus</i>	9.6±1.1	42.7±11.1	2.8±0.2	02.0 ^b	10/22
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	10.9±1.0	56.8±15.0	3.2±0.3	10.0	16/30
<i>Cerradomys scotti</i>	11.7±1.4	31.8±2.6	3.6±0.4	21.0 ^a	10/19
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	7.7±0.7	21.5±5.3	2.5±0.3	42.3	22/30
<i>Oecomys cf. roberti</i>	9.0±0.6	30.1±5.7	2.4±0.3	70.7	25/126
<i>Rhipidomys macrurus</i>	11.9±1.4	62.8±15.1	3.2±0.3	76.5	24/106

^a Value obtained by Camargo et al. (2012)

^b Value obtained by Nitikman and Mares (1987)

For testing the relation of performance with allometry, arboreality and phylogeny, we first log-transformed both stride length and frequency to increase homoscedasticity and reduce non-linearity of the data set. The measurements on the five supports were combined and reduced separately by Principal Component Analysis (PCA) using the covariance matrix. To show and interpret the general pattern of species in the multivariate space, we selected the first two principal components of the analyses (PC1 and PC2). For the allometric tests in the seven species of rodents, we performed single regressions using the logarithm of body weight as the independent variable, and the individual scores of PC1 and PC2 of stride length, and frequency as dependent variables. Similarly, for testing the relation of arboreality and performances, we conducted simple regressions with arboreality levels transformed to the arcsine of the square root of the original values as recommended for percentage data (Zar 1999) (independent variable) and the average scores for each species obtained in the PC1 and PC2 of stride length and frequency (dependent variables). For the four species captured in both gallery forest and cerradão, we evaluated arboreality levels by pooling the captures in both habitats, as we found no differences in above-ground utilization between gallery forest and cerradão for any species (*G*-test; *H. megacehalus*: $G_1 = 0.035$, $P = 0.851$; *O. nigripes*: $G_1 = 1.339$, $P = 0.247$; *O. cf. roberti*: $G_1 = 0.234$, $P = 0.629$; *R. macrurus*: $G_1 = 2.357$, $P = 0.124$).

For testing phylogenetic effects on both stride length and frequency, we performed a test of phylogenetic signal to assess *K* statistic (Blomberg et al. 2003) using the function *multiPhylosignal* in the *picante* package (Kembel et al. 2010) of software R (R development Core Team 2011). This analysis consists in comparing the observed signal under Brownian motion model (i.e., random movements) of trait evolution on a phylogeny. The significance of *K* statistics is obtained by comparing observed patterns of the variance

of independent contrasts of a trait to a null model across the phylogenetic tree. *K*-values above 1 imply that close species are more similar than expected under Brownian motion evolution (Bloomberg *et al.* 2003). Using the software Mega 5 (Tamura *et al.* 2011), we first produced a consensus topology tree based on 10,000 bootstrap replications using the cytochrome b of each species obtained from GeneBank® (Accession numbers: *Calomys expulsus*-HM245241.1; *Cerradomys.scottii*-AF181277.1; *Hylaeamys.megacephalus*-EU579499.1; *Necromys lasiurus*-EF531688.1; *Oligoryzomys nigripes*- KF815443.1; *Rhipidomys macrurus*-HQ634181.1). The Echimyidae *Proechymis roberti* Thomas, 1901 (*Proechymis roberti*-EU544666.1) was used as the external group for producing a rooted tree. For testing whether the phylogeny produced was related to performance, the mean score values for each species obtained in the PC1 and PC2 of stride length and frequency were used as signal.

RESULTS

According to our expectations, predominantly arboreal rodents were faster than terrestrial ones in locomotory performances. Species with arboreal activity tended to increase (*R. macrurus*) or maintain their velocity relatively stable in supports with smaller diameters (*O. nigripes* and *O. roberti*). On the other hand, we observed that terrestrial species decreased their relative velocity on smaller support diameter, with highest velocities on the flat board (Fig. 1). For most of the species, both stride frequency and stride length determined relative velocity. In predominantly arboreal species there was a consistent pattern of increasing stride frequency and decreasing stride length, whereas in terrestrial

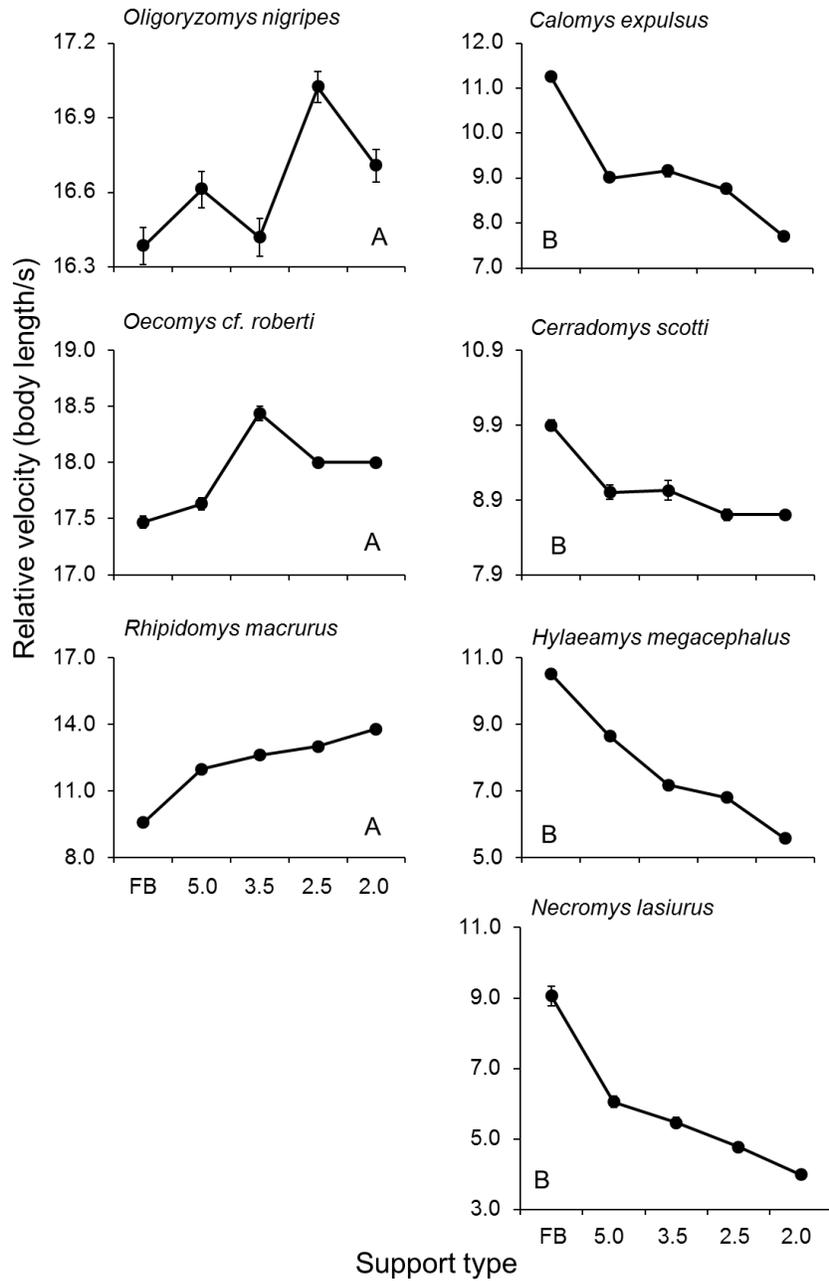


FIG. 1.—Relative velocity of the seven species of sigmodontine rodents on different horizontal support types according to the means obtained by jackknife. FB=flat board; numbers in the x-axis indicate the diameter in cm of the four cylindrical supports used for performance tests. Graphs designated with ‘A’ column indicate more arboreal species; graphs designated with ‘B’ column indicate more terrestrial species.

species we observed two patterns: decreasing both stride length and frequency (*N. lasiurus* and *H. megacephalus*), or maintaining stride frequency and decreasing stride length (*C. scotti* and *C. expulsus*) (Fig. 2).

We also found differences in performances among species considering stride length and frequency (MANOVA - $F_{12,218} = 30.07$; $P < 0.001$) and relative velocity (ANOVA - $F_{6,110} = 62.97$; $P < 0.001$). The general pattern was that arboreal species tended to have the highest values in stride length, frequency, and relative velocity in comparison to the terrestrial ones (Fig. 3). According to *a posteriori* Fisher's LSD tests, most of the species differed in performance (see Appendix I). However, *O. nigripes* and *R. macrurus* ($P = 0.151$), *C. expulsus* and *N. lasiurus* ($P = 0.438$) and *C. scotti* and *H. megacephalus* ($P = 0.131$) did not differ in stride length; *R. macrurus* and *C. expulsus* ($P = 0.708$) and *C. scotti* and *H. megacephalus* ($P = 0.308$) did not differ in stride frequency; *O. roberti* and *O. nigripes* ($P = 0.807$) and *C. expulsus* and *C. scotti* ($P = 0.857$) did not differ in relative velocity.

For the PCA on stride length, the first component explained 79.4% of the total variance and the second component explained 9.8% of the total variance. For the PCA on stride frequency, the first component explained 74.7% and the second component explained 8.0% (Fig. 4). The PC1 and PC2 for both stride length and stride frequency were interpreted mainly as the effect of the horizontal supports in individuals with different climbing ability. For PC1, however, there is a linear pattern in which factor scores coefficients tend to get smaller from the flat board to cylindrical support with smaller diameters (Table 2), resulting in a segregation between arboreal and terrestrial species (Fig. 5). In the PC2, although a similar trend can be observed (values of stride length get smaller and values of stride frequency get greater from the flat board to cylindrical

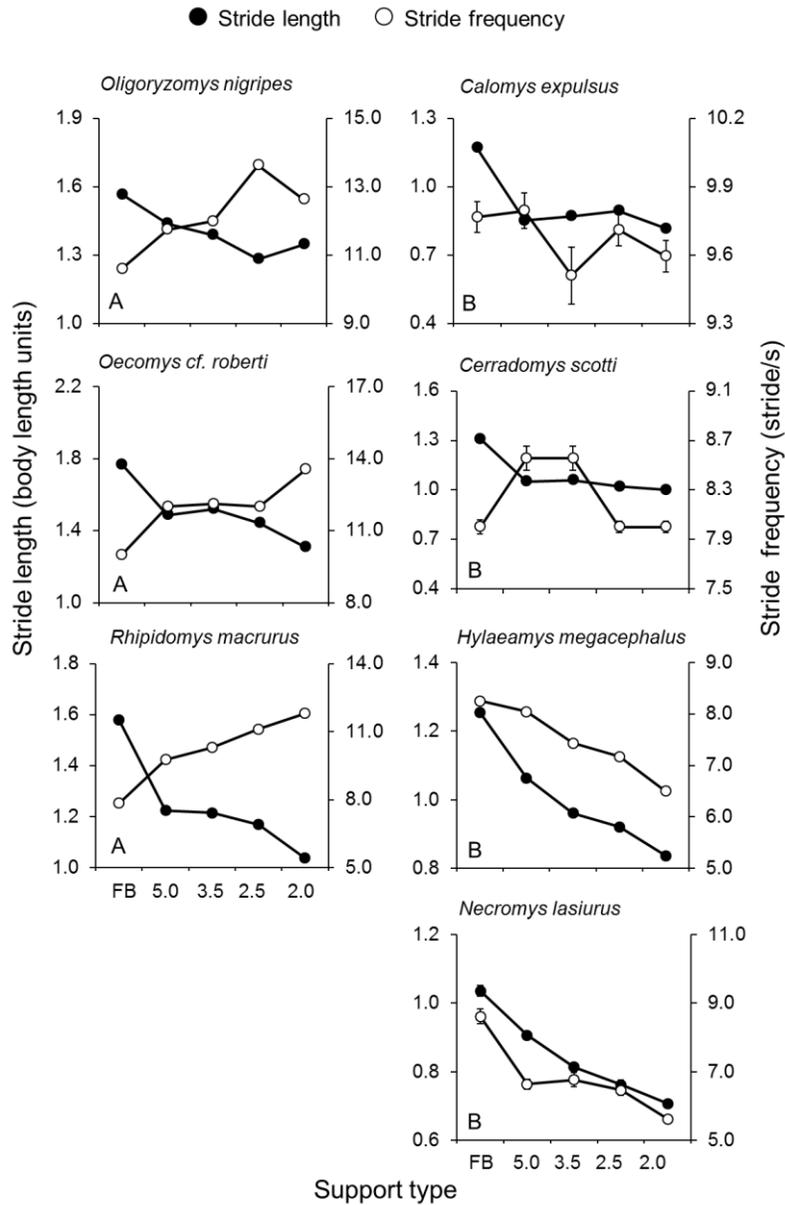


FIG. 2.—Stride frequency and relative stride length of the seven species of sigmodontine rodents on different horizontal support types according to the means obtained by jackknife. FB=flat board; numbers in the x-axis indicate the diameter in cm of the four cylindrical supports used for performance tests. Graphs designated with ‘A’ column indicate more arboreal species; graphs designated with ‘B’ column indicate more terrestrial species.

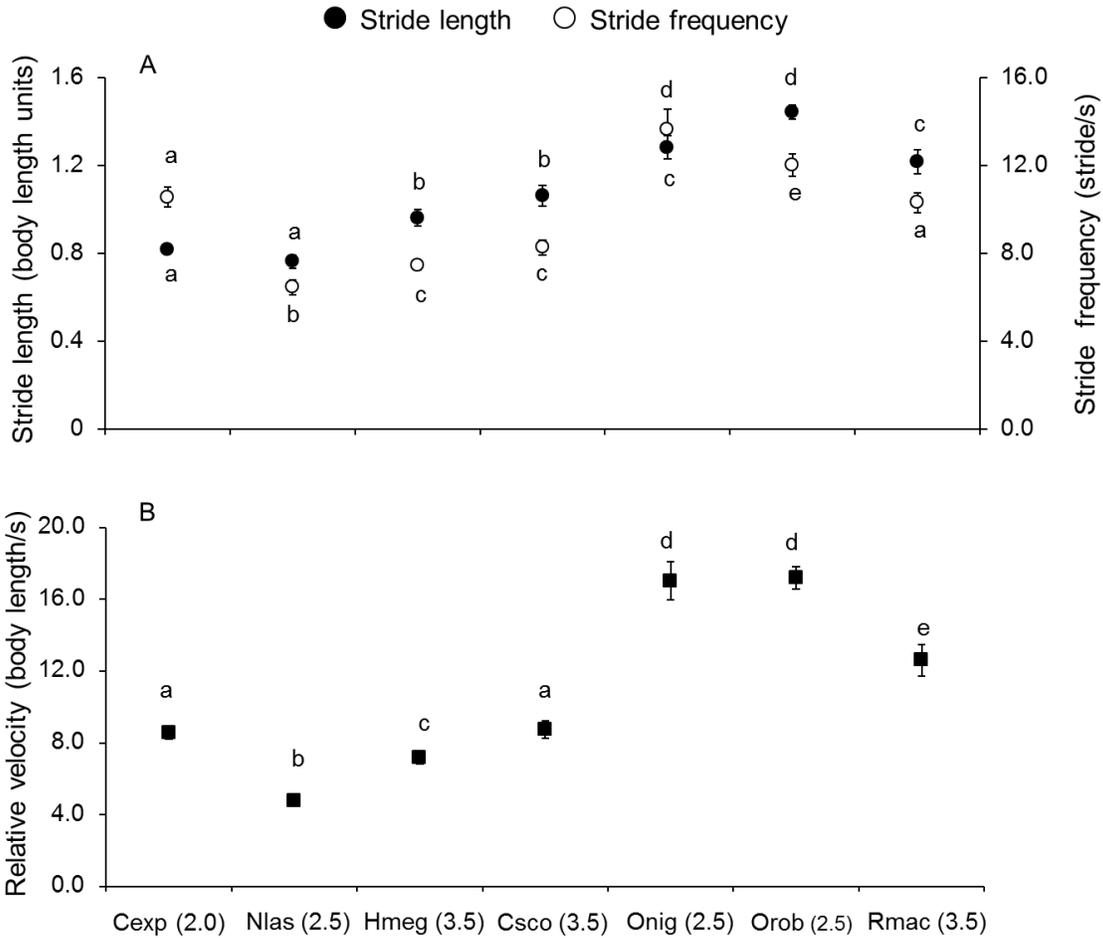


FIG. 3.—Interspecific comparisons of stride frequency and stride length (MANOVA) (A) and relative velocity (ANOVA) (B) on cylindrical supports with diameters based on the body of each species (Table 1). Orob=*Oecomys cf. roberti*; Onig=*Oligoryzomys nigripes*; Rmac=*Rhipidomys macrurus*; Cexp=*Calomys expulsus*; Cscs=*Cerradomys scotti*; Hmeg=*Hylaeamys megacephalus*; Nlas=*Necromys lasiurus*. Numbers in parentheses following species acronyms indicate the support diameter used for performance tests. Bars indicate standard deviation. Different letters indicate significant differences according to a *posteriori* Fisher’s LSD tests, which can be assessed in Appendix I. Species are organized in ascending order according to arboreality levels (Table 1).

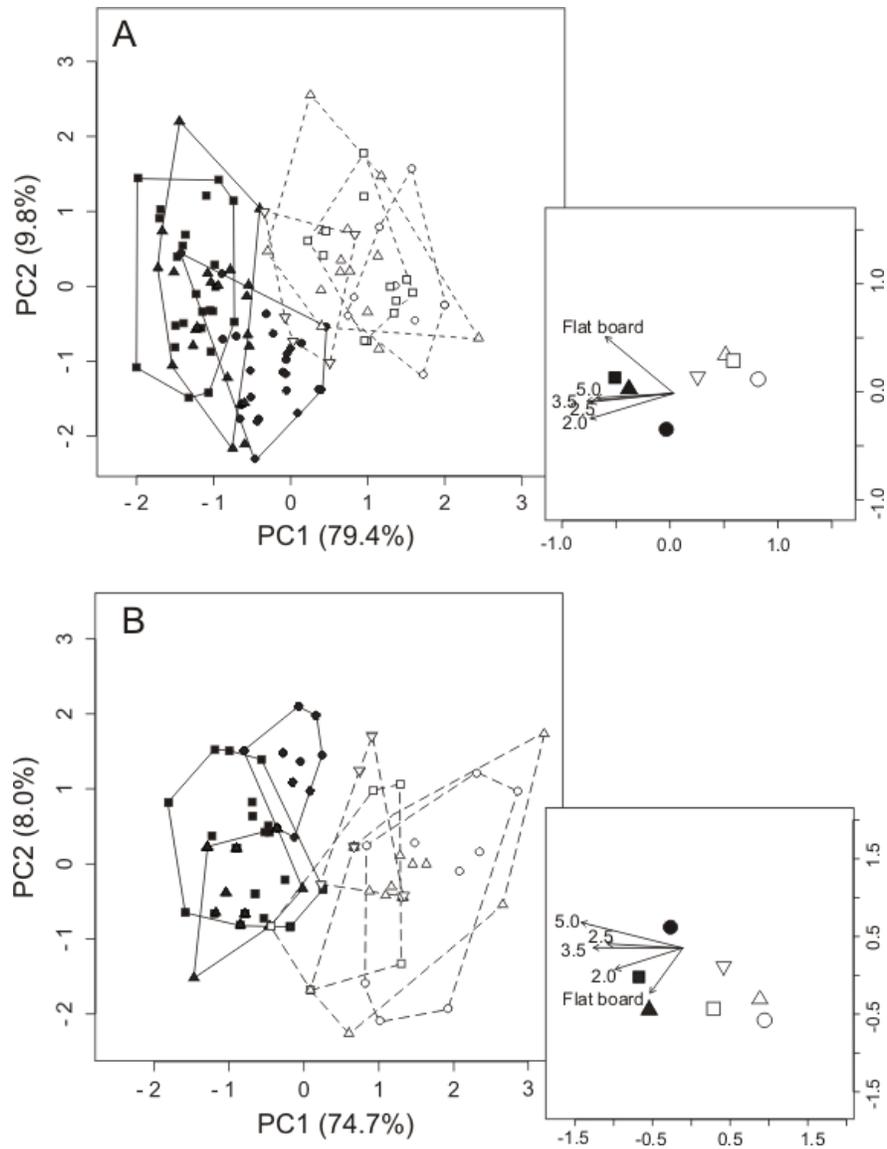


FIG. 4.—Principal components (PC) analysis of stride length (A) and stride frequency (B) on the five support types of the seven studied sigmodontine rodents. Black symbols indicate arboreal species (*Oecomys cf. roberti*=square; *Rhipidomys macrurus*=circle; *Oligoryzomys nigripes*=triangle) and white circles indicate terrestrial species (*Necomys lasiurus*=circle; *Calomys expulsus*=square; *Hylaeamys megacephalus*=triangle; *Cerradomys scotti*=inverted triangle). Insets represent the same scatterplot as the main graph, but only centroids for each species are shown, to clarify the effect of each support (flat board, and 5.0, 3.5, 2.5 and 2.0 cm diameter cylindrical supports) in performance tests. The percentage of the total variance explained by each PC is indicated between parentheses.

TABLE 2.— Principal components (PC) selected from the co-variance matrices of stride length and frequency obtained on 5 horizontal supports: flat board and four cylindrical supports with different diameters (cm). Values are the coefficients of the corresponding eigenvectors.

	Stride length		Stride frequency	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Flat board	-0.230	0.895	-0.190	-0.802
5.0 cm	-0.332	-0.072	-0.393	-0.381
3.5 cm	-0.486	-0.123	-0.440	0.071
2.5 cm	-0.482	-0.136	-0.520	0.001
2.0 cm	-0.581	-0.400	-0.600	0.453
Eigenvalues	0.046	0.006	0.056	0.061

supports), the factor scores coefficients are less linear and there is no segregation pattern among terrestrial and arboreal rodents (Table 2).

The allometric tests on performances showed a significant but negligible relation between body mass and both main PCA axis of stride length (PC1: $r^2 = 0.04$, $d.f. = 116$, $P = 0.044$; and PC2: $r^2 = 0.05$, $d.f. = 116$, $P = 0.010$). Similarly, we also found a weak but significant allometric effect in the PC1 ($r^2 = 0.15$; $d.f. = 116$; $P < 0.001$) and PC2 ($r^2 = 0.07$; $d.f. = 116$; $P = 0.002$) of stride frequency. Arboreality levels, as indicated by field captures, showed a strong relation to both stride length ($r^2 = 0.75$; $d.f. = 5$; $P = 0.011$) and frequency ($r^2 = 0.77$; $d.f. = 5$; $P = 0.010$) considering the first PCA component (PC1). However, we found no relation considering the PC2 (stride length: $r^2 = 0.37$, $d.f. = 5$, $P = 0.144$; stride frequency: $r^2 = 0.34$, $d.f. = 5$, $P = 0.166$). These two variables, however, explained less than 10% of the total variance in the PC2 (Fig. 3). Our test of phylogenetic signal did not indicate relevant phylogenetic effects on either stride length (PC1: $K = 0.955$, $P = 0.600$; PC2: $K = 1.000$, $P = 0.410$) or frequency (PC1: $K = 0.893$, $P = 0.860$; PC2: $K = 1.000$; $P = 0.394$).

DISCUSSION

In the present study we observed that predominantly arboreal rodents present high velocities compared to the most terrestrial ones. Such a pattern is consistent, for example, when compared to some species of marsupials (e.g., Delciellos and Vieira 2006, 2007, 2009). Arboreal species of rodents have some morphological adaptations that can explain such higher velocities, such as long tails used as counterweight to avoid falling (e.g., Dudley *et al.* 2007), and wide feet that potentially increase superficial contact during

locomotion (Palma & Gurgel-Gonçalves 2007; Camargo *et al.* 2012). However, faster walking may offer an additional advantage as a way to compensate the lack of grasping ability to maintain the dynamic stability of arboreal walking (Schmidt and Fischer 2010). This fast walking may be attained, for example, by the reduction of vertical oscillations and side-to-side fluctuations and a crouched posture (Schmidt and Fischer 2010). The hypothesis of a faster walking to reach stability (Schmidt and Fischer 2010) is also reinforced by our observation that arboreal rodents tend to increase or maintain high velocities in smaller support diameters. While in rodents this consistent pattern was observed, for marsupials tested in horizontal supports such a pattern was not clear (Delciellos and Vieira 2007), or the opposite trend was observed in tests on vertical supports (Delciellos and Vieira 2009). This latter study showed that gravity probably had an effect on performance tests.

Our results indicate that predominantly arboreal rodents decreased stride length and increased stride frequency in supports with smaller diameters, which indicates that increasing velocity by stride frequency may not produce much branch swaying compromising arboreal walking (Demes *et al.* 1990). While the increasing of velocity by stride frequency decreases body oscillation and increases branch oscillation, the inverse can be expected when the velocity increase is obtained by stride length (Demes *et al.* 1990; Macrini and Irschick 1998). It is likely that the pattern found in this study emerged due to the low body mass of the studied rodents, suggesting that support oscillation is less critical during locomotion of these species. As an example, Delciellos and Vieira (2006) showed that while lighter species of arboreal marsupials increase stride frequency, heavier species tend to reduce it, indicating that branch sway is potentially greater during the locomotion of heavier animals. At least for crouched and small animals, investing in more strides rather

than longer strides can be more efficient in reducing metabolic costs (Reilly et al. 2007), and to decrease oscillations (Macrini and Irschick 1998), which is also in accordance with the available results for the rodent *Rattus norvegicus* (Schmidt and Fischer 2010). Moreover, for heavier animals, such *R. macrurus*, oscillations of the body would be a limitation during locomotion in supports with smaller diameters (Schmidt and Fischer 2000; Shapiro, Demes and Cooper 2001). Indeed, in the analyses on allometric effects, we obtained the highest value of association (about 15%) between body mass and stride frequency (PC1), indicating that size may produce an effect on this performance aspect. Probably the weak association found in this study is due to the small differences in body weight among species. In this study, the largest analyzed species weighed about three times more than the lightest species. Comparatively, performance analyses with marsupials weighing about 33 times more than smaller ones indicated a strong association between body size and stride frequency (Delciellos and Vieira 2006).

Our performance results of *Oligoryzomys nigripes* were surprisingly different from expected. This expectation was because this genus is considered scansorial (Paglia *et al.* 2012), which was confirmed by our results on above-ground captures (about 42%). Thus, we expected intermediate values of performances in comparison with more arboreal (*O. cf. roberti* and *R. macrurus*) and more terrestrial (*C. expulsus*, *C. scotti*, *H. megacephalus* and *N. lasiurus*) species. However, these values were similar to those found for *O. cf. roberti*. These results are probably due to the combination of a low body mass and an elongated yet wider foot morphology (Camargo *et al.* 2012). Such a morphology may provide a powerful impulse (Hildebrand 1985; Carrano 1997) and at the same time more superficial contact during locomotion (Camargo *et al.* 2012) promoting higher velocities and the ability to occupy the upper strata of forests. This pattern corroborates other studies suggesting that

the genus *Oligoryzomys* is mainly scansorial and may vary the proportion of use of the different vertical strata of forests including the canopy (Vieira and Monteiro-Filho 2003; EMV, pers. comm.). However, it is likely that several ecological factors such as competition (Meserve 1977; Miles et al. 1981), predation (Bonvicino and Bezerra 2003) and structure and availability of vertical space (Hannibal and Cáceres 2010) also play a role in the variation of strata utilization of this species.

We also found a distinct pattern related to the performance of *Cerradomys scotti*. Although this rodent generally presents lower velocity compared to arboreal rodents, the species was among the faster terrestrial ones (with *C. expulsus*) and had the smallest velocity variation among supports compared to the other terrestrial species. This pattern was mainly due to *C. scotti* capacity in maintaining constant stride length and stride frequency even in supports with smaller diameters. This low variation in velocity even in supports with a diameter almost two times smaller than its body, agree with the above-ground captures and foot morphology described in Camargo *et al.* (2012), also indicating some ability of *C. scotti* to use the understory. Such ability of *C. scotti* (former *Oryzomys subflavus*) also was described by Alho and Villela (1984) with qualitative methods using vertical and horizontal supports in laboratory tests.

According to our results on phylogeny and performance, we observed that both stride frequency and stride length are not subject to major phylogenetic constraints. This suggests that ability in arboreal walking of the studied rodents may be recent in evolutionary history, and probably related to ecology and more recent interactions with the environment and other species. Indeed, our results were not surprising, since we observed similarities in performances in rodents belonging to distinct tribes (e.g., *O. cf. cleberi* [Oryzomyini] and *R. macrurus* [Thomasomyini]) and marked performance differences between rodents from

the same tribe (the Oryzomyini *H. megacephalus* and *O. nigripes*). On the other hand, we found a strong relation between above-ground captures and the PC1 of stride frequency and stride length. Such a pattern was evident when observing the position of species in the multivariate space that resulted from the PCA of stride length and stride frequency. For both performance measurements, we observed two distinct groups. One comprised by predominantly arboreal species and the other by terrestrial species. Similar results were found associating foot morphology and phylogeny (Camargo et al. 2008) and foot morphology and arboreality of sigmodontine rodents from the Cerrado (Camargo *et al.* 2012).

Our study revealed that stride length and stride frequency are highly related to arboreality of neotropical sigmodontine rodents. While arboreal species increased stride frequency and decreased stride length, terrestrial species decreased both stride frequency and stride length or maintained stride frequency and decreased stride length. In consequence, arboreal rodents are faster than terrestrial ones, probably as a mechanism the dynamic stability of arboreal walking. Additionally, these performance aspects are weakly related to body mass and have no relation to phylogeny, suggesting that arboreality and evolution of arboreal walking reflect ecological factors more than phylogenetic constraints.

RESUMO

A avaliação do nicho fundamental por meio de condições controladas pode fornecer informações relevantes sobre aspectos fisiológicos, evolutivos e ecológicos de diferentes organismos, excluindo a influência de fatores externos. Considerando tal abordagem, nós investigamos como componentes alométricos, filogenéticos e adaptativos podem contribuir

para a habilidade de locomoção arborícola em sete espécies de roedores sigmodontíneos do Cerrado. Os roedores foram capturados no campo e tiveram suas performances avaliadas por meio de medidas de tamanho de passos, frequência de passos e velocidade em cinco suportes horizontais distintos: tábua, e tubos cilíndricos de plástico de 5,0, 3,5, 2,5 e 2,0 cm de diâmetros. Nossos resultados revelaram que roedores arborícolas apresentaram maiores velocidades em comparação com roedores mais terrestres. Adicionalmente, as espécies arborícolas mantiveram ou aumentaram a velocidade em suportes com menores diâmetros, enquanto que os roedores terrestres tenderam a reduzir a velocidade. Para as espécies arborícolas, tais velocidades foram obtidas por meio do aumento da frequência de passos e diminuição do tamanho dos passos. Entretanto, espécies primariamente terrestres diminuíram tanto a frequência quanto o tamanho dos passos, ou tenderam a manter a frequência de passos reduzindo somente o tamanho de passos. Nossos resultados revelaram uma forte associação entre capturas acima do solo e o tamanho e frequência de passos. Contudo, tais aspectos da habilidade de locomoção tiveram fraca relação com a massa corporal e não tiveram relação com a filogenia das espécies analisadas. Nossos resultados suportam a hipótese de que roedores necessitam aumentar velocidade como forma de manter a locomoção arborícola dinamicamente estável. Entretanto, a habilidade de locomoção é provavelmente mais relacionada com fatores ecológicos do que com restrições filogenéticas.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the staff of the Jardim Botânico de Brasília, the Fazenda Água Limpa, the Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados/Embrapa, and the Companhia de

Saneamento Ambiental do Distrito Federal/CAESB for the authorization and support of our fieldwork. While conducting this research, EMV received a personal research grant from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Brazil (No 308992/2013-0). Financial support was provided by a research grant to EMV from CNPq (No. 481858/2012-1). This study also had the support of the American Society of Mammalogists through Latin American student field grant, granted to NFC.

REFERENCES

- ALHO, C. J. R., AND O. M. M VILLELA. 1984. Scansorial ability in *Oryzomys eliurus* and *O. subflavus* (Rodentia: Cricetidae) from the Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 44:403-408.
- ARGOT, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 247:51-79.
- ARGOT, C. 2002. Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253:76–108
- ARGOT, C. 2003. Functional-Adaptive anatomy of the axial skeleton of some extant marsupials and the paleobiology of the paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 255:279-300.
- ARNOLD, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist* 23:347–361.

- BAHLMAN, J. W., S. M. SWARTZ, D. K. RISKIN, AND K. S. BREUER. 2013. Glide performance and aerodynamics of non-equilibrium glides in northern flying squirrels (*Glaucomys sabrinus*). *Journal of Royal Society, Interface* 10:20120794.
- BENNET, A. F. 1989. Integrated studies of locomotor performance. Pp. 191-202 In *Organismal functions: integration and evolution in vertebrates* (D. B Wake and G. Roth, eds.). John Wiley and Sons, Inc., New York.
- BLOMBERG, S. P., T. GARLAND, AND A. R. IVES. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717-745.
- BONVICINO, C. R., A. M. BEZERRA. 2003. Use of regurgitated pellets of barn owl (*Tyto alba*) for inventorying small mammals in the Cerrado of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 1-5.
- BROWN, R.M., D. H. TAYLOR, AND D. H. GIST. 1995. Effect of caudal autotomy on locomotor performance of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Herpetology* 29:98-104.
- CAMARGO, N. F., J. F. RIBEIRO, R. GURGEL-GONÇALVES, A. R. T. PALMA, A. F. MENDONÇA, AND E. M. VIEIRA. 2012. Is footprint shape a good predictor of arboreality in sigmondontine rodents from a neotropical savanna? *Acta Theriologica* 57:261-267.
- CAMARGO, N.F., R. GURGEL-GONÇALVES, AND A. R. T. PALMA. 2008. Variação morfológica de pegadas de roedores arborícolas e cursoriais do Cerrado. *Revista Brasileira de Zoologia* 25:696-704.
- CARLSON, K. J., B. DEMES, AND T. M. FRANZ. 2005. Mediolateral forces associated with quadrupedal gaits of lemurids. *Journal of Zoology* 266: 261-273.

- CARRANO, M.T. 1997. Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127:77–104.
- CARTMILL, M. 1974. Pads and claws in arboreal locomotion. Pp. 43-83 In *Primate Locomotion* (F. A. Jenkins Jr, ed.). Academic Press, New York.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1983. Ecology and social adaptation in didelphid marsupials: comparisons with eutherians of similar ecology. Pp. 395–422 In *Advances in the study of mammalian behavior* (J. F. Eisenberg, ed). American Society of Mammalogists, Shippensburg.
- DALLOZ, M. F., D. LORETTO, B. PAPI, P. COBRA, AND M. V. VIEIRA. 2012. Positional behaviour and tail use by the bare-tailed woolly opossum *Caluromys philander* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalian Biology* 77:307-313.
- DELCELLOS, A. C., AND M. V. VIEIRA. 2006. Arboreal walking performance in seven didelphid marsupials as an aspect of their fundamental niche. *Austral Ecology* 31: 449-457.
- DELCELLOS, A. C., AND M. V. VIEIRA. 2007. Stride lengths and frequencies of arboreal walking in seven species of didelphid marsupials. *Acta Theriologica* 52:101–110.
- DELCELLOS, A. C., AND M. V. VIEIRA. 2009. Allometric, phylogenetic, and adaptive components of climbing performance in seven species of didelphid marsupials. *Journal of Mammalogy* 90:104-113.
- DEMES, B., W. L. JUNGERS, AND U. NIESCHALK. 1990. Size- and Speed-related aspects of quadrupedal walking in slender and slow lorises. Pp. 175-198 In *Gravity, posture and locomotion in primates* (F.K. Jouffroy, M. H. Stack, and C. Niemitz, eds). II Sedicesimo, Florence.

- DUDLEY, R., G. BYRNES, S. P. YANOVIK, B. BORRELL, R. M. BROWN, AND J. A. MCGUIRE. 2007. Gliding and the functional origins of flight: biomechanical novelty or necessity? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:179-201.
- ESSNER JR., R. L. 2007. Morphology, locomotor behaviour and microhabitat use in North American squirrels. *Journal of Zoology* 272:101–109.
- FLAHERTY, E.A., M. BEN-DAVID, AND W. P. SMITH. 2010. Quadrupedal locomotor performance in two species of arboreal squirrels: predicting energy savings of gliding. *Journal of Comparative Physiology B* 180:1067–1078.
- FRANZ, T. M., B. DEMES, AND K. J. CARLSON. 2005. Gait mechanics of lemurid primates on terrestrial and arboreal substrates. *Journal of Human Evolution* 48: 199-217.
- GALLARDO-SANTIS, A., J. A. SIMONETTI, AND R. A. VASQUEZ. 2005. Influence of tree diameter on climbing ability of small mammals. *Journal of Mammalogy* 86:969–973.
- HANNIBAL, W., AND N. C. CACERES. 2010. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia* 74:247-255.
- HEGLUND, N. C., AND C. R. TAYLOR. 1988. Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *Journal of Experimental Biology*, 138:301-318.
- HENRIQUES, R. P. B., M. X. A. BIZERRIL, AND T. KOHLSDORF. 1997. Abundância riqueza e seleção de hábitat de pequenos mamíferos dos cerrados do Brasil central. Pp. 127-130 In *Contribuição ao conhecimento ecológico do Cerrado* (L. L. Leite, and C. H. Saito, eds.). Universidade de Brasília, Brasília.

- HILDEBRAND, M. 1985. Digging of quadrupeds. Pp. 89-109 In Functional vertebrate morphology (M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem, and D. B. Wake, eds.). Belknap, Cambridge.
- HILDEBRAND, M. 1988. Analysis of vertebrate structure. 3rd ed. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- HÖGBERG, P. 1952. How do stride length and stride frequency influence the energy-output during running? European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology 14:437-441.
- HUEY, R. B., AND P. E. HERTZ. 1984. Effects of body size and slope on acceleration of a lizard (*Stellio stellio*). Journal of Experimental Biology 110:113-123.
- JENKINS JR., F. A. 1974. Tree shrew locomotion and the origins of primate arborealism. Pp. 85-115 In Primate Locomotion (F. A. Jenkins Jr., ed.). Academic Press, New York.
- KEMBEL, S. W., D. D. ACKERLY, S. P. BLOMBERG, P. COWAN, M. R. HELMUS, AND C. O. WEBB. 2010. Picante: Tools for Integrating Phylogenies and Ecology. Bioinformatics 26: 1463-1464.
- KENAGY, G. J., AND D. F. HOYT. 1989. Speed and Time-Energy Budget for Locomotion in Golden-Mantled Ground Squirrels. Ecology 70:1834-1839
- LANGGUTH, A., AND C. R. BONVICINO. 2002. The *Oryzomys subflavus* group, with description of two new species (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae). Arquivos do Museu Nacional (Rio de Janeiro) 60:285–294.
- LOSOS, J. B. 1990. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in west indian *Anolis* lizards. Evolution: 44:1189-1203.

- MACRINI, T. E., AND D. J. IRSCHICK. 1998. An intraspecific analysis of trade-offs in sprinting performance in a West Indian lizard species *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 63:579-591.
- MESERVE, P. L. 1977. Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *Journal of Mammalogy* 58:549–558.
- MILES, D. B. 2004. The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research* 6:63–75.
- MILES, M. A., A. A. SOUZA, AND M. M. POVOA. 1981. Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with an improved spool-and-line device. *Journal of Zoology* 195:331–347.
- MIRANDA A. C., H. S. MIRANDA, I. F. O. DIAS, AND B. F. S DIAS. 1993. Soil and air temperatures during provoked cerrado fires in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:313–320.
- NITIKMAN, L. Z., AND M. A. MARES. 1987. Ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Annals of Carnegie Museum* 56:75-95.
- NOWAK, R. M. 1999. Walker's mammals of the world. John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland.
- PAGLIA, A. P., et al. 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. 2nd ed. Occasional Papers in Conservation Biology 6.
- PALMA, A. R. T., AND R. GURGEL-GONÇALVES. 2007. Morphometric identification of small mammal footprints from ink tracking tunnels in the Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:333-343.
- PERCEQUILLO, A. R., E. HINGST-ZAHER, AND C. R. BONVICINO. 2008. Systematic review of genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae:

- Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of two new species from eastern Brazil. *American Museum Novitates* 3622:1-46.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RASMUSSEN, D. T. 1990. Primate origins: lessons from a neotropical marsupial. *American Journal of Primatology* 22:263-277.
- REILLY, S.M., E. J. MCELROY, AND A. R. BIKNEVICIUS. 2007. Posture, gait and the ecological relevance of locomotor costs and energy-saving mechanisms in tetrapods. *Zoology* 110:271-289.
- RIBEIRO, J. F., AND B. M. T. WALTER. 1998. Fitofisionomias do Cerrado. Pp 87-166 In *Cerrado: ambiente e flora* (S. M. Sano, and S. P. Almeida, eds.). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, DF.
- RICKLEFS, R. E., AND D. B. MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. Pp. 13-41 In *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology* (P. C. Wainwright, and S. M. Reilly, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- SCHMIDT, A., AND M. FISCHER. 2010. Arboreal locomotion in rats-the challenge of maintaining stability. *The Journal of Experimental Biology* 213:3615-3624.
- SCHMIDT, M. 2005. Quadrupedal locomotion in squirrel monkeys (Cebidae: *Saimiri sciureus*): a cineradiographic study of limb kinematics and related substrate reaction forces. *American journal of physical anthropology* 128:359-370.
- SCHMIDT, M., AND M. S. FISCHER. 2000. Cineradiographic study of forelimb movements during quadrupedal walking in the brown lemur (*Eulemur fulvus*, Primates: Lemuridae). *American Journal of Physiological Anthropology* 111:245-262.

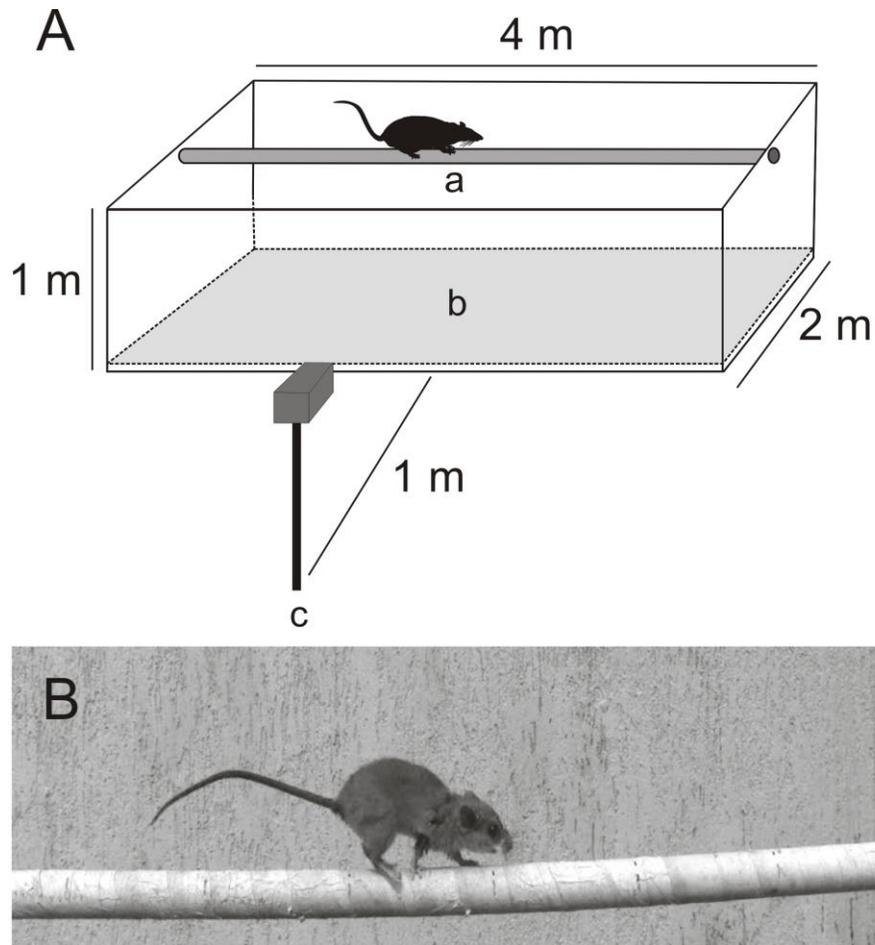
- SCHMITT D, AND LEMELIN P. 2002. Origins of primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum. *American Journal of Physiological Anthropology* 118: 231-238.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27–39.
- SHAPIRO, L. J., B. DEMES, AND J. COOPER. 2001. Lateral bending of the lumbar spine during quadrupedalism in strepsirhines. *Journal of Human Evolution* 40:231–259.
- SIKES, R. S., AND W. L. GANNON. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 92:235-253.
- SUZUKI, K., Y. ASARI, AND H. YANAGAWA. 2012. Gliding locomotion of Siberian flying squirrels in low-canopy forests: the role of energy-inefficient short-distance glides. *Acta Theriologica* 57:131 – 135
- TAMURA, K., D. PETERSON, N. PETERSON, G. STECHER, M. NEI, AND S. KUMAR. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731-2739.
- TAYLOR, C. R., AND N. C. HEGLUND. 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *Annual Review of Physiology* 44:97-107.
- VIEIRA, E. M., AND E. L. A. MONTEIRO-FILHO. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:501–507.
- VIEIRA, M. V. 1995. Ecomorphology of two neotropical marsupials: body size, form, climbing and walking the tight rope. Ph.D. dissertation, University of Kansas, Lawrence.

WALLACE, I. J., AND B. DEMES. 2008. Symmetrical gaits of *Cebus apella*: implications for the functional significance of diagonal sequence gait in primates. *Journal of human evolution* 54: 783-794.

WITTE, H., H. PREUSCHOF, AND M. S. FISCHER. 2002. The importance of the evolutionary heritage of locomotion on flat ground in small mammals for the development of arboreality. *Zeitschrift für morphologie und anthropologie* 83:221-233.

ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey.

APPENDIX



Appendix 1. Scheme of the wooden arena (A) used for prevent the scape during the locomotion recording of seven species of sigmodontine rodents in horizontal supports, and (B) an image of *Rhipidomys macrurus* crossing a cylindrical support (see methods for more details). In the figure (A) are shown the horizontal support (a), the mats used to prevent any injury to the animals in case of a fall (b) and the position of the camcorder used for registration of the locomotion of each individual (c).

Appendix 2. Probability values according to a posteriori Fisher's LSD tests, evaluating the interspecific differences of arboreal locomotion ability, considering stride length and frequency (MANOVA), and relative velocity (ANOVA) of seven sigmodontine rodents of the Cerrado (Brazilian savanna). Tests were performed using horizontal cylindrical supports with similar diameter of the body of the analyzed species. Significant values are in bold.

Stride length	<i>O. cf.</i>	<i>O.</i>	<i>R.</i>	<i>C.</i>	<i>C.</i>	<i>H.</i>	<i>N.</i>
	<i>roberti</i>	<i>nigripes</i>	<i>macrurs</i>	<i>expulsus</i>	<i>scotti</i>	<i>megacephalus</i>	<i>lasiurus</i>
<i>Oecomys cf. roberti</i>	-						
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	<0.001	-					
<i>Rhipidomys macrurs</i>	<0.001	0.151	-				
<i>Calomys expulsus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	-			
<i>Cerradomys scotti</i>	<0.001	<0.001	0.011	0.000	-		
<i>Hylaeamys megacephaus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.013	0.131	-	
<i>Necomys lasiurus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.438	<0.001	<0.001	-
Stride frequency							
<i>Oecomys cf. roberti</i>	-						
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0.023	-					
<i>Rhipidomys macrurs</i>	0.003	<0.001	-				
<i>Calomys expulsus</i>	0.034	<0.001	0.708	-			
<i>Cerradomys scotti</i>	<0.001	<0.001	0.009	0.008	-		
<i>Hylaeamys megacephaus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.308	-	

<i>Necromys lasiurus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.048	0.040	-
Relative velocity							
<i>Oecomys cf. roberti</i>	-						
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0.806	-					
<i>Rhipidomys macrurus</i>	<0.001	<0.001	-				
<i>Calomys expulsus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	-			
<i>Cerradomys scotti</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.857	-		
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.035	0.045	-	
<i>Necromys lasiurus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.001	0.026	-

Considerações Finais

O presente estudo foi o primeiro a investigar comparativamente os padrões de estratificação vertical de comunidades de pequenos mamíferos em duas formações florestais do Cerrado e avaliar a relação desses com a disponibilidade de recursos nos diversos estratos. Nossos resultados indicam que padrões de estratificação vertical podem surgir entre os pequenos mamíferos, quando levado em consideração fitofisionomias distintas (mata de galeria e cerradão), estação do ano (seca e chuva) e disponibilidade de recursos (frutos e artrópodes). De forma interessante, verificamos que a complexidade do hábitat, em certo grau, parece ser um importante catalizador para os padrões encontrados. Os resultados baseados na disponibilidade de recursos (maior número de associações), rarefação (acréscimos significativos de espécies) e de diversidade beta (maior *turnover*), quando levados em consideração os estratos verticais em mata de galeria apontam para esse padrão. Dessa forma, os resultados sugerem que a complexidade, de fato, pode aumentar as possibilidades de subdivisão de nicho entre as espécies produzindo tais padrões. Além disso, nossos resultados de rarefação, considerando capturas no solo, capturas no solo e sub-bosque e em todos os estratos verticais em mata de galeria, revelam a importância de se amostrar diferentes estratos verticais da vegetação, mesmo que em levantamentos iniciais. Recomendamos que estudos visando avaliar a diversidade de espécies de pequenos mamíferos, principalmente com finalidades conservacionistas, precisam levar em consideração amostragens em diferentes estratos verticais.

A complexidade do hábitat também se mostrou um fator chave nos padrões de seleção de hábitat pelos pequenos mamíferos do Cerrado. Isso fica evidente, em nossos resultados, ao se avaliar que a seleção de hábitat por pequenos mamíferos em mata de galeria (ambiente mais complexo) e cerradão (ambiente menos complexo) difere entre essas fitofisionomias. Tais diferenças indicam que as espécies tendem a selecionar características importantes do hábitat, que facilitem a locomoção arborícola ou que podem ser importantes para evitar a predação. Tal padrão é observado na microescala considerando as estações de captura e os estratos verticais (solo, sub-bosque e dossel) e na mesoescala (transecções). Entretanto, a seleção de hábitat na mesoescala foi relevante somente nas áreas de cerradão, onde características estruturais importantes para a locomoção arborícola estão em menor disponibilidade.

Por fim, nossos resultados referentes à habilidade de locomoção arborícola (nicho fundamental) de roedores, foram diretamente relacionados com os dados de arborealidade (capturas acima do solo) coletados em campo (nicho realizado). Isso reforça a importância dos estudos que investigam o nicho fundamental como forma de complementar os estudos conduzidos em campo, e na predição da utilização dos estratos verticais por pequenos mamíferos, especialmente quando estes são raros e/ou que dificilmente são capturados em armadilhas. Além disso, nosso estudo revelou que roedores tendem a aumentar a velocidade (diminuindo o tamanho e aumentando a frequência de passos) em suportes horizontais com diâmetros menores que o do corpo do animal, provavelmente como forma de manter a locomoção arborícola dinamicamente estável.