

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**DIVERSIDADE DE COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS DE TRÊS FITOFISONOMIAS
DO CERRADO NO BRASIL CENTRAL: PARTIÇÃO DA DIVERSIDADE REGIONAL EM
COMPONENTES ALFA E BETA**

ANDERSON PAZ DA SILVA

BRASÍLIA, 2013

**DIVERSIDADE DE COMUNIDADES DE PEQUENOS MAMÍFEROS DE TRÊS FITOFISOMIAS
DO CERRADO NO BRASIL CENTRAL: PARTIÇÃO DA DIVERSIDADE REGIONAL EM
COMPONENTES ALFA E BETA**

ANDERSON PAZ DA SILVA

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA, COMO PARTE DOS
REQUISITOS PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM ECOLOGIA

ORIENTADOR: EMERSON MONTEIRO VIEIRA

COMISSÃO AVALIADORA:

PROF. DR. NILTON CARLOS CÁCERES

PROF. DR. RICARDO BOMFIM MACHADO

PROF. DR. ANDRÉ FARIA MENDONÇA

BRASÍLIA, 2013

AGRADECIMENTOS

Este trabalho é dedicado a todos que acreditaram em mim e me deram apoio ao longo da minha vida. Agradecimentos especiais:

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida e pelo apoio financeiro ao projeto (processo nº 483117/2009-9). Sem tais contribuições este estudo não seria possível.

Ao meu orientador Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira pela orientação e paciência durante todo o período do Mestrado.

Aos membros da banca, Prof. Dr. Nilton C. Cáceres, Prof. Dr. Ricardo B. Machado e ao Prof. Dr. André F. Mendonça, por terem aceitado o convite e pelas contribuições de grande valia para esta versão final da dissertação.

A todos os funcionários da Fazenda Água Limpa, Jardim Botânico de Brasília, Escola de Administração Fazendária e Caesb, que permitiram e possibilitaram a realização do meu trabalho em áreas abrangidas por essas unidades.

Ao Departamento de Ecologia e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, que sempre me logisticamente em minhas necessidades de pesquisa e em todos os trâmites acadêmicos.

Aos professores pelo conhecimento compartilhado em disciplinas e mesmo fora de sala de aula e por exercerem papel fundamental na minha formação acadêmica.

Aos meus pais, que sempre me apoiaram nos estudos, me incentivaram em minhas escolhas e que também vivenciaram várias angústias e inquietações minhas. Sem vocês essa jornada seria impossível!

Ao meu irmão pela amizade e por todos “blás”!

Às minhas avós, tias, tios e toda família pelo carinho. Sei que também estão orgulhosos de mim!

Aos colegas de pós, pelas boas conversas, apoio nos estudos e pelos momentos de descontração mesmo durante estudos com a corda no pescoço, antes de provas e outras avaliações. Em especial ao Danilo Fortunato, pelas conversas sobre partição de diversidade, métricas de diversidade e análises estatísticas, que me auxiliaram bastante na elaboração desta versão final da dissertação.

A todos aqueles que me auxiliaram em campo, principalmente ao técnico bolsita Tales Oliveira e às estagiárias Camila Moniz, Rafaela Llorente, Thaiz Armond, Nayara Yoshie, Danielle Cardoso, Juliane Alves, Mariana Mathias e Anna Carla Camargo

Aos companheiros de laboratório Juliana Fernandes, Rossano Ramos, Alexandre Portella e em especial ao Nicholas Ferreira, com quem compartilhei vários campos.

E a todos os amigos por me aturarem, pelo companheirismo, pelos momentos de diversão e boas risadas e pela compreensão quando eu deixava de sair e curtir, para estudar freneticamente para uma disciplina ou para escrever esta dissertação.

Essa conquista é também de todos vocês!

SUMÁRIO

RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	x
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
INTRODUÇÃO.....	6
MATERIAL E MÉTODOS.....	9
RESULTADOS.....	20
DISCUSSÃO.....	30
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	41

ÍNDICE DE TABELAS

TABELA 1. Número de indivíduos de espécies de pequenos mamíferos capturadas em três fitofisionomias de Cerrado na APA Gama Cabeça-de-Veado, Brasília, Brasil Central. Também estão indicados a representatividade de cada espécie em relação à abundância total por fitofisionomia e os sucessos de captura em cada estrato por fitofisionomia.....21

TABELA 2. Similaridade entre comunidades em comparações pareadas (C_{22}). CSS: cerrado *s.s*; CER: cerradão; e MAT: mata. Cor de preenchimento de célula cinza mais escuro indica $C_{22} > 0,7$; cinza mais claro, $0,3 > C_{22} \leq 0,7$; e branca, $C_{22} \leq 0,3$. As células com fonte sublinhada e em negrito indicam comparações entre comunidades da mesma fitofisionomia. A área com borda tracejada delimita comparações entre comunidades de mata e de cerrado *s.s*.....25

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Áreas de coleta na APA Gama e Cabeça-de-Veado. Áreas de cerrado <i>sensu stricto</i> indicadas por quadrados laranja (1 a 4), de cerradão indicadas por losangos azul turquesa (5 a 8) e de mata indicadas por círculos amarelos (9 a 12).....	10
FIGURA 2. Fitofisionomias amostradas durante o estudo: cerrado <i>s.s.</i> (A), cerradão (B) e mata de galeria (C).....	12
FIGURA 3. –Relação entre os níveis hierárquicos na partição aditiva/multiplicativa de diversidade.....	17
FIGURA 4. Valores observados (Obs.) e esperados (Esp.) de α_1 , β_1 e β_2 da riqueza multiplicativa, diversidade de Shannon e diversidade de Simpson. Linhas descontínuas entre colunas indicam que o valor observado foi significativamente menor do que o esperado para um determinado componente da partição de diversidade, enquanto que linhas contínuas indicam que foi significativamente maior ($0,975 < p < 0,025$).....	23
FIGURA 5. Ordenação das comunidades por NMDS com índice de similaridade de Horn. Stress: 0,08; R^2 do eixo 1 = 0,84 e do eixo 2 = 0,13. Quadrados e rótulo CSS indicam comunidades de cerrado <i>s.s.</i> ; losangos e rótulo CER - cerradão; e círculos e rótulo MAT - mata.....	26
FIGURA 6. Curvas de rarefação com extrapolação baseadas em indivíduos do cerrado <i>s.s.</i> , cerradão e mata de galeria, considerando: (A) apenas amostras de solo e sub-bosque das três fitofisionomias, (B) todos os estratos amostrados nas três fitofisionomias. Barras de erro: intervalos de confiança de 84% ($\pm 1,41*EP$).....	28
FIGURA 7. Valores de diversidades verdadeiras de Shannon ($q = 1$) e de Simpson ($q = 2$) de cada fitofisionomia. Letras diferentes indicam não-sobreposição dos intervalos de confiança de 84% ($\pm 1,41*EP$) do índice de diversidade.....	29

ÍNDICE DE APÊNDICES

APÊNDICE 1. Número de indivíduos por espécie de comunidades de pequenos mamíferos capturados em áreas de três fitofisionomias de Cerrado na APA Gama Cabeça-de-Veado, Brasília, Brasil Central.....	51
---	----

RESUMO

A diversidade de grupos animais pode estar relacionada à heterogeneidade e/ou à complexidade do ambiente. No domínio vegetacional Cerrado, a alta diversidade de pequenos mamíferos tem sido atribuída à heterogeneidade ambiental e a influência da complexidade ainda é uma questão aberta. O objetivo deste trabalho foi avaliar a partição da diversidade de pequenos mamíferos de uma região de Cerrado do Brasil Central em áreas de vegetação savânica típica – cerrado *sensu stricto* (cerrado *s.s.*) – e de formações florestais – cerradão e mata de galeria – considerando os efeitos da complexidade ambiental. A riqueza de espécies e os índices de diversidade “verdadeira” de Shannon e Simpson foram as métricas de diversidade usadas. Amostrei quatro áreas de cada fitofisionomia dispondo armadilhas no solo e sub-bosque nas três formações e também no dossel em cerradão e mata. Com esforço amostral total de 15744 armadilhas-noite em todo o estudo, capturei 348 indivíduos de 14 espécies. A amostragem de dossel em mata e cerradão incrementou suas riquezas de espécies, indicando efeito positivo da complexidade ambiental na maior riqueza dessas formações em relação a cerrado *s.s.*. Houve efeito da abundância das espécies nos padrões de diversidade das fitofisionomias. A mata teve maior diversidade do que cerradão e cerrado *s.s.* e estes não diferiram entre si pelo índice de Shannon. Já pelo índice de Simpson, mata teve maior diversidade, seguida por cerrado *s.s.* e por cerradão. Comunidades de cerradão tiveram similaridade de composição intermediária entre cerrado *s.s.* e mata de galeria, compartilhando espécies destas duas fitofisionomias. A diversidade beta entre fitofisionomias foi o componente com maior contribuição na diversidade regional, ao se considerar a riqueza e o índice de Shannon. No entanto, ela não diferiu do esperado pelo índice de Simpson, devido a uma mesma espécie ter sido a mais abundante em todas fitofisionomias. Por outro lado, o *turnover* de espécies entre

comunidades de uma mesma fitofisionomia foi baixo (0,23) e entre fitofisionomias foi baixo/moderado (0,38), indicando pouco efeito da diversidade de fitofisionomias na diversidade de pequenos mamíferos no estudo. O presente estudo mostra a importância da amostragem de dossel de formações florestais e da consideração de múltiplas áreas de diferentes fitofisionomias em estudos de diversidade de pequenos mamíferos e traz informações que podem contribuir para a conservação de áreas do Cerrado, especialmente de cerradão.

PALAVRAS CHAVE: Pequenos mamíferos, partição de diversidade, complexidade ambiental, Cerrado

ABSTRACT

The diversity of animal groups may be related to the heterogeneity and/or to the environmental complexity. In the Cerrado domain, the high diversity level of small mammals has been related to the environmental heterogeneity and the influence of environmental complexity is still an open topic. The purpose of this study was to evaluate the partition of small-mammal diversity from a Cerrado region in central Brazil in areas of typical savannah – cerrado *sensu stricto* (cerrado *s.s.*) – and areas of forest vegetation – woodland savannah and gallery forest – considering the effects of the environmental complexity. The species richness and the Shannon's and Simpson's true diversity indexes were the diversity metrics used in the study. I selected four areas of each phytophysiognomic formation and trapped individuals on the ground and in the understorey levels at all phytophysiognomic formations. Additionally I also trapped individuals in the canopy at woodland savannahs and gallery forests. A total of 348 individuals of 14 species was caught in 15744 trap-nights all over the study. The trapping in the canopy of gallery forests and woodland savannahs increased the species richness, thus indicating a positive effect of the environmental complexity in the higher richness level of these formations compared to cerrado *s.s.* There was a marked effect of species abundance on the diversity patterns of the physiognomies. Gallery forest had higher diversity level than woodland savannah and cerrado *s.s.* and these two formations did not differ from each other considering the Shannon index. However, considering the Simpson index, gallery forest had the higher diversity level, followed by cerrado *s.s.* and after by woodland savannah. Woodland savannah areas had an intermediary compositional similarity with areas of cerrado *s.s.* and areas of gallery forest, harboring species of these formations. The beta diversity between physiognomies was the main component driving the regional diversity regarding richness of species and

the Shannon index. However, considering the Simpson index this beta diversity did not differ from the expected values due to the fact that a single species was the most abundant in all the physiognomies. The turnover of species between communities was low (0,23) and it was low/moderate (0,38) between physiognomies. These results indicate that environmental heterogeneity has a minor effect on the small mammals diversity in the study. This study shows the importance of trapping small mammals in the canopy and of considering multiple areas of different physiognomies in studies of small mammals diversity and provides some information that may be applied for the conservation of Cerrado's areas, specially the woodland savannahs.

KEYWORDS: Small mammals, diversity partitioning, environmental complexity, Cerrado

INTRODUÇÃO GERAL

O Brasil é o país com o maior número de espécies de mamíferos no mundo (Costa *et al.*, 2005), com 701 espécies, distribuídas em 243 gêneros, 50 famílias e 12 ordens (Paglia *et al.*, 2012). Entre esses, o grupo dos pequenos mamíferos, representado principalmente pelas espécies das ordens Rodentia e Didelphimorphia com peso médio dos adultos inferior a 5 kg (Marinho-Filho *et al.*, 2002), tem grande destaque pela sua elevada riqueza (pelo menos 285 espécies; Paglia *et al.*, 2012). No domínio vegetacional do Cerrado, são encontradas aproximadamente 35 % das espécies desse grupo (n =102; Paglia *et al.*, 2012). Esse domínio cobre uma extensão de aproximadamente 2 milhões de km² (23% de todo o território brasileiro) e é composto por uma grande variedade de fitofisionomias, desde formações campestres a florestais (Eiten, 1972; Ratter *et al.*, 1997).

Devido ao seu grande endemismo de plantas vasculares e à grande perda de habitats por processos antrópicos, o Cerrado foi considerado um dos 34 *hotspots* mundiais (Mittermeier *et al.*, 2004), sendo dessa forma urgente o conhecimento da diversidade de espécies de diferentes grupos taxonômicos para a elaboração de efetivos planos de conservação de áreas naturais no domínio.

Diversos estudos em Cerrado avaliaram o número de espécies – riqueza de espécies – de pequenos mamíferos em diferentes formações vegetacionais do domínio (e.g. Alho, 1981; Mares *et al.*, 1986; Mares & Ernest, 1995; Bonvicino *et al.*, 2005). Entretanto, o uso da riqueza como métrica de diversidade deve ser feito com cautela em estudos ecológicos, pois ela cresce não-linearmente com o número de indivíduos ou de amostras e demora bastante para se estabilizar em comunidades com muitas espécies raras (Colwell *et al.* 2004, 2012; Chao & Jost, 2012).

Para controlar esta dependência da abundância ou do número de amostras e permitir a comparação das riquezas de múltiplas comunidades, pode-se utilizar métodos de rarefação e extrapolação (Simberloff, 1972; Gotelli & Colwell, 2001; Colwell *et al.*, 2012). A rarefação de comunidades distintas permite que as mesmas sejam comparadas em a um nível comum de amostras ou de número de indivíduos, por meio da interpolação das comunidades com maiores amostras ao nível daquela com as amostras menores e visualização da sobreposição dos intervalos de confiança das curvas de rarefação (Colwell *et al.*, 2004). A extrapolação das curvas de rarefação permite que as comunidades com menor número de amostras ou de indivíduos seja comparada ao nível daquelas com números superiores, sem que nenhuma informação destas comunidades seja perdida (Colwell *et al.*, 2012).

Apesar da riqueza de espécies ser a métrica de diversidade mais utilizada em estudos devido à sua simplicidade matemática (Gotelli & Colwell, 2001; Magurran, 2004; Colwell *et al.*, 2012), ela é um descritor menos poderoso do que os índices de diversidade, mesmo com o uso de curvas de rarefação. Isso se deve à riqueza ser uma métrica que atribui a mesma relevância às espécies raras e às abundantes de uma comunidade (Colwell & Coddington, 1994; Jost, 2006).

Já os índices de diversidade, por sua vez, levam em consideração não só o número de espécies, como também as suas abundâncias relativas. Entretanto, os índices tradicionalmente usados em estudos, como índice de Shannon-Wiener e de Simpson, são baseados na teoria da informação, indicando a incerteza na identidade de espécies de uma comunidade e não a sua diversidade intuitiva sob uma perspectiva ecológica (Jost, 2006). A conversão dos índices de diversidade tradicionais em índices de diversidade “verdadeira” torna-os mais apropriados à noção de diversidade em ecologia (Jost, 2006, 2007).

Como exemplo, podemos supor uma comunidade com 8 espécies com abundâncias paritárias e outra com 16 espécies igualmente abundantes, o índice de Shannon-Wiener na primeira é igual a 3 enquanto na segunda é 4. Porém, intuitivamente, seria de se esperar que o valor dobrasse. Tal comportamento aditivo ocorre quando se considera o exponencial desse índice, que é considerado o índice de diversidade “verdadeira” (Jost, 2006).

Os índices de diversidade “verdadeiros” são funções monotônicas expressas por:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)},$$

onde a diversidade qD depende apenas da ordem de diversidade q e da frequência relativa p das espécies (S : número total de espécies) (Hill, 1973; Jost, 2006). A ordem da diversidade indica a sensibilidade a espécies comuns e raras, sendo que $q < 1$ favorece espécies raras, enquanto que $q > 1$ favorece as espécies mais comuns (Keylock, 2005; Jost, 2006, 2007). A riqueza de espécies, insensível à frequência das espécies, é um índice de ordem zero; a diversidade de Shannon, que equilibra as espécies exatamente pelas suas frequências, sem favorecer as comuns ou raras, é um índice de ordem 1; e os índices derivados de Simpson, que dão maior peso às espécies mais comuns, são de ordem 2 (Jost, 2006, 2007).

A diversidade pode ser particionada em componentes alfa, beta e gama para permitir a verificação das contribuições relativas de amostras em múltiplas escalas espaciais à diversidade total de uma determinada região (Crist *et al.*, 2003; Gering *et al.*, 2003; Rodríguez & Ojeda, 2011, Veech & Crist 2010a).

Na abordagem de partição da diversidade, a diversidade regional (gama, γ) é produto do escalonamento das diversidades de múltiplos níveis espaciais hierárquicos (alfa, $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 \dots \alpha_n$). A relação entre os componentes alfa e gama (ou entre alfas de

diferentes níveis) define a diversidade beta (β), em uma abordagem multiplicativa, $\beta = \gamma/\alpha$ (Whittaker, 1960, 1972), e em uma abordagem aditiva, $\beta = \gamma - \alpha$ (MacArthur, 1965; Lande, 1996).

O uso de partição aditiva e/ou multiplicativa e a delimitação dos componentes α , β e γ têm sido amplamente debatidos nos últimos anos (Jost, 2007, 2010; Ricotta, 2008; Baselga, 2010; Tuomisto, 2010; Veech & Crist, 2010a, b). Um consenso geral nos debates é que os índices de diversidade baseados em q são preferíveis aos índices clássicos baseados em entropia por serem mais apropriados à noção de diversidade em ecologia. Dois tópicos emergiram dos debates como os mais controversos entre os pesquisadores: a) o tipo de partição de diversidade - aditiva ou multiplicativa - mais apropriado em estudos ecológicos e b) relações de dependência ou independência entre alfa, beta e gama. Recentemente, Chao *et al.* (2012) propuseram resoluções para tais controvérsias ao demonstrarem que há paralelismos e convergências entre as abordagens multiplicativa e aditiva, reforçando apontamentos prévios feitos por Jost (2007) e Veech & Crist (2010b), e que as conclusões dos autores sobre dependência entre os componentes da diversidade eram limitadas às diferentes condições impostas aos seus modelos ou simulações. Se nenhuma dessas imposições fosse feita, em uma partição multiplicativa somente alfa e gama seriam dependentes, enquanto tanto alfa e beta quanto beta e gama seriam independentes. Já em uma partição aditiva, todos componentes seriam dependentes mutuamente.

Sobre a partição de diversidade, Chao *et al.* (2012) sugerem o uso das abordagens multiplicativa e aditiva em um mesmo estudo para diferentes propósitos. Sendo que o β aditivo pode ser usado para informar o número efetivo de espécies exclusivas por comunidade, enquanto que o β multiplicativo pode ser usado para medir o *turnover* por comunidades (proporção de uma comunidade que se altera em relação a

uma outra). Dessa forma, não há motivos para segregar e contrapor “partição aditiva” e “partição multiplicativa” e o uso de tais termos deve ser evitado, conforme proposto por Veech e Crist (2010).

O Cerrado por ser um domínio extenso, com alta heterogeneidade ambiental (diversidade de habitats) e níveis diferentes de complexidade (estruturação vertical da vegetação), e por possuir uma elevada riqueza de pequenos mamíferos pode ter sua diversidade regional avaliada efetivamente ao se considerar os conceitos ecológicos aqui apresentados. A partir dessas considerações, o presente estudo pretende verificar a composição e a distribuição da riqueza e da diversidade em comunidades de pequenos mamíferos de áreas de cerrado *sensu stricto*, cerradão e mata de galeria, considerando a complexidade ambiental dessas fitofisionomias. A amostragem de áreas em uma mesma região, todas passíveis de serem ocupadas pelas mesmas espécies (mesmo “pool” de espécies), permite a avaliação de efeitos locais nos padrões de diversidade investigados. Esse trabalho consiste, além da presente introdução, de um capítulo formatado segundo as normas do periódico *Journal of Mammalogy*.

INTRODUÇÃO

A diversidade de organismos não se encontra distribuída homogeneamente ao longo de uma determinada região e, dessa forma, verificar os padrões de distribuição da diversidade em diferentes escalas espaciais é de fundamental importância para a adoção de medidas efetivas de conservação nessa região (Summerville *et al.*, 2003; Ribeiro *et al.*, 2008; Jost *et al.*, 2010).

A diversidade pode ser medida de diversas formas (Magurran, 2004). O número de espécies – riqueza de espécies – é a forma mais simples e intuitiva de medi-la, sendo amplamente utilizada em estudos ecológicos e para conservação de áreas (Gotelli & Colwell, 2001, Magurran, 2004; Colwell *et al.*, 2012).

A riqueza de espécies de diferentes grupos animais pode estar relacionada à heterogeneidade e/ou à complexidade do ambiente (Pianka, 1966; Kohn, 1967; August, 1983; Germano & Lawhead, 1986; Grelle, 2003; Kissling *et al.*, 2008; Price *et al.*, 2010). A complexidade refere-se à estruturação vertical de um habitat e a heterogeneidade refere-se à variação da vegetação ao longo de um gradiente horizontal, influenciada sobretudo por distintas fitofisionomias de uma região (August, 1983).

Em ambientes complexos, onde a disponibilidade de espaço limita a distribuição de espécies de pequenos mamíferos não-voadores (Rodentia e Didelphimorphia), a estruturação vertical da vegetação pode proporcionar uma maior riqueza nestes ambientes do que em ambientes mais abertos, por meio da estratificação vertical e redução da competição interespecífica de espécies similares ecologicamente (Barry *et al.*, 1984; Vieira & Monteiro-Filho, 2003). Adicionalmente, pode haver respostas adaptativas de espécies ao uso dos estratos superiores do ambiente (Barry *et al.*, 1984; Talamoni & Dias, 1999). A complexidade ambiental apresenta grande contribuição para a riqueza de comunidades de pequenos mamíferos em Mata Atlântica (Grelle, 2003;

Vieira & Monteiro-Filho, 2003; Prevedello *et al.*, 2008) e em Floresta Amazônica (Malcolm, 1991). Já no domínio vegetacional Cerrado, essa ainda é uma questão aberta (Hannibal & Cáceres, 2010).

Estudos realizados em fitofisionomias mais complexas do Cerrado, tais como cerradão e mata de galeria, em geral enfocaram o efeito da diversidade de fitofisionomias na riqueza das comunidades de pequenos mamíferos e não avaliaram o efeito da complexidade (Alho, 1981; Alho *et al.*, 1986; Mares *et al.*, 1986; Mares & Ernest, 1995). Ainda assim, esses estudos, em geral, demonstraram que a riqueza de espécies aumenta no sentido das formações savânicas para as formações florestais. Entretanto, tais estudos podem ter resultados espúrios, pois não realizaram amostragens dos estratos superiores das formações florestais.

O único estudo que avaliou de fato o efeito da complexidade ambiental na riqueza de pequenos mamíferos do Cerrado, realizando amostragem dos estratos superiores de ambientes florestais do domínio, corroborou o aumento da riqueza em função da complexidade (Hannibal & Cáceres, 2010). Entretanto tal estudo teve um baixo número de indivíduos capturados e, sendo assim, novos estudos ainda são necessários para avaliar se há tal relação.

A riqueza de espécies, apesar de ter sido utilizada como métrica de diversidade nos estudos com pequenos mamíferos citados e de ser a métrica mais popular em estudos de comunidades biológicas, é um descritor de comunidades limitado e menos poderoso do que os índices de diversidade (Gotelli & Colwell, 2001; Chao & Jost, 2012; Colwell *et al.*, 2012). Embora alguns estudos de pequenos mamíferos conduzidos no Cerrado, tenham utilizado índices de diversidade tradicionais, além da riqueza, para descrever comunidades (*e.g.* Vieira, 1999; Amaral, 2005; Ribeiro & Marinho-Filho,

2005; Carmignotto & Aires, 2011), esses estudos não relacionaram os valores de diversidade encontrados com a complexidade ambiental das fitofisionomias.

Os índices de diversidade tradicionais, recentemente têm sido criticados por se basearem na incerteza na identidade de espécies de uma comunidade e não refletirem a diversidade intuitiva em uma perspectiva ecológica (Jost, 2006). Assim, atualmente se sugere a conversão desses índices em índices de diversidade “verdadeira”, que possuem propriedades aditivas, úteis para cálculos matemáticos, e apropriadas à noção de diversidade em ecologia (Jost, 2006; 2007).

Essa diversidade de índices “verdadeiros” (ou dos índices tradicionais) pode ser particionada, permitindo verificar a contribuição relativa de cada escala para a diversidade regional (Crist *et al.*, 2003; Gering *et al.*, 2003; Veech & Crist 2010a; Rodríguez & Ojeda, 2011). Porém, apesar da importância da partição de diversidade para a consideração das escalas geradoras de diversidade, no Cerrado até o momento, poucos estudos aplicaram a partição de diversidade na análise de comunidades de mamíferos não-voadores de diferentes fitofisionomias (Carmignotto, 2005; Mendonça, 2010; Carmignotto & Aires, 2011).

Reconhecendo a importância propriedades aditivas dos índices de diversidade “verdadeira”, que permitem uma análise mais intuitiva das comunidades, e da partição de diversidade, para detecção das escalas geradoras da diversidade em múltiplas escalas em uma região, os objetivos deste trabalho foram: a) avaliar a riqueza, diversidade e composição de comunidades de pequenos mamíferos de três fitofisionomias com diferentes graus de complexidade em uma região de Cerrado, sendo que essas fisionomias consistem de formações savânicas típicas – cerrado *sensu stricto* –, formações savânicas florestais – cerradão – e florestas perenes associadas a cursos d’água – mata de galeria; b) verificar a importância da complexidade ambiental na

riqueza e diversidade; c) analisar as contribuições de duas escalas espaciais – comunidades locais e fitofisionomias distintas – para a diversidade regional; d) verificar a contribuição de comunidades de fitofisionomias distintas para a riqueza e diversidade regional de pequenos mamíferos por meio de análises de similaridade, do *turnover* de espécies e do número de espécies encontradas exclusivamente em uma fitofisionomia.

As hipóteses levantadas a partir dos objetivos apresentados são: I) a riqueza e a diversidade de espécies de pequenos mamíferos (expressa por índices de diversidade) aumentam diretamente em relação à complexidade das fitofisionomias; II) a diversidade beta entre fitofisionomias é o componente com maior contribuição para a diversidade regional; III) as comunidades de uma mesma fitofisionomia são mais similares entre si do que em comparação com comunidades de outras fitofisionomias; IV) há um elevado *turnover* de espécies entre as fitofisionomias com a presença de espécies exclusivas em cada fitofisionomia.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo.—Conduzi o estudo na Área de Proteção Ambiental (APA) Gama Cabeça-de-Veados, que se situa na porção centro-sul do Distrito Federal, no Planalto Central do Brasil do domínio Cerrado. A APA tem uma área de 23.650 ha, cerca de 4% do DF, e é composta por áreas de categorias de uso sustentável e de proteção integral do SNUC, abrangendo diferentes fitofisionomias do Cerrado (UNESCO, 2003) (Fig. 1).

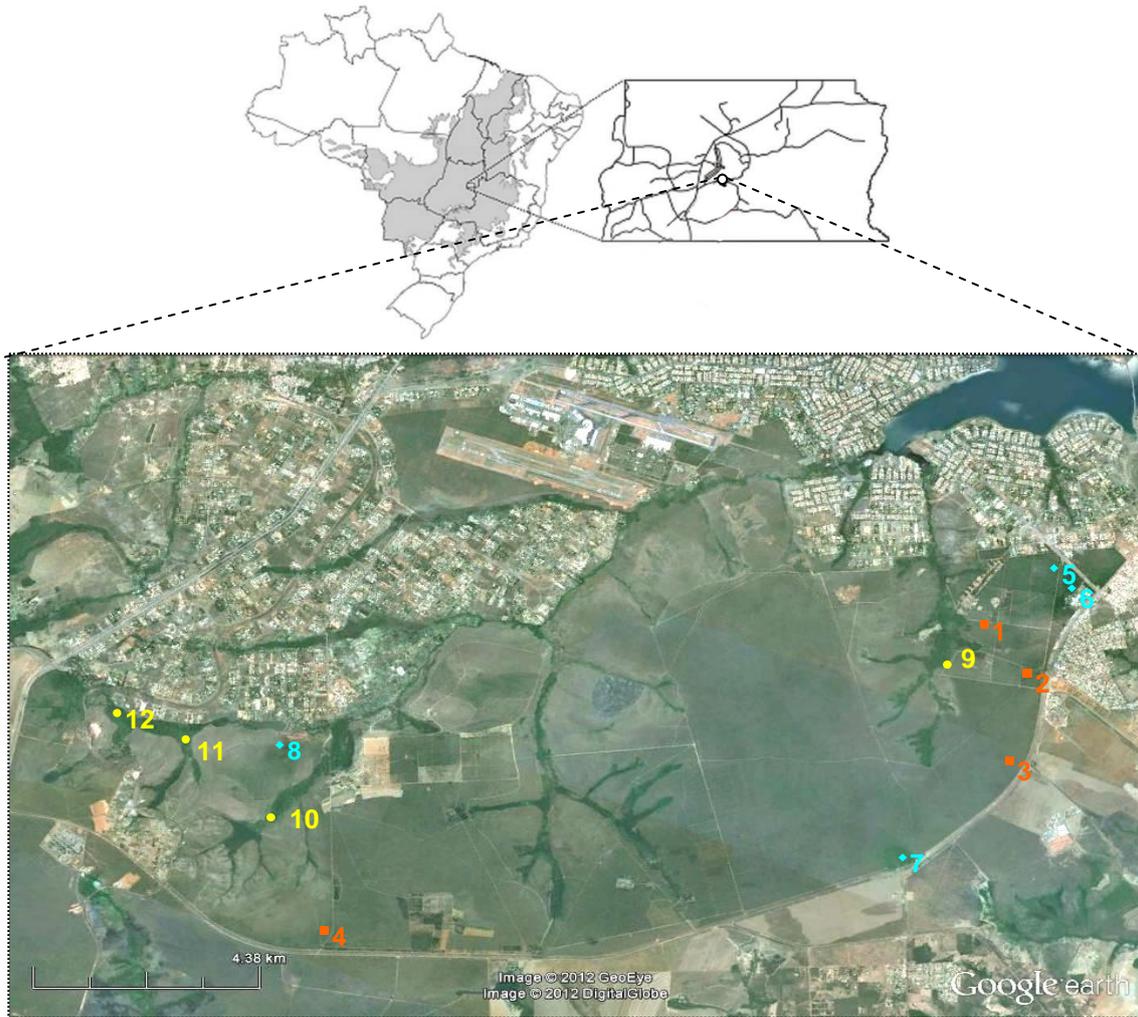


FIG. 1. Áreas de coleta na APA Gama Cabeça-de-Veado. Áreas de cerrado *sensu.stricto* indicadas por quadrados e números cor de laranja (1 a 4), de cerrado indicadas por losangos azul turquesa (5 a 8) e de mata indicadas por círculos amarelos (9 a 12).

O clima da região classificado como Tropical Chuvoso (Aw) (classificação de Köppen), apresentando uma sazonalidade pluviométrica fortemente marcada, com uma estação seca e fria de maio a setembro, e outra chuvosa e quente que se estende de outubro a abril (Eiten, 1972). O índice pluviométrico médio nos dois anos de estudo foi de 1385 mm, a temperatura média foi de 22,2°C e o índice de umidade foi de 67,4 % (dados da estação meteorológica RECOR-IBGE).

Na região, há ocorrência das principais fitofisionomias de Cerrado. A mais comum é o cerrado *sensu stricto* (cerrado *s.s.*), que se caracteriza pela presença de árvores e arbustos com 3 a 8 m de altura, constituindo uma cobertura de cerca de 30% da área, e de uma cobertura ainda considerável de vegetação herbácea (Oliveira-Filho & Ratter, 2005). Há também enclaves de *cerradão*, que é uma formação florestal com aspectos xeromórficos, sendo fisionalmente uma floresta e floristicamente mais similar ao cerrado *s.s.* Apresenta estrato arbóreo de 8 a 15 metros e dossel predominantemente contínuo com cobertura oscilando entre 50 a 90% (Ribeiro & Walter, 1998). Já a *mata de galeria*, outra formação florestal que ocorre na região, compreende vegetação florestal que acompanha rios de pequeno porte e córregos dos planaltos do Brasil Central, com estrato arbóreo com altura média entre 20 e 30 metros e cobertura de dossel de 70 a 95%. Geralmente é circundada por vegetação não-florestal com transição brusca com formações savânicas e campestres (Ribeiro & Walter, 1998) (Fig. 2).



FIG. 2.–Fitofisionomias amostradas durante o estudo: cerrado *s.s* (A), cerradão (B) e mata de galeria (C).

No presente estudo, amostramos um total de 12 áreas inseridas na APA Gama Cabeça-de-Veados. Dessas, cada uma das seguintes fitofisionomias eram representadas por quatro áreas: cerrado *s.s.*, cerrado e mata de galeria. Uma das quatro áreas de mata de galeria estava inserida na Área de Proteção de Manancial da Caesb – Companhia de Saneamento Ambiental do Distrito Federal (indica pelo número 1 na figura 1 - 15°57' 09.48" S 47°58'42.62" O); duas de mata (n° 2 - 15°57'14.74" S 47°57'44.34" O - e n° 3 - 15°57'38.39" S 47°56'37.14" O), uma de cerrado *s.s.* (n° 5 - 15°58'34.17" S 47°55'27.59" O) e uma de cerrado (n° 9 - 15°56'44.84" S 47°56'42.49" O) na Fazenda Água Limpa; uma de mata (n°4 - 15°53'14.28" S 47°50'27.20" O), três de cerrado *s.s.* (n° 6 - 15°54'00.28" S 47°49'14.77" O -, n° 7 - 15°52'59.89" S 47°49'28.86" O – e n° 8 - 15°52'37.97" S 47°50'12.33" O) e duas de cerrado (n° 10 - 15°55'29.13" S 47°49'55.15" O – e n° 11 - 15°51'44.00" S 47°49'44.55" O) no Jardim Botânico de Brasília; e uma área de cerrado na Escola de Administração Fazendária (Esaf) (n° 12 - 15°51'55.00" S 47°49'27.89" O) (Fig. 1).

Como critérios para seleção das áreas a serem amostradas, escolhi locais relativamente próximos entre si, todos inseridos na APA Gama Cabeça-de-Veados, para minimizar a influência de fatores abióticos, como topografia e precipitação, na distribuição das espécies e permitir a avaliação de efeitos locais nos padrões de diversidade investigados, já que todas as áreas eram passíveis de serem ocupadas pelas mesmas espécies (mesmo “pool” de espécies). No entanto, para manter a independência entre as áreas, havia uma distância mínima estabelecida de 400 m entre as mesmas. A distância mínima entre essas áreas era em média de 2680 m (amplitude de 400 m a 11400 m) e a maior distância era de 19 km (Fig. 1).

Delineamento experimental.—Em cada área de mata de galeria, estabeleci duas transecções, cada uma com 24 estações de captura (uma a cada 15m), distantes entre si minimamente em 15m. Essas transecções tinham distâncias mínimas de 5 m do curso d'água e de 15 m da borda. Já nas áreas de cerrado *sensu stricto* e cerradão, estabeleci quatro transecções – uma a cada 30m – cada uma com 12 estações de captura (uma a cada 15m). As diferenças entre fitofisionomias quanto à distribuição das armadilhas decorreram das características intrínsecas de cada uma delas, visto que o comprimento e a largura das áreas de cerradão e de cerrado *s.s.* diferiam das áreas de mata de galeria.

Amostrei cada área em duas campanhas de seis noites de captura: uma no período de novembro de 2011 a março de 2012 e outra no período de julho a setembro de 2012. Em todas as áreas, dispus uma armadilha no solo e uma no sub-bosque (1-3 m de altura) em cada estação de captura, sendo que, assim, instalei 48 armadilhas por estrato. Adicionalmente, nas áreas de cerradão e mata de galeria icei 20 armadilhas ao dossel, considerado a partir de uma altura de 4m. Não fiz o mesmo em cerrado *s.s.*, devido a essa fitofisionomia não apresentar dossel contínuo e assim não abrigar espécies estritamente arborícolas. Dessa forma, obtive um esforço amostral por área de 1152 armadilhas-noite em cerrado *s.s.* e 1392 armadilhas-noite em mata e cerradão, perfazendo um esforço total de 15744 armadilhas-noite em todo estudo. A altura média (\pm DP) das armadilhas de dossel em cerradão foi de 6,8 m (\pm 1,9), a mínima de 4,1 m e a máxima de 11,5 m; em mata, a altura média (\pm DP) foi de 10,1 m (\pm 1,8), a mínima de 7,4 m e máxima de 13,4 m.

Em cada estação de captura, dispus alternadamente no solo e sub-bosque, uma armadilha do tipo Sherman grande (11 x 12,5 x 37 cm) ou uma gaiola de metal (13 x 13 x 41 cm) e uma armadilha do tipo Sherman pequena (9 x 9,5 x 23 cm) no outro estrato vertical. Utilizei as armadilhas Sherman grandes e as gaiolas de metal na mesma

proporção nos dois estratos. Já no dossel, usei apenas Shermans grandes e gaiolas de metal em proporção de 7:3.

Utilizei como isca uma mistura de banana, pasta de amendoim, fubá, óleo de bacalhau e essência de baunilha. Os indivíduos capturados foram marcados com dois brincos (um por orelha) numerados do modelo 1005-1 (National Band & Tags Co., Newport, KY, USA) e soltos no mesmo local de captura. Os indivíduos que morreram nas armadilhas ou foram coletados como espécime testemunho foram depositados na Coleção de Mamíferos do Departamento de Zoologia. Todos esses procedimentos de captura, manuseio, marcação e eutanásia de indivíduos seguiram as recomendações da American Society of Mammalogists (ASM) (Sikes *et al.*, 2011). O trabalho foi devidamente aprovado pelo Comitê de Ética em pesquisas com animais da Universidade de Brasília e havia licença para captura e coleta de animais, emitida pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade – SISBIO do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio (IBAMA), nº 15424-1.

Análise de dados.—Para investigar a partição da diversidade em múltiplas escalas, utilizei o software PARTITION (Veech & Crist, 2009), aplicando pesagem igualitária das comunidades em abordagem multiplicativa com $q = 0$, referente à riqueza das comunidades; $q = 1$, referente à diversidade de Shannon, que equilibra as espécies exatamente pelas suas frequências, sem favorecer as comuns ou raras; e $q = 2$, referente à diversidade de Simpson, que atribui maior peso às espécies mais comuns (Magurran, 2004; Jost, 2006). Considerei três escalas espaciais na partição de diversidade: 1) comunidades locais, 2) fitofisionomias e 3) região (considerando as três fitofisionomias) (Fig. 3). Nas análises, realizei randomizações (1000 iterações) das distribuições dos indivíduos entre os sítios para obter valores esperados de diversidade α e β entre

comunidades e entre fitofisionomias e testar a significância estatística (teste bicaudal com $\alpha = 0,05$) dos valores encontrados.

Utilizei β_1 e β_2 aditivos da partição com $q = 0$ divididos por $(N - 1)$, para quantificar respectivamente o número de espécies exclusivas por comunidade e por fitofisionomia (Chao *et al.*, 2012).

Calculei o *turnover* relativo de espécies por comunidade e fitofisionomia, a partir do uso do β multiplicativo de $q = 0$ na equação:

$$\frac{(\beta - 1)}{N - 1}.$$

Essa medida de diferenciação vai de 0, quando não há *turnover* entre as unidades espaciais, a 1, que indica que cada unidade é completamente distinta de todas outras unidades (Jost, 2007; Chao, 2012). Essa medida ao nível de fitofisionomia foi usada para indicar o efeito da variedade de fitofisionomias na diversidade regional de pequenos mamíferos.

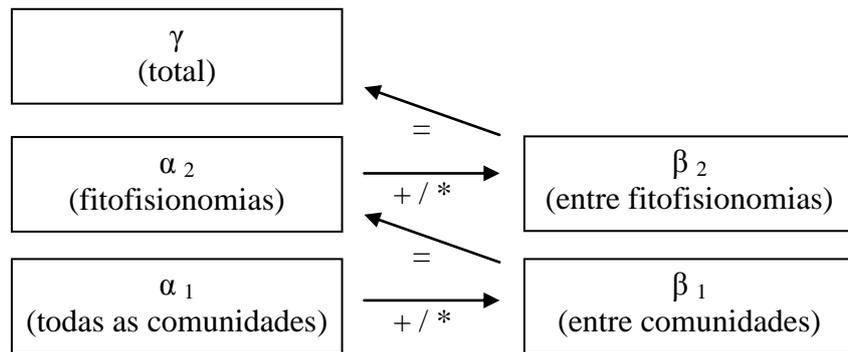


FIG. 3.—Relação entre os níveis hierárquicos na partição aditiva/multiplicativa de diversidade.

Para avaliar se havia diferenças entre as riquezas brutas das comunidades, realizei uma ANOVA por aleatorização (1000 iterações) através do software EcoSim 7.72 (Gotelli & Entsminger, 2012).

Analisei a similaridade entre todas as comunidades e entre comunidades pareadas por meio do software SPADE, usando a medida de sobreposição de múltiplas comunidades N , C_{qN} (Chao *et al.*, 2008), com $q = 2$ (correspondendo à diversidade de Simpson) e bootstrap com 200 repetições. C_{qN} igual a 1 indica comunidades idênticas e igual a zero indica comunidades completamente distintas.

Para testar se havia maior dissimilaridade entre as fitofisionomias ou entre comunidades de uma mesma fitofisionomia, usei os dados de abundância das espécies em uma análise de similaridade (ANOSIM) com índice de Horn, que equilibra as espécies exatamente pelas suas frequências, sendo apropriado à noção de diversidade do índice de Shannon (Jost, 2007; Chao *et al.*, 2008). Em seguida, para evidenciar graficamente essas diferenças, utilizei o método de ordenação por NMDS com índice de similaridade de Horn. Tanto para o ANOSIM quanto para o NMDS, utilizei o software PAST (Hammer *et al.* 2001).

Analisei ainda se havia influência de autocorrelação espacial sobre a composição de espécies por meio de teste de Mantel com correlação entre a matriz de distância euclidiana entre as comunidades amostradas e as matrizes de dissimilaridade de Morisita, que leva em consideração a abundância das espécies e atribui maior peso a espécie comum (assim como o índice de diversidade de Simpson) (Jost, 2007; Chao *et al.*, 2008), e de Jaccard, que considera apenas presença/ausência de espécies. Fiz essas análises por meio do software PAST com 1000 permutações da distribuição dos indivíduos.

Para comparar as riquezas das fitofisionomias, fiz curvas de rarefação baseadas em indivíduos por modelo de Poisson, seguida pela extrapolação das fitofisionomias com menos indivíduos ao nível daquela com maior abundância, por meio do estimador Chao 1, através do software EstimateS 9.0 (Colwell, 2012). A extrapolação das curvas de rarefação foi feita para permitir que as comunidades com menor número de indivíduos fossem comparadas ao nível daquela com o maior número sem que nenhuma informação desta comunidade fosse perdida (Colwell *et al.*, 2012). Verifiquei a contribuição dos estratos verticais nas comparações, utilizando a sobreposição de intervalos de confiança de 84% ($\pm 1,41$ * Erro Padrão) como critério de significância das diferenças. Usei os intervalos de confiança de 84% por serem mais apropriados para detectar diferenças com nível de significância (α) igual a 5% do que os usuais intervalos de 95%, já que estes podem levar a resultados muito conservativos (Payton *et al.*, 2004).

Calculei as diversidades “verdadeiras” de Shannon ($q = 1$) e de Simpson ($q = 2$) nas três fitofisionomias a partir de estimadores de máxima verossimilhança (MLE) por meio do software SPADE (Chao & Shen, 2010). O cálculo das duas diversidades foi realizado para evidenciar de maneira diferenciada as espécies mais abundantes nas fitofisionomias, já que a diversidade de Shannon equilibra as espécies exatamente pelas suas frequências, sem favorecer as comuns ou raras e a de Simpson, atribui maior peso às espécies mais comuns (Magurran, 2004). Verifiquei diferenças entre as diversidades das fitofisionomias por meio da sobreposição dos intervalos de confiança de 84%. A partir daqui, ao longo de todo o estudo, ao mencionar diversidade de Shannon e de Simpson, estarei me referindo às diversidades “verdadeiras” desses dois índices.

RESULTADOS

Dados gerais.—Com um esforço total de 15744 armadilhas/noite, obtive 546 capturas de 348 indivíduos, pertencentes a 14 espécies. O sucesso geral de captura foi de 3,5%. Em cerrado *s.s.*, o sucesso de captura foi de 1,3%, correspondendo a 61 capturas de 47 indivíduos de 5 espécies, sendo que cada comunidade tinha em média 3,25 ($\pm 1,26$) espécies. Em cerradão, o sucesso foi 5,6%, referente a 310 capturas de 169 indivíduos de 9 espécies, cada comunidade tinha em média 5,25 ($\pm 2,22$) espécies. Já em mata de galeria, foi de 3,1%, referente a 175 capturas de 127 indivíduos de 10 espécies, cada comunidade tinha em média 5,75 ($\pm 3,59$). O marsupial *Gracilinanus agilis* (Burmeister, 1854) foi a espécie mais abundante em todas as fitofisionomias. *Necomys lasiurus* (Lund, 1841) foi encontrado exclusivamente em cerrado *s.s.*; *Monodelphis americana* (Müller, 1776) exclusivamente em cerradão; e *Necomys squamipes* (Brants, 1827), *Oecomys cf. catherinae* (classificado conforme Bonvicino *et al.* (2008)), *Proechimys roberti* (Thomas, 1901) e *Phyllomys* sp. foram encontrados apenas em mata (Tabela 1).

TABELA 1.– Número de indivíduos de espécies de pequenos mamíferos capturadas em três fitofisionomias de Cerrado na APA Gama Cabeça-de-Veado, Brasília, Brasil Central. Também estão indicados a representatividade de cada espécie em relação à abundância total por fitofisionomia e os sucessos de captura em cada estrato por fitofisionomia

Espécies	Cerrado <i>sensu stricto</i>				Cerradão					Mata de galeria				
	solo	sub	total	%	solo	sub	dossel	total	%	solo	sub	dossel	total	%
Didelphimorphia														
<i>Caluromys lanatus</i>	0	0	0	0,0	0	0	4	4	2,4	0	0	4	4	3,1
<i>Didelphis albiventris</i>	2	2	4	8,5	10	3	1	14	8,3	2	2	0	4	3,1
<i>Gracilinanus agilis</i>	10	12	22	46,8	47	62	12	121	71,6	12	28	2	42	33,1
<i>Monodelphis americana</i>	0	0	0	0,0	1	0	0	1	0,6	0	0	0	0	0,0
Rodentia														
<i>Calomys expulsus</i>	1	0	1	2,1	1	0	0	1	0,6	0	0	0	0	0,0
<i>Cerradomys scotti</i>	14	1	15	31,9	2	1	0	3	1,8	0	0	0	0	0,0
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	0	0	0	0,0	6	1	0	7	4,1	14	1	0	15	11,8
<i>Necomys lasiurus</i>	5	0	5	10,6	0	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0,0
<i>Nectomys squamipes</i>	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0,0	1	0	0	1	0,8
<i>Oecomys bicolor</i>	0	0	0	0,0	1	3	1	5	3,0	11	10	6	27	21,3
<i>Oecomys cf catherinae</i>	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0,0	1	4	0	5	3,9
<i>Phyllomys sp.</i>	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0,0	0	0	1	1	0,8
<i>Proechimys roberti</i>	0	0	0	0,0	0	0	0	0	0,0	3	0	0	3	2,4
<i>Rhipidomys macrurus</i>	0	0	0	0,0	3	7	3	13	7,7	8	13	4	25	19,7
Total	32	15	47	100,0	71	77	21	169	100,0	52	58	17	127	100,0
Sucesso de captura (%)	1,4	0,7	1,0		3,1	3,3	2,2	3,0		2,3	2,5	1,8	2,3	

Partição de diversidade.—Os valores de alfa das duas escalas (comunidades e fitofisionomia) foram significativamente menores do que o esperado para as três métricas utilizadas (riqueza, diversidade de Shannon e de Simpson), enquanto que os valores de β_1 e β_2 multiplicativos em geral foram significativamente maiores para as três métricas, exceto no caso de β_1 da riqueza e β_2 da diversidade de Simpson que não diferiram dos valores esperados (Fig.4).

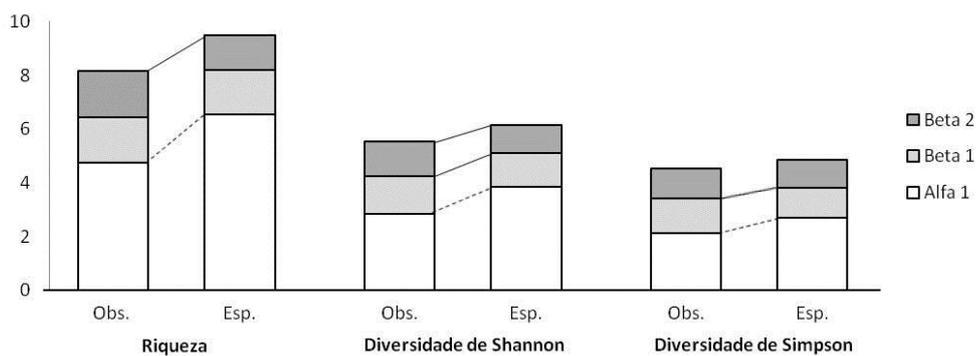


FIG. 4.–Valores observados (Obs.) e esperados (Esp.) de α_1 , β_1 e β_2 da riqueza multiplicativa, diversidade de Shannon e diversidade de Simpson. Linhas descontínuas entre colunas indicam que o valor observado foi significativamente menor do que o esperado para um determinado componente da partição de diversidade, enquanto que linhas contínuas indicam que foi significativamente maior ($0,975 < p < 0,025$).

Diversidade das comunidades.—O número de espécies exclusivas por comunidade foi de 0,29 e o *turnover* relativo por comunidade em uma mesma fitofisionomia foi de 0,23. A riqueza de espécies não diferiu significativamente entre as comunidades das distintas fitofisionomias (ANOVA por aleatorização: *d.f.* = 11; *F* = 1,08; *p* = 0,68).

A medida de sobreposição C_{qN} com $q = 2$ foi de $0,70 \pm 1,16$ (intervalo de confiança de 95% a partir de bootstrap com 200 repetições). Comparações par a par indicaram que em geral a similaridade foi alta ($C_{22} \geq 0,7$) para comunidades de uma mesma fitofisionomia, entretanto também foram verificados valores de similaridade altos entre comunidades de diferentes fitofisionomias e mesmo entre comunidades de áreas de cerrado *s.s.* e de mata, que diferem mais em termos de complexidade ambiental (Tabela 2).

Ademais, não encontrei relação significativa entre a distância (euclidiana) das comunidades e a similaridade entre comunidades amostradas (Jaccard – $R = 0,11$ e $p = 0,67$; Morisita – $R = 0,02$; $p = 0,27$). A análise de similaridade (ANOSIM) com índice de Horn indicou uma maior dissimilaridade de composição entre fitofisionomias do que entre comunidades de uma mesma fitofisionomia ($R = 0,53$; $p < 0,01$). O método de ordenação por NMDS (stress: 0,08) indicou uma separação das distintas fitofisionomias ao longo do primeiro eixo, com exceção de uma comunidade de mata de galeria (MAT9), que ficou próxima às de cerradão (Fig. 5).

TABELA 2.–Similaridade entre comunidades em comparações pareadas (C_{22}). CSS: cerrado *s.s.*; CER: cerradão; e MAT: mata. Cor de preenchimento de célula cinza mais escuro indica $C_{22} > 0,7$; cinza mais claro, $0,3 > C_{22} \leq 0,7$; e branca, $C_{22} \leq 0,3$. As células com fonte sublinhada e em negrito indicam comparações entre comunidades da mesma fitofisionomia. A área com borda tracejada delimita comparações entre comunidades de mata e de cerrado *s.s.*

$C_{22}(i, j)$	CSS1	CSS2	CSS3	CSS4	CER5	CER6	CER7	CER8	MAT9	MAT10	MAT11	MAT12
CSS1	1	<u>0,61</u>	<u>0,94</u>	<u>0,67</u>	0,44	0,44	0,47	0,41	0,39	0,25	0,35	0,33
CSS2		1	<u>0,72</u>	<u>0,94</u>	0,95	0,95	0,92	0,91	0,87	0,47	0,67	0,65
CSS3			1	<u>0,75</u>	0,40	0,42	0,51	0,29	0,26	0,32	0,36	0,42
CSS4				1	0,80	0,78	0,77	0,77	0,74	0,38	0,55	0,53
CER5					1	<u>0,99</u>	<u>0,89</u>	<u>1,00</u>	0,98	0,44	0,64	0,62
CER6						1	<u>0,94</u>	<u>0,98</u>	0,95	0,53	0,72	0,71
CER7							1	<u>0,88</u>	0,81	0,74	0,88	0,92
CER8								1	0,99	0,44	0,64	0,61
MAT9									1	<u>0,38</u>	<u>0,57</u>	<u>0,55</u>
MAT10										1	<u>0,93</u>	<u>0,88</u>
MAT11											1	<u>1,00</u>
MAT12												1

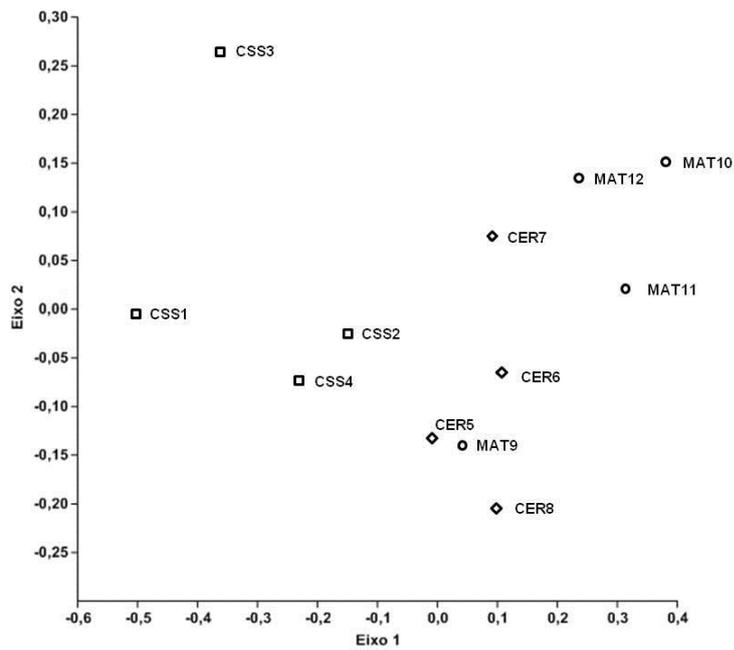


FIG. 5.—Ordenação das comunidades por NMDS com índice de similaridade de Horn. Stress: 0,08; R^2 do eixo 1 = 0,84 e do eixo 2 = 0,13. Quadrados e rótulo CSS indicam comunidades de cerrado *s.s.*; losangos e rótulo CER - cerradão; e círculos e rótulo MAT - mata.

Diversidade das fitofisionomias.– O número de espécies exclusivas por fitofisionomia foi de 3,00 e o *turnover* relativo por fitofisionomia foi de 0,38. Quanto à riqueza das fitofisionomias, considerando apenas os indivíduos capturados em armadilhas no solo e sub-bosque, as curvas de rarefação indicam que cerrado e mata não diferem significativamente e possuem riqueza de espécies superior a de cerrado *s.s.* (Fig. 6A).

Considerando também os indivíduos que foram capturados no dossel de mata e de cerrado, houve incremento significativo nas riquezas das duas fitofisionomias e mata de galeria passou a ser mais rica do que cerrado, com a adição de espécies capturadas exclusivamente no dossel (Fig. 6B).

A diversidade de Shannon foi maior em mata do que em cerrado e em cerrado *s.s.* Já cerrado *s.s.* e cerrado não diferiram significativamente entre si. Porém considerando a diversidade de Simpson, as três fitofisionomias diferiram significativamente entre si, sendo que mata foi mais diversa, seguida por cerrado *s.s.* e cerrado respectivamente (Fig. 7).

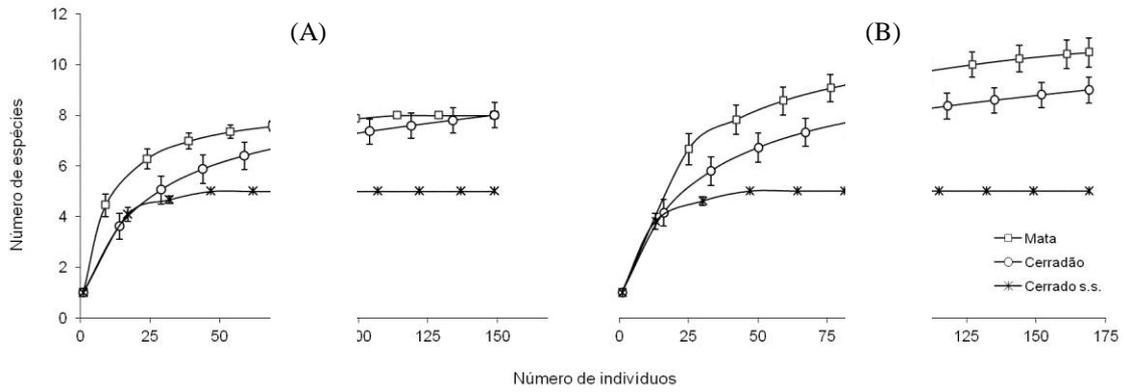


FIG. 6.—Curvas de rarefação com extrapolação baseadas em indivíduos do cerrado s.s, cerradão e mata de galeria, considerando: (A) apenas amostras de solo e sub-bosque das três fitofisionomias, (B) todos os estratos amostrados nas três fitofisionomias. Barras de erro: intervalos de confiança de 84% ($\pm 1,41 * EP$).

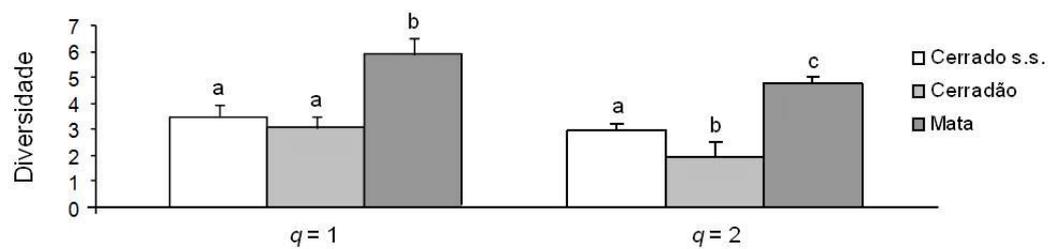


FIG. 7.—Valores de diversidades verdadeiras de Shannon ($q = 1$) e de Simpson ($q = 2$) de cada fitofisionomia. Letras diferentes indicam não-sobreposição dos intervalos de confiança de 84% ($\pm 1,41*EP$) do índice de diversidade.

DISCUSSÃO

Os resultados indicaram que a diversidade regional de pequenos mamíferos, distribuída em comunidades de três fitofisionomias do domínio Cerrado – cerrado *s.s.*, cerradão e mata de galeria –, se relacionou diretamente com a complexidade ambiental, pois fitofisionomias mais complexas apresentaram maior diversidade do que as menos complexas. Houve um baixo/moderado *turnover* relativo de espécies entre as fitofisionomias. O cerradão possuiu similaridade de composição intermediária entre mata e cerrado *s.s.*, compartilhando espécies dessas duas fitofisionomias.

Capturas.—O sucesso de captura geral do presente estudo, de 3,5%, é similar ao de outros estudos feitos no bioma Cerrado (Vieira & Baumgarten, 1995; Vieira, 1996, 2003; Jorge *et al.*, 2001; Santos-Filho *et al.*, 2008; Santos & Henriques, 2010). No entanto, os sucessos de captura obtidos nas três fitofisionomias foram menores do que os encontrados em outros estudos realizados na APA Gama Cabeça-de-Veado, (Vieira & Marinho-Filho, 1998; Vieira, 1999; Amaral, 2005). Essa diferença não deve ter relação com os métodos de captura de indivíduos empregados, já que todos os estudos citados usaram gaiolas ou armadilhas do modelo Sherman, e pode estar relacionada a uma possível tendência de redução da abundância de espécies de áreas de Cerrado ao longo dos últimos anos (Emmons, 2009) e ao acentuado crescimento urbano do entorno da APA nos últimos anos. Alternativamente, padrões plurianuais de variações populacionais, não avaliados no presente estudo, poderiam causar as diferenças entre estudos apontadas.

Entre as espécies capturadas, o marsupial *Gracilinanus agilis* foi a mais abundante em todas fitofisionomias, contrariando o que era de se esperar pelo menos para cerrado *s.s.* Nessa fitofisionomia, estudos prévios indicaram que *Necromys lasiurus* é geralmente a espécie mais abundante (Alho *et al.*, 1986; Alho, 2005; Becker *et al.*,

2007). Entretanto, em meu estudo capturei poucos indivíduos dessa espécie ($n = 5$, 10,6% do total na fitofisionomia). Isso pode se dever a flutuações populacionais interanuais da espécie (Magnusson *et al.*, 1995; Rocha, 2011), que podem ter levado à redução da abundância da espécie no período de estudo, ou ao fato de a espécie preferir ambientes mais abertos (Becker *et al.*, 2007) e eu ter escolhido áreas de cerrado *s.s.* relativamente densas, dentro do grande gradiente vegetacional que constitui a fitofisionomia (Coutinho, 1978).

Diversidade alfa de comunidades.—Pela análise da partição de diversidade, todas as métricas de diversidade observadas na escala de comunidades locais (α_1), escala mais baixa do estudo, foram significativamente menores do que as esperadas. Valores baixos de diversidade de comunidades locais também foram encontrados em estudos prévios com pequenos mamíferos realizados em Cerrado (Carmignotto, 2005; Mendonça, 2010). Esses valores indicam que pode haver uma grande influência de interações interespecíficas, como competição, na regulação das comunidades locais (Brown *et al.*, 2000; Crist *et al.*, 2003; Baker & Patterson, 2011; Rodriguez & Ojeda, 2011).

Diversidade beta entre comunidades.—A diversidade β entre comunidades de uma mesma fitofisionomia tem sido relatada como um componente com alta importância para a diversidade regional de diferentes grupos animais, incluindo lepidópteros (Camargo, 1999; Ribeiro *et al.*, 2008), coleópteros (Almeida & Louzada, 2009), anuros (Oda *et al.*, 2009), peixes (Pegg & Taylor, 2007) e aves (MacNally *et al.*, 2004). No presente estudo, no entanto, o valor de β entre comunidades de uma mesma fitofisionomia (β_1), obtido para a riqueza de espécies, indicou que a diferenciação entre as comunidades, puramente pela incidência de espécies, não diferiu do modelo nulo. Isso pode ser decorrente de não haver nenhum fator subjacente, tal como agregação de espécies ou alta dissimilaridade geral entre as comunidades amostradas (Loreau, 2000;

Legendre *et al.*, 2005; Rodriguez & Ojeda, 2011), determinante na estruturação da riqueza das fitofisionomias (α_2). Essas inferências são reforçadas pelo baixo valor de *turnover* relativo de espécies entre as comunidades de uma mesma fitofisionomia obtido no estudo.

Por outro lado, os padrões obtidos para os valores de β_1 da diversidade de Shannon e de Simpson, significativamente maiores do que os dos modelos nulos da partição, indicam um efeito significativo da abundância das espécies na estruturação da diversidade beta entre comunidades de uma mesma fitofisionomia (Crist *et al.*, 2003). Esse efeito fica ainda mais evidente quando se atribui um peso maior às espécies mais comuns na determinação da diversidade, o que ocorre com o índice de Simpson (Magurran, 2004). Esses resultados diferentes entre os índices indicam que as espécies encontradas no estudo não se distribuíram homogeneamente entre as comunidades (Gering *et al.*, 2003; Rodriguez & Ojeda, 2011) e que há fatores locais, como estrutura de habitat (Legendre *et al.*, 2005; Pardini & Umetsu, 2006) ou recursos disponíveis (Bergallo & Magnusson, 1999; Casela & Cáceres, 2006), que influenciam a abundância das espécies, especialmente as mais comuns, nas comunidades. Ademais, a ausência de uma influência significativa da autocorrelação espacial, reforçam o efeito de fatores locais sobre a composição das comunidades.

A medida de sobreposição C_{qN} com $q = 2$ indicou uma moderada/alta sobreposição média entre as comunidades. Valores relativamente baixos encontrados para a sobreposição de comunidades de cerrado *s.s.* decorreram de alta dissimilaridade de composição entre essas, indicando que cada uma das áreas amostradas contribuiu de maneira distinta para a diversidade regional. Já as sobreposições baixas/moderadas de uma comunidade de mata com as demais da mesma fitofisionomia e altas entre essa comunidadee duas de cerrado *s.s.* devem-se ao fato de termos capturado indivíduos de

apenas uma espécie (*Gracilinanus agilis*) nela (Apêndice 1), durante todo o período de estudo. Essa área aparenta ser um claro *outlier* entre as comunidades de mata de galeria, apesar de visualmente ela não diferir acentuadamente destas em relação à estrutura da vegetação.

De maneira geral, comunidades de cerradão apresentaram similaridade de composição intermediária entre comunidades de cerrado *s.s.* e de mata, indicando que possuíam espécies encontradas nestas duas fitofisionomias. Esse resultado é contrário ao verificado em estudo realizado por Vieira & Palma (2005), que, ao analisarem os dados de 23 estudos realizados com pequenos mamíferos no Cerrado, verificaram que as comunidades do domínio poderiam ser colocadas em três grupos: um primeiro formado por espécies de áreas abertas, secas e úmidas; outro com espécies savânicas (campos cerrados a cerrados densos); e o terceiro grupo formado por espécies tipicamente florestais. Dessa forma, era de se esperar uma divergência em apenas dois grupos no presente estudo: um de áreas florestais, contendo as comunidades de cerradão e de mata de galeria, e outro representado pelas comunidades de cerrado *s.s.*

Diversidade alfa das fitofisionomias.— O número de espécies de pequenos mamíferos capturadas em mata de galeria foi inferior ao encontrado na maioria dos estudos prévios realizados nessa fitofisionomia (Alho *et al.*, 1986; Mares *et al.*, 1986; Mares & Ernest, 1995; Bonvicino *et al.*, 1996, 2002; Santos-Filho *et al.*, 2008). Algumas espécies comumente capturadas em estudos prévios na APA (Alho *et al.*, 1986; Mares *et al.*, 1986; Mares & Ernest, 1995), tais como *Monodelphis americana* e *Monodelphis domestica*, não constaram em meu estudo, provavelmente devido ao meu menor esforço amostral em relação a esses estudos.

Em cerradão, o número de espécies capturadas foi similar ao encontrado por Alho *et al.* (1986) na APA. Porém esse estudo teve um elevado esforço amostral

(12.300 armadilhas-noite), o que indica que mesmo com um menor esforço amostral, posso ter tido sucesso em amostrar efetivamente as comunidades da fitofisionomia. Ademais, o número de espécies encontradas no presente estudo foi maior do que os geralmente encontrados em outros trabalhos realizados na fitofisionomia (Bonvicino *et al.*, 1996; Mendonça, 2003; Amaral, 2005; Hannibal & Cáceres, 2010). Esse resultado pode ser decorrente de os trabalhos citados terem um baixo esforço amostral, que pode ser insuficiente para a caracterização efetiva das comunidades de pequenos mamíferos (Bonvicino *et al.*, 1996; Hannibal & Cáceres, 2010). Alternativamente, podem ter amostrado poucas áreas da fitofisionomia (Bonvicino *et al.*, 1996; Mendonça, 2003) ou mesmo por motivos puramente estocásticos, não relacionados a essas duas hipóteses e nem à localização geográfica (Amaral, 2005).

Já em cerrado *s.s.*, o número de espécies capturadas no presente estudo foi similar ao encontrado em estudos prévios feitos na fitofisionomia (Bonvicino *et al.*, 1996; Vieira, 1999; Jorge *et al.*, 2001; Mendonça, 2003; Carmignotto & Aires, 2011). Todas as espécies capturadas também foram encontradas nesses trabalhos prévios, porém não encontrei a espécie *Calomys tener* comumente encontradas na fitofisionomia (Alho *et al.*, 1986; Vieira, 1999; Mendonça, 2003), provavelmente devido a baixas densidades da espécie em resposta a flutuações populacionais no período do estudo (Rocha, 2011).

O presente estudo indicou uma tendência de aumento na riqueza de espécies na medida em que se eleva a complexidade ambiental, o que corrobora estudos prévios com pequenos mamíferos realizados em Cerrado (Redford & Fonseca, 1986; Mares *et al.*, 1986; Mares & Ernest, 1995), em Mata Atlântica (Grelle, 2003; Vieira & Monteiro-Filho, 2003; Prevedello *et al.*, 2008), nos Llanos venezuelanos (August, 1983), em florestas tropicais decíduas e semidecíduas do México (Ceballos, 1989) e em vegetações

ripárias do Canadá (Maisonneuve & Rioux, 2001). Essa tendência foi verificada ao se considerar as amostragens de solo, sub-bosque e dossel nas três fitofisionomias estudadas. Entretanto ao se desconsiderar os indivíduos capturados no dossel, duas espécies arborícolas, *Caluromys lanatus* e *Phyllomys* sp., deixam de constar nos dados e o efeito da complexidade na riqueza deixa de ser tão evidente, como verificado pela sobreposição das curvas de rarefação de mata de galeria e cerradão. Ressalta-se ainda que *Caluromys lanatus* é uma espécie para a qual ainda existe pouca informação em mata de galeria (Gribel, 1988) e que ainda não havia sido descrita em cerradão, provavelmente devido aos estudos prévios feitos na região não terem amostrado dossel (e.g. Alho *et al.*, 1986; Mendonça, 2003; Amaral, 2005). Ademais, *Phyllomys* sp. é uma espécie nova da família Echimyidae, segundo análises preliminares (L. F. Machado, comunicação pessoal).

Esses resultados revelam a importância de estudos que considerem a amostragem de dossel em formações florestais do Cerrado. Até o momento, no entanto, apenas um estudo de estratificação vertical de pequenos mamíferos em cerradão e mata de galeria havia feito amostragem de dossel. Porém, esse estudo obteve um número baixo de indivíduos capturados nas armadilhas de dossel e não encontrou nenhuma espécie capturada exclusivamente nesse estrato vertical (Hannibal & Cáceres, 2010).

Houve um efeito da abundância das espécies sobre as diversidades das fitofisionomias, conforme demonstrado pelos resultados desiguais obtidos pelos diferentes índices de diversidade. Em relação à diversidade expressa pelo índice de Shannon ($q = 1$), cerrado *s.s.* e cerradão tiveram diversidade inferior à de mata. Isso era de se esperar, visto que ambientes complexos de Cerrado costumam ser mais diversos (Mares *et al.*, 1986; Mares & Ernest, 1995; Johnson *et al.*, 1999). Porém, cerrado *s.s.* e cerradão não diferiram e, sendo assim, não houve uma relação direta da diversidade

com a complexidade dos ambientes ao se ponderar as espécies exatamente pelas suas frequências, o que ocorre com o uso do índice de Shannon.

Ao se atribuir uma maior influência de espécies comuns na determinação do índice de diversidade, através do uso de índice de diversidade de Simpson ($q = 2$), as três fitofisionomias diferiram significativamente entre si. No entanto, ainda assim, não houve efeito linear da complexidade na diversidade, já que o cerradão apresentou diversidade inferior ao cerrado *s.s.*

Essa diversidade de cerradão inferior à de cerrado *s.s.*, considerando o índice de Simpson, pode ser decorrente de três fatores: a) cerradão ser uma fitofisionomia composta por fragmentos imersos em uma matriz de cerrado *s.s.*, geralmente sem conectividade entre suas áreas (Alho *et al.*, 1986); b) da maior dissimilaridade em composição observada entre as comunidades de cerrado *s.s.*; e c) da elevada abundância de uma única espécie, *Gracilinanus agilis*, que representou mais de 70% das capturas em cerradão. Essa espécie também foi encontrada em maior proporção de indivíduos em outros estudos realizados em cerradão (Mendonça, 2003; Amaral, 2005; Hannibal & Cáceres, 2010).

Diversidade beta entre fitofisionomias.— Os valores de beta da riqueza e da diversidade de Shannon encontrados entre fitofisionomias (β_2) foram significativamente maiores do que os esperados. Esse resultado indica uma importância da estrutura vegetativa das fitofisionomias para o *turnover* de espécies de pequenos mamíferos na região do estudo. Essa importância da estrutura vegetativa de fitofisionomias para a diversidade regional tem sido registrada para distintos grupos animais, incluindo lagartos (Pianka, 1966), aves (Veech & Crist, 2007; Fleishman *et al.*, 2003), lepidópteros (MacNally *et al.*, 2004), recifes de corais (Cornell *et al.*, 2007) e coleópteros (Almeida & Louzada, 2009). Ademais, o β_2 foi o componente com maior

contribuição relativa para a diversidade regional de pequenos mamíferos considerando a riqueza e a diversidade de Shannon. Essa maior importância de habitats com estruturas ambientais distintas na partição da diversidade regional também foi demonstrada em outro estudo com pequenos mamíferos (Mendonça, 2010) e em estudos conduzidos em múltiplas escalas espaciais com diferentes grupos animais, incluindo peixes (Erős, 2007), macroinvertebrados aquáticos (Ligeiro *et al.*, 2010); abelhas (Clough *et al.*, 2007), aranhas (Cabra-García *et al.*, 2010) e aves (Fleishman *et al.*, 2003).

Ao se considerar a diversidade beta de Simpson, no entanto, não encontrei diferença significativa entre o valor observado e o esperado. Atribuo esse resultado ao fato de essa métrica atribuir grande significância às espécies mais comuns (Magurran, 2004) e uma mesma espécie, *G. agilis*, ter sido a mais abundante em todas as fitofisionomias amostradas.

Mesmo com os valores observados do beta da riqueza e da diversidade de Shannon significativamente maiores do que os esperados e mesmo com a diferença entre as fitofisionomias pela análise de similaridade, houve um baixo/moderado *turnover* relativo de espécies entre as fitofisionomias. Esse resultado indica que há baixa distinção entre as fitofisionomias e diverge dos resultados encontrados em outros estudos realizados com pequenos mamíferos do Cerrado (Alho, 1981; Alho *et al.*, 1986; Mares *et al.*, 1986; Alho, 2005; Carmignotto & Aires, 2011). Esses estudos creditam à diversidade de fitofisionomias uma alta importância para a diversidade de pequenos mamíferos no domínio. Entretanto, essa divergência pode ser decorrente de esses estudos terem considerado uma ampla gama de habitats, incluindo diferentes formações campestres, savânicas e florestais, ao contrário do presente estudo limitado a áreas de apenas três fitofisionomias.

Integração dos componentes da partição de diversidade.—Apesar de as três métricas terem apresentado resultados menores do que os esperados para a contribuição média das comunidades à diversidade regional (α_1), elas divergiram em relação ao componente beta nas duas escalas espaciais consideradas no estudo: comunidades (β_1) e fitofisionomias (β_2). Isso sugere que a abundância relativa das espécies (conforme verificado para β_1) e a evidenciação diferenciada das espécies comuns ou raras (conforme verificado para β_2) trazem perspectivas diferentes para a contribuição relativa das escalas espaciais na geração de diversidade regional (Gering *et al.*, 2003; Rodriguez & Ojeda, 2011). Dessa maneira, o uso de apenas uma métrica de diversidade em um estudo pode levar a resultados tendenciosos.

Os resultados da diversidade beta entre fitofisionomias (β_2) observados foram significativamente maiores do que os esperados para a riqueza e diversidade de Shannon, porém não houve diferença significativa para a diversidade de Simpson. Isso pode ser decorrente de o trabalho ter sido realizado em uma região limitada, sendo que a distância máxima entre as comunidades amostradas era de 19 km, e a espécie mais abundante ter tido bastante sucesso de estabelecimento em diferentes habitats da região. Isso pode ser um indicativo de que ao se evidenciar espécies mais abundantes em métricas de diversidade em estudos ecológicos em regiões contínuas ou próximas, pode-se incorporar viés nas análises, o que pode levar a inferências ecológicas errôneas.

Considerações gerais e aplicações do estudo.—O presente estudo demonstra a necessidade de estudos que considerem os diferentes estratos verticais de ambientes de Cerrado. Esse fato é evidenciado pela captura de uma espécie nova —*Phyllomys* sp., que pode não ter sido previamente capturada, devido aos estudos anteriores no domínio, exceto o conduzido por Hannibal & Cáceres (2010), não terem realizado amostragens do dossel em formações florestais.

A alta diversidade de pequenos mamíferos encontrada em mata de galeria evidencia a importância da conservação de áreas dessa fitofisionomia. Essa alta diversidade pode ser decorrente das matas funcionarem como corredores biológicos que sustentam espécies tipicamente florestais (Mares & Ernest, 1995) e da estruturação vertical da vegetação que permite uma maior coexistência potencial de espécies (August, 1983; Vieira & Monteiro-Filho, 2003).

A informação da elevada riqueza de pequenos mamíferos em cerradão, similar à de mata de galeria, é especialmente interessante para a elaboração de planos de conservação no Cerrado. Os fragmentos remanescentes dessa fitofisionomia, que abrangem apenas 1% do território do Cerrado brasileiro (Marimon Junior & Haridasan, 2005), estão sendo largamente convertidos em áreas de agricultura e pastagem (Alho, 2005). Entretanto, até o momento, ainda há relativamente poucas informações sobre as suas comunidades de pequenos mamíferos (Alho *et al.*, 1986; Bonvicino *et al.*, 1996; Mendonça, 2003; Alho, 2005; Amaral, 2005; Hannibal & Cáceres, 2010).

Áreas de cerradão aparentemente não funcionam como ilhas de diversidade no Cerrado, com composição de mastofauna distinta de cerrado *s.s.* e de mata de galeria. Ao invés disso, o cerradão aparenta ser complementar a essas duas fitofisionomias, com espécies comuns a ambas e poucas espécies exclusivas. Com isso, a maior contribuição dessa formação parece ser para a diversidade beta da paisagem, considerando que a fitofisionomia ocorre em fragmentos imersos em matriz de vegetação savânica (Alho *et al.*, 1986). Além disso, o cerradão pode funcionar como um refúgio de espécies tanto de cerrado *s.s.* quanto de mata, após stress/perturbação nestas fitofisionomias.

Ainda no âmbito da conservação, a dissimilaridade relativamente alta entre comunidades de cerrado *s.s.*, evidenciada pela medida de sobreposição C_{qN} e pelo NMDS, indica que conservar múltiplas comunidades dessa fitofisionomia pode ser

importante para assegurar a diversidade regional de pequenos mamíferos. Esse padrão de dissimilaridade entre comunidades de cerrado *s.s.* também foi verificado previamente por Vieira e Palma (2005) ao analisarem os dados de diversos estudos com pequenos mamíferos realizados em Cerrado.

Relações positivas entre complexidade ambiental e diversidade de habitats e a diversidade de espécies animais têm sido demonstradas para diferentes grupos, incluindo lagartos (Pianka, 1966), aves (Roth, 1976) e mamíferos (Willians *et al.*, 2002). O presente estudo mostrou que a complexidade ambiental possui um efeito positivo significativo na riqueza de pequenos mamíferos de Cerrado, visto que capturei espécies exclusivamente em dossel e que o ambiente mais complexo - mata de galeria - foi aquele com maior riqueza. As métricas de diversidade, entretanto não possuíram relação direta com a diversidade de habitats amostrados. Essa constatação é evidenciada pelo baixo/moderado *turnover* relativo entre as fitofisionomias. O efeito positivo da complexidade e pouco relevante da diversidade de fitofisionomias na diversidade de pequenos mamíferos também foi mostrado em estudos feitos em llanos venezuelanos (August, 1983) e em Mata Atlântica (Grelle, 2003). No presente estudo, esse resultado pode ser decorrente da inclusão de áreas de cerradão que comportou espécies presentes em mata e em cerrado *s.s.* Caso as comunidades de cerradão fossem excluídas do estudo, juntamente com a comunidade *outlier* de mata com apenas uma espécie capturada, haveria uma marcada divergência entre comunidades de áreas abertas e florestais e um alto *turnover* entre espécies. Entretanto, como encontrei espécies exclusivas em todas fitofisionomias, sugiro que estudos futuros com o objetivo de caracterizar efetivamente a diversidade de espécies de uma região de Cerrado considerem áreas das três fitofisionomias em seus escopos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALHO, C.J.R. 1981. Small mammal populations of Brazilian Cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia*. 41: 223–230.
- ALHO, C.J.R., L.A. PEREIRA & A.C. PAULA. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in cerrado biome of central Brazil. *Mammalia* 50: 447–460.
- ALHO, C.J.R. 2005. Intergradation of habitats of non-volant small mammals in patchy Cerrado landscape. *Arquivos do Museu Nacional* 63: 41–48.
- ALMEIDA, S.S.P. & J.N.C. LOUZADA. 2009. Estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em fitofisionomias do Cerrado e sua importância para a conservação. *Ecology, Behavior and Bionomics* 38: 32–43.
- AMARAL, P.S.T. 2005. Estudo das populações e comunidades de pequenos mamíferos em fragmentos de cerradão no Brasil Central. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, Brasília. 42 p.
- AUGUST, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495–1507.
- BAKER, M.A. & B.D. PATTERSON. 2011. Patterns in the local assembly of Egyptian rodent faunas: Co-occurrence and nestedness. *Journal of Arid Environments* 75: 14–19.
- BARRY, R.E., M.A. BOTJE & L.B. GRANTHAM. 1984. Vertical stratification of *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus* in Southwestern Virginia. *Journal of Mammalogy* 65: 145–148.
- BASELGA, A. 2010. Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components; additive partition does not. *Ecology* 91: 1974–1981.
- BECKER, R.G., G. PAISE, L.C. BAUMGARTEN & E.M. VIEIRA. 2007. Estrutura de comunidades de pequenos mamíferos e densidade de *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) em áreas abertas de cerrado no Brasil Central. *Mastozoología Neotropical* 14: 157–168.
- BERGALLO, H.G. & W.E. MAGNUSSON. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 80: 472–486.
- BONVICINO, C.R., R. CERQUEIRA & V.A. SOARES. 1996. Habitat use by small mammals of Upper Araguaia River. *Revista Brasileira de Biologia* 56: 761–767.

- BONVICINO, C.R., S.M. LINDBERGH & L.S. MAROJA. 2002. Small non-flying mammals from conserved and altered áreas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potencial use for monitoring environment. *Brazilian Journal of Biology* 62: 765–774.
- BONVICINO, C.R., B. LEMOS & M. WESKLER. 2005. SMALL MAMMALS OF CHAPADA DOS Veadeiros National Park (Cerrado of central Brazil): ecologic, karyologic, and taxonomic considerations. *Brazilian Journal of Biology* 65: 395–406.
- BONVICINO, C.R., J.A. OLIVEIRA & P.S. DANDREA. 2008. Guia de roedores do Brasil: com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Rio de Janeiro, Centro PanAmericano de Febre Aftosa - OPAS/OMS.
- BROWN, J.H., B.J. FOX & D.A. KELT. 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist* 156: 314–321.
- CABRA-GARCÍA, J., P.C. CHACÓN & C. VALDERRAMA-ARDILA. 2010. Additive partitioning of spider diversity in a fragmented tropical dry forest (Valle del Cauca, Colombia). *The Journal of Arachnology* 38: 192–205.
- CAMARGO, A.J.A. 1999. Estudo comparativo sobre a composição e a diversidade de lepidópteros noturnos em cinco áreas da Região dos Cerrados. *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 369–380.
- CARMIGNOTTO, A.P. 2005. Pequenos mamíferos terrestres do bioma Cerrado: padrões faunísticos locais e regionais. Tese de Doutorado em Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo. 404 p.
- CARMIGNOTTO, A.P. & C.C. AIRES. 2011. Mamíferos não voadores (Mammalia) da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins. *Biota Neotropica* 11: 307–324.
- CASELLA, J. & N.C. CÁCERES. 2006. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 1: 5–11.
- CEBALLOS, G. 1989. Population and community ecology of small mammals in a tropical deciduous forest in western Mexico. Tese de Doutorado em Filosofia. University of Arizona, Tucson. 158 p.
- CHAO, A. & T.-J. SHEN. 2010. Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation).
- CHAO, A. & L. JOST. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533–2547.

- CHAO, A.; C.-H. CHIU & T.C. HSIEH. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93: 2037–2051
- CHAO, A., L. JOST, S.-C. CHIANG, Y.-H. JIANG & R.L. CHAZDON. 2008. A two-stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices. *Biometrics* 64: 1178 – 1186.
- CLOUGH, Y. ET AL. 2007. Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology* 44: 804–812.
- COLWELL, R.K. 2012. Software EstimateS 9.0.
- COLWELL, R.K. & J.A. CODDINGTON. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345: 101–118.
- COLWELL R.K., C.X. MAO & J. CHANG. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717–2727.
- COLWELL, R.K., A. CHAO, N.J. GOTELLI, S.-Y. LIN, C.X. MAO, R.L. CHAZDON & J.T. LONGINO. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3–21.
- CORNELL, H.V., R.H. KARLSON & T.P. HUGHES. 2007. Scale-dependent variation in coral community similarity across sites, islands, and island groups. *Ecology* 88: 1707–1715.
- COSTA, L.P., Y.L.R. LEITE, S.L. MENDES & A.D. DITCHFIELD. 2005. Mammal Conservation in Brazil. *Conservation Biology* 19: 672–679.
- COUTINHO, L.M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira Botânica* 1: 17-23.
- CRIST, T.O., J.A. VEECH, J.C. GERING & K.S. SUMMERVILLE. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. *The American Naturalist* 162: 734–743.
- EITEN, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38:201–341.
- EMMONS, L.H. 2009. Long-term variation in small mammal abundance in Forest and Savanna of Bolivian Cerrado. *Biotropica* 41: 993–502.
- ERŐS, T. 2007. Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52: 1400–1415.

- FLEISHMAN, E., C.J. BETRUS & R.B. BLAIR. 2003. Effects of spatial scale and taxonomic group on partitioning of butterfly and bird diversity in the Great Basin, USA. *Landscape Ecology* 18: 675–685.
- GERING, J.C., T.O. CRIST & J.A. VEECH. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17: 488–499.
- GERMANO, D.J. & D.N. LAWHEAD. 1986. Species diversity and habitat complexity: does vegetation organize vertebrate communities in the Great Basin? *Great Basin Naturalist* 46: 711–720.
- GOTELLI, N.J. & R.K. COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness *Ecology Letters* 4: 379–391.
- GOTELLI, N.J. & G.L. ENTSMINGER. 2012. EcoSim 7.72. Acquired Intelligence, Inc. Disponível em <<http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>>
- GRELE, C.E.V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 81–85.
- GRIBEL, R. 1988. Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): A probable case of pollination by marsupials in Central Brazil. *Biotropica* 20: 344–347.
- HAMMER, Ø., D.A.T. HARPER & P.D. RYAN. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis.
- HANNIBAL, W. & N.C. CÁCERES. 2010. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia* 74: 247–255.
- HILL, M. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427–432.
- JOHNSON, M.A., P.M. SARAIVA & D. COELHO. 1999. The role of gallery forests in the distribution of Cerrado mammals. *Revista Brasileira de Biologia* 59: 421–427.
- JORGE, M.C.L, V.R. PIVELLO, S.T. MEIRELLES & M. VIVO. 2001. Riqueza e abundância de pequenos mamíferos em ambientes de Cerrado e Floresta, na Reserva Cerrado do Pé-de-gigante, Parque Estadual de Vassununga (Santa Rita do Passa Quatro, SP). *Naturalia* 26: 287–302.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–375.

- JOST, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427–2439.
- JOST, L. 2010. Independence of alpha and beta diversities. *Ecology* 91:1969–1974.
- JOST, L., P. DEVRIES, T. WALLA, H. GREENEY, A. CHAO & C. RICOTTA. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65–76.
- KEYLOCK, C.J. 2005. Simpson diversity and the Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy. *Oikos* 109: 203–207.
- KISSLING, W.D., R. FIELD & K. BÖHNING-GAESE. 2008 Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects? *Global Ecology and Biogeography* 17: 327–339.
- KOHN, A. J. 1967. Environmental complexity and species diversity in the gastropod genus *Conus* on Indo-West Pacific reef platforms. *American Naturalist* 101: 251–260.
- LANDE, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5–13.
- LEGENDRE, P., D. BORCARD & P.R. PERES-NETO. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435–450.
- LIGEIRO, R., A.S. MELO & M. CALLISTO. 2010. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology* 55: 424–435.
- LOREAU, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters* 3: 73–76 .
- MACARTHUR, R.H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40: 510–533.
- MACNALLY, R., E. FLEISHMAN, L.P. BULLUCK & C.J. BETRUS. 2004. Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography* 31: 917–929.
- MAGNUSSON, W.E., A.L. FRANCISCO & T.M. SANAIOTTI. 1995. Home-range size and territoriality in *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 11: 179–188.
- MAGURRAN, A.E. 2004. Measuring biological diversity. OXFORD, BLACKWELL SCIENCE.

- MAISONNEUVE, C. & S. RIOUX. 2001. Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscapes of southern Québec. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 83: 165–175.
- MARES, M.A. & K.A. ERNEST. 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Journal of Mammalogy* 76: 750–768.
- MARES, M.A., K.A. ERNEST & D.D. GETTINGER. 1986. Small mammal community structure and composition in the cerrado province of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 2: 289–300.
- MARINHO-FILHO, J., F.H.G. RODRIGUEZ & K.M. JUAREZ. 2002. The Cerrado Mammals: diversity, ecology and natural history. Pp. 266–286 in *The Cerrados of Brazil* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University, Nova York.
- MARIMON JÚNIOR, B.H. & M. HARIDASAN. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Brasileira Botânica* 19: 913–926.
- MENDONÇA, A.F. 2003. Variação na estrutura da comunidade de pequenos mamíferos em um gradiente de cerrado *sensu strictu* para um fragmento de cerradão no Brasil central. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Universidade de Brasília, Brasília. 50 p.
- MENDONÇA, A.F. 2010. Comunidades de pequenos mamíferos e uso do espaço em uma paisagem heterogênea de cerrado e *Pinus* spp. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 183 p.
- MITTERMEIER, R. A., P. ROBLES-GIL, M. HOFFMANN, J. PILGRIM, T. BROOKS, C.G. MITTERMEIER, J. LAMOREUX & G. A. B. DA FONSECA. 2004. Hotspots revisited. CEMEX, México.
- ODA, F.H., R.P. BASTOS & M.A.C.S. LIMA. 2009. Taxocenose de anfíbios anuros no Cerrado do Alto Tocantins, Niquelândia, Estado de Goiás: diversidade, distribuição local e sazonalidade. *Biota Neotropica* 9: 219–232.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & J.A. RATTER. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. Pp. 91–120 in *The Cerrados of Brazil* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University, Nova York.

- PAGLIA, A.P ET AL 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2ª Edição / 2nd Edition. Occasional Papers in Conservation Biology (6). Conservation International, Arlington.
- PARDINI, R. & F. UMETSU. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande – distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. *Biota Neotropica* 6: 1–22.
- PAYTON, M.E., M.H. GREENSTONE & N. SCHENKER. 2004. Overlapping confidence intervals or standard error interval: what do they mean in terms of statistical significance. *Journal of Insect Science* 3: 1-6.
- PIANKA, E.R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055–1059.
- PREVEDELLO, J.A., P. FERREIRA, B.S. PAPI, D. LORETTO & M.V. VIEIRA. 2008. Uso do espaço vertical por pequenos mamíferos do Parque Nacional Serra dos Órgãos, RJ: um estudo de 10 anos utilizando três métodos de amostragem. *Revista Espaço e Geografia* 11: 35–58.
- PRICE, B., A.S. CUTT & C.A. MCALPINE. 2010. The importance of fine-scale savanna heterogeneity for reptiles and small mammals. *Biological Conservation* 143: 2504–2513.
- QUINN, G.P. & M.J. KEOUGH. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge.
- RATTER, J.A., J.F. RIBEIRO & S. BRIDGEWATER. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223–230.
- REDFORD, K.H. & G.A.B. FONSECA. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. *Biotropica* 18: 126–135
- RIBEIRO, J. F. & B.M.T. WALTER. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Pp. 89–167 in *Cerrado: Ambiente e flora* (S.M. Sano & S.P. Almeida, eds.). Embrapa-CPAC, Planaltina.
- RIBEIRO, R. & J. MARINHO-FILHO. 2005. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 898–907.
- RIBEIRO, D.B., R.I. PRADO, K.S. BROWN JR & A.V.L. FREITAS. 2008. Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation. *Diversity and Distributions* 14: 961–968.

- RICOTTA, C. 2010. On beta diversity decomposition: Trouble shared is not trouble halved. *Ecology* 91: 1981–1983.
- ROCHA, C.R. 2011. Dinâmica populacional de roedores em um Cerrado do Brasil Central. Tese de Doutorado em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília. 144 p.
- RODRÍGUEZ, D. & R.A. OJEDA. 2011. Patterns of diversity of the Monte Desert small mammals across multiple spatial scales *Journal of Arid Environments* 75: 424–431.
- ROTH, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773–782.
- SANTONS, R.A.L. & R.P.B. HENRIQUES. 2010. Variação espacial e influência do habitat na estrutura de comunidades de pequenos mamíferos em áreas de campo rupestre no Distrito Federal. *Biota Neotropica* 10: 31–38.
- SANTOS-FILHO, M., D.J. SILVA & T.M. SANAIOTTI. 2008. Variação sazonal na riqueza e na abundância de pequenos mamíferos, na estrutura da floresta e na disponibilidade de artrópodes em fragmentos florestais no Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica* 8: 115–121.
- SIKES, R.S., W.L. GANNON & THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAM SOCIETY. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 92: 235–253.
- SIMBERLOFF, D. 1972. Properties of the rarefaction diversity measurement. *American Naturalist* 106: 414–418.
- SUMMERVILLE, K.S., M.J. BOULWARE, J.A. VEECH & T.O. CRIST. 2003. Spatial variation in species diversity and composition of forest lepidoptera in eastern deciduous forests of North America. *Conservation Biology* 17: 1045–1057.
- TALAMONI, S.A. & M.M. DIAS. 1999. Population and community ecology of small mammals in southeastern Brazil. *Mammalia* 63: 167–181.
- TUOMISTO, H. 2010. A diversity of beta diversity: straightening up a concept gone awry. Part 1: defining beta diversity in terms of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2–22.
- UNESCO. 2003. Subsídios ao zoneamento da APA Gama Cabeça-de-Veados e Reserva da Biosfera do Cerrado: caracterização e conflitos socioambientais. UNESCO, Brasília.

- VEECH, J.A & T.O. CRIST. 2007. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology and Biogeography* 16: 650–656.
- VEECH, J.A & T.O. CRIST. 2009. PARTITION: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0.
- VEECH, J.A & T.O. CRIST. 2010a . Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91: 1988 –1992.
- VEECH, J.A & T.O. CRIST. 2010b. Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology* 91: 1964 –1969.
- VEECH, J.A.; K.S. SUMMERVILLE, T.O. CRIST & J.C. GERING. 2002. The additive partitioning of diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3–9.
- VIEIRA, M.V. 1996. Dynamics of a rodent assemblage in a Cerrado of southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 57: 99–107.
- VIEIRA, E.M. 1999. Small mammal communities and fire in the Brazilian Cerrado. *Journal of Zoology of London* 249: 75–81.
- VIEIRA, M.V. 2003. Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 7–15.
- VIEIRA, E.M. & L.C. BAUMGARTEN. 1995. Daily activity patterns of small mammals in a cerrado area from central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 255–262.
- VIEIRA, E.M. & J. MARINHO-FILHO. 1998. Pre- and Post-Fire Habitat Utilization by Rodents of Cerrado from Central Brazil. *Biotropica* 30: 491–496.
- VIEIRA, E.M. & E.L.A. MONTEIRO-FILHO. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 501–507.
- VIEIRA, E.M. & A.R.T. PALMA. 2005. Pequenos mamíferos de Cerrado: distribuição dos gêneros, estrutura das comunidades nos diferentes habitats. Pp. 265–282 in: *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação* (A. Scariot, J.M. Felfili & J.C. Sousa-Silva, eds). Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- WHITTAKER, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279–338
- WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12: 213–251.

WILLIAMS, S.E., H. MARSH & J. WINTER. 2002. Spatial scale, species diversity and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* 83: 1317–1329.

APÊNDICE 1.–Número de indivíduos por espécie de comunidades de pequenos mamíferos capturados em áreas de três fitofisionomias de Cerrado na APA Gama Cabeça-de-Veado, Brasília, Brasil Central.

Espécies	Cerrado <i>sensu stricto</i>				Cerradão				Mata de galeria			
	CSS1	CSS2	CSS3	CSS4	CER5	CER6	CER7	CER8	MAT9	MAT10	MAT11	MAT12
Didelphimorphia												
<i>Caluromys lanatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	3	0
<i>Didelphis albiventris</i>	0	2	2	0	4	6	4	0	0	1	1	2
<i>Gracilinanus agilis</i>	2	12	1	7	29	38	31	23	4	7	20	11
<i>Monodelphis americana</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Rodentia												
<i>Calomys expulsus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cerradomys scotti</i>	2	5	2	6	1	0	2	0	0	0	0	0
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	0	0	0	0	0	2	5	0	0	3	5	7
<i>Necomys lasiurus</i>	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nectomys squamipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Oecomys bicolor</i>	0	0	0	0	0	3	2	0	0	8	14	5
<i>Oecomys cf catherinae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0
<i>Phyllomys</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Proechimys roberti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Rhipidomys macrurus</i>	0	0	0	0	0	1	11	1	0	7	10	8