

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

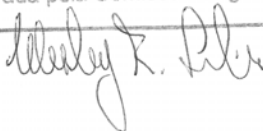
INSTITUTO DE BIOLOGIA



NATÁLIA OLIVEIRA LEINER

**“PADRÕES DE USO DO ESPAÇO EM MÚLTIPLAS ESCALAS POR
ROEDORES E MARSUPIAIS DE MATA ATLÂNTICA”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
NATÁLIA OLIVEIRA LEINER
e aprovada pela Comissão Julgadora.



Orientador: Wesley Rodrigues Silva

Tese
apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do título
de Doutor em Ecologia.

Campinas – 2009

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

L533p

Leiner, Natália Oliveira

Padrões de uso de espaço em múltiplas escalas por roedores e marsupiais de Mata Atlântica / Natália Oliveira Leiner. – Campinas, SP: [s.n.], 2009.

Orientador: Wesley Rodrigues Silva.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Escalas. 2. Habitat (Ecologia). 3. Roedor. 4. Marsupial. 5. Mata Atlântica. I. Silva, Wesley Rodrigues. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Multi-scale patterns of space use by rodents and marsupials in the Atlantic forest.

Palavras-chave em inglês: Scales; Habitat (Ecology); Rodents; Marsupials; Mata Atlântica (Brazil).

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Doutora em Ecologia.

Banca examinadora: Wesley Rodrigues Silva, Eleonore Zulnara Freire Setz, Emerson Monteiro Vieira, Marcus Vinicius Vieira, Thomas Michael Lewinsohn.

Data da defesa: 04/05/2009.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

Campinas, 04 de maio de 2009

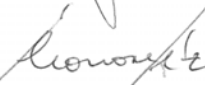
BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva (Orientador)



(Assinatura)

Prof. Dr. Eleonore Zulnara Freire Setz



(Assinatura)

Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira



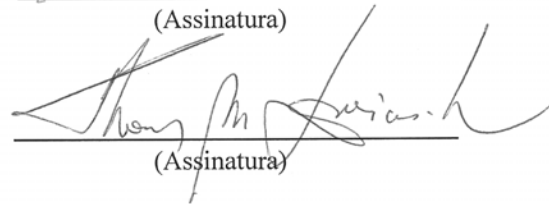
(Assinatura)

Prof. Dr. Marcus Vinicius Vieira



(Assinatura)

Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn



(Assinatura)

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

(Assinatura)

Prof. Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello

(Assinatura)

Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis

(Assinatura)

“Quem me vê sempre parado, distante
Garante que eu não sei sambar
Tô me guardando para quando o carnaval chegar
E quem me vê apanhando da vida
Duvida que eu vá revidar
Tô me guardando para quando o carnaval chegar”

Chico Buarque

AGRADECIMENTOS

Essa tese foi fruto de muito esforço, trabalho duro e perseverança. Alguns momentos foram especialmente complicados, porém muitas pessoas me auxiliaram, através de ensinamentos que ajudaram na minha formação como cientista ou através de palavras amigas que me ajudaram a ser uma pessoa mais paciente.

Gostaria de agradecer ao meu orientador, Dr. Wesley Rodrigues Silva, por ter me oferecido a oportunidade de trabalhar no projeto da Fazenda Intermontes e por todas as horas dedicadas a discussões sobre o projeto, conversas sobre os mais variados assuntos e o incentivo crucial para que eu estudasse fora do país. Mais importante que tudo isso, agradeço por ele me tratar como uma colega de trabalho, e por se tornado um grande amigo durante esses quatro anos de doutorado.

Devo minha gratidão ao Dr. Marcus Vinicius Vieira (Marquinhos) e Dr. Emerson Monteiro Vieira por incentivarem minha carreira como mastozoóloga e por opiniões importantes durante a elaboração do projeto. Agradeço ao Marquinhos por tirar minhas dúvidas no método de avaliação de estrutura de habitat e por arranjar um tempinho para participar da minha pré-banca. Agradeço ao Emerson por me auxiliar a conseguir um estágio no laboratório do Dr. Chris Dickman, na Universidade de Sydney. Por fim, agradeço muito aos dois por todas as opiniões, sugestões e correções para melhorar a tese e os artigos.

Agradeço às pessoas que me receberam na Austrália: primeiro ao Dr. Chris Dickman, que me aceitou como colaboradora e me forneceu todo o auxílio necessário antes, durante e depois da minha estadia na Austrália. Apesar de muito ocupado, o Dr. Chris Dickman sempre me concedeu tempo para discutir questões ligadas ao meu projeto ou simplesmente sobre a ecologia dos pequenos mamíferos. Segundo, e tão importante quanto, serei eternamente grata à minha amiga

Mariana Mayer, por me buscar no aeroporto, me receber em sua casa, me levar para conhecer a cidade e me apresentar aos seus divertidos amigos. Não sei o que seria da minha estadia em Sydney, caso ela não morasse lá. Ziggy, Chris e Miguel, que me “emprestaram” o sofá de sua casa em Sydney durante algumas semanas. Giordana Cocco, pelo oferecimento do apartamento em Randwick, pelas várias caronas (inclusive a última, para o aeroporto), e especialmente por ser tão simpática, atenciosa e doce. Jackie Cupples, por ser minha companheira de cafés e de conversas na viagem ao deserto de Simpson e no laboratório.

Sou muita grata a Dr. Eleonore Setz, e ao Dr. Thomas Lewinsohn por aceitarem participar da banca da minha tese, auxiliando com sugestões valiosas. Agradeço especialmente ao meu amigo de longa data, Dr. Marco Aurélio Mello, por toda ajuda na minha formação como cientista desde os tempos da minha iniciação científica. Serei sempre agradecida por todas as discussões sobre ecologia, pela participação como membro da pré-banca e pela ajuda em momentos difíceis.

Agradeço ao Dr. Alexandre Percequillo, pela identificação dos roedores coletados na Fazenda Intermontes. Sou grata à infra-estrutura fornecida pela Companhia de Cimento Ribeirão Grande para a realização desse trabalho, especialmente aos meus ajudantes de campo (Urias, Marcelo e João Kenedy) e os motoristas da fábrica (Seu Roque e Claudio). Também agradeço ao pessoal do Parque Intervales, por me tratar como se eu fosse “de casa” no Parque.

Sou muito grata ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UNICAMP e a Escola de Ciências Biológicas da Universidade de Sydney que me forneceram ótimas condições de trabalho. CAPES, por financiar o trabalho tanto aqui no Brasil quanto durante a minha estadia na Austrália. Maria Célia Duarte Pio, por ter me ajudado com toda a burocracia e pelo papel fundamental para que tudo desse certo do início ao fim do meu doutorado. Bobby Tamayo e

Aaron Greenvile por propiciarem a infra-estrutura necessária para que eu pudesse desenvolver meu trabalho em Sydney.

Agradeço aos meus amigos Márcio Araújo, Christiane Corrêa, Christini Caselli e Janaína Cortinoz por terem me concedido um espaço para dormir em Campinas e especialmente, por vários momentos memoráveis e agradáveis durante o curso de doutorado. Paulo Enrique Cardoso Peixoto foi um amigo importante que dividiu muitos momentos de nervoso, desespero, e claro, alegrias. Agradeço especialmente a ele pelas discussões estatísticas e pelo apoio, quando tudo parecia ruir. Emilio Garcia, por ter me dado várias caronas para Capão Bonito, pela companhia nas viagens, pelos palpites no projeto e por ter terminado de coletar os dados de um dos capítulos da tese enquanto eu estava na Austrália.

Sou, e serei sempre grata a minha família. Meus pais, Mauricio e Beth, por investirem na minha educação, e por me incentivarem a perseguir meus objetivos. Por me ensinarem que nada nessa vida se consegue de graça, e que todo sucesso é fruto de muito esforço, trabalho e dedicação. Juntamente com meus pais, agradeço também a minha irmã Tatiana, por todo apoio, amor e paciência. Dedico essa tese a eles três, porque cada vez mais tenho a certeza de que sem eles eu não teria chegado até aqui.

Por fim, ao meu amigo/namorado/marido Marcelo. Pela cumplicidade durante todo esse tempo, e pelo companheirismo mesmo quando eu estava do outro lado do mundo. Por agüentar todos os meus momentos de insegurança, e por ter me apoiado em momentos difíceis. Pelas muitas discussões sobre ciência e ecologia, e muito mais importante que isso, por todo o amor, incentivo e dedicação que me ajudaram a cumprir mais uma etapa.

ÍNDICE

Resumo	8
Abstract	10
Introdução geral	11
Objetivos	15
Referências	17

Capítulo 1: Estudo comparativo da estrutura das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores em fragmentos florestais e em áreas em processo de restauração, situadas na Mata

Atlântica	22
1.1: Resumo	23
1.2: Introdução	24
1.3: Área de estudo	25
1.4: Métodos	27
1.4.1: Captura-Marcação-Recaptura	27
1.4.2: Caracterização dos hábitats	28
1.4.3: A composição e estrutura das comunidades	29
1.4.4: Uso de hábitats	30
1.5: Resultados	31
1.5.1: Caracterização dos hábitats	31
1.5.2: A composição e estrutura das comunidades	31
1.5.3: Uso de hábitats	32
1.6: Discussão	33
1.6.1: A composição e estrutura das comunidades	34

1.6.2: Uso de habitats	35
1.7: Agradecimentos	37
1.8: Referências	38
Capítulo 2: Multi-scale patterns of habitat use by two species of <i>Marmosops</i> (Didelphimorphia:Didelphidae) in the Atlantic forest of Brazil	49
2.1: Abstract	50
2.2: Introduction	51
2.3: Methods	52
2.3.1: Study site	52
2.3.2: Trapping and handling	53
2.3.3: Habitat selection	54
2.3.4: Data analysis	55
2.5: Results	56
2.5.1: Habitat selection	56
2.5.2: Interspecific associations	57
2.6: Discussion	58
2.6.1: Habitat selection	59
2.6.2: Interspecific associations	60
2.6.3: Conclusions	62
2.7: Acknowledgments	63
2.8: References	63
Capítulo 3: Effects of reduced grass cover on habitat use and foraging patterns by small rodents in southeastern Brazil	73

3.1: Abstract	74
3.2: Introduction	75
3.3: Methods	76
3.3.1: Study site	76
3.3.2: Experimental design	77
3.5: Results	79
3.6: Discussion	80
3.7: Acknowledgments	83
3.8: References	83
Capítulo 4: Steady territoriality among females of the Brazilian slender opossum <i>Marmosops paulensis</i> in the Atlantic forest	92
Acknowledgments	97
References	97
Discussão geral	103
Referências bibliográficas	108

Resumo

Diversos fatores influenciam os padrões de uso de espaço de pequenos mamíferos, tais como estrutura de hábitat, riscos de predação e período reprodutivo. O objetivo desse estudo foi investigar a influência de tais fatores sobre o uso de espaço de roedores e marsupiais em diferentes escalas. No primeiro capítulo, analisamos a estrutura das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores que ocorrem em fragmentos florestais e em áreas em restauração, e investigamos quais componentes do hábitat influenciam a composição de espécies dessas comunidades. De forma geral, os resultados mostraram que a composição de espécies é um reflexo das preferências que as espécies apresentam por determinados componentes do hábitat, de forma que características estruturais da vegetação e sensibilidade das espécies às alterações determinam a estrutura das comunidades de pequenos mamíferos nos hábitats amostrados. No segundo capítulo, testamos a hipótese de que a importância de diferentes fatores na seleção de hábitats por *Marmosops incanus* e *Marmosops paulensis* depende da escala de observação, e a hipótese de que o uso de hábitat funciona como um mecanismo para garantir a coexistência dessas duas espécies, de forma que essas espécies devem selecionar diferentes componentes do hábitat e/ou apresentar segregação no uso vertical do espaço. Os resultados demonstraram que ambas as espécies selecionam os fragmentos florestais pela presença de maior complexidade estrutural e sub-bosque denso, variável que também influenciou a distribuição dessas espécies na escala do meso-hábitat. Na escala mais fina, do micro-hábitat, foram detectados padrões contrastantes de seleção para cada espécie. Enquanto *M. incanus* preferiu locais com maior estruturação vertical entre 0.5 e 1.0 m, *M. paulensis* não apresentou padrões claros de seleção de hábitat. Esse resultado aponta a influência da escala de observação nos padrões de seleção de hábitat. Apesar das espécies não apresentarem segregação na seleção de componentes do hábitat, houve segregação no uso vertical do espaço e a abundância das espécies foi negativamente correlacionada, apoiando em parte a segunda hipótese. No terceiro capítulo, corroboramos a hipótese de que a cobertura de gramíneas determina o uso de hábitat e os padrões de forrageamento por espécies de roedores. Sugerimos que a seleção por áreas com maior cobertura vegetal está relacionada com a diminuição dos riscos de predação durante o forrageamento. Por fim, no quarto capítulo analisamos a organização espacial de machos e fêmeas de *M. paulensis* durante o ano. Os resultados indicaram que as fêmeas apresentam uma estratégia territorial que

parece estar associada à distribuição e previsibilidade dos recursos alimentares, e não ao período reprodutivo e a presença de filhotes.

Abstract

Several factors may influence habitat selection and spatial organization of small mammals, such as habitat structure, predation risks and reproductive activity. The goal of this study was to evaluate the role of these factors on space use patterns of rodents and marsupials at multiple scales. In the first chapter, we evaluated community structure of non-volant small mammals inhabiting forest fragments and restored sites, and discussed which habitat components influenced species composition of these communities. Our results showed that species composition reflects species habitat selection, in a way that habitat structure and ability to occupy disturbed sites determine species composition and community structure in the sampled habitats. In the second chapter, we evaluated the hypotheses that 1) *Marmosops* habitat selection is scale dependent and 2) in order to coexist, *M. incanus* and *M. paulensis* should partition habitat use, through differential use of habitat components and/or segregation in the use of vertical strata. Both *M. incanus* and *M. paulensis* occurred almost exclusively at forest fragments, due to higher structural complexity and the presence of a dense and low understory, which also determined the distribution of these species inside the fragments. At a smaller, meso-habitat scale, both species selected areas providing dense understorey, especially vertical obstruction 0-0.5 m above ground. At a finer, micro-habitat scale, we detected contrasting patterns for each species. At this scale, *M. incanus* preferred places with higher plant cover and higher vertical obstruction 0.5-1.0 m above ground, while *M. paulensis* presented no evident pattern of habitat selection. Although our results failed to find selection for different habitat variables between *M. incanus* and *M. paulensis*, we found an inverse numerical association between species and segregation in the use of vertical strata, thus partially supporting the second hypothesis. In the third chapter, we confirmed the hypothesis that rodent habitat use and foraging behavior is determined by grass cover. We suggested that small rodents avoid foraging in reduced cover sites due to high perceived predation risks. Finally, the fourth chapter evaluated the spatial organization of *M. paulensis* males and females. As expected, evidence demonstrated that *M. paulensis* presents a promiscuous mating system, with females defending territories and males moving between these areas, as a strategy to maximize reproductive success. The occurrence of territoriality in females seems to be determined by the distribution and predictability of food resources, rather than reproductive activity and the presence of young.

INTRODUÇÃO GERAL

Descrever e entender padrões locais de abundância e distribuição dos organismos são questões centrais na ecologia (Andrewartha & Birch 1954). Geralmente, tais padrões refletem decisões comportamentais dos indivíduos em termos de uso de espaço, as quais podem influenciar a dinâmica de populações animais (Stapp & Van Horne 1997). Em pequenos mamíferos, o uso do espaço é influenciado por diversos fatores, tais como estrutura do hábitat (Dueser & Shugart 1978), riscos de predação (Dickman 1992, Artur *et al.* 2004), sistemas de acasalamento (Ryser 1992), período reprodutivo e disponibilidade de recursos (Leiner & Silva 2007, Loretto & Vieira 2005). Nessa tese, pequenos mamíferos foram utilizados como organismos-modelo para discutir o papel de diferentes fatores sobre aspectos do uso do espaço, como seleção de hábitat e organização espacial.

1. Uso e seleção de hábitat

Hábitat pode ser definido como um conjunto de fatores (estrutura da vegetação, água, clima e espaço) independentes de densidade que fornecem à espécie condições para manter uma população viável (Cerqueira 1995, Whittaker *et al.* 1973), de maneira que o hábitat é espécie-específico. Outra definição, utilizada por uma vertente mais evolutiva de estudos relacionados ao hábitat (e.g. Morris *et al.* 2003), está de acordo com a teoria de seleção de hábitats proposta por Rosenzweig (1981). Nessa visão, o hábitat está relacionado à teoria de forrageamento ótimo, aptidão e competição. Dessa maneira, na visão de Rosenzweig (1981), hábitat é um conjunto de

fatores dependentes de densidade que determina a utilização do espaço por indivíduos de uma espécie, sendo que o hábitat selecionado deve ser aquele que proporciona maior aptidão ao indivíduo. As duas vertentes são conflitantes com relação aos efeitos da densidade e competição intra-específica, de maneira que enquanto a primeira vertente tenta entender quais as variáveis de hábitat, independentemente da densidade, que influenciam a distribuição das espécies, a segunda vertente tenta apontar o local mais apropriado para o estabelecimento dos indivíduos, de acordo com o aumento da aptidão. Nessa tese, adotamos o termo hábitat seguindo as definições de Whittaker *et al.* (1973) e Cerqueira (1995).

Os fatores que caracterizam um hábitat variam ao longo do eixo espacial e temporal (Southwood 1977) e a escolha de hábitat por um organismo reflete tal variação (Stapp 1997). Presumindo que os organismos percebem diferenças na qualidade dos hábitats ao longo do eixo de variação, a escolha deve refletir uma estratégia para maximizar a aptidão (Levins 1968). Geralmente, os hábitats selecionados são aqueles que fornecem a melhor relação custo-benefício entre a aquisição de recursos e riscos de predação e interações competitivas (Richards *et al.* 2000, Morris 2003, Hopcraft *et al.* 2005). Porém, organismos percebem e respondem às características do hábitat em uma variedade de escalas (Morris 1987), e quando avaliamos tais respostas em escalas distintas, diferentes fatores emergem como determinantes da distribuição e abundância dos organismos (Haythornthwaite & Dickman 2006, Levin 1992). Em uma escala mais abrangente, fatores como clima e topografia costumam ser mais importantes, enquanto que em uma escala mais local, a estrutura da vegetação, disponibilidade de recursos e interações interespecíficas tendem a ser cruciais (Haythornthwaite & Dickman 2006, Morris 1987). Orians & Wittenberger (1991) demonstraram que aves usam determinadas pistas para escolher locais de nidificação e outras completamente distintas para escolher seus territórios. Ao mesmo tempo,

Morris (1987) apontou para a importância da escolha da escala de observação apropriada, tendo em vista os atributos ecológicos de cada espécie. As três escalas espaciais de observação mais comuns são: macro-habitat, que é o habitat na escala geográfica, ou seja, que compara biomas, domínios morfoclimáticos ou até mesmo fisionomias distintas; meso-habitat, a escala regional, que avalia a escolha do habitat dentro de uma fisionomia; e micro-habitat, a escala mais fina que avalia a preferência dos indivíduos dentro da sua própria área de vida (Dueser & Shugart 1978). A escala temporal de observação também é importante, uma vez que a abundância e distribuição dos organismos podem mudar rapidamente em função de perturbações antropogênicas, mudanças climáticas, a chegada de espécies invasoras (Gurevitch & Padilla 2004) e até mesmo flutuações sazonais na disponibilidade de recursos alimentares (Kelt *et al.* 1999).

Pequenos mamíferos, como os roedores e marsupiais, são organismos aparentemente capazes de avaliar a qualidade do habitat em que vivem (Simonetti 1989). Características estruturais da vegetação relacionadas à disponibilidade de alimento e/ou garantia de proteção contra predadores parecem ser fundamentais na escolha do habitat tanto para os roedores (Dalmagro & Vieira 2005, Stapp 1997), quanto para marsupiais (Chambers & Dickman 2002, Moura *et al.* 2005). Recentemente, análises de seleção de habitat incluindo múltiplas escalas produziram resultados tanto apontando para a emergência de diferentes preditores como responsáveis pelos padrões de abundância e distribuição de espécies em diferentes escalas (Haythornthwaite & Dickman 2006), quanto demonstrando que os mesmos fatores que governam o uso do habitat em uma escala mais local também são importantes em uma escala mais ampla (Kelt *et al.* 1999, Stapp 1997). Porém, avaliações hierárquicas de escolha do habitat mostraram que os pequenos mamíferos escolhem seu habitat em uma escala mais ampla (e.g. macro-habitat

e meso-habitat), já que a partição do micro-habitat é muitas vezes restringida pelo macro-habitat escolhido pelas espécies em primeira instância (Jorgensen & Demarais 1999, Morris 1987).

Além de características estruturais da vegetação, a competição interespecífica também parece desempenhar um papel importante, sendo responsável pela exclusão mútua de espécies no nível do macro-habitat (Dickman 1984) e pelo uso diferencial de componentes do habitat em uma escala menor (Dickman 1986, Maitz & Dickman 2001). Dessa maneira, o uso do habitat pode funcionar como um mecanismo que permite a coexistência de espécies ecologicamente similares através de segregação espacial (Falkenberg & Clarke 1998, Schoener 1974). Por fim, o risco de predação também pode ter uma atuação fundamental na escolha do habitat por pequenos mamíferos (Dickman 1992). Diversos estudos já demonstraram que a cobertura vegetal pode funcionar como um importante abrigo contra predadores para os roedores, e que a redução dessa cobertura pode alterar a utilização do habitat e os padrões de forrageamento por membros desse grupo (Arthur *et al.* 2004, Spencer *et al.* 2005).

2. *Organização espacial*

A organização espacial de uma espécie é o resultado das estratégias adotadas para aumentar seu sucesso reprodutivo e sobrevivência. Baseado no fato de que fêmeas investem desproporcionalmente mais energia do que machos na reprodução (Parker *et al.* 1972), é de se esperar que o sucesso reprodutivo de cada sexo seja determinado por diferentes fatores (Trivers 1972). Enquanto o sucesso reprodutivo das fêmeas depende da aquisição de recursos alimentares e locais para nidificação, o dos machos geralmente é determinado pelo número de fêmeas que eles conseguem fertilizar (Trivers 1972). A territorialidade ocorre quando os indivíduos competem por acesso aos fatores limitantes que maximizam sua aptidão, de forma que essa estratégia é utilizada quando os custos da defesa de uma área exclusiva são menores que os

benefícios adquiridos (Brown & Orians 1970). Dessa maneira, geralmente, a abundância e distribuição de recursos, e.g. alimentos ou membros do sexo oposto, regulam a organização espacial por parte de cada sexo na natureza (Emlen & Oring 1977).

As informações existentes na literatura sugerem que marsupiais didelfídeos possuem um sistema de acasalamento poligínico ou promíscuo, em que as fêmeas ocupam áreas exclusivas e as áreas de vida dos machos sobrepõem tanto com as fêmeas quanto entre si (Croft & Eisenberg 2006). Existem duas hipóteses vigentes para explicar a ocorrência de territorialidade em fêmeas de pequenos mamíferos. Ostfeld (1990) propôs que os padrões de abundância e distribuição dos recursos alimentares consumidos por uma espécie podem predizer a ocorrência de territorialidade na mesma, enquanto a distribuição das fêmeas determina o padrão de distribuição dos machos. De acordo com essa hipótese, espécies que se alimentam de recursos que apresentam distribuição agregada e previsibilidade no tempo e no espaço tendem a exibir territorialidade (Ostfeld 1990). Por outro lado, Wolff (1993) propôs que as fêmeas defendem locais de nidificação, de maneira a reduzir os riscos de infanticídio. Porém, até o momento, pouco se sabe acerca de qual fator determina a territorialidade em fêmeas de marsupiais, e quais as implicações da organização espacial observada sobre os sistemas de acasalamento.

OBJETIVOS

O objetivo central da tese é descrever os padrões de utilização de hábitat de roedores e marsupiais em diferentes escalas espaciais. O primeiro capítulo compara a comunidade de pequenos mamíferos não-voadores que ocupam fragmentos florestais e áreas em restauração, na tentativa de entender como a variação na estrutura da vegetação entre as duas fisionomias

influencia a estrutura das comunidades e as preferências de hábitat apresentadas pelas espécies de pequenos mamíferos. O segundo capítulo avalia a seleção de hábitat por duas espécies de marsupiais pertencentes ao mesmo gênero, em múltiplas escalas. Além de analisar o efeito da escala sobre a escolha do hábitat, esse capítulo também testa a hipótese de que há segregação no uso horizontal e vertical do hábitat pelos congêneres. O terceiro capítulo testa a hipótese de que a cobertura vegetal determina uso de hábitat e os padrões de forrageamento de roedores nas áreas em restauração. O quarto capítulo enfatiza outro aspecto do uso do espaço; no caso, a organização espacial dos machos e fêmeas em uma população de *M. paulensis*. Dessa maneira, esse capítulo investiga o papel do período reprodutivo sobre padrões de sobreposição de áreas de vida, tentando avaliar qual das hipóteses vigentes explica a territorialidade em fêmeas dessa espécie de marsupial.

O entendimento da interação entre a estrutura do hábitat e um dado organismo tem vital importância para a conservação, ao auxiliar na elaboração de planos de manejo (Fisher 2000, Metzger *et al.* 2007). Ao responder tais questões, o projeto poderá descrever quais características estruturais da vegetação são importantes para promover a utilização das áreas em restauração por pequenos mamíferos não-voadores, e assim auxiliar em planos de restauração da dinâmica das comunidades animais e evitar o isolamento das espécies em fragmentos florestais. Além disso, o projeto permitirá o entendimento do papel da escala na percepção e escolha do hábitat por esses organismos.

REFERÊNCIAS

- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago press, Chicago.
- Artur, A.D., Pech, R.P. & Dickman, C.R. 2004. Habitat structure mediates the non-lethal effects of predation on enclosed populations of house mice. *Journal of Animal Ecology* 73:867-877.
- Brown, J.L. & Orians, G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:239-262
- Cerqueira, R. 1995. Determinação de distribuição potenciais de espécies. Pp. 141-161. In: *Tópicos em tratamento de dados biológicos* (Peres-Neto, P.R., Valentin, J.L. & Fernandez, F.A.S., eds). Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 161 pp.
- Chambers, L.K. & Dickman, C.R. 2002. Habitat selection of the long-nosed bandicoot, *Perameles nasuta* (Mammalia, Peramelidae), in a patchy urban environment. *Austral Ecology* 27:334-342.
- Croft, D.B., Eisenberg, J.F., 2006. Behaviour, Pp 229-298. In: *Marsupials* (Armati, P., Dickman, C. & Hume, I.) Cambridge University Press, Cambridge, 373 pp.
- Dalmagro, A.D. & Vieira, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in southern Brazil. *Austral Ecology* 30:353-362
- Dickman, C.R. 1984. Competition and coexistence among the small marsupials of Australia and New Guinea. *Acta Zoologica Fennica* 172:27-31
- Dickman, C.R. 1986. An experimental study of competition between two species of dasyurid marsupials. *Ecological Monographs* 56: 221-241.

- Dickman, C.R. 1992. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. *Ecology* 73: 313-322
- Dueser, R.D. & Shugart, H.H. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59:89-98.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223
- Falkenberg, J. C. & Clarke, J.A. 1998. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks. *Journal of Mammalogy* 79:558-68.
- Fisher, D.O. 2000. Effects of vegetation structure, food and shelter on the home range and habitat use of an endangered wallaby. *Journal of Applied Ecology* 37: 660-671.
- Gurevitch, J. & Padilla, D.K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19:470-474
- Haythornthwaite, A.S. & Dickman, C.R. 2006. Distribution, abundance and individual strategies: a multi-scale analysis of dasyurid marsupials in arid central Australia. *Ecography* 29:285-300
- Hopcraft, J.G.C., Sinclair, A.R.E. and Packer, C. 2005. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology* 75: 559-566.
- Jorgensen, E.E. & Demarais, S. 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80:421-429.
- Kelt, D.A.; Meserve, P.L.; Patterson, B.D. & Lang, B.K. 1999. Scale dependence and scale independence in habitat associations of small mammals in southern temperate rainforest. *Oikos* 85:320-334.

- Leiner, N.O. & Silva, W.R. 2007. Effects of resource availability on the use of space by the mouse opossum *Marmosops paulensis* (Didelphidae) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. *Acta Theriologica* 52:197-204.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Loretto, D. & Vieira, M.V. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements of the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy* 86:287-293
- Maitz, W.E. & Dickman, C.R. 2001. Competition and habitat use in native Australian *Rattus*: is competition intense, or important? *Oecologia* 128:526-538
- Metzger, K.L., Sinclair, A.R.E., Campbell, K.L.I., Hilborn, R., Hopcraft, J.G.C., Mduma, S.A.R. and Reich, R.M. 2007. Using historical data to establish baselines for conservation: the black rhinoceros (*Diceros bicornis*) of the Serengeti as a case study. *Biological Conservation* 139:358-374.
- Morris, D.W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68:362-369.
- Morris, D.W. 2003. Toward and ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13
- Moura, M.C.; Caparelli, A.C.; Freitas, S.R. & Vieira, M.V. 2005. Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:337-342
- Orians, G.H. & Wittenberger, J.F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* 173: S29-S49

- Ostfeld, R.S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 5:411-415
- Parker, G.A., Baker, R.R. & Smith, V.G.F. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology* 36:529-553.
- Richards, S.A., Nisbet, R.M., Wilson, W.G. and Possingham, H.P. 2000. Grazers and diggers: exploitation competition and coexistence among foragers with different feeding strategies on a single resource. *American Naturalist* 155: 266-279.
- Rosenzweig, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62:327-335
- Ryser, J. 1992. The mating system and male mating success of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. *Journal of Zoology, London* 228:127-139.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Simonetti, J.A. 1989. Microhabitat use by small mammals in Central Chile. *Oikos* 56:309-318.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46:337-365
- Spencer, R.J., Cavanough, V.C., Baxter, G.S. & Kennedy, M.S. 2005. Adult free zones in small mammal populations: response of Australian native rodents to reduced cover. *Austral Ecology* 30:868-876.
- Stapp, P. 1997. Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanisms across multiple scales. *Journal of Mammalogy* 78:1128-1143.
- Stapp, P. & Van Horne, B. 1997. Response of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) to shrubs in short-grass prairie: linking small-scale movements and the spatial distribution of individuals. *Functional Ecology* 11:644-651

- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*: 136-179. Campbell, B.G. (Ed). Chicago: Aldine
- Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, S.B. 1973. Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist* 107:321-338
- Wolff, J. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68:364-370.

**Estudo comparativo da estrutura de comunidades de pequenos mamíferos não-voadores
em fragmentos florestais e em áreas em processo de restauração situadas na Mata**

Atlântica

Leiner¹, N.O. & Silva², W.R.

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brasil

²Laboratório de Interações Vertebrados-Plantas, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, SP, Brasil

Palavras-chave: conservação, estrutura da vegetação, seleção de hábitat, reflorestamento, Mata Atlântica, marsupiais, roedores.

Autor para correspondência: naleiner@gmail.com

Resumo

Os processos de perda e transformação de habitats provocam modificações na complexidade e heterogeneidade da paisagem em diferentes escalas, o que geralmente induz mudanças na composição e estrutura das comunidades animais e vegetais. O objetivo desse estudo foi avaliar se há diferenças na composição e estrutura de comunidades de pequenos mamíferos que ocorrem em fragmentos florestais e em áreas em restauração, e investigar padrões de seleção de hábitat das espécies que possam explicar a composição das comunidades. Através de um esforço de 12.000 armadilhas-noite, foram capturadas onze espécies de pequenos mamíferos, sendo sete roedores e quatro marsupiais. O roedor *Akodon cf. cursor* foi a espécie dominante em ambos os habitats, totalizando 55% do total de capturas. Os fragmentos florestais e as áreas em restauração foram bastante diferentes em termos de estrutura da vegetação e em termos de composição e estrutura das comunidades de pequenos mamíferos. Nos fragmentos, *Sooretamys angouya* e membros do gênero *Marmosops* foram comuns, enquanto a comunidade das áreas em restauração apresentou maior de abundância *A. cf. cursor* e *Oxymycterus* sp. Os padrões de preferência de hábitat estiveram associados à capacidade intrínseca das espécies de ocupar habitats alterados e a características da vegetação que fornecem maior proteção contra predadores e disponibilidade de recursos alimentares, tais como cobertura de folhíço em *S. angouya*, sub-bosque desenvolvido em membros do gênero *Marmosops* e cobertura vegetal no estrato inferior em *A. cf. cursor*. Apesar do baixo sucesso de captura (1,84%), os resultados sugerem que os pequenos mamíferos não-voadores ainda não responderam positivamente ao programa de restauração estabelecido na área de estudo, dado que a espécie mais comum em ambas os habitats é *A. cf. cursor*, que tende a proliferar em ambientes perturbados, e que espécies consideradas sensíveis a modificações na estrutura da vegetação (e.g. *Marmosops incanus* e *Marmosops paulensis*) parecem estar restritas aos fragmentos florestais.

INTRODUÇÃO

Os processos de perda e transformação de habitats provocam modificações na complexidade e heterogeneidade da paisagem em diferentes escalas, seja através da formação de mosaicos de unidades fisionômicas distintas como através da diminuição de estratificação vertical e heterogeneidade espacial em determinadas fisionomias. Diversos estudos têm procurado entender os efeitos de tais processos sobre as populações e comunidades vegetais e animais (e.g. Bender *et al.* 1998, Maclean *et al.* 2005), demonstrando que ao passo que algumas espécies podem se beneficiar das alterações na estrutura do hábitat, outras podem se tornar raras ou localmente extintas.

A Mata Atlântica é um ecossistema com alta diversidade de espécies animais e vegetais (Fonseca 1985), e também um dos mais ameaçados dos Neotrópicos, principalmente em função da fragmentação de habitats (Stallings 1989). Atualmente, a Mata Atlântica ocupa entre 11.4 e 16% de sua área original, sendo que aproximadamente 40% da área remanescente correspondem a fragmentos menores que 100 hectares (Ribeiro *et al.*, no prelo). A alarmante perda de hábitat, somada ao alto grau de endemismo de suas espécies, coloca este ecossistema como a quarta área prioritária para a conservação em todo o mundo (Myers *et al.* 2000).

Entre os mamíferos, pequenos mamíferos não-voadores constituem o grupo mais diverso da região Neotropical (Voss & Emmons 1996) e correspondem a aproximadamente 75% de todas as espécies de mamíferos endêmicas da Mata Atlântica (Costa *et al.* 2000). Membros desse grupo apresentam graus de sensibilidade e respostas distintas às perturbações (Pardini *et al.* 2005), de maneira que há tanto espécies especialistas de micro-hábitat (e.g. Orrock *et al.* 2000) quanto espécies consideradas totalmente generalistas com relação ao hábitat em que vivem (e.g.

DeGraaf 1991). Dessa maneira, em geral, alterações na estrutura da vegetação influenciam a composição e estrutura da comunidade de pequenos mamíferos não-voadores (e.g. Pardini *et al.* 2005). Dentro desse contexto, o presente estudo teve como objetivos: 1) avaliar se existem diferenças na composição, riqueza e diversidade das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores que ocupam fragmentos florestais e áreas em restauração, 2) investigar quais características da estrutura desses habitats que podem influenciar a composição de espécies de pequenos mamíferos não-voadores, através da avaliação das preferências de componentes de habitat por espécies desse grupo.

ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi realizado na fazenda Intermontes, uma área particular de 343 hectares que está localizada no município de Ribeirão Grande, sudeste do Estado de São Paulo (Figura 1.1). A área apresenta um clima temperado úmido sem estiagem (*Cfb*), de acordo com a classificação de Koeppen e o relevo é do tipo “montanhas com vales profundos”, de maneira que os fundos dos vales muitas vezes ultrapassam 800 m de altitude e os picos estão acima dos 1000 m de altitude (Companhia de Cimento Ribeirão Grande 2003). Nos meses mais frios, a temperatura média geralmente é menor do que 18°C, enquanto nos meses mais quentes a temperatura média não costuma ultrapassar os 22°C (Nimer 1986). A precipitação média é aproximadamente 1300 mm por ano, com chuvas concentradas em dezembro, janeiro e fevereiro.

A fazenda Intermontes é propriedade da Companhia de Cimento Ribeirão Grande (CCRG) que tem como principal atividade a exploração de calcário e argila para produção de cimento. Como medida compensatória do corte da vegetação para expansão da atividade mineradora, a

CCRG contratou o Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal da ESALQ para colocar em prática um plano em restauração da fazenda Intermontes. O reflorestamento foi concluído há seis anos, através do plantio de espécies nativas, resgate e uso do banco de sementes alóctone nas áreas de pasto e do isolamento de fatores de degradação nos trechos de floresta encontrados. No total, foram utilizadas 63 espécies distintas pertencentes a 27 famílias. Destas espécies, 31.7% pertencem ao grupo das plantas pioneiras enquanto 68.3% são espécies de sucessão tardia e clímax (para mais detalhes ver lista de espécies utilizadas no processo de restauração em Nave 2005).

Atualmente, a fazenda é composta por um mosaico de unidades fisionômicas, como fragmentos florestais que já existiam antes do reflorestamento, áreas de pasto em processo de restauração arbórea decorrente do reflorestamento, áreas de pasto sem regeneração e capoeiras resultantes de regeneração natural (Figura 1.1). Tanto as áreas de pasto, que foram submetidas ao programa em restauração (denominadas áreas em restauração), quanto os fragmentos florestais foram amostrados nesse estudo. Os trechos de floresta apresentam vegetação secundária, porém com estratos bem definidos e árvores de grande porte. A composição florística nesses trechos possui predominância de espécies de floresta estacional semidecidual, porém com diversas espécies típicas de floresta ombrófila densa devido à proximidade com a Serra de Paranapiacaba (Companhia de Cimento Ribeirão Grande 2003). Já as áreas em restauração são dominadas por uma espécie de gramínea exótica, *Brachiaria decumbens*, que parece dificultar o crescimento e estabelecimento das espécies nativas. Apesar de algumas espécies utilizadas no processo de restauração já terem atingido a idade adulta, como *Senecio brasiliensis*, *Solanum variabile*, *Senna multijuga* e *Leandra sp.*, as áreas em restauração possuem dossel descontínuo e cobertura herbácea, com ausência de um sub-bosque desenvolvido.

MÉTODOS

Captura-Marcação-Recaptura

As amostragens foram realizadas em duas áreas em restauração e dois fragmentos florestais, totalizando quatro áreas distintas. As áreas em restauração e de floresta escolhidas são muito próximas uma da outra (menos de 10 metros de distância), de maneira que a ausência de trânsito das espécies entre as áreas deve ser consequência de uma escolha da estrutura da vegetação e não da distância entre as áreas ou de problemas associados à estrutura da matriz que separa as áreas. Foram amostrados dois conjuntos, formados por uma área de mata e uma área em restauração que possuem uma divisão abrupta, em que era visivelmente perceptível o momento em que terminava uma unidade e começava a outra. Para assegurar a independência entre os conjuntos, a distância entre eles é de mais de 3 km. O primeiro conjunto é composto por um fragmento florestal de aproximadamente oito ha e uma área em restauração adjacente, onde o plantio foi realizado entre 2001 e 2002. O segundo conjunto é composto por uma área em restauração, onde o plantio foi realizado entre 2002 e 2003, adjacente ao maior fragmento florestal da fazenda (20 ha). Em cada área de cada conjunto foram dispostas grades de captura idênticas, compostas por cinco linhas paralelas distantes 20 metros entre si (Figura 1.2). Cada linha contém cinco estações de captura (separadas por 20 metros), onde foram colocadas duas armadilhas do tipo Sherman (modelo XLF15, 10,5 x 12 x 37,6 cm).

Sessões mensais de captura foram realizadas entre agosto de 2006 e outubro de 2007. Cada sessão foi composta por quatro noites consecutivas, nas quais as armadilhas foram iscadas

com rodelas de lingüiça suína defumada. Essa isca foi escolhida em detrimento de outras opções mais comuns, como a combinação de pasta de amendoim e outros ingredientes, com base em um estudo anterior realizado na Fazenda Intermontes, que obteve 20 e 4,5% de sucesso de captura de pequenos mamíferos não-voadores em um fragmento florestal e uma área em restauração respectivamente (D. Gaspar, comunicação pessoal). Os animais capturados foram marcados individualmente com brincos numerados, sendo registrados a espécie, massa, sexo, condição reprodutiva, ponto, data de captura e medidas biométricas (cabeça-corpo, cauda, pata traseira, orelha); e no caso dos marsupiais, estimativa da idade com base na erupção dos molares superiores (Macedo *et al.* 2006). Para fins de identificação, alguns espécimes foram sacrificados, taxidermizados e depositados no laboratório de ecologia animal da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ).

Caracterização dos habitats

Os dados de estrutura do habitat foram coletados em todas as estações de captura de cada área. Sete variáveis de estrutura do habitat foram medidas: cobertura vegetal (herbáceos e lenhosos), cobertura de pedras, cobertura de folhiço, cobertura de dossel e obstrução foliar vertical em três alturas (0-0.5 m, 0.5-1.0 m e 1.0-1.5 m). Essas variáveis foram escolhidas com base em Freitas *et al.* (2002). Tais medidas foram tomadas usando uma tela quadrada de 0,25 m² (0,50 m X 0,50 m) de madeira, dividida por fios de nylon em 100 quadrados abertos (Figura 1.3A). Cada medida consistiu em contar o número de quadrados visualmente obstruídos, sendo que os quadrados obstruídos foram aqueles com 50% ou mais de obstrução visual. Mais detalhes dessa metodologia estão disponíveis em Freitas *et al.* (2002). Em cada estação de captura, as variáveis de estrutura de habitat foram medidas em cinco pontos diferentes: no centro da estação de captura, a 3 metros do ponto central na direção norte, a 3 metros do ponto central na direção

leste, a 3 metros do ponto central na direção sul e a 3 metros do ponto central na direção oeste (Figura 1.3B). Esses cinco pontos foram marcados com estacas para facilitar as medidas.

As medidas de obstrução vertical foram obtidas com o observador posicionado na estaca central, apontando a tela para cada uma das quatro estacas localizadas a 3 m de distância. Para cada medida, a tela foi segura na posição vertical em cada uma das três alturas distintas (0.5, 1.0, e 1.5), e o observador considerava apenas a vegetação entre a tela e a estaca para qual ele apontava (Figura 1.3C). A medida de cobertura de dossel foi obtida com o observador segurando a tela acima da própria cabeça (Figura 1.3C) e avaliando a porcentagem de quadrados obstruídos pelo dossel em cada uma das cinco estacas. Já as medidas de cobertura vegetal, pedras e folhiço foram obtidas segurando a tela na horizontal, paralelamente ao solo (a aproximadamente 60 cm), e observando o solo em cada uma das cinco estacas (Figura 1.3C). É importante ressaltar que essas três últimas variáveis são complementares, ou seja, a soma da porcentagem de cobertura vegetal, de pedras e folhiço é sempre 100%. As medidas foram tomadas apenas uma vez na estação úmida, já que a variação mensal das variáveis de hábitat costuma ser desprezível (E.M. Vieira e M.V. Vieira, comunicação pessoal). A estrutura geral dos macrohábitats foi comparada através de uma MANOVA, após a transformação dos dados de estrutura da vegetação através do arcosseno da raiz quadrada.

A composição e estrutura das comunidades

O sucesso de captura, assim como a composição de espécies, foi avaliado em cada uma das áreas amostradas. O sucesso de captura foi estimado através do número total de capturas dividido pelo esforço amostral (número de armadilhas-noite), multiplicado por 100. Parâmetros de estrutura da comunidade foram estimados e comparados entre cada uma das áreas amostradas. Para comparar a riqueza entre as áreas, construímos curvas de rarefação baseadas no número de

indivíduos, utilizando a riqueza observada. Curvas de rarefação baseadas no número de amostras foram construídas separadamente para cada área amostrada, a fim de avaliarmos a eficiência do método de captura através da comparação entre a riqueza observada (Mao Tau) e a riqueza estimada (Chao2). As estimativas de riqueza foram calculadas com auxílio do programa EstimateS 8.0 (Colwell 2005). A diversidade foi calculada através do índice de Shannon-Wiener (Krebs 1999), que leva em conta a proporção de indivíduos de cada espécie em relação ao total, e a equitabilidade foi calculada através do índice de Pielou (Krebs 1999). Para comparar os valores de diversidade entre áreas foi utilizado o teste t de Hutcheson, que é uma variação do teste t de Student proposto para comparação entre índices de diversidade (Zar 1999). Por fim, para avaliar a similaridade na composição das comunidades entre as áreas foi realizada uma análise de agrupamento, utilizando as médias das distâncias euclidianas entre os grupos.

Uso de hábitat

Para investigar a preferência das espécies por cada um dos habitats (fragmento e área em restauração) foi realizado um teste de qui-quadrado para cada espécie com número amostral suficiente, em que o observado foi a abundância absoluta daquela espécie em cada fisionomia, revelada pelas capturas, e o esperado foi baseado no número de armadilhas em cada uma das fisionomias. Para determinar a relação entre estrutura da vegetação e ocorrência local das espécies de pequenos mamíferos não-voadores, foi realizada uma regressão logística para aquelas espécies com número amostral suficiente. Na regressão, utilizamos como variável dependente a presença/ausência de cada espécie nas estações de captura, enquanto as variáveis independentes foram as variáveis de estrutura do habitat que não apresentavam correlação entre si, no caso, cobertura vegetal, cobertura de dossel e obstrução vertical entre 0 e 0.5 m.

RESULTADOS

Caracterização dos habitats

Os fragmentos florestais e as áreas em restauração foram significativamente distintos com relação à estrutura do habitat (Wilk's $\lambda=0.23$, $gl=6$, $p<0.0001$, ver tabela 1.1). Os fragmentos apresentaram maior cobertura de serrapilheira no solo, assim como dossel e estratos arbustivos mais fechados do que as áreas em restauração. Nos fragmentos, a estratificação vertical é bem definida e a densidade de árvores é consideravelmente maior do que nos reflorestamentos. Por outro lado, as áreas em restauração possuem solo recoberto por *Brachiaria decumbens*, o que dificulta o crescimento e estabelecimento das plantas nativas, explicando a menor cobertura de dossel e a distribuição esparsa das árvores nos diferentes estratos.

A composição e estrutura das comunidades

Entre agosto de 2006 e outubro de 2007, foram obtidas 222 capturas, de 151 indivíduos pertencentes a onze espécies de pequenos mamíferos não voadores, através de um esforço de 12.000 armadilhas-noite, obtendo-se um sucesso de captura de 1,84%. Foram capturadas sete espécies de roedores murídeos, *Akodon cf. cursor*, *Sooretamys angouya*, *Brucepattersonius iheringi*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oxymycterus sp.* e *Thaptomys nigrita*, e quatro marsupiais, sendo estes *Gracilinanus microtarsus*, *Marmosops incanus*, *Marmosops paulensis* e *Philander frenata* (tabela 1.2). A riqueza total observada foi de 11 espécies, variando entre 5 e 7 espécies por sítio, ao passo que a diversidade total foi de 2,60, variando entre 2,49 e 1,46 por sítio amostrado (tabela 1.2). O roedor *A. cf. cursor* foi espécie dominante na fazenda, representando 55% do total de capturas, enquanto cada uma das nove espécies restantes representou menos de 10% das capturas.

A composição de espécies dos dois fragmentos florestais foi semelhante quando

comparada com a composição de espécies presente nas áreas restauradas (Figura 1.5), apesar de termos observado diferenças na composição de espécies entre os fragmentos, assim como entre as áreas restauradas. *Sooretamys angouya*, *Marmosops paulensis* e *Thaptomys nigrita* estiveram restritos aos fragmentos florestais, enquanto *Oxymycterus* sp. e *Oligoryzomys nigripes* foram observados apenas nas áreas em restauração (veja tabela 1.2). O fragmento 1 apresentou a comunidade mais rica, enquanto os valores de riqueza estimada foram semelhantes nas outras áreas amostradas (ver valores de riqueza estimada, na tabela 1.2). Já as curvas de rarefação baseadas no número de amostras, feitas separadamente para cada sítio amostrado, sugerem que poucas espécies novas devem ser acrescentadas a comunidade com o aumento do esforço amostral, devido à desaceleração observada na curva de acumulação de espécies (Figura 1.5). Com relação à diversidade, o teste t de Hutcheson aponta que os fragmentos florestais apresentam diversidade significativamente mais alta, especialmente o fragmento 1, do que as áreas restauradas (tabela 1.2). Ao mesmo tempo, os resultados indicam que as duas áreas em restauração são muito semelhantes, não só em termos de composição de espécies e riqueza, mas também em termos de diversidade de espécies (tabela 1.2).

Uso de hábitat

Houve seleção de macro-hábitat pela maior parte das espécies, dado que a frequência de captura foi bastante distinta entre os dois macro-hábitats, inclusive com espécies que foram encontradas exclusivamente nos fragmentos florestais ou nas áreas em restauração. Entre as espécies que foram encontradas nos dois macro-hábitats, os resultados apontam que *Marmosops incanus* ($\chi^2=7,36$, gl=1, $p<0,006$) e *Philander frenata* ($\chi^2=9$, gl=1, $p<0,003$) selecionaram os fragmentos florestais, enquanto *A. cf. cursor* ($\chi^2=22,5$, gl=1, $p<0,0001$) e *G. microtarsus* ($\chi^2=3,76$, gl=1, $p<0,05$) foram mais abundantes nas áreas em restauração. Por outro lado,

Brucepattersonius sp. não demonstrou uma preferência clara entre os dois habitats ($\chi^2=0,5$, gl=1, $p<0,4$). Em uma escala mais local, foi possível avaliar a relação entre as variáveis de estrutura de vegetação e a ocorrência dos pequenos mamíferos para apenas três espécies, sendo estas *A. cf. cursor*, *Sooretamys angouya* e *Oxymycterus* sp. A ocorrência de *A. cf. cursor* parece estar relacionada à cobertura vegetal ($G=10,44$, gl=3, $p<0,001$), enquanto não foi encontrada nenhuma relação significativa entre a estrutura da vegetação e a distribuição de *Oxymycterus* sp. nas áreas em restauração ($G=4,97$, gl=3, $p=0,17$). Dado que *S. angouya* ocorreu exclusivamente no fragmento 2, onde a cobertura de serrapilheira é uma variável extremamente representativa, optamos por utilizar essa variável ao invés da cobertura vegetal na regressão logística. De fato, como esperado, a distribuição dessa espécie está relacionada a este componente do habitat ($G=28,24$, gl=3, $p<0,001$).

DISCUSSÃO

Em geral, áreas de Mata Atlântica abrigam entre cinco e oito espécies de marsupiais e entre quatro e catorze espécies de roedores (Bergallo 1994, Rocha 2004, Vieira 1999). A riqueza de espécies da região da fazenda Intermontes está dentro da faixa de variação proposta por Vieira (1999), que observou uma variação de 3 a 16 espécies por sítio com base na compilação de dados de 40 sítios de Mata Atlântica com diferentes graus de preservação. Os nossos resultados se assemelham bastante ao de Rocha (2004), que encontrou nove espécies de pequenos mamíferos ao estudar a região do Pontal do Paranapanema, incluindo seus pequenos fragmentos florestais. Porém, o sucesso de captura do estudo de Rocha (2004), que também foi realizado em uma área de floresta semi-decídua, foi muito superior ao nosso. É provável que a baixa capturabilidade dos

marsupiais e roedores, com exceção de *Akodon cf. cursor*, na fazenda Intermontes seja uma conseqüência do grau de perturbação dos fragmentos pequenos e das áreas em restauração.

Apesar da baixa capturabilidade, os resultados da curva de rarefação indicam que a riqueza de espécies observada está bem próxima da riqueza estimada, ou seja, poucas espécies novas devem ser acrescentadas a comunidade com aumento do esforço amostral. Entre as espécies que podem ser acrescentadas, e que estão ausentes provavelmente devido ao tipo de metodologia utilizada para captura de pequenos mamíferos, estão membros do gênero *Monodelphis*, e espécies arborícolas e de grande tamanho corporal, como é o caso do roedor *Kannabateomys amblyonix*. De fato, a ocorrência dessas espécies está registrada em outros estudos realizados com armadilhas de queda (*pitfalls*) nas proximidades da fazenda Intermontes (Leiner, dados não publicados). Dessa maneira, novos métodos de captura, como armadilhas de queda e armadilhas de dossel, devem ser incluídos no futuro para assegurar uma representação completa da comunidade de pequenos mamíferos da fazenda Intermontes.

Composição e estrutura das comunidades

Os fragmentos florestais e as áreas em restauração foram bastante distintos no que diz respeito à diversidade de espécies. A menor diversidade encontrada nas áreas em restauração provavelmente está associada à forte dominância numérica de *A. cf. cursor* nessas comunidades, ao passo que nos fragmentos florestais a distribuição de abundância das espécies foi mais uniforme. De fato, *A. cf. cursor* é considerada uma espécie generalista, que tende a proliferar em habitats alterados e perturbados (Stevens & Husband 1998). Dessa maneira, a dominância de *A. cf. cursor* na comunidade pode funcionar como indicador do status de perturbação da área e do empobrecimento da comunidade. Além disso, a presença de diferentes estratos verticais nos

fragmentos é importante, pois pode auxiliar na segregação espacial entre espécies (Cunha & Vieira 2002, ver capítulo 2), favorecendo a riqueza e diversidade (Malcolm 1995).

Conforme esperado, a composição de espécies também variou entre os macro-habitats amostrados. Os marsupiais *Marmosops incanus* e *M. paulensis* foram capturados quase que exclusivamente nos fragmentos florestais, ao passo que os roedores *Oligoryzomys nigripes* e *Oxymycterus* sp. foram observados apenas nas áreas em restauração. Dada a proximidade entre os dois macro-habitats, não se pode excluir a possibilidade de que essas espécies sejam capazes de fazer o percurso de ida e volta entre os macro-habitats indiscriminadamente. Porém, os dados de preferência de habitat dessas espécies argumentam contra essa possibilidade. De fato, a diferença na composição de espécies parece refletir as preferências de uso de habitat das espécies, de maneira que a estrutura dos habitats funciona como preditora da composição da assembléia de espécies de pequenos mamíferos, como já demonstrado em outros estudos (e.g. Dueser & Shugart 1978).

Uso de habitat

Pequenos mamíferos, em geral, selecionam habitats com base em características estruturais da vegetação que determinam a relação entre disponibilidade de alimento, proteção contra predadores e interações competitivas (Morris 2003). Os membros do gênero *Marmosops*, por exemplo, não utilizaram as áreas em restauração provavelmente devido à baixa complexidade estrutural (*sensu* August 1983) e ausência de sub-bosque nessas áreas (ver capítulo 2). Apesar de *Gracilinanus microtarsus* apresentar hábitos alimentares e locomotores semelhantes aos membros do gênero *Marmosops* (Eisenberg & Redford 1999), *G. microtarsus* foi capaz de utilizar as áreas em restauração. Pardini *et al.* (2005) encontraram resultados semelhantes quando compararam fragmentos com diferentes graus de perturbação e sugeriram

que a explicação para a seleção de macro-habitats pode residir em características intrínsecas das espécies, relacionadas à tolerância de cada espécie a perturbações e alterações do habitat.

Indivíduos de *Sooretamys angouya* selecionaram áreas com alta cobertura de folhiço, o que pode estar relacionado à disponibilidade de recursos alimentares (Freitas *et al.* 2002), ou à proteção contra predadores e variações microclimáticas. Essa preferência explica porque essa espécie foi capturada apenas no maior fragmento florestal amostrado, enquanto esteve ausente das áreas em restauração, onde a cobertura de folhiço é baixa. Ao contrário de *S. angouya*, *Oxymycterus sp.* foi encontrado exclusivamente nas áreas em restauração. Essa espécie é comum em campos abertos (Eisenberg & Redford 1999), onde as gramíneas são abundantes e as árvores são esparsas. Uma vez que as áreas em restauração são inteiramente compostas por alta cobertura de gramíneas e vegetação aberta, *Oxymycterus sp.* não apresentou seleção por nenhum componente de habitat das áreas em restauração

Embora *A. cf. cursor* seja considerado generalista com relação ao uso de habitats, essa espécie foi mais abundante nas áreas em restauração e sua distribuição local foi determinada pela abundância de cobertura vegetal no estrato inferior dos habitats. Esse resultado está de acordo com outros estudos realizados em áreas rurais e de restinga, onde *A. cf. cursor* também esteve associado a áreas com maior cobertura vegetal próxima do chão, maior cobertura de folhiço e sub-bosque desenvolvido (Gentile 1996, Freitas 1995). Tal preferência está possivelmente associada à proteção contra predadores, uma vez que a cobertura vegetal pode fornecer abrigo, oportunidades de nidificação e rotas de fuga seguras (Jacob & Brown 2000).

Até o momento, estudos em restauração florestal têm sido essencialmente botânicos (Young 2000), de maneira que estudos focando o efeito de programas de restauração sobre comunidades animais são muito escassos. Apesar do baixo sucesso de captura, os nossos resultados sugerem

que os pequenos mamíferos não-voadores ainda não responderam positivamente ao programa de restauração estabelecido na área de estudo. Isso porque a espécie mais representativa da comunidade é *Akodon cf. cursor*, que é tida como indicadora de ambientes perturbados (Stevens & Husband 1998), e porque algumas espécies parecem estar restritas aos fragmentos florestais, especialmente espécies sensíveis a alterações na estrutura do hábitat. A restauração de ambientes degradados está baseada no princípio de que a reconstrução do hábitat deve ser suficiente para reabilitar as comunidades naturais de todos os organismos (Litt *et al.* 2001), dessa maneira, raramente levando em conta requisitos para recuperação de fauna, como preferências de hábitat das diversas espécies que compõe uma comunidade. Com base nos resultados que obtivemos a respeito do uso de hábitat, podemos sugerir que a utilização de plantas de sub-bosque em futuros plantios pode acelerar a recolonização das áreas restauradas por pequenos mamíferos. Além disso, sugerimos um monitoramento de longo prazo na área para acompanhar modificações na estrutura da vegetação e das comunidades, e identificar em que ponto o hábitat restaurado se torna apropriado para as espécies de pequenos mamíferos mais sensíveis a alterações no ambiente.

AGRADECIMENTOS: Ao Dr. Alexandre Percequillo, pela identificação dos roedores coletados na Fazenda Intermontes, e aos Drs. M.A.R. Mello, M.V. Vieira pelos comentários e sugestões na primeira versão do manuscrito. A Capes, pelo auxílio financeiro, e a Companhia de Cimento Ribeirão Grande pelo fornecimento da infra-estrutura e logística para a realização desse trabalho.

REFERÊNCIAS

- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507
- Bender, D.J., Contreras, T.A. & Fahrig, L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta analysis of the patch size effect. *Ecology* 79:517-533.
- Bergallo, H.G. 1994. Ecology of small mammal community in an Atlantic forest area in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 29:197-217
- Colwell, R.K. 2005. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. (purl.oclc.org/estimates).
- Companhia de Cimento Ribeirão Grande 2003. *Ampliação da Mina Limeira: estudo de impacto ambiental*. São Paulo, vol.2, v6.
- Costa, L.P.; Leite, Y.L.R.; Fonseca, G.A.B. & Fonseca, M.T. 2000. Biogeography of South American Forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32:872-881
- Cunha, A.A. & Vieira, M.V. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. *Journal of Zoology, London* 258:419-426
- DeGraaf, R.M. Sryder, D.P. & Hill, B.J. 1991. Small mammal habitat associations in poletimber and sawtimber stands of four forest cover types. *Forest Ecology and Management* 46:227-242.
- Dueser, R.D. & Shugart, H.H. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59:89-98.

- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. Vol 3. The University of Chicago Press, Chicago.
- Fonseca, G.A.B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 34:17-34.
- Freitas, S.R. 1995. *Estudos de preferência de microhabitats por pequenos mamíferos na mata de restinga de Barra de Maricá, RJ*. Monografia apresentada para o título de bacharel em Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ. 62 pp.
- Freitas, S.R.; Cerqueira, R. & Vieira, M.V. 2002. A device and standard variables to describe microhabitat structure of small mammals based on plant cover. *Brazilian Journal of Biology* 62:795-800.
- Gentile, R. 1996. *Dinâmica de populações, comparação entre estimadores populacionais e efeitos de estrutura de habitat em uma comunidade de pequenos mamíferos em uma área rural, município de Sumidouro, RJ*. Dissertação apresentada para obtenção do título de mestre em Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ. 146pp.
- Jacob, J. & Brown, J.P. 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91:131-138
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology* (2nd edition). Addison Wesley Longman, California
- Litt, A.R., Provencher, L., Tanner, G.W. & Franz, R. 2001. Herpetofaunal responses to restoration treatments of longleaf pine sandhills in Florida. *Restoration Ecology* 9:462-474
- Macedo, J. S., D. Loretto, M. V. Vieira, and R. Cerqueira. 2006. Classes dentárias e de desenvolvimento em marsupiais: um método de análise para animais vivos em campo. *Mastozoologia Neotropical* 13:133-136

- Maclean, I.M.D., Hassal, M., Boar, R.R. & Lake, I.R. 2005. Effects of disturbance and habitat loss on papyrus-dwelling passerines. *Biological Conservation* 131:349-358.
- Malcolm, J.R. 1995. Forest structure and abundance and diversity of neotropical small mammals. In: *Forest canopies* (Lowman, M.D. & Nadkarni, N.M., eds). Academic Press, San Diego.
- Morris, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca, G.A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nave, A.G. 2005. *Banco de sementes autóctone e alóctone, resgate de plantas e reflorestamento de vegetação nativa na fazenda Intermontes, município de Ribeirão Grande, SP*. Tese apresentada à Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, para obtenção do título de doutor em recursos florestais, com opção em silvicultura e manejo florestal. São Paulo, Brasil.
- Nimer, E. 1986. *Climatologia do Brasil*. IBGE, Rio de Janeiro, 421 pp.
- Orrock, J.L., Pagels, J.F., McShea, W.J. & Harper, E.K. 2000. Predicting habitat suitability and quality for a small mammal: the effect of scale and resolution. *Ecological Applications* 10:1356-1366.
- Pardini, R., de Souza, S.M., Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124:253-266
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F., Hirota, M. In press. Brazilian Atlantic forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*

- Rocha, F.S. 2004. *Conservação de pequenos mamíferos no Pontal de Paranapanema (SP): diagnóstico de padrões de comunidades e sugestões de manejo*. Tese de doutorado apresentada à Universidade de São Paulo, para obtenção do título de doutor em Ecologia. São Paulo, Brasil.
- Stallings, J.R. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian Park. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 34:153-200.
- Stevens, S.M. & Husband, T.P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 85:1-8
- Vieira, E.M. 1999. *Estudo comparativo de comunidades de pequenos mamíferos em duas áreas de Mata Atlântica situadas a diferentes altitudes no sudeste do Brasil*. Tese de doutorado apresentada à Universidade Estadual de Campinas, para obtenção do título de doutor em Ecologia. Campinas, Brasil.
- Voss, R.S. & Emmons, L.H. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforest: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230:1-115.
- Young, T.P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92:73-83
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, New Jersey, USA.

FIGURAS

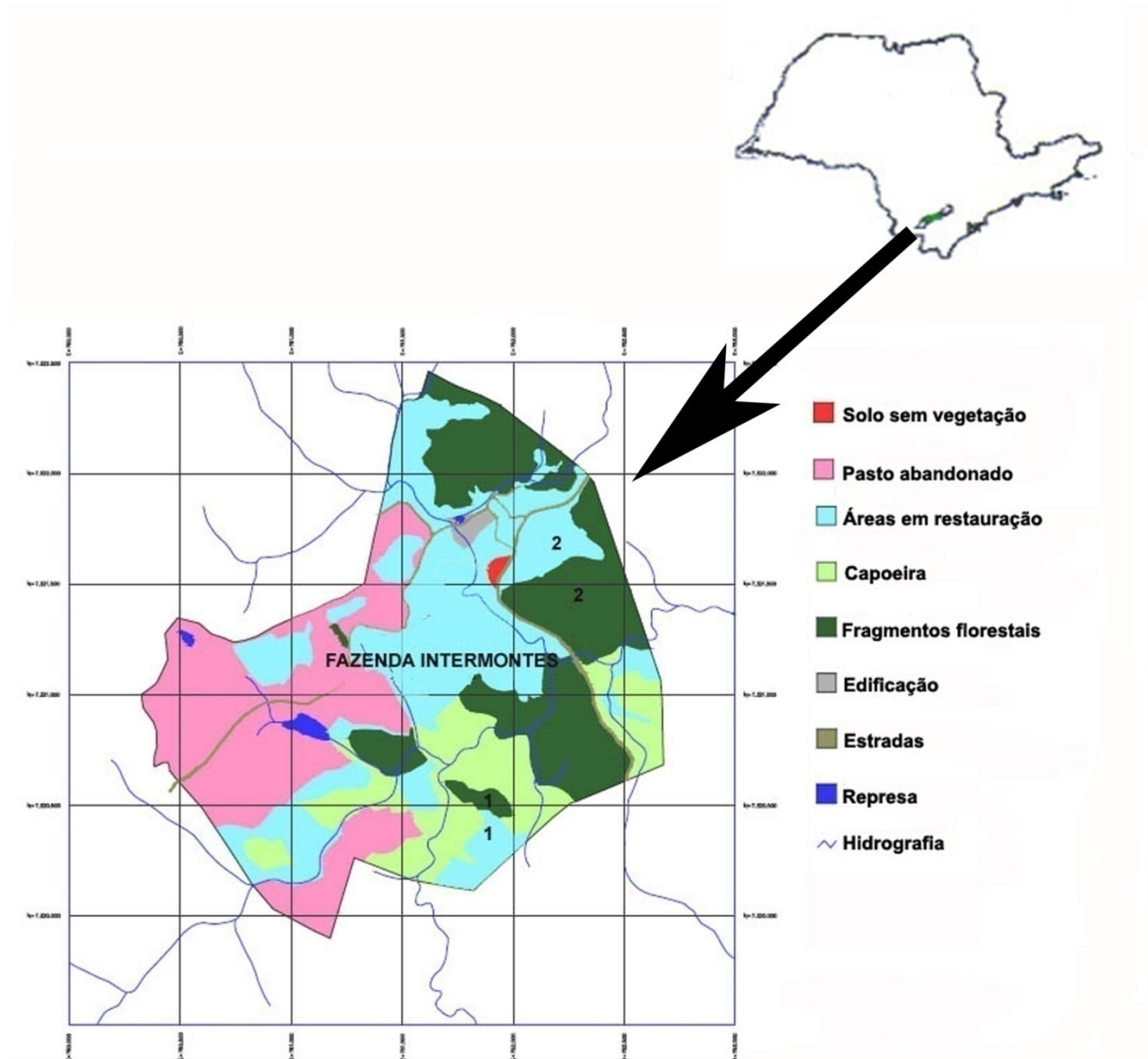


Figura 1.1: Localização da fazenda Intermontes no estado de São Paulo, e mapa mostrando as unidades fisionômicas da fazenda (ver legenda na figura). Os locais onde foram dispostas as grades para captura de pequenos mamíferos não-voadores estão representadas pelos números 1 e 2, no mapa.



B

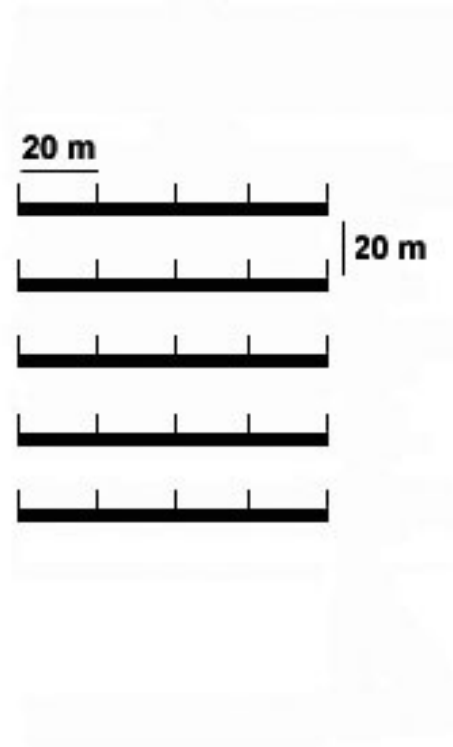


Figura 1.2A: Estação de captura com duas armadilhas Sherman (modelo XLF15, 10,5 x 12 x 37,6 cm). Foto: Marcelo O. Gonzaga; 1.3B: Desenho esquemático da grade de capturas.

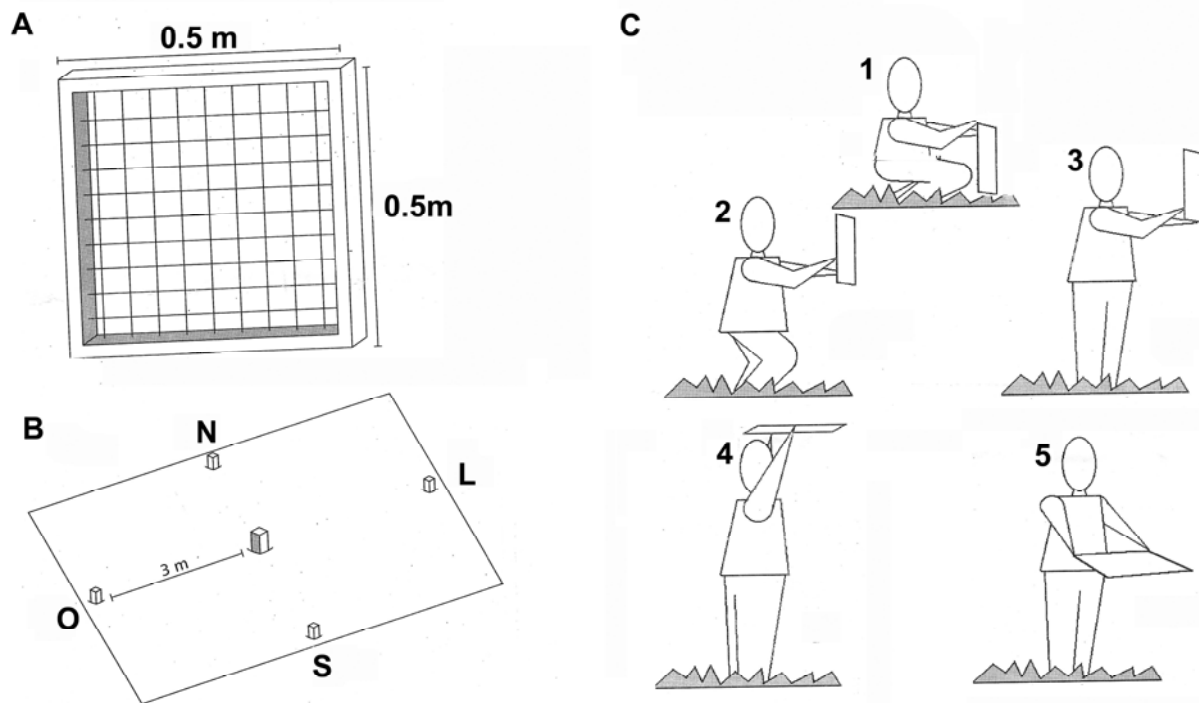


Figura 1.3: Metodologia empregada para obtenção das medidas de estrutura da vegetação. A: Instrumento utilizado para realizar as medidas das variáveis de estrutura de vegetação; B: Esquema indicando os pontos onde as medidas de estrutura de vegetação foram tomadas; C: Posturas adotadas para obter as medidas da estrutura da vegetação, (1) obstrução vertical 1, (2) obstrução foliar 2, (3) obstrução foliar 3, (4) cobertura de dossel e (5) cobertura vegetal e de folhiço. Esquemas adaptados de Freitas *et al.* (1997).

Tabela 1.1: Dados de estrutura da vegetação dos habitats amostrados na Fazenda Intermontes, a partir do método de Freitas *et al.* (2002). Os valores correspondem à porcentagem média de cobertura ou porcentagem média de obstrução (obtidas através da contagem do número de quadrados obstruídos) e o desvio padrão associado.

Variável de habitat	Fragmentos (média +/- desvio padrão)	Áreas em restauração (média +/-desvio padrão)
Cobertura vegetal	45 +/- 30	83 +/- 16
Cobertura de folhiço	47 +/- 25	11 +/- 15
Cobertura de dossel	51 +/- 12	24 +/- 15
Obstrução vertical 1	25 +/- 9	20 +/- 9
Obstrução vertical 2	35 +/- 8	23 +/- 9
Obstrução vertical 3	42 +/- 11	23 +/- 15

Tabela 1.2: Composição e estrutura das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores em cada uma das áreas amostradas. Diferenças significativas nas estimativas de diversidade entre áreas estão representadas por letras diferentes subscritas aos valores, enquanto as letras iguais indicam diferenças não-significativas entre áreas. As diferenças foram consideradas significativas sempre que $p < 0.05$.

Espécies	Fragmento 1		Fragmento 2		Área em restauração 1		Área em restauração 2	
	Ind	Capt	Ind	Capt	Ind	Capt	Ind	Capt
<i>Akodon cf. cursor</i>	9	25	10	10	34	54	27	34
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	2	2	1	1	4	4	1	1
<i>Gracilianus microtarsus</i>	3	3	-	-	5	8	1	2
<i>Marmosops incanus</i>	5	8	1	1	1	1	-	-
<i>Marmosops paulensis</i>	2	5	8	10	-	-	-	-
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	-	-	-	-	1	1	2	2
<i>Oxymycterus sp.</i>	-	-	-	-	6	11	8	14
<i>Philander frenata</i>	3	8	-	-	-	-	1	1
<i>Sooretamys angouya</i>	-	-	10	14	-	-	-	-
<i>Thaptomys nigrita</i>	1	1	-	-	-	-	-	-
Total indivíduos	25		30		51		40	
Número de espécies	7		5		6		6	
Riqueza estimada (Chao2)	9.8		5.93		6.43		6.31	
Diversidade (H')	2.49 ^a		1.89 ^b		1.59 ^c		1.46 ^c	
Equitabilidade (J')	0.83		0.81		0.55		0.44	

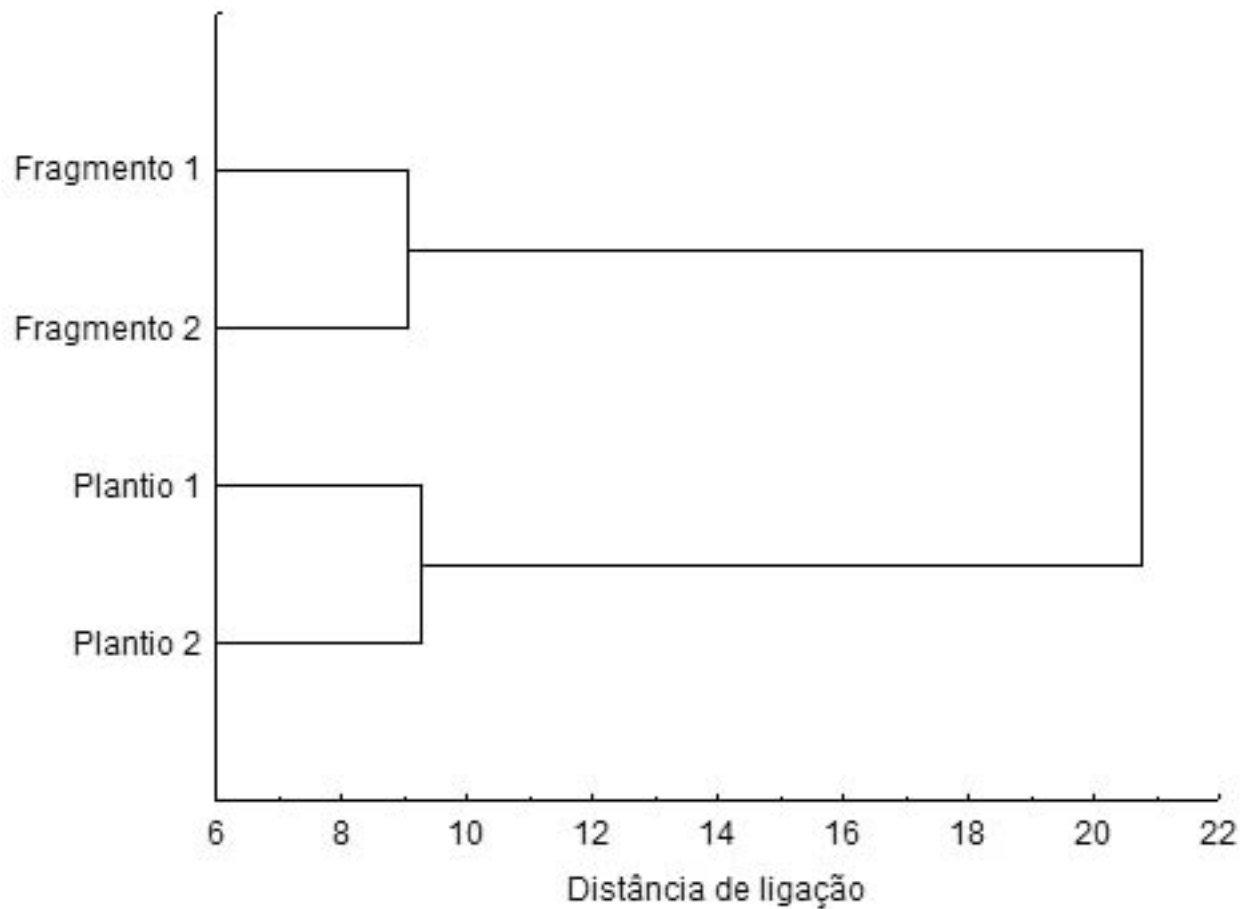


Figura 1.4: Análise de agrupamento das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores da Fazenda Intermontes, utilizando a distância euclidiana, mostrando a formação de dois grupos distintos com relação à composição de espécies: grupo 1 formado por fragmentos florestais e grupo 2 formado por áreas em restauração.

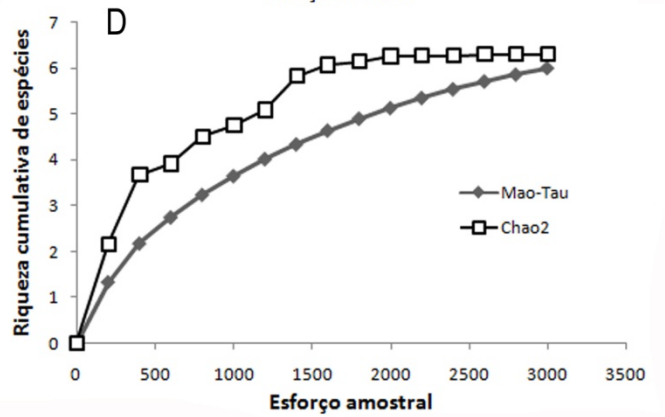
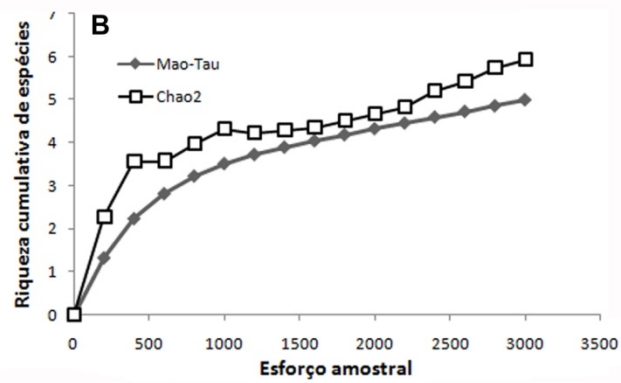
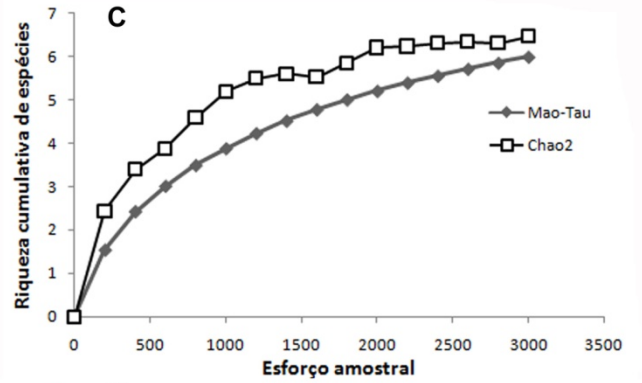
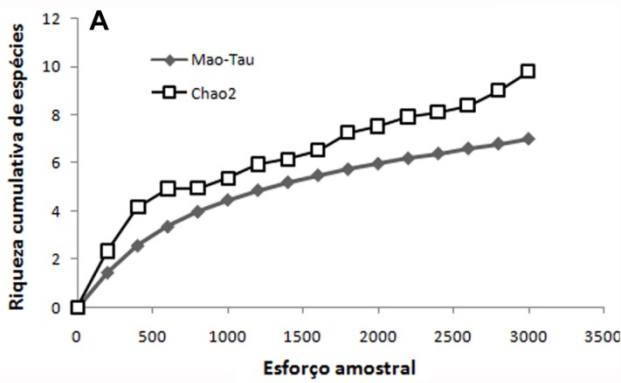


Figura 1.5: Curvas de rarefação baseadas no número de amostras, mostrando desaceleração na acumulação de espécies novas em todas as áreas. A) Fragmento 1, B) Fragmento 2, C) Área em restauração 1 e D) Área em restauração 2.

Multi-scale patterns of habitat use by two species of *Marmosops* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the Atlantic forest of Brazil

Natália O. Leiner¹, Christopher R. Dickman² & Wesley R. Silva³

¹Graduate Program in Ecology, Laboratório de Interações Vertebrados-Plantas, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brazil.

²Institute of Wildlife Research, School of Biological Sciences A08, University of Sydney, New South Wales 2006, Australia.

³Laboratório de Interações Vertebrados-Plantas, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

*Corresponding author. Present address: Laboratório de Interações Vertebrados-Plantas, Departamento de Zoologia, IB, Unicamp. CEP: 13083-970, Campinas, SP, Brazil. Fax: +5519 35216306. E-mail: naleiner@gmail.com

Running title: Habitat use by sympatric *Marmosops*

ABSTRACT

Many factors can influence the habitats that animals select, but the relative importance of these factors often varies with spatial scale. In this paper we investigate multi-scale habitat selection by two species of didelphid marsupials, *Marmosops incanus* and *Marmosops paulensis* (Didelphimorphia:Didelphidae), in remnants of Atlantic forest in south-eastern Brazil, and also compare habitat overlap between the two species. At the macro-habitat scale the two species were confined to remnant patches of forest and seldom or never ventured into adjacent regenerating forest that had been restored 4-5 years previously. At a smaller, meso-habitat scale, both species selected areas providing dense understorey, especially vertical obstruction 0-0.5 m above ground. At a finer, micro-habitat scale, we detected contrasting patterns for each species. At this scale, *M. incanus* preferred places with higher plant cover and higher vertical obstruction 0.5-1.0 m above ground, while *M. paulensis* presented no evident pattern of habitat selection. Both species selected similar habitats at the meso-habitat scale, and showed an inverse numerical association in the two forest remnants that we sampled. *Marmosops paulensis* was more terrestrial than *M. incanus*, suggesting that vertical segregation may facilitate coexistence where the two species co-occur. Although attempts are being made to restore the Atlantic forest in some areas, our results suggest that already-low populations of marsupials will not recover until dense understorey cover has been re-established.

Key words: Didelphidae, forest restoration, habitat selection, multi-scale, vertical partitioning.

INTRODUCTION

Most animals exhibit a degree of selectivity in the habitats that they use, and in consequence occur primarily in places where those habitats are available. Certain habitats may be preferred because of the food, shelter, reproductive or other resources that they offer, but those selected are most likely to offer the best trade-off between resource acquisition and constraints that arise from competition, risk of predation and other threats (Richards *et al.* 2000; Morris 2003). Animals that perceive and select such habitats could be expected to be fitter than poor habitat selectors (Levins 1968). In mammals, studies of habitat selection have improved our understanding of the processes that shape species' distributions at local and geographical scales (e.g. Pizzuto *et al.* 2007), and also have allowed identification of components of the habitat that are needed for the conservation and recovery of threatened species (Fisher 2000; Metzger *et al.* 2007).

Although many factors can influence habitat selection, research has suggested that their relative importance often varies with the spatial scale of observation (Morris 1987; Kelt *et al.* 1999; Finlayson *et al.* 2008). Among marsupials, for example, the distribution of the mulgara *Dasyercus cristicauda* (Krefft, 1867) (Dasyuromorphia: Dasyuridae) has been shown to be limited by rainfall at the regional scale and by invertebrate availability locally (Haythornthwaite & Dickman 2006). In contrast, rat-kangaroos *Bettongia* sp. appear to be limited regionally by predation and locally by vegetation cover and substrate characteristics (Pizzuto *et al.* 2007). Some factors, conversely, may be important at all spatial scales but affect the species' habitat use in different ways at each. Competition, for example, enforces allopatry among some species at large geographical scales (Dickman 1984), but drives selective use of different habitat components among other species in sympatry (Dickman 1986). More recently, Finlayson *et al.*

(2008) showed how competition, predation and preferences for particular habitat components interact to define the distributions of four species of medium-sized marsupials at different spatial scales, and confirmed the importance of the multi-scale approach in achieving conservation goals.

In this paper, we investigate multi-scale patterns of habitat selection by two species of didelphid opossums that occur sympatrically in the montane Atlantic forests of south-eastern Brazil. These species, *Marmosops incanus* and *M. paulensis* (Didelphimorphia:Didelphidae), are solitary, nocturnal and scansorial (Musturangi & Patton 1997), and have similar resource requirements; both forage on the forest floor and in the understorey (Leiner & Silva 2007a; Loretto & Vieira 2008), eating mostly fruits and insects (Astúa de Moraes *et al.* 2003; Leiner & Silva 2007b). Although adult male *M. incanus* (25-140 g) are usually heavier and larger than adult male *M. paulensis* (20-72 g), there is high overlap in the body masses of females and subadults of both species. Hence, we tested the following hypotheses: 1) habitat selection by both species is scale dependent, 2) in order to coexist, *M. incanus* and *M. paulensis* should partition habitat use, through differential use of habitat components and/or segregation in the use of vertical strata. In evaluating the habitats used by these species, we defined macro-habitat as broad vegetation formations or forest types (Simonetti 1989), meso-habitat as the structures within forest patches, and micro-habitat as fine-scale habitat components (see details below).

METHODS

Study site

Our study was conducted at Fazenda Intermontes, a 343 ha area ranging from 800 to 1,000 m high, located in the municipality of Ribeirão Grande, state of São Paulo, south-eastern Brazil. Annual rainfall varies from 1,100 to 1,500 mm, while mean annual temperature is about 22 °C.

There is a rainy season from October to February and a cold and drier season from March to September. This area contains forest fragments, unmanaged areas and areas that are part of a program of forest restoration that consists of manual planting of native vegetation and active supplementation of the soil seed bank in areas used previously by cattle (Nave 2005). The forest remnants have well defined vertical stratification with a closed canopy and lower shrub layers, while the restored sites have a patchy canopy and sparse understorey with a ground layer that is dominated by a tall grass, *Brachiaria decumbens*. This exotic species impedes the establishment of many native plant species (Nepstad *et al.* 1988)).

Trapping and handling

Animals were live-captured and tracked to ascertain their habitat use. For live-capture, we established trapping grids in two remnant blocks of forest, each containing two contrasting and abutting macro-habitats. The first block was a forest fragment (10 ha) with an adjacent area that was restored between 2001 and 2002, whereas the second block was the largest forest fragment (20 ha) at the study site with an adjacent area that was restored between 2002 and 2003. The two blocks were more than 3 km distant to assure spatial independence. In each block, we set up two identical live-capture grids (one in each macro-habitat type), each composed of five parallel transects 25 m apart. Each transect contained five trapping stations (separated by 20 m) with two Sherman traps, one on the ground and the other on tree branches or vines at 1.5-2.0 m. Trapping was conducted monthly for four consecutive nights from August 2006 to October 2007. During trapping periods, traps were baited with chunks of smoked sausage, and checked early in the morning. Captured animals were marked with numbered ear tags and data on their weight, sex, reproductive condition and place of capture were also recorded.

For tracking, captured *M. incanus* and *M. paulensis* were equipped with a spool and line

device following Cunha & Vieira (2002). Quilting cocoons of nylon thread were covered with PVC plastic film and wrapped in masking tape to form the spool, and then attached to the fur between the shoulders of the animals using ester-cyanocrylate-based glue. To avoid animals carrying spools that exceeded 10% of their body mass, we used spools weighing about 1.7 g and tracked only individuals weighing at least 20 g. Spooled animals were released at the site of capture after processing. To allow a full night of activity and avoid disturbing the animals, tracking was carried out on the following morning of capture and release, on all occasions when *Marmosops* individuals weighing at least 20g were captured.

Habitat selection

To assess habitat selection in *Marmosops*, we compared the habitats that were potentially available to animals with how these habitats were actually used. To evaluate habitat availability, we identified six habitat variables that could potentially influence the spatial distribution of small mammals, and sampled these following procedures proposed by Freitas *et al.* (2002). The variables were plant cover (seedlings and shrubs lower than 0.5 m), litter cover (dead leaves and fallen logs), canopy cover, and vertical obstruction at three heights (0 - 0.5 m, 0.5 - 1.0 m and 1.0 - 1.5 m). A 0.25 m² square wooden frame (0.5 x 0.5 m) divided into 100 open squares by nylon mesh was used for all sampling. The number of squares in the frame with more than 50% visual obstruction was used as a measure of the percentage cover of each variable.

The habitat variables were measured at trapping stations on all grids and along the animal spool lines. Canopy, plant and litter cover were measured at a central stake marking each trapping station and at four additional stakes placed 3 m away in the four cardinal directions, while vertical obstruction was measured with the observer at the central stake facing the additional stakes. The frame was placed horizontally, parallel to the ground near the knees, to

measure plant and litter cover. To measure canopy cover, the frame was held horizontally, above the observer's head. Vertical obstructions were scored holding the frame vertically, with flexed arms, at three heights (0.0 - 0.5 m, 0.5 - 1.0 m and 1.0 - 1.5 m). For these variables, only the vegetation between the frame and the stakes at 3 m away was considered. Habitat structure was measured on each trapping grid only once during the study period, as monthly fluctuations in the habitat variables are usually minimal (E.M. Vieira, pers. comm., 2006). The habitat variables were sampled in the same way along animal spool lines. Measurements were taken at random intervals along the lines (but at least 10 m apart) after discounting the first 20 m from the release station as a 'flight distance'. Measurements were also taken at three points 3 m away from each point along the spool line; one in the direction of travel and the other two at 90°. Spool threads were tracked and scored the day after animals had been released. During tracking, we also recorded the distance travelled in each vegetation stratum: ground, understorey (0.10-5 m) and canopy (>5 m), and the total distance travelled by each individual.

Data analysis

To detect any macro-habitat selection, we compared numbers of captures of *Marmosops* on the grids in the forest and restored sites using chi-squared contingency analysis. To identify selection at the meso-habitat scale, we used discriminant function analysis to compare the habitat variables measured along animals' spool lines with those scored around trap stations on the same trapping grids. Because plant and litter cover were highly correlated, we excluded plant cover from the discriminant analysis. Any differences between variables were identified using Wilk's Lambda F-statistics.

Micro-habitat selection was evaluated using a multi-response permutation procedure with the software Blossom (Cade & Richards 2005). The multi-response permutation test statistic is a

non-parametric procedure to test the hypothesis of no difference between two or more groups, and it is analogous to a t test or a one-way F test, but is not constrained by the assumptions required by these tests (Biondini *et al.* 1988). We compared differences between two groups, for each species separately: the habitat variables measured in the direction headed by each species, during tracking of the spool and line device, and means of the same habitat variables scored 3 m away, in directions avoided by each species. However, the multi-response permutation analysis only indicates differences among groups; it does not identify which variables determine the differences. So, when the analysis indicated a significant difference, we compared each of the six original variables between groups using a Wilcoxon matched pairs test to point out which variables contributed to the observed inter-group differences.

To detect possible differences in habitat use between *M. incanus* and *M. paulensis* we used the discriminant function analysis. To determine differences between both species vertical habitat use, we ran a factorial ANOVA, using distance travelled at each stratum as the dependent variable and stratum and species as factors. Finally, we ran an association test based on the number of individuals of each species, in order to provide further insight into potential interactions between the two marsupials. All analyses were performed using Statistica 7.0.

RESULTS

Habitat selection

From August 2006 to October 2007, we captured and tracked 10 individual *M. paulensis* and 6 individual *M. incanus* over a total of 12,000 trap-nights. Although sampling sizes were small, our results indicated a pattern of macro-habitat selection, as all *M. paulensis* avoided restored sites and only a single individual *M. incanus* was captured, once, inside a restored site (both species: $\chi^2_{\text{corr}} = 10.56$, $p \sim 0.001$).

At the meso-habitat scale we detected strong differences ($F_{10,118} = 7.266$, $p < 0.0001$) between the habitat variables selected by both species and those available on the trapping grids (Figure 1). The first axis of the discriminant function analysis explained 94% of the variance in the dataset, and indicated that both *M. incanus* and *M. paulensis* were associated with proportionately greater vertical obstruction between 0 and 0.5 m than was available at this height on the trapping grids (table 1). The second axis explained only 6% of the variance, and did not contribute to further separation between the variables used by or available to the two species (see table 1).

At the micro-habitat scale, we detected contrasting patterns for each species. When evaluating micro-habitat selection in *M. incanus*, we found a marked difference between the two groups (habitat variables measured in travel direction and mean habitat variables measured 3 m away), based on the multi-response permutation procedure ($p = 0.015$). The Wilcoxon matched-pairs test revealed significant differences for two habitat variables (see Table 2), indicating that *M. incanus* individuals headed to places with higher plant cover and higher vertical obstruction between 0.5 and 1.0 m. *Marmosops paulensis*, on the other hand, presented no clear pattern of micro-habitat selection, once the multi-response permutation procedure failed to find a significant difference between the two groups ($p = 0.29$).

Interspecific associations

Although *M. incanus* and *M. paulensis* occupied both forest patches, their abundance differed between them. In the smaller forest fragment we captured two individual *M. paulensis* and five *M. incanus*, while in the larger patch we captured eight individual *M. paulensis* and only one *M. incanus*. An association test revealed a negative relationship between the numbers of the two species (Fisher two-tailed exact test, $p = 0.03$). At the meso-habitat scale there were no differences

among the habitat variables selected by each species (Figure 1), but at a finer scale significant differences emerged in their use of vertical habitat (factorial ANOVA, $F_{(1,28)*stratum*species} = 6.84$, $p = 0.01$, Figure 2). Thus, *M. paulensis* used the ground more frequently (83.3%) than *M. incanus* (50.1%), while the reverse was true for understorey use (understorey use by *M. paulensis* = 16.6% and *M. incanus* = 41.0%). In addition, *M. incanus* was the only species to ascend to the canopy, although this stratum was seldom used (8.85%).

DISCUSSION

Both *M. incanus* and *M. paulensis* were captured in small numbers in the forest remnants that we studied, despite expenditure of a large amount of trap effort. This may suggest that the remnants provided generally unsuitable habitat, that animals were not readily trapped, or that they were genuinely uncommon. *Marmosops paulensis* is known from just seven localities in south-eastern Brazil, but it has nonetheless been recorded above 800 m in montane and cloud forest habitats very similar to those studied here (Mustrangi & Patton 1997). *Marmosops incanus* occurs more broadly than its congener in both primary and secondary forest, but has been recorded previously in sympatry with *M. paulensis* in four montane sites (Gardner & Creighton 2007). As the two species have been captured successfully in terrestrial live-capture traps (Mustrangi & Patton 1997, Leiner & Silva 2007a,b), it is likely that both the habitat provided by our forest remnants, and our trapping protocols, were appropriate for sampling *Marmosops*. Thus, we suggest that both study species were truly uncommon, perhaps as a result of their confinement to small remnant habitats and the consequent disruption of metapopulation structure that could otherwise sustain numbers at higher levels (e.g. Clinchy *et al.* 2002). Whatever the case, we might expect individuals to distribute themselves relatively freely at low density (Morris 2003) and hence show clear patterns of habitat selection. We discuss this below.

Habitat selection

At the macro-habitat scale, both species used remnant forests almost exclusively and avoided restored habitats, thus indicating selection for less disturbed, forested sites. Although the marsupials would have been almost certainly absent from the open habitat that was present before replanting began, their failure to recolonize in the 4-5 years prior to the beginning of this study may suggest that regenerating forest does not provide suitable habitat. *Marmosops incanus* (and probably *M. paulensis*) is sensitive to habitat alteration, often being restricted to forest remnants due to its inability to cross disturbed or altered habitats (Pardini *et al.* 2005). In our study, selection of the forest remnants was not related to matrix connectivity as the forest and restored macro-habitats abutted each other. Instead, selection was probably determined by vegetation characteristics and resource availability. Due to their scansorial habits, the two species likely prefer places with higher structural complexity (*sensu* August 1983) and vertical stratification, such as forest fragments. Not only this, the common fruit items eaten by *Marmosops*, like fruits of Piperaceae and small understorey berries (Leiner & Silva 2007b), were usually absent from restored sites at Fazenda Intermontes.

The two study species also demonstrated clear selection for habitat structures at the meso-scale, associating strongly with vertical structure 0 - 0.5 m above ground. Earlier studies on *M. incanus* similarly have pointed out that this species is associated with the presence of lianas (Palma 1996) and high canopy cover, and also with understorey areas that provide horizontal structure (Puttker *et al.* 2008). Selection of habitats with a dense and low understorey could be advantageous in reducing risks of predation, firstly by allowing animals to move along covered paths that would hide them from predators, and secondly by providing bolt-holes or opportunities to climb above ground once detected. Other marsupials also have been shown to

select habitat at a meso-scale, with local distributions being determined by vegetation cover and the benefits this provides for foraging and protection against predators (e.g. Stokes *et al.* 2004). Indeed, selection of habitat at this scale may be common among many species of small mammals; highly covered areas reduce predation risks (Powell & Banks 2004) and may also offer competitively inferior species opportunities to avoid contact with dominant congeners (Moura *et al.* in press, Dickman 1986)

While in *M. incanus* different factors emerged when habitat selection was evaluated at multiple scales, in *M. paulensis* micro-habitat selection seemed constrained by patterns of selection at larger scales, thus supporting the arguments of Morris (1987, 2003) that habitat selection is scale-dependent. In accordance with strong selection for vertical structure at the meso-habitat scale, we found evidence that *M. incanus* associated with this aspect of habitat, along with plant cover, at the micro-habitat scale. However, at a finer-scale, *M. incanus* headed to places with greater vertical obstruction at higher strata of the forest (between 0.5 and 1.0 m). The scansorial habits of *M. incanus*, which frequently used the understorey strata, may explain why *M. incanus* preferred places with greater vertical obstruction between 0.5 and 1.0 m at the micro-habitat scale. Moreover, vertical stratification may confer protection against predators (Stokes *et al.* 2004) and opportunities to avoid contact with congeners (e.g. Moura *et al.* in press). The lack of a clear pattern of micro-habitat selection in *M. paulensis* could be related to the fact that this species gained no additional benefit from selecting habitats at this level because they had gained access to dense and low understorey already via meso-habitat selection.

Interspecific associations

Although *M. incanus* and *M. paulensis* potentially compete with each other for resources, they showed strong overlap in their selection of sites containing vertical obstruction between 0 and

0.5 m. Competition is a mutually costly process, and we propose several mechanisms, along with methods for further testing, that may account for the unexpected high overlap observed in habitat selection by the studied species. Firstly, current competition may be intense, and the inverse numerical relationship that we observed in our two different-sized forest fragments may reflect one species, in each case, driving the other to local extinction. It is also possible that, as the inferior species becomes increasingly scarce in a given patch and the dominant species experiences fewer interactions with it, interference effects are alleviated to the point where longer-term coexistence is possible. Long-term monitoring is necessary to distinguish between these possibilities. Secondly, as the negative effects of competition are often density-dependent (see Rosenzweig 1981), the low densities of the study species may mean that the resources they share are not limiting and hence that any competition is too weak to have detectable effects. This possibility could be evaluated by staging encounters in field enclosures (Maitz & Dickman 2001). Thirdly, instead of partitioning habitat, coexistence of *M. paulensis* and *M. incanus* may occur through segregation along other niche dimensions, such as diet or time of activity. Dasyurid marsupials segregate by hunting prey of different size (Jones & Barmuta 1998) and diprotodontid marsupials by eating different plant species or parts of plants (Hume 2004); accordingly, some dietary differentiation between the two species of *Marmosops* might be expected and future studies should evaluate diet composition and prey/fruit size consumed by these species, when occurring in sympatry. Finally, it is still possible that habitat separation occurs, but at a very fine scale. For example, segregation could occur through differences in the diameters and slopes of the supports used above the ground, as Charles-Dominique *et al.* (1981) observed for didelphids in French Guiana, or through differences in the extent of vertical habitat use. We have most evidence for this last possibility.

Vertical partitioning of forest strata is quite common among sympatric marsupials (Charles-Dominique *et al.* 1981; Cunha & Vieira 2002; Grelle 2003), and was proposed by Leiner & Silva (2007a) to be important in allowing the local coexistence of *M. incanus* and *M. paulensis*. Our results support Leiner & Silva (2007a) in showing that *M. incanus* made more use of the understorey than its congener, whereas *M. paulensis* moved mostly on the ground. The patterns of micro-habitat selection observed for both species also agrees with the hypothesis that local coexistence could be achieved by differences in the use of vertical strata, once *M. incanus* selected micro-habitats with greater vertical stratification between 0.5 and 1.0 m, while *M. paulensis* presented no clear patterns of micro-habitat selection. In general, apparently both species used the above-ground strata in a higher frequency than the understorey, which was used during approximately 20-40% of the time (Leiner & Silva 2007a, Loretto & Vieira 2008). However, our results point out that *M. paulensis* used the ground in an even higher frequency when it occurs in sympatry with *M. incanus*. A similar pattern has been found for *Didelphis aurita* and *Philander frenata* (Cunha & Vieira 2002; Grelle 2003; Vieira & Monteiro-Filho 2003). Loretto & Vieira (2008) argued that climbing in trees could be a tactic to avoid conspecifics, and we suggest that it might work to avoid encounters with congeners as well.

Conclusions

In the case of *M. incanus* and *M. paulensis* selection at the larger scales, and hence the distribution of populations among habitats, appears determined by individual selection of variables at the meso and micro-habitat scales. This has implications for the success of forest restoration. Thus, we found that neither species of *Marmosops* were able to colonize the restored sites, probably because these areas still lack preferred habitat characteristics such as a dense understorey, that permits efficient locomotion and confer protection against predators (Murúa &

González 1982), and vertical stratification that appears to allow coexistence between the studied species. Future research should monitor changes in the structure of restored forest as it regenerates and identify the point at which it becomes suitable for both *Marmosops* and other species of small mammals. We also suggest manipulation of habitat components to experimentally test their importance for the study species, and species removal experiments or comparisons of niche breadths in periods of high and low density to evaluate the effects of competition on habitat use.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank many colleagues at Universidade Estadual de Campinas, who helped us a lot during this study, especially Emilio Garcia and Paulo E.C. Peixoto. This study complied with Brazilian federal laws regarding trapping and handling of wildlife, and was financially supported by Companhia de Cimento Ribeirão Grande. Natalia Leiner was sponsored by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (proc. 4507070) and Idea Wild, and Chris Dickman's research was supported by the Australian Research Council.

REFERENCES

Astúa de Moraes D., Santori R.T., Finotti R. & Cerqueira R. (2003). Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of neotropical opossums (Didelphidae). In: *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*. (eds M. Jones, C. Dickman & M. Archer). pp. 229-237. CSIRO Publishing, Australia

- August P.V. (1983). The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* **64**, 1495-507
- Biondini, M.E., Mielke Jnr, P.W. & Berry, K.J (1988). Data-dependent permutation techniques for the analysis of ecological data. *Plant Ecology* **71**,161-168.
- Cade, B.S. & Richards, J.D. (2005). *User manual for Blossom statistical software: U.S. Geological Survey, Fort Collins Science Center Open-file Report 2005-1353*, 124 pp.
- Charles-Dominique P., Atramentowicz M., Charles-Dominique M., Gérard H., Hladik A., Hladik C.M. & Prévost M.F. (1981). Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **35**, 341-435.
- Clinchy M., Haydon D.T. and Smith A.T. (2002). Pattern does not equal process: What does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *Am. Nat.* **159**, 351-62.
- Cunha A.A. & Vieira M.V. (2002). Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. *J. Zoo., London* **258**, 419-26
- Dickman C.R. (1984). Competition and coexistence among the small marsupials of Australia and New Guinea. *Acta Zool. Fenn.* **172**, 27-31
- Dickman C.R. (1986). An experimental study of competition between two species of dasyurid marsupials. *Ecol. Monogr.* **56**, 221-41.
- Finlayson G.R., Vieira E.M., Priddel D., Wheeler R., Bentley J. and Dickman C.R. (2008). Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: a case study using medium-sized marsupials. *Biol. Conserv.* **141**, 320-31.
- Fisher D.O. (2000). Effects of vegetation structure, food and shelter on the home range and habitat use of an endangered wallaby. *J. of Appl. Ecol.* **37**, 660-71.

- Freitas S.R., Cerqueira R. & Vieira M.V. (2002). A device and standard variables to describe microhabitat structure of small mammals based on plant cover. *Brazilian Journal of Biology* **62**:795-800
- Haythornthwaite A.S. & Dickman C.R. (2006). Distribution, abundance and individual strategies: a multi-scale analysis of dasyurid marsupials in arid central Australia. *Ecography* **29**, 285-300
- Hume I.D. (2004). Diets and digestive strategies of possums and gliders. In: *The Biology of Australian Possums and Gliders* (eds. R.L. Goldingay & S.M. Jackson). Surrey Beatty & Sons, Sydney.
- Gardner A.L. and Creighton G.K. (2007). Genus *Marmosops* Matschie, 1916. In: *Mammals of South America, vol. 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats* (ed. A.L. Gardner). pp 42-75. University of Chicago Press, Chicago.
- Grelle C.E.V. (2003). Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **38**, 81-85
- Jones M.E. & Barmuta L.A. (1998). Diet overlap and relative abundance of sympatric dasyurid carnivores: a hypothesis of competition. *J. Anim. Ecol.* **67**, 410-21
- Kelt D.A., Meserve P.L., Patterson B.D. & Lang, B.K. (1999). Scale dependence and scale independence in habitat associations of small mammals in southern temperate rainforest. *Oikos* **85**, 320-34
- Leiner N.O. & Silva W.R. (2007a). Effects of resource availability on the use of space by the mouse opossum *Marmosops paulensis* (Didelphidae) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. *Acta Theriol.* **52**, 197-204.

- Leiner N.O. & Silva W.R. (2007b). Seasonal variation in the diet of the Brazilian Slender Opossum (*Marmosops paulensis*) in a Montane Atlantic Forest area, southeastern Brazil. *J. Mammal.* **88**, 158-64
- Levins R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, New Jersey.
- Loretto D. & Vieira M.V. (2008). Use of space by the marsupial *Marmosops incanus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Atlantic Forest, Brazil. *Mammal. Biol.* **73**, 255-61
- Maitz W. E. & Dickman C.R. (2001). Competition and habitat use in two species of native Australian *Rattus*. *Oecologia* **128**, 526-38
- Metzger K.L., Sinclair A.R.E., Campbell K.L.I., Hilborn R., Hopcraft J.G.C., Mduma S. A.R. and Reich R.M. (2007). Using historical data to establish baselines for conservation: the black rhinoceros (*Diceros bicornis*) of the Serengeti as a case study. *Biol. Conserv.* **139**, 358-74.
- Morris D.W. (1987). Ecological scale and habitat use. *Ecology* **68**, 362-69.
- Morris D.W. (2003). Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* **136**, 1-13.
- Moura M.C., Caparelli A.C., Freitas S.R. & Vieira M.V. (2005). Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic forest of Brazil. *J. Trop. Ecol.* **21**, 337-42
- Moura, M.C., Vieira, M.V & Cerqueira, R. In press. Occasional intraguild predation structuring small mammal assemblages: the marsupial *Didelphis aurita* in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecology*
- Murúa R. & González L.A. (1982). Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia* **52**, 12-15

- Musturangi M. & Patton J.L. (1997). Phylogeography and systematics of the slender mouse opossum, *Marmosops* (Marsupialia, Didelphidae). *University of California Publications in Zoology* **130**, 1-86
- Nave A.G. (2005). *Banco de sementes autóctone e alóctone, resgate de plantas e plantio de vegetação nativa na fazenda Intermontes, município de Ribeirão Grande, SP.* (PhD Thesis). Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nepstad D.C., Uhl C., Pereira C.A. (1998). Estudo comparativo do estabelecimento de árvores em pastos abandonados e florestas adultas da Amazônia Oriental. In: *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo*. INPA, Manaus.
- Palma A.R.T. (1996). *Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica.* (Master Thesis). Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Pardini R., de Souza S.M., Braga-Neto R. & Metzger J.P. (2005). The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biol. Conserv.* **124**, 253-66
- Pizzuto T.A., Finlayson G.R., Crowther M.S. and Dickman C.R. (2007). Microhabitat use by the brush-tailed bettong (*Bettongia penicillata*) and burrowing bettong (*B. lesueur*) in semiarid New South Wales: implications for reintroduction programs. *Wildl. Res.* **34**, 271-79.
- Powell F. & Banks P.B. (2004). Do house mice modify their foraging behavior in response to predator odours and habitat? *Anim. Behav.* **67**, 753-59
- Puttker P., Pardini R., Meyer-Lucht Y. & Sommer S. (2008). Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic forest remnants, Brazil. *BMC Ecology* 8:9 doi:10.1186/1472-6785-8-9

- Richards S.A., Nisbet R.M., Wilson W.G. and Possingham H.P. (2000). Grazers and diggers: exploitation competition and coexistence among foragers with different feeding strategies on a single resource. *Am. Nat.* **155**, 266-79.
- Rosenzweig M.L. (1991). Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *Am. Nat.* **137**, S5-S28
- Simonetti J.A. (1989). Microhabitat use by small mammals in Central Chile. *Oikos* **56**, 309-18.
- Stokes V.L., Pech R.P., Banks P.B. and Arthur A.D. (2004). Foraging behaviour and habitat use by *Antechinus flavipes* and *Sminthopsis murina* (Marsupialia: Dayuridae) in response to predation risk in eucalypt woodland. *Biol. Conserv.* **117**, 331-42
- Vieira, E.M. & Monteiro-Filho, E.L.A. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* **19**, 501-507, 2003.

Table captions

Table 1: Standardized coefficients for canonical variables and the cumulative proportion of explained variance accounted for by each function. The coefficients represent the contribution of habitat variables to each discriminant function.

Table 2: Median values (min-max) of the six habitat variables measured in the direction headed by *Marmosops incanus* individuals and those measured 3 m away, at the directions not chosen by *M. incanus* individuals. P values are for Wilcoxon matched pairs test comparing the two groups, and significant differences are indicated by lowercase letters.

Figure captions

Figure 1: Canonical discriminant analysis of meso-habitat selection by *M. incanus* and *M. paulensis*. The proportion of the analysis each canonical variable explains and also significance of each axis are indicated in the figure, along the axis. For all p values: ** $p < 0.001$. The class of available overall habitat is denoted by open triangles, while *M. paulensis* and *M. incanus* habitat use are denoted by open squares and open circles, respectively.

Figure 2: Distance traveled in each stratum (mean +/- standard error) by *Marmosops incanus* (gray bars) and *Marmosops paulensis* (black bars) in Atlantic forest fragments, at Fazenda Intermontes, southeastern Brazil.

Tables

Table 1

Variable	Canonical root 1	Canonical root 2
Litter cover	0.73	0.33
Canopy cover	0.47	0.12
Obstr 1	0.94	0.54
Obstr 2	0.33	-1.06
Obstr 3	-0.27	0.78
Eigenvalue	1.41	0.08
Cumulative proportion	0.94	1.00

Table 2

Habitat variables	Direction avoided by	Direction headed by	P
	<i>Marmosops incanus</i>	<i>Marmosops incanus</i>	
Plant cover	32 (29-35) ^a	43 (28-48) ^b	0.02
Litter cover	28 (24-45)	48 (29-56)	0.07
Canopy cover	52 (46-73)	52 (51-70)	0.91
Obstr 1	35 (30-39)	43 (34-52)	0.05
Obstr 2	39 (31-42) ^a	46 (29-63) ^b	0.02
Obstr 3	61 (44-65)	58 (33-63)	0.07

Figures

Figure 1

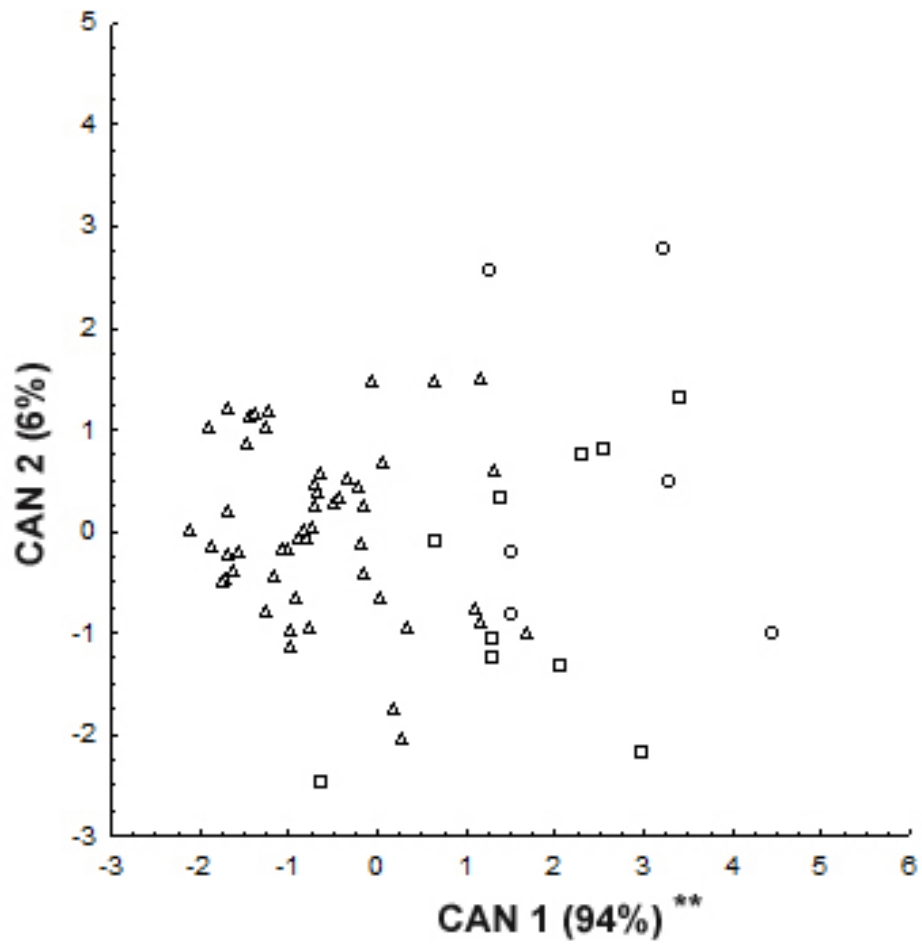
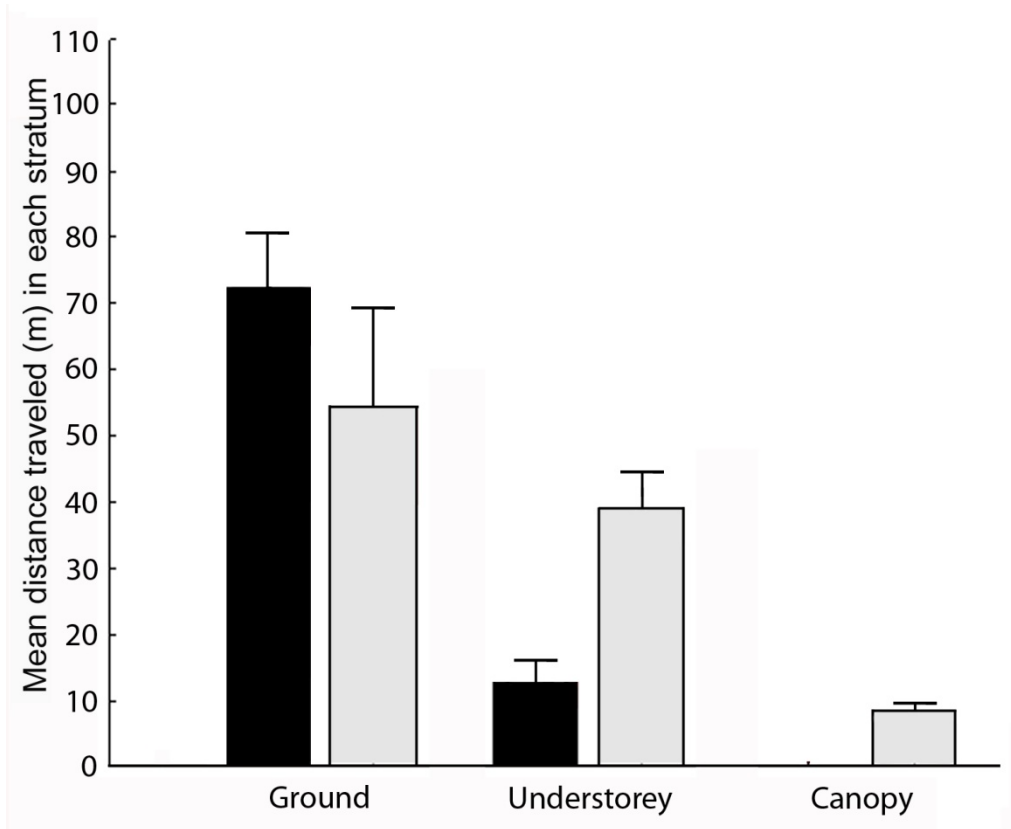


Figure 2



**Effects of reduced grass cover on habitat use and foraging patterns by small rodents in
southeastern Brazil**

Leiner¹, N.O. & Silva², W.R.

¹Graduate Program in Ecology, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brazil.

²Laboratório de Interações Vertebrados-Plantas, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

Keywords: cover reduction, fruit removal, patch use, predation risk, small mammals

Running title: Rodent foraging patterns and predation risk

Corresponding author: Natália O. Leiner, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – CEP: 13083-970, Cidade Universitária, Campinas, SP, Brazil. E-mail: naleiner@gmail.com. Fax: 55 19 35216374, Tel: 55 19 3521632

Abstract

Ground-layer vegetation cover may affect habitat selection and foraging behavior in small mammals, as it provides refuge, food and nesting opportunities. In this study, we tested the importance of vegetation cover, by evaluating the effects of reduced grass cover on the abundance and foraging patterns of small rodents in a tall-grass dominated site, , in the Brazilian Atlantic forest. Trapping was conducted in mowed and unmowed grassland patches for three months, and foraging behavior was assessed in each patch through fruit removal experiments. The commonest species in the study site, *Akodon cf. cursor* and *Oxymycterus sp.*, were more abundant in the control, unmowed sites. Removal of experimentally added jerivá palm fruits by small rodents also was lower in the reduced cover patches, especially when fruit removal was scaled by the number of individuals in each patch, indicating that these rodents avoided foraging in these open areas. We suggest that this avoidance is related to a high perceived risk of predation in the reduced cover sites, even though the preference for covered sites could lead to higher competition between individuals. Future studies should compare the predation rates and rodent mortality induced by predators between open and closed habitats, in order to confirm our suggestion, and should also try to clarify the role of predators and competitors through exclusion experiments and manipulations of competitor and predator density.

Introduction

Habitat selection is a component of population dynamics and behavior, and is determined by many factors such as food availability, competition, vegetation structure and predation risk (Morris 2003). When faced with cues indicating a high risk of predation, animals may adopt a variety of strategies in order to reduce the likelihood of meeting their predators, such as selecting habitats with higher complexity, foraging only near covered sites or reducing their activity patterns (Lima & Dill 1989, Schmitz *et al.* 1997). However, the adoption of those strategies often results in a trade-off with other activities, such as finding mates and food (Lima 1998).

In rodents, some evidence suggests that individuals are able to evaluate habitat quality and choose between habitats based on physical characteristics of the vegetation (Dalmagro & Vieira 2005, Simonetti 1989). Several studies provide evidence that ground-layer vegetation cover is an important determinant of the foraging patterns and patch use of small rodents (Jacob & Brown 2000, Powell & Banks 2004, Spencer *et al.* 2005). Indeed, most rodents select covered habitats because vegetation cover offers nesting opportunities, safe escape routes and protection against predators (e.g Jacob & Brown 2000), thus being a safer site to forage than open habitats. House mice, for example, reduce foraging activity in areas with cover removed, probably perceiving these areas as riskier places (Powell & Banks 2004). Hence, habitat could play a major role in rodent population dynamics, even affecting the outcome of predator-prey interactions.

Among cricetid rodents inhabiting the Neotropics, members of the genera *Akodon* and *Oligoryzomys*, and *Delomys dorsalis*, select areas with high vegetation cover, probably to reduce detection by predators or to facilitate escape if detected (Dalmagro & Vieira 2005, Murúa & González 1982). However, few studies have quantified the influence of habitat structure on rodent foraging patterns through experimental manipulations in the Neotropical region (but see Lagos et al. 1995a,b). Hence, our goal was to test the hypothesis that rodent population dynamics and habitat selection are influenced by grass cover, which usually determines perceived predation risk. Based on this hypothesis, we predicted that 1) rodent abundance would be higher in the areas with high grass cover compared to reduced cover areas, and 2) rodent foraging activity would be lower in areas of reduced cover compared with control areas.

Methods

Study site

The study was carried out at Fazenda Intermontes, an area of 343 ha located in the Atlantic forest domain, state of São Paulo, southeastern Brazil. This area has a rainy season from October to February, with an average monthly temperature of 19°C and an average monthly rainfall of about 196 mm. A cold, wet season extends from March to September, with an average monthly temperature of 14°C and monthly rainfall of about 44 mm. The study site contains forest fragments, unmanaged grazing areas and grazing areas that are part of a forest restoration and management program, consisting of manual planting of native vegetation and active supplementation of the soil seed bank in areas used previously by cattle (Nave 2005). The restored sites have a sparse understorey and a ground layer dominated by a tall, exotic grass,

Brachiaria decumbens, while the forest remnants have well defined vertical stratification with a closed canopy and lower shrub layers.

Observation suggests that cricetid rodents (genera *Akodon* and *Oxymycterus*) use areas with high grass cover more often than forest fragments (see chapter 1). *Oligoryzomys nigripes* also prefers these areas, but occurs in lower abundances than the two other species. Both *A. cf. cursor* (weight = $29.4\text{g} \pm 8.9\text{ g}$ – mean \pm SD) and *O. nigripes* (weight = $22.0\text{g} \pm 2.8\text{ g}$ – mean \pm SD) are small, solitary rodents that eat arthropods, fruits and even other plant tissues (Carvalho *et al.* 1999, Vieira *et al.* 2006), while *Oxymycterus* sp. (weight = $82.6\text{g} \pm 21.8$ – mean \pm SD) is a burrowing, semi-fossorial mouse that is highly insectivorous (González 2001).

Experimental design

Six 900 m² trapping grids, all located at restored sites, were used to evaluate the effects of reduced grass cover on the abundance and habitat use of rodents. A reduction in cover was achieved by mowing the exotic grasses on three trapping grids (treatments), before each trapping session, and leaving the other grids untouched. To decrease the influence of mowing on rodents, we mowed grasses during daylight hours, avoiding mowing at the crepuscule when these rodents are active and cutting grasses to ground level. Earlier studies used this approach and found no deleterious effect of grass mowing on rodent behavior (see Jacob & Brown 1988). Each grid contained 16 Sherman traps, set at intervals of 10 meters. Traps were baited with chunks of smoked sausage and checked over four consecutive nights during December 2007, January and August 2008. Captured animals were marked with numbered ear tags, and species, body mass, place of capture, sex and reproductive condition were recorded.

Since species abundance may be related to habitat use, we expressed the monthly abundance of each species as the minimum number of individuals alive (MNA; individuals captured per site per month) (Krebs 1999). To test whether the abundance of rodents was higher in control than reduced cover sites, we ran a unilateral Mann-Whitney U test, since data did not meet the homogeneity of variances assumption of parametric tests. The effects of cover reduction on patch use and foraging behavior of small mammals were determined by providing artificial feeding stations with identical quantities of food (15 fruit from jerivá palm, *Syagrus romanzoffiana*). We chose *S. romanzoffiana* because this palm produces large quantities of sugar-rich fruits that are available throughout the year and are consumed by a large variety of vertebrates, including scatter-hoarding and cricetid, small rodents (Guimarães *et al.* 2005). Each feeding station was surrounded by a semi-permeable enclosure, using a galvanized steel cage staked to the ground, with the top and sides covered by wire mesh (25 cm x 25 cm wide and 25 cm height, mesh = 8 x 12 cm, see Figure 1). Fruits were placed in the center of the cage, in such a way that fruits were available only to small rodents which could pass through the wire mesh. In order to keep the potential benefits of each feeding station constant throughout the experiment, each station was replenished daily with 15 newly-collected fruits. We confirmed that rodents visited the feeding stations by finding their teeth marks in the fruits and by our previous knowledge of frugivorous small rodents inhabiting the experimental plots. On each grid, seven feeding stations were spaced 10 meters apart. In the reduced cover sites, each station was set at least 2 m away from the matrix of unmown grasses.

We conducted two food removal trials: one in January 2008, during the wet season, and the other in August, during the dry season. Both trials were performed concomitantly with small mammal trapping, for three consecutive nights. Since we were interested in the foraging

behavior of rodents, we considered removal whenever fruits were carried away from the feeding stations or when we could infer interactions between rodents and fruits, through observation of pulp consumption. The food removal experiment was similar to the giving-up density approach (Brown 1988); many fruits remaining uneaten indicate low patch use by rodents. To compare the number of intact fruits remaining between sites we performed a Mann-Whitney U test.

Results

After three months of sampling, the mean monthly abundances of *A. cf. cursor* (Mann-Whitney $Z = 2.12$, $p = 0.017$, $n = 18$) and *Oxymycterus sp.* (Mann-Whitney $Z = 1.59$, $p = 0.05$, $n = 18$) were significantly lower in the reduced cover than in the control sites (Figure 2). Only a single *A. cf. cursor* was captured in a reduced cover site, and this was in a trap located on the edge of the site, near the unmowed grass matrix.

We considered only 14 feeding stations from the control and treatment sites during the food removal trial in January 2008, as dogs and coatis destroyed the exclusion cages and removed the fruits from the other stations. We could identify the presence of rodents in the feeding stations, because they left characteristic teeth marks in the fruits during pulp consumption. We felt it reasonable to infer that *A. cf. cursor* was probably the species responsible for most visits to feeding stations, as *Oxymycterus sp.* and *Brucepattersonius sp.* are insectivorous and *Oligoryzomys nigripes*, which is also frugivore/omnivore, occurs at very low abundances at the study sites.

In January, small rodents interacted with only 5% of the fruits, and visited 80% and 14% of the feeding stations in the control and reduced cover sites, respectively. Similarly, in August,

rodents interacted with 5.4% of fruits, and visited 35.7% and 9.5% of the feeding stations in the control and reduced cover sites, respectively. Interestingly, fruit removal was zero in the second reduced cover plot in both seasons. Although fruit removal was low in control and treatment plots, the difference between them was too large to be ignored. Removal occurred at a very slow rate in both sites during the wet (0.36 and 1.2 fruits per night in the reduced cover and control sites, respectively) and the dry seasons (0.27 and 1.2 fruits per night in the reduced cover and control sites, respectively). In fact, most fruits (61%) were not carried away from the feeding stations, but instead had their pulp partially or totally consumed near to (less than 1 meter away) the feeding station.

The foraging behavior of small rodents was strongly influenced by grass cover reduction during the wet ($Z = 2.62$, $p = 0.008$) and the dry season ($Z = -3.14$, $p = 0.001$). As we expected, more fruits remained in the reduced cover sites than in the control sites in both seasons (Figure 3).

Discussion

In accordance with our predictions, the abundance of *A. cf. cursor* and *Oxymycterus* sp were higher in covered habitats, and fruit removal by small rodents, most possibly by *A. cf. cursor*, was lower in the reduced cover sites, indicating that both species preferred to forage in closed habitats. Foraging and abundance of rodents are, in general, determined by food availability, thermoregulatory constraints and perceived predation risks (Brown *et al.* 1992, Lagos *et al.* 1995a, Kotler *et al.* 1991). We suggest that perceived predation risk, instead of food availability and metabolic costs, may account for the patterns of foraging activity of small rodents at Fazenda Intermontes. Although at Fazenda Intermontes control sites probably

provided more sources of food, the artificial feeding stations offered the same amount of food in both habitats and were distributed equally within both sites. In this way, the habitats were only marginally different concerning feeding opportunities, thus arguing against the role of food supply on the observed foraging patterns. Metabolic costs may also influence the foraging patterns of small mammals. Gerbils, for example, reduce their foraging activity in habitats at low temperature (Kotler *et al.* 1993) and *Octodon degus* also is restricted by thermoregulatory constraints (Lagos *et al.* 1995a). However, according to Brown *et al.* (1994), such effects are almost imperceptible if the range of temperatures is not extreme. Moreover, the increased growth of other ground-layer plant species that took place after grass removal (unpublished data), due to reduced self-shading, may improve shelter availability and even feeding opportunities in the mowed sites.

Predation risk is one of the major factors influencing habitat use and foraging patterns of rodents (Lima & Dill 1990), and it is a function of illumination, amount of ground and canopy cover, and olfactory and chemical cues of predator presence (Kotler *et al.* 1991, Lagos *et al.* 1995b, Dickman 1992). Our proposal that predation risk is responsible for the observed foraging patterns is based not only on the exclusion of other factors, but also on the following: 1) several inhabitants of Fazenda Intermontes, such as barn owls (*Tyto alba*), crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*), tayras (*Eira barbara*) and little spotted cats (*Leopardus tigrinus*) have diets composed mainly of rodents (Bellocq 2000, Facure & Monteiro-Filho 1996), thus posing an important risk for the survival of small rodents at this area, 2) ground cover provides protection against foxes (Cassini 1991) and owls, which present reduced foraging efficiency in closed, bush habitats (Kotler *et al.* 1991), and 3) a myriad of other rodents, such as Israeli desert gerbils (Brown *et al.* 1994), Indian crested porcupines (Brown & Alkon 1990), New Guinea pigs (Cassini 1991),

North American rodents (Brown 1989), squirrels and chipmunks (Bowers *et al.* 1993), and Chilean small rodents (Yunger *et al.* 2002), identify habitats with less vegetation cover and structure as riskier places to forage.

Although the abundance of *A. cf. cursor* and *Oxymycterus* sp. in the reduced cover sites could have been underestimated, since MNKA assumes equal capture probabilities between sites (Krebs 1999), the higher foraging activity observed in the control plots could lead to increased competition between individuals at these plots. The selection for covered sites, irrespective of the potential increase in competitive interactions (e.g. Fox & Gullick 1989), argues that competition is not the major factor determining small rodents habitat selection and foraging patterns at the study site. In fact, this same strategy is adopted by *Rattus fuscipes*, due to grass reduction, in Australia (Spencer *et al.* 2005). By restricting their home ranges to safer sites, *R. fuscipes* individuals may enhance their chances of survival, while coping with increased competition for resources in these areas (Spencer *et al.* 2005). If we are correct about the role of perceived predation risk in the observed foraging patterns of small rodents at Fazenda Intermontes, future studies should try to clarify the role of predators and competitors through exclusion experiments and manipulations of competitor and predator density

Predation is important in determining habitat selection and foraging behavior of small rodents in desert and semiarid ecosystems (Hughes *et al.* 1994, Kotler *et al.* 1991). Most studies in the Neotropical region argue that habitat selection by small rodents is determined by habitat characteristics associated with food availability, intrinsic locomotory patterns and protection against predators (Dalmagro & Vieira 2005, Murúa & González 1982). However, most of these studies lack experimental evidence, while the few existent manipulative experiments in South America are restricted to Chilean forests, where habitat selection appears to depend on locomotor

ability (see Yunker *et al.* 2002, Lagos *et al.* 1995b). Hence, this study is the first manipulative experiment demonstrating the role of ground-layer vegetation cover on habitat selection and foraging patterns of small rodents in the Atlantic forest domain, and our results strongly suggest that perceived predation risk is the mechanism that may account for the observed patterns. However, future studies should compare the predation rates and rodent mortality induced by predators between open and closed habitats, in order to confirm our suggestion.

Acknowledgments: We are indebted to Alexandre Percequillo, for rodent identification, and to M.A.R. Mello, M.V. Vieira and Chris Dickman for important comments and suggestions that improved earlier versions of this manuscript. We are also thankful to Emilio Garcia for help in fieldwork, CCRG and Parque Estadual Intervales for logistical support, and to CAPES and CCRG for their financial support to the project.

References

- Belloq, M.I. 2000. A review of the trophic ecology of the barn owl in Argentina. *Journal of Raptor Research* 34:108-119
- Bowers, M.A., Jefferson, J.L. & Kuebler, M.G. 1993. Variation in giving-up densities in chipmunks (*Tamias striatus*) and squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Oikos* 66:229-236
- Brown, J.S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22:37-47.
- Brown, J.S. 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 20:1-20.

- Brown, J.S. & Alkon, P.U. 1990. Testing values of crested porcupines habitats by experimental food patches. *Oecologia* 83:512-518
- Brown, J.S., Morgan, A. & Dow, B.D. 1992. Patch use under predation risk: II. A test with fox squirrels, *Sciurus niger*. *Annales Zoologici Fennici* (Helsinki) 29:318-331.
- Brown, J.S., Kotler, B.P. & Valone, T.J. 1994. Foraging under predation: a comparison of energetic and predation costs in rodent communities of the Negev and Sonoran deserts. *Australian Journal of Zoology* 42:435-448.
- Carvalho, F.M.V., Pinheiro, P.S., Fernandez, F.A.S. & Nessimian, J.L. 1999. Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências* 1:91-101.
- Cassini, M.H. 1991. Foraging under predation risk in the Wild Guinea pig *Cavia aperea*. *Oikos* 62:20-24
- Dalmagro, A.D. & Vieira, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in southern Brazil. *Austral Ecology* 30:353-362
- Dickman, C.R. 1992. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. *Ecology* 73: 313-322
- Facure, K.G. & Monteiro-Filho, L.A. 1996. Feeding habits of crabeating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora:Canidae), in a suburban area of southeastern Brazil. *Mammalia* 60:147-149
- Fox, B.J. & Gullick, G. 1989. Interspecific competition between mice – a reciprocal field manipulation experiment. *Australian Journal of Ecology* 14:357-366.
- González, E.M. 2001. *Guía de campo de los mamíferos de Uruguay*. Introducción al estudio de los mamíferos. Vida Silvestre, Montevideo, Uruguay.

- Guimarães, P.R.Jr., Lopes, P.F.M., Lyra, M.L. & Muriel, A.P. 2005. Fleshy pulp enhances the location of *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) fruits by seed-dispersing rodents in an Atlantic forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:109-112
- Hughes, J.J., Ward, D. & Perrin, M.R. 1994. Predation risk and competition affect habitat selection and activity of Namib Desert Gerbils. *Ecology* 75:1397-1405.
- Kotler, B.P., Brown, J.S. & Hasson, O. 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72:2249-2260.
- Kotler, B.P., Brown, J.S. & Mitchell, W.A. 1993. Environmental factors affecting patch use in two species of gerbilline rodents. *Journal of Mammalogy* 74:614-620
- Jacob, J. & Brown, J.S. 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91:131-138
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology* (2nd edition). Addison Wesley Longman, California
- Lagos, V.O., Bozinovic, F. & Contreras, L.C. 1995a. Microhabitat use by a diurnal small mammal herbivorous rodent (*Octodon degus*) in a semi-arid environment: thermoregulatory constraints or predation risk. *Journal of Mammalogy* 76:900-905.
- Lagos, V.O., Contreras, L.C., Merserve, P.L., Gutierrez, J.R & Jacksic, F.M. 1995b. Effects of predation risk on space use by small mammals: a field experiment with a neotropical rodent. *Oikos* 74:259-264.
- Lima, S.L. 1998. Non-lethal effects of in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48:25-34
- Lima, S.L. & Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.

- Morris, D.W. 2003. Toward and ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13
- Murúa, R. & González, L.A. 1982. Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia* 52:12-15.
- Nave, A.G. 2005. *Banco de sementes autóctone e alóctone, resgate de plantas e reflorestamento de vegetação nativa na fazenda Intermontes, município de Ribeirão Grande, SP*. Tese apresentada à Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, para obtenção do título de doutor em recursos florestais, com opção em silvicultura e manejo florestal. São Paulo, Brasil.
- Powell, F. & Banks, P.B. 2004. Do house mice modify their foraging behavior in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour* 67:753-759
- Schmitz, O.J, Beckerman, A.P. & O'Brien, K.M. 19997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78:1388-1399.
- Simonetti, J.A. 1989. Microhabitat use by small mammals in Central Chile. *Oikos* 56:309-318.
- Spencer, R.J., Cavanaugh, V.C., Baxter, G.S. & Kennedy, M.S. 2005. Adult free zones in small mammal populations: response of Australian native rodents to reduced cover. *Austral Ecology* 30:868-876.
- Vieira, E.M., Iob, G., Briani, D.C. & Palma, A.R.T. 2005. Microhabitat selection and daily movements of two rodents (*Necromys lasiurus* and *Oryzomys scotti*) in Brazilian Cerrado, as revealed by a spool-and-line device. *Mammalian Biology* 70:359-365
- Vieira, E.M., Paise, G. & Machado, P.H.D. 2006. Feeding of small rodents on seeds and fruits: a comparative analysis of three species of rodents of the Araucaria forest, southern Brazil. *Acta Theriologica* 51:311-318

Yunger, J.A., Merserve, P.L. & Gutierrez, J.R. 2002. Small mammal foraging behavior: mechanisms for coexistence and implications for population dynamics. *Ecological Monographs* 72:561-577.

Figure captions

Figure 1: Photographs of the experimentally added fruits used in the experiments conducted in January 2008. A: Feeding station containing 15 fruits of *Syagrus romanzoffiana*. B: Detail of a fruit that had the pulp partially consumed by a rodent in the feeding station.

Figure 2: Box plot comparing the abundances (MNA) of A) *Akodon cf. cursor* and B) *Oxymycterus* sp. in control and reduced cover sites during a sampling period of three months.

Figure 3: Box plot comparing the number of fruits remaining in control and reduced cover sites during (A) January and (B) August 2008.

Figures

Figure 1



Figure 2

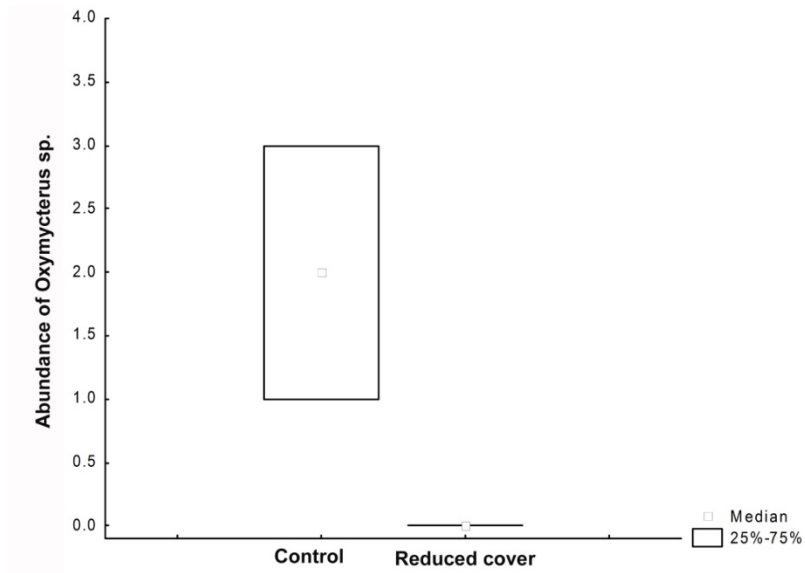
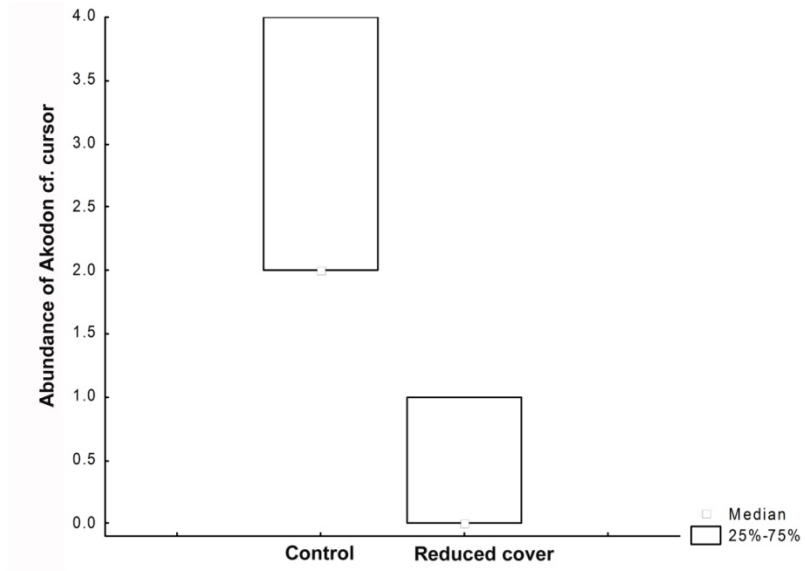
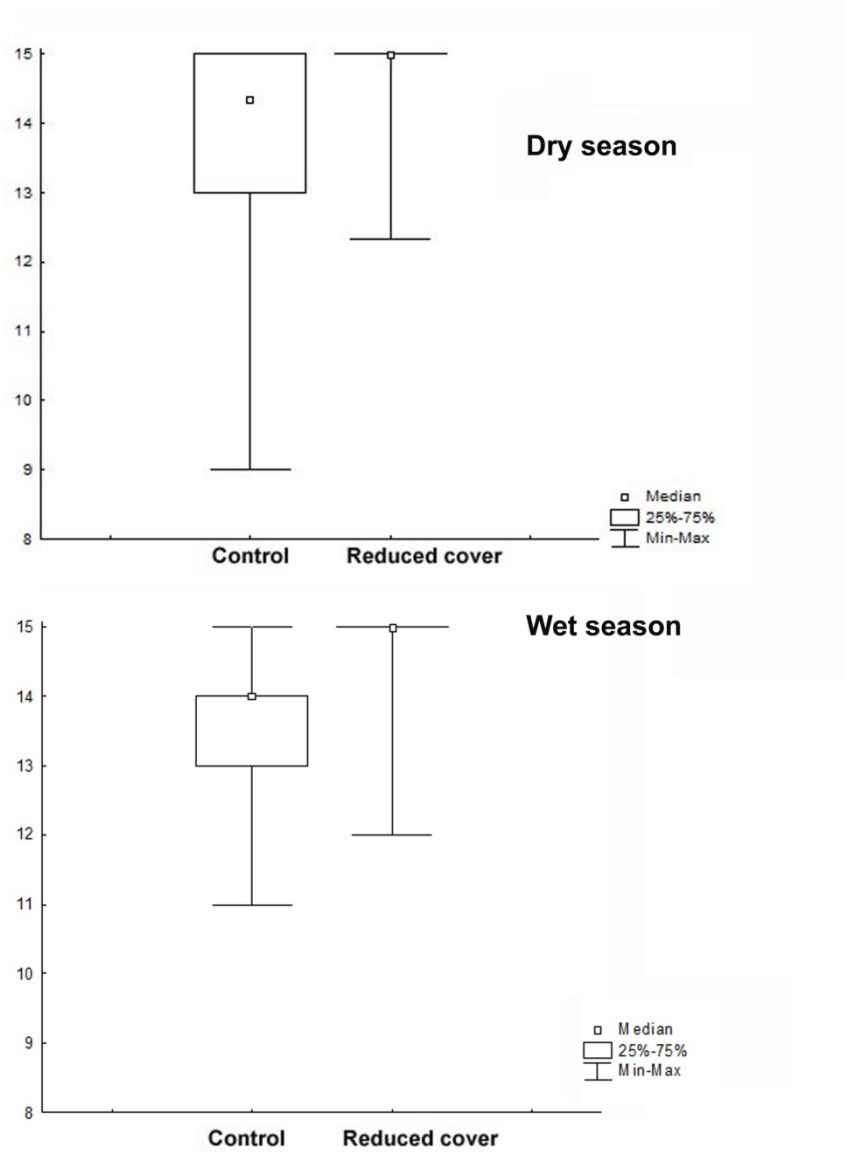


Figure 3



Steady territoriality among females of the Brazilian slender opossum *Marmosops paulensis* in the Atlantic forest

Running title: Spatial organization of *Marmosops paulensis*

Key words: home range, mating systems, marsupials, spatial patterns, territoriality

Authors: Leiner¹, Natália Oliveira & Silva², Wesley Rodrigues

¹Graduate Program in Ecology, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brazil. ²Laboratório de Interações Vertebrados-Plantas, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

Corresponding author: Natália Leiner. e-mail: naleiner@gmail.com Current Postal address:

Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações. Instituto de Biologia, Campus

Umuarama. Caixa Postal 593, CEP 38400-902. Uberlândia, MG. Brazil

Spatial organization within species populations is often thought to reflect the outcome of strategies implemented by each individual to enhance its reproductive success and survival (Clutton-Brock 1989). Thus, the distribution of resources and mates influences males and females differently (Trivers 1972). On the one hand, due to the high costs of gestation and lactation, females usually focus on the acquisition of food and breeding sites (Clutton-Brock 1989, Trivers 1972). On the other, male dispersion is more often determined by the distribution and availability of females, because male reproductive success is maximized by mating with many females (Trivers 1972). Due to these factors, intraspecific competition occurs for space in many species. Exclusive home ranges, such as defended territories, may be established when conspecifics compete for a limiting resource and the costs of defending an area are lower than the benefits achieved by adopting this strategy (Brown & Orians 1970). Among small mammals, two main hypotheses have been proposed to explain the occurrence of territoriality in females. Ostfeld (1990) proposed that females should defend food resources, so the distribution and availability of food items should determine the cost-benefit relationship of adopting a territorial strategy. However, Wolff (1993) proposed that females should defend nesting sites against other females in order to avoid infanticide; this is the so-called ‘pup defense hypothesis’.

Territoriality has been studied in many species of mammals; however, little is known about its occurrence in didelphid opossums (Didelphimorphia: Didelphidae). Didelphids are considered promiscuous or polygynous and, while movements of females are ruled by resource availability, male movements are linked to the distribution of females, especially during the breeding season (Loretto & Vieira 2005). In the present study, our main objective was to evaluate patterns of range overlap between and within sexes in *Marmosops paulensis* (Tate

1931), a small (20-70g) didelphid that is endemic to the Brazilian Atlantic forest, during both the reproductive and the non-reproductive seasons.

The study was carried out in Parque Estadual Intervales (24°16'S, 48°25'W), an Atlantic Forest area situated in São Paulo state, municipality of Ribeirão Grande, south-eastern Brazil. Spatial organization and overlap patterns were assessed using capture-mark-recapture techniques on a single large trapping grid covering 2.8 ha (Figure 1), located in mature secondary-growth vegetation in a region known as 'Sede'. *Marmosops paulensis* was captured during monthly trapping sessions of five consecutive nights from August 2002 to July 2004 using 80 Sherman live traps (Model XLF15, 10.5 x 12 x 37.6 cm). Traps were baited with a mixture of banana, oatmeal, peanut butter and bacon, and checked daily. All captured individuals were marked with numbered ear-tags and the following data recorded: sex, body mass, and reproductive condition. Females were considered reproductive when they had swollen nipples or carried young in the pouch, while male reproductive condition was not assessed.

Instead of home ranges, minimum use areas were estimated through the Minimum Convex Polygon, using the trapping points of individuals that were captured at least three times. The program CalHome (Kie et al. 1996) was used to estimate minimum use areas, while the percentage of overlap in minimum use areas between and within sexes was estimated using the program Image Tools 3. Minimum use areas and percentage of overlap were calculated during three periods; the reproductive season between 2002 and 2003, the non-reproductive season in 2003 and another reproductive season between 2003 and 2004. During both breeding seasons combined, there was no difference ($U = 1.61$, $p = 0.11$) in the minimum use area of males (median = 0.37 ha, SD = 0.67, $n = 3$) and females (median = 0.27 ha, SD = 0.19, $n = 8$). However, the areas used by males were much more variable (from 0.31 to 1.5 ha) than those of

females (Levene's F test = 13.2, $p = 0.005$), which varied from 0.06 to 0.65 ha. Outside the breeding season, minimum use areas could be estimated for a single male (0.12 ha) and two females; both were 0.14 ha.

There was no overlap among females during the three studied periods. In fact, it was possible to observe that, after the disappearance of a female, a new female would occupy its area (Figure 2A). For example, when F1 and F2 disappeared from the population, F3 and F4 occupied the whole area, plus new areas, used by those previous females. After the disappearance of F5 from the population, a new female (F6) also occupied an area that encompassed part of the area previously used by F5. In contrast, the minimum use areas of males overlapped extensively both with females and other males during the breeding season (Figure 2A and 2B). In this period, mean male-male minimum overlap was 30% (range 12 to 49%), while mean male-female overlap was 78% (range 39 to 100%). During the non-reproductive season, male-female overlap was 46% (Figure 2C).

Based on the effects of body size on use of space (Harestad & Bunnell 1979), and the assumption that use of space by males and females are determined by different factors (Ostfeld 1990), a difference in minimum use areas between sexes in *M. paulensis* were expected. However, results agreed with a previous study in this species using the spool and line technique, which also failed to find any difference between the sexes (Leiner & Silva 2007a). It is possible that this lack of difference is a consequence of the larger variance in male home ranges, with smaller males occupying ranges similar to females, and larger males roaming over larger areas.

Studies of spatial organization and social structure are scarce for most marsupial species, although patterns of didelphid spatial organization known to date are consistent with the occurrence of a promiscuous mating system (Croft & Eisenberg 2006). In this study, *M.*

paulensis apparently showed the same kind of spatial organization, with females occupying exclusive areas during the three studied periods, and males overlapping both with other males and with females during the breeding season. Although there is a lack of data on territorial behavior in spatial patterns of neotropical opossums, the total absence of overlap among females suggests territoriality. The occurrence of territoriality in female *M. paulensis* during the non-reproductive season argues against Wolff's hypothesis, since this hypothesis is based on the defense of young against infanticidal females. Due to the high costs of lactation in marsupials (Harder *et al.* 1996), *M. paulensis* should defend food resources to maximize the chances of rearing well-fed young, especially since this species is semelparous (Leiner *et al.* 2008). During the breeding season, *M. paulensis* consumes mostly fruits from *Piper* plants, which produce a few ripe fruits per night, occur in patches and exhibit high spatial and temporal predictability (Leiner & Silva 2007b), favoring the occurrence of territorial behavior in females. During the non-reproductive season, females that are able to secure food resources during the period of lower food availability (Leiner & Silva 2007b) may have higher chances of surviving until the breeding season. A diet containing many flowers (Leiner & Silva 2007b), which usually have a predictably patchy distribution, at least when compared to invertebrate spatial distribution, may explain the adoption of a territorial strategy by females.

Male ranges overlapped both with other males and with females during the breeding season. In contrast to females, male reproductive success is determined by the availability of females (Ostfeld 1990), so that male spatial organization should be a function of female spatial distribution. Hence, when females have large, exclusive territories, it becomes impractical for males to defend access to each female (Soderquist 1995). This seems to be the case in *M. paulensis*. Males, instead of guarding a single female, probably move between female territories,

trying to obtain more matings. In common shrews (*Sorex araneus* Linnaeus 1758), this tactic is highly successful, and enables males to produce larger offspring (Stockley *et al.* 1996). Two species of marsupials, *Didelphis virginiana* (Kerr 1792) and *Antechinus stuartii* (Macleay 1841), are known to mate promiscuously, with larger males gaining access to more receptive females and fathering most young (Ryser 1992, Holleley *et al.* 2006), thus presenting a male dominance hierarchy based on body size. In *M. paulensis*, evidence of wounding in males and the large variance in male minimum use areas during the breeding season both suggest the occurrence of a male dominance hierarchy in this species, although it needs further testing. In this way, future studies should evaluate the role of body size on male reproductive success.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Chris Dickman, Marco Mello and Marcelo Gonzaga for the valuable suggestions on the first version of the manuscript. We are indebted to Parque Estadual Intervales for their logistical support and to CAPES and FMB for their financial support.

LITERATURE CITED

- BROWN, J.L. & ORIANS, G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:239-262.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 236:339-372.
- CROFT, D.B. & EISENBERG, J.F., 2006. Behaviour. Pp 229-298 in Armati, P., Dickman, C. & Hume, I. (eds). *Marsupials*. Cambridge University Press, Cambridge, 373 pp.

- HARDER, J.D.; HSU, M.J. & GARTON, D.W. 1996. Metabolic rates and body temperature of the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*) during gestation and lactation. *Physiological Zoology* 69:317-339
- HARESTAD, A.S. & BUNNELL, F.L. 1979. Home range and body weight – a reevaluation. *Ecology* 60:389-402.
- HOLLELEY, C. E., DICKMAN, C. R., CROWTHER, M. S. & OLDROYD, B. P. 2006. Size breeds success: multiple paternity, multivariate selection and male semelparity in a small marsupial, *Antechinus stuartii*. *Molecular Ecology* 15: 3439-3448.
- LEINER, N.O., SETZ, E.Z.F. & SILVA, W.R. 2008. Semelparity and factors affecting reproductive activity of the Brazilian Slender Opossum (*Marmosops paulensis*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 89:153-158
- LEINER, N.O. & SILVA, W.R. 2007a. Effects of resource availability on the use of space by the mouse opossum *Marmosops paulensis* (Didelphidae) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. *Acta Theriologica* 52:197-204.
- LEINER, N.O. & SILVA, W.R. 2007b. Seasonal variation in the diet of the Brazilian Slender Opossum (*Marmosops paulensis*) in a Montane Atlantic Forest area, southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 88:158-164
- LORETTO, D. & VIEIRA, M.V. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements of the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy* 86:287-293
- KIE J.G; BALDWIN J.A. & EVANS C.J. 1996. CALHOME: a program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin* 24:342-344

- OSTFELD, R.S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 5:411-415
- SODERQUIST, T.R. 1995. Spatial organization of the arboreal carnivorous marsupial *Phascogale tapoatafa*. *Journal of Zoology, London* 237:385-398
- STOCKLEY, P., SEARLE, J.B., MACDONALD, D.W. & JONES, C.S. 1996. Correlates of reproductive success within alternative mating tactics of the common shrew. *Behavioral Ecology* 7:334-340
- RYSER, J. 1992. The mating system and male mating success of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. *Journal of Zoology, London* 228:127-139.
- WOLFF, J.O. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68:364-370.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp 136-179 in Campbell, B. (ed). *Sexual selection and the descent of man*. Aldine-Atherton, Chicago. 1971 pp.

LEGENDS TO FIGURES

Figure 1: Trapping grid. A) Trapping point, containing one Sherman trap in the ground, and the other affixed to a tree, in the understory; B) Distance between trapping points and between parallel lines inside the grid.

Figure 2: Patterns of overlap between minimum use areas in a population of *Marmosops paulensis*. Black lines represent female minimum use areas, grey lines represent male minimum use areas, and broken lines represent females that occupied their areas after the disappearance of previous females. A) Individuals captured during the first breeding season, from September 2002 to February 2003; B) Individuals captured during the second breeding season, from September to December 2003; C) Individuals captured during the non-reproductive period, from March to July 2004.

Figures

Figure 1

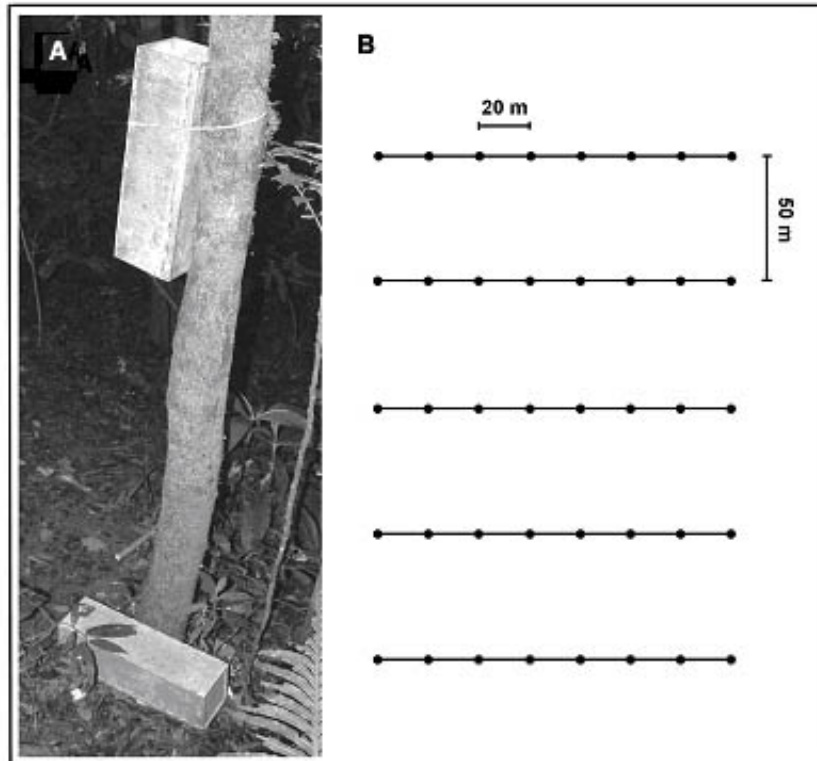
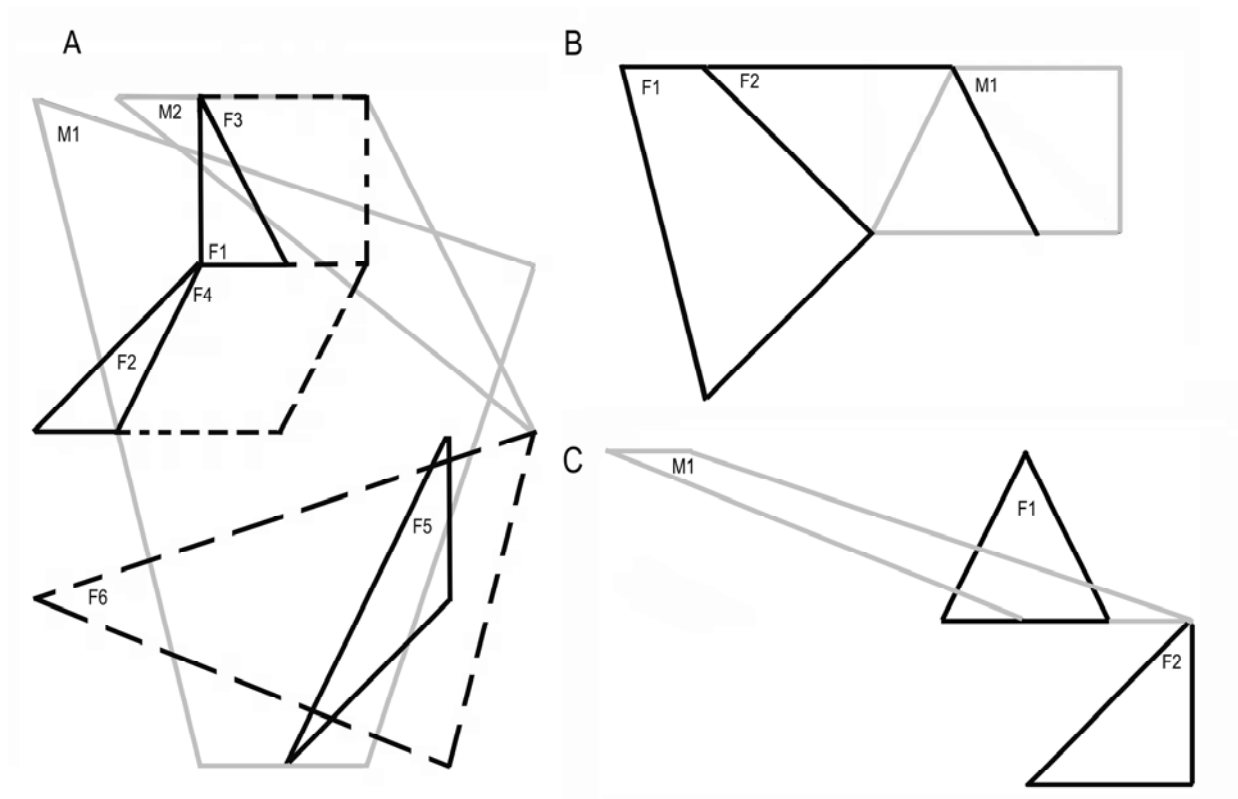


Figure 2



DISCUSSÃO GERAL

Os resultados dessa tese confirmam que os fatores que determinam a distribuição de pequenos mamíferos não-voadores podem variar de acordo com a escala de observação, assim como indicam que características estruturais da vegetação que conferem proteção contra predadores, maximização na aquisição de recursos alimentares e minimização de interações competitivas estão entre os fatores mais importantes que influenciam os padrões de uso do espaço dos animais desse grupo, e conseqüentemente sua estrutura de comunidades, uso e seleção de habitats e organização espacial dos indivíduos.

Entre as onze espécies de pequenos mamíferos não-voadores capturados na Fazenda Intermontes, pôde-se observar padrões de seleção de habitat em uma ou mais escalas, em quase todas as espécies, com exceção de *Brucepattersonius* sp. Recentemente, análises de seleção de habitat incluindo múltiplas escalas produziram resultados indicando que os pequenos mamíferos escolhem seu habitat em uma escala mais ampla (e.g. macro-habitat e meso-habitat), já que a partição do micro-habitat é muitas vezes restringida pelo macro-habitat escolhido pelas espécies em primeira instância (Jorgensen & Demarais 1999, Finlayson *et al.* 2008). De fato, esse padrão foi observado tanto para os roedores quanto para os marsupiais da Fazenda Intermontes. A distribuição de *Oxymycterus* sp., por exemplo, não esteve relacionada a nenhuma das variáveis de estrutura da vegetação das áreas em restauração, sugerindo que não houve seleção na escala do meso-habitat porque a seleção de macro-habitat já havia garantido acesso aos componentes de habitat preferidos pela espécie.

Os resultados do capítulo 1 mostraram que os fragmentos florestais e as áreas em restauração foram bastante distintos no que diz respeito à estrutura da vegetação e à diversidade e composição de espécies de pequenos mamíferos não-voadores. As diferenças na composição

de espécies das comunidades foram determinadas por padrões de seleção de hábitat das espécies, os quais estiveram associados à capacidade intrínseca das espécies de ocupar hábitats alterados e a características da vegetação que fornecem maior proteção contra predadores e disponibilidade de recursos alimentares. Pardini *et al.* (2005) já havia sugerido a influência da tolerância às perturbações no ambiente nos padrões de uso e seleção de macro-hábitat por pequenos mamíferos. Da mesma maneira, diversos estudos já demonstraram a função da estrutura da vegetação como preditora da composição da assembléia de espécies de pequenos mamíferos (e.g. Dueser & Shugart 1978).

A seleção de hábitats geralmente tem relação com variáveis de estrutura da vegetação que conferem proteção contra predadores, maximização na aquisição de recursos alimentares e minimização de interações competitivas (Morris 2003, Pizzuto *et al.* 2007). Tanto *M. incanus* quanto *M. paulensis* ocorreram quase que exclusivamente em fragmentos florestais, provavelmente devido à maior complexidade estrutural (*sensu* August 1983) e a presença de um sub-bosque denso, variável essa que também foi responsável pela distribuição das espécies na escala do meso-hábitat. A seleção por áreas com sub-bosque desenvolvido e estratificação vertical geralmente está relacionada com a redução dos riscos de predação (Powell & Banks 2004) e com a minimização de interações competitivas (Moura *et al.* in press). Uma vez que *M. incanus* e *M. paulensis* pertencem ao mesmo gênero, e apresentam hábitos semelhantes, esperávamos encontrar segregação nos padrões de uso de hábitat entre as duas espécies. Apesar de não termos encontrado seleção diferencial de componentes do meso-hábitat por parte de *Marmosops incanus* e *Marmosops paulensis*, a abundância das espécies esteve negativamente correlacionada. Ao mesmo tempo, observamos um padrão de segregação no uso vertical do hábitat como sugerido por Leiner & Silva (2007), de maneira que *M. incanus* utilizou mais o

sub-bosque do que *M. paulensis*, que em contrapartida apresentou um hábito mais terrestre. Dessa maneira, nossos resultados sugerem que tais diferenças no uso do hábitat podem funcionar como mecanismos de segregação para manter a coexistência dessas espécies, confirmando as expectativas. Sendo assim, ao mesmo tempo em que a coexistência das espécies é mantida pela segregação espacial no macro-hábitat, dado que as abundâncias inversamente relacionadas podem reduzir o número de interações entre as espécies estudadas, a competição também pode determinar a segregação no uso vertical do hábitat. Porém, para entender melhor os efeitos da competição sobre o uso do hábitat, experimentos de remoção de espécies e avaliações da amplitude do nicho das espécies em períodos de baixa e alta densidade de seus potenciais competidores deveriam ser realizados.

No terceiro capítulo, observamos que o uso de hábitat e os padrões de forrageamento de pequenos roedores como *A. cf. cursor* e *Oxymycterus* sp. foram determinados pela cobertura de gramíneas no estrato inferior das áreas em restauração. Diversos autores já demonstraram que pequenos mamíferos utilizam a estrutura do hábitat como um indicativo dos riscos de predação (e.g. Orrock *et al.* 2004), uma vez que a complexidade do habitat e a estrutura da vegetação podem proporcionar abrigos, rotas de fuga seguras e chances de minimizar a detecção por parte dos predadores (Arthur *et al.* 2005, Jacob & Brown 2000). Os resultados do experimento de remoção de frutos sugerem que o risco de predação explica a seleção por áreas com maior cobertura vegetal por pequenos roedores na área de estudo, uma vez que os roedores estão expostos a vários predadores, como *Tyto alba* e pequenos carnívoros, nas áreas em restauração da fazenda Intermontes, e tais predadores costumam obter maior sucesso na captura de presas em áreas com cobertura vegetal reduzida (e.g. Cassini 1991, Kotler *et al.* 1991).

Com relação à organização espacial, os resultados demonstram que *M. paulensis* segue o padrão de outros didelfídeos (Cáceres 2006), apresentando um padrão de organização espacial que é consistente com um sistema de acasalamento promíscuo, em que as fêmeas exibem uma estratégia territorial e os machos se movem entre esses territórios durante o período reprodutivo. A exibição de uma estratégia territorial por parte das fêmeas parece estar associada à distribuição e previsibilidade dos recursos alimentares, e não ao período reprodutivo e a presença de filhotes. Dado que as fêmeas participam de apenas um evento reprodutivo (Leiner *et al.* 2008), espera-se que o investimento para garantir o sucesso reprodutivo seja alto, de maneira que aparentemente os custos da defesa territorial durante todo o ano são contrabalançados pela garantia de aquisição de recursos alimentares que permitem o máximo investimento no período reprodutivo. Por outro lado, a área de vida dos machos se sobrepõe tanto a de outros machos, quanto a de outras fêmeas. É possível que a combinação entre o comportamento territorial das fêmeas e a existência de semelparidade em machos torne impraticável e improdutivo a defesa do acesso a cada fêmea. Por fim, a organização espacial dos machos e a variação no tamanho das áreas mínimas de uso entre machos de *M. paulensis* sugerem a possibilidade de que haja competição por parceiras baseada em uma hierarquia de dominância definida pelo tamanho do corpo, assim como ocorre em *Didelphis virginiana* (Ryser 1992) e *Antechinus stuartii* (Holleley *et al.* 2006). Porém, futuros estudos deveriam avaliar a relação entre o sucesso reprodutivo dos machos e o seu tamanho do corpo, assim como a relação entre a qualidade do território e o tamanho da ninhada das fêmeas.

Apesar do baixo sucesso de captura (1,84%), os resultados sugerem que os pequenos mamíferos não-voadores ainda não responderam positivamente ao programa de restauração estabelecido na área de estudo, dado que a espécie mais comum em ambas os habitats é *A. cf. cursor*, que tende a proliferar em ambientes perturbados (Stevens & Husband 1998), e que

espécies consideradas sensíveis a modificações na estrutura da vegetação (e.g. *Marmosops*, *Philander* e *Sooretamys*) parecem estar restritas aos fragmentos florestais. Variáveis relacionadas à estratificação vertical e disponibilidade de frutos são importantes para o uso do hábitat por essas espécies, uma vez que fornecem proteção contra predadores e disponibilidade de recursos, assim como eixos para partição de recursos. Dessa maneira, sugerimos um monitoramento de longo prazo para acompanhar modificações na estrutura da vegetação e da comunidade, e identificar o momento em que o hábitat se torna apropriado para as espécies dependentes da floresta. Com base nos resultados que obtivemos a respeito do uso de hábitat das espécies, também sugerimos a manipulação de componentes do hábitat, para testar experimentalmente a importância dos mesmos para as espécies estudadas e tentar acelerar o processo de restauração das comunidades animais e processos ecológicos associados. O plantio de arbustos e plantas de sub-bosque nas áreas em restauração parece ser uma boa opção, assim como a adição de folhiço no solo.

REFERÊNCIAS

- Arthur, A.D., Pech, R.P. & Dickman, C.R. 2005. Effects of predation and habitat structure on the population dynamics of house mice in large outdoor enclosures. *Oikos* 108:562-572
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507
- Cáceres, N.C. 2006. Uso do espaço por marsupiais: fatores influentes, comportamento e heterogeneidade espacial. Pp 203-215 in Cáceres, N.C. (ed.) *Os Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Evolução*.
- Cassini, M.H. 1991. Foraging under predation risk in the Wild Guinea pig *Cavia aperea*. *Oikos* 62:20-24
- Dueser, R.D. & Shugart, H.H. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* 59:89-98.
- Finlayson G.R., Vieira E.M., Priddel D., Wheeler R., Bentley J. and Dickman C.R. (2008). Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: a case study using medium-sized marsupials. *Biological Conservation* 141, 320-331
- Holleley, C. E., Dickman, C. R., Crowther, M. S. & Oldroyd, B. P. 2006. Size breeds success: multiple paternity, multivariate selection and male semelparity in a small marsupial, *Antechinus stuartii*. *Molecular Ecology* 15: 3439-3448.
- Kotler, B.P., Brown, J.P. & Hasson, O. 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72:2249-2260.
- Jacob, J. & Brown, J.P. 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91:131-138

- Jorgensen, E.E. & Demarais, S. 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80:421-429
- Leiner, N.O., Setz, E.Z.F. & Silva, W.R. 2008. Semelparity and factors affecting reproductive activity of the Brazilian Slender Opossum (*Marmosops paulensis*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 89:153-158
- Leiner, N.O. & Silva, W.R. 2007. Effects of resource availability on the use of space by the mouse opossum *Marmosops paulensis* (Didelphidae) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. *Acta Theriologica* 52:197-204.
- Morris, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13.
- Moura, M.C., Vieira, M.V & Cerqueira, R. In press. Occasional intraguild predation structuring small mammal assemblages: the marsupial *Didelphis aurita* in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecology*
- Orrock, J.L., Danielson, B.J. & Brinkerhoff, R.J. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology* 15:433-437.
- Pardini, R., de Souza, S.M., Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in na Atlantic Forest landscape. *Biological Conservation* 124:253-266
- Pizzuto, T.A., Finlayson, G.R., Crowther, M.S. and Dickman, C.R. 2007. Microhabitat use by the brush-tailed bettong (*Bettongia penicillata*) and burrowing bettong (*B. lesueur*) in semiarid New South Wales: implications for reintroduction programs. *Wildlife Research* 34: 271-279.

- Powell F. & Banks P.B. (2004). Do house mice modify their foraging behavior in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour* 67, 753-759
- Ryser, J. 1992. The mating system and male mating success of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. *Journal of Zoology, London* 228:127-139
- Stevens, S.M. & Husband, T.P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 85:1-8