

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA- INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS- UFAM**

Efeito do clima, fogo e disponibilidade de alimento sobre a dinâmica populacional de *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) em uma área de savana Amazônica

Viviane Maria Guedes Layme

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia

Manaus-Am

2008

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA-INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS- UFAM**

Efeito do clima, fogo e disponibilidade de alimento sobre a dinâmica populacional de *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) em uma área de savana Amazônica

Viviane Maria Guedes Layme

Orientador: Willian Ernest Magnusson

Fontes Financiadoras:

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
CNPq

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia

Manaus-AM

2008

L427

Layme, Viviane Maria Guedes

Efeito do clima, fogo e disponibilidade de alimento sobre a dinâmica populacional de *Necomys lasiurus* (Rodentia : Muridae) em uma área de savana Amazônica / Viviane Maria Guedes Layme.--- Manaus : [s.n.], 2008.

90 f. : il.

Tese (doutorado) --- INPA/UFAM, Manaus, 2008

Orientador : William Ernest Magnusson

Área de concentração : Ecologia

1. Queimadas – Amazônia – Aspectos ambientais. 2. Savanas – Amazônia. 3. Roedores. 4. Dinâmica de populações. 5. El Niño (Corrente oceânica). I. Título.

CDD 19. ed. 574.52642

Sinopse:

Foram investigados os efeitos diretos e indiretos de um fator climático de larga escala sobre a dinâmica de uma espécie de roedor murídeo, *Necomys lasiurus*, em áreas de savana amazônica isolada. Variações temporais na abundância da espécie foram relacionadas ao El Niño em um local durante 22 anos e em toda região de Alter do Chão (PA) ao longo de 7 anos. Foram também investigadas as mudanças temporais e locais da dieta, em resposta às queimadas e foi avaliado o efeito destas mudanças sobre a taxa de crescimento populacional. O papel relativo da distância espacial e do grau de isolamento no declínio sincrônico das populações foi investigado.

Palavras-chave: Dinâmica de populações, Roedores, Fatores extrínsecos, El Niño, Queimadas, Fontes primárias de carbono, Nível trófico, Sincronia, Savanas

AGRADECIMENTOS

Uma tese de doutorado nunca é um trabalho de um único autor. Este estudo seria impossível sem a participação direta e indireta de diversas pessoas que me apoiaram e inspiraram ao longo desta jornada. Em especial gostaria de agradecer:

Ao meu orientador, Dr. William E. Magnusson, pela orientação, apoio e dedicação ao longo da realização deste trabalho e por me ensinar a importância de buscar os padrões gerais em ecologia.

Ao INPA, aqui representando pelo corpo de pesquisadores e funcionários, o qual propiciou a minha formação e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo pela bolsa de doutorado e pelo apoio financeiro, através da taxa de bancada.

Às secretárias Rose e em especial a Beverly Franklin e Andressa S. de Melo pelo apoio e socorro nos momentos mais cruciais, em meio aos problemas burocráticos.

Aos auxiliares Márcio e Laudelino pelo companheirismo, auxílio e disposição nas atividades de campo, e, em especial ao Welton, pelo bom humor indestrutível, mesmo sob um sol 50°C da savana.

A todos os amigos da Ecologia, e, em especial a Marcelo Menin e a Genimar Julião pelas sugestões e críticas na versão preliminar dos dois primeiros capítulos.

As amigas Flávia Costa, Carolzícula e Gê pela alegria, piadas e “ombro amigo” nos momentos difíceis. E todas as adoráveis pessoas de Alter do Chão que tornaram ainda mais maravilhoso meu período de trabalho de campo.

A toda minha família em Pernambuco, em especial a minha irmã Virgínia e a minha mãe pela torcida e pelo incentivo.

Ao meu companheiro Thiago Izzo pelo apoio, ‘puxões de orelha’ e carinho, especialmente na fase final de redação da tese.

Ao meu “filhote” Vitor, por ser sempre uma fonte inesgotável de alegria e carinho, além de ser uma grande motivação pra levantar e seguir sempre adiante.

A minha avó e mãe, Maria José Layme pelo amor e apoio incondicionais. Levarei sempre comigo seus ensinamentos e seu exemplo de vida.

RESUMO

A dinâmica populacional de *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) foi estudada em uma área de savana amazônica isolada em Alter do Chão, Pará. Em 20 anos de estudo, o número de capturas da espécie em uma área decresceu de 20 para 1. Em outras 39 áreas distribuídas por toda a savana, também foi observado decréscimo das capturas de 2000 a 2006. Nos dois casos, houve relação deste decréscimo nas capturas com o índice de Oscilação Sul (SOI). Este índice é relacionado à intensidade e duração de eventos climáticos de escala global (El Niño/La Niña), os quais afetam a intensidade da estação seca. Modelos lineares indicam que, em menos de 5 anos, a população de *N. lasiurus* ruma a extinção local caso as condições ambientais regionais não se alterarem.

Análises de isótopos estáveis de carbono (^{13}C) e nitrogênio (^{15}N) dos tecidos dos espécimes coletados indicam que *N. lasiurus* é uma espécie generalista, cuja dieta não varia entre indivíduos de tamanho ou sexos diferentes. Porém, varia fortemente conforme a disponibilidade de diferentes fontes primárias de carbono (gramíneas e dicotiledôneas) no ambiente. Queimadas nas áreas de savana alteram a qualidade de alimento disponível ao consumo, e induzem *N. lasiurus* a uma mudança de nível trófico. Esta mudança se dá por uma menor dependência do consumo de itens advindos de cadeias tróficas baseadas em dicotiledôneas e um conseqüente aumento no consumo de itens de cadeias tróficas baseadas em gramíneas e invertebrados. Esta modificação na dieta não é compensatória, pois culmina em uma menor taxa de incremento populacional, provavelmente por uma menor disponibilidade de carboidratos na época de reprodução da espécie, que é corresponde à época seca.

Houve um decréscimo da taxa de captura média de *N. lasiurus* sobre toda a região de savana de Alter do Chão. Porém, a área amostral engloba, além de uma grande área de savana central, outras três pequenas manchas de savana. A sincronia nas variações da densidade populacional da espécie foi relacionada à distância linear entre sub-populações. Duas destas áreas, em conjunto com a área central, apresentaram decréscimo na capturas de indivíduos, enquanto na última, menor, o número de indivíduos capturados se manteve estável ao longo dos seis anos de coleta. Esta última área pode servir como fonte de indivíduos para as demais áreas onde as populações estão em declínio, reduzindo o perigo potencial

de extinção da espécie na região. Porém este resgate populacional provavelmente somente será viável caso haja diminuição no regime de queimadas e na intensidade dos períodos de estiagem.

ABSTRACT

The population dynamics of *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) was studied in an isolated savanna area in the Alter do Chão region, Pará State, Brazil. Over 20 years, the number of individuals captured decreased from 20 to 1 in one plot. A similar decrease occurred in 39 plots distributed in all savannas in the area from 2000 to 2006. The decreases in the long and short terms were associated with Southern Oscillation Index (SOI). This index is related to the intensity of global climatic events (El Niño/La Niña), which affect the intensity of the dry seasons. If the environmental conditions do not change, linear models indicate that the local *N. lasiurus* population could go to extinction within 5 years.

Analyses of stable isotopes of carbon (^{13}C) and nitrogen (^{15}N) indicate that *N. lasiurus* is a generalist whose diet did not varies among individuals of different sizes or between sexes. The diet of *N. lasiurus* varies with the availability of food sources (grasses and dicotyledons). Savanna fires changed the quality of available food and induced a change in trophic level due to a lesser intake of food from food chains based on dicotyledons and a consequent higher ingestion of items from food chains based on grasses and invertebrates. However, the change in the diet did not compensate completely the lack of food items from de dicotyledon food chains, because the change was associated with a smaller index of populational increase, probably due to a smaller intake of carbohydrates in the reproductive season.

The mean capture rate of *N. lasiurus* in the region decrease during the study. However, the sample plots were distributed in one large area of savanna and three small isolated patches of savanna. The synchrony in populational dynamics of the specie was related to the linear distance between sample sites. While the large savanna and two of the smaller areas showed a largely synchronous decrease in the capture rate of individuals, in the other area the capture rate was relatively stable abundance over six years. The plot that did not suffer a decrease may be a source of individuals to recolonize the other areas, reducing the probability of local extinction of *N. lasiurus*. Nevertheless, populational rescue in the other areas probably will be effective only if there is a reduction in fires frequency and concomitant decrease in the intensity of dry seasons.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1: (a) Mapa da área de estudo mostrando a distribuição das parcelas de savana estudadas em médio e em longo prazo (quadrados pretos e estrela, respectivamente). (b) Desenho esquemático de uma parcela mostrando a distribuição das armadilhas (quadrados) ao longo das linhas de armadilhagem de 250 m de comprimento 22
- Figura 1.2: a) Variação no número total de indivíduos de *Necromys lasiurus* capturados em uma parcela em longo prazo (o) e no número médio de animais capturados em toda a região em médio prazo (●). Variação na pluviosidade (- -) e no SOI anuais (.....) e na extensão total de área queimada nas parcelas (-+-) entre julho de 1981 e junho de 2006. 27
- Figura 1.3: Influência do SOI do ano anterior (a) e da extensão de área queimada no ano anterior (b) sobre as variações anuais na abundância de *Necromys lasiurus* entre 1984 e 2006 na parcela permanente (●) e em toda a região de Alter do Chão entre 2000 e 2006 (○). 28
- Figura 2.1: Variação sazonal nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰) e C:N em indivíduos de *Necromys lasiurus* coletados em diferentes parcelas de savana em Alter do Chão, PA. 49
- Figura 2.2: Parciais da regressão entre os valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) nos indivíduos e a proporção de plantas C4 em cada parcela local(a-b) e os valores médios locais de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) nos indivíduos (c-d) na estação seca e na chuvosa. 52
- Figura 2.3: Parciais da regressão entre a razão média local de C:N nos indivíduos e os valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) nos indivíduos (a-b) e valores médios local de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) nos indivíduos (c-d) na estação seca e na chuvosa 53

- Figura 2.4: Parciais das regressões mostrando o efeito da extensão de área queimada sobre a diferença sazonal nos valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) dos indivíduos (a) e nos valores médios locais de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) dos indivíduos (b). 55
- Figura 2.5: Relação entre as taxas de incremento populacional de *Necromys lasiurus* entre 2000 e 2001 e (a) diferença temporal nos valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) e (b) na razão média de C:N nos indivíduos na estação seca de 2000 57
- Figura 3.1. Variação no número de animais capturados entre 2000 e 2006 em 39 parcelas localizadas em diferentes manchas de savana: (a) Península, (b) Tapajós, (c) Estrada e (d) Grande mancha 75
- Figura 3.2: Efeito do aumento da distância espacial (a, c) e do grau de isolamento (b, d) sobre a diferença na dinâmica de populações de *Necromys lasiurus* entre diferentes parcelas de savana entre 2000 e 2002 (a-b) e entre 2004 e 2006 (c-d). 77
- Figura 3.3: Variação espacial e temporal na abundância *N. lasiurus* nas parcelas de savana entre a primeira (a) e a última sessão de captura (b), tamanho dos círculos representa proporcionalmente o número de animais capturados em cada período. Linhas pontilhadas delimitam as subpopulações adjacentes em cada mancha: GM- grande mancha, PE- península, TP- tapajós, ES- estrada. 79
- Figura 3.4: Variação na proporção de parcelas em que *Necromys lasiurus* foi capturado entre 2000 e 2006 80

SUMÁRIO

Introdução geral	13
Capítulo 1: Artigo a ser submetido ao periódico Global Change Biology	16
“Efeito de fatores climáticos de larga escala (El Niño) na dinâmica populacional de <i>Necromys lasiurus</i> (Rodentia: Muridae) em uma savana amazônica isolada”	
Resumo	16
Introdução	16
Métodos	19
Área de estudo	19
Protocolos de captura e marcação de <i>N. lasiurus</i>	20
Variáveis climáticas e extensão das queimadas	23
Análises	23
Resultados	24
Discussão	29
Referências	33
Capítulo 2: Artigo a ser submetido ao periódico Journal of Mammalogy	39
Variações espaciais e temporais na dieta afetam o crescimento populacional de <i>Necromys lasiurus</i> (Rodentia: Muridae) em áreas de savana amazônica	
Resumo	39
Introdução	40
Materiais e métodos	43
Área de estudo	43
Captura de <i>N. lasiurus</i>	43
Análises de Isótopos estáveis	44
Disponibilidade de Invertebrados e plantas c3/c4, e ocorrência de queimadas	44
Análises estatísticas	45

Resultados	47
Fatores afetando a dieta e condição dos indivíduos	47
Efeito da disponibilidade de alimento sobre a variação isótopos estáveis e sobre a condição dos indivíduos de diferentes locais	50
Efeito das queimadas na variação temporal nos isótopos estáveis e na condição dos indivíduos	54
Efeito da variação temporal na dieta e na condição dos indivíduos sobre o declínio populacional em diferentes locais	56
Discussão	58
Fatores afetando a dieta e a condição dos indivíduos	58
Efeito da disponibilidade de alimento sobre a variação dos isótopos estáveis e sobre a condição dos indivíduos de diferentes locais	59
Efeito das queimadas na variação temporal nos isótopos estáveis e na condição dos indivíduos	60
Efeito da variação temporal na dieta e na condição dos indivíduos sobre o declínio populacional em diferentes locais	61
Conclusões	62
Literatura Citada	62
	69

Capítulo 3: Artigo a ser submetido ao periódico Oryx

Efeito da distância e do grau de isolamento na dinâmica local de *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) em uma área de savana amazônica e suas implicações para a persistência regional da espécie”

Resumo	69
Introdução	69
Métodos	71
Área de estudo	
Monitoramento das populações de <i>N. lasiurus</i>	72
Análises	73

Resultados	74
Discussão	81
Referências	83
Conclusão	87
Referências bibliográficas	88

INTRODUÇÃO GERAL

Pequenos mamíferos têm sido muito estudados em áreas de clima temperado (Angerbjörn *et al.* 2001, Viljugrein *et al.* 2001, Hansson 2002, Norrdahl & Korpimäki 2002) e vários modelos têm sido produzidos para descrever as flutuações de suas populações. Na América do Sul, existem poucos estudos de roedores a longo prazo e estes foram concentrados em áreas de clima frio e árido (Gallardo & Mercado 1999, Lima *et al.* 1999, Jaksic & Lima 2003). Em outros locais da região Neotropical, os estudos de populações de roedores geralmente são pontuais e de curto prazo (p.ex.. Melo 1980, Souza & Alho 1980, Pereira 1982). Como os resultados encontrados foram freqüentemente conflitantes, existe uma grande dificuldade na determinação dos fatores que afetam as populações de pequenos roedores na América do Sul.

Estudos de dinâmica populacional no hemisfério Norte têm se concentrado no papel da autorregulação e dos fatores extrínsecos (por exemplo: predação -Hansson 2002, disponibilidade de alimento-Johnson & Sherry 2001), enquanto que em alguns estudos na América do Sul, fatores climáticos foram apontados como tendo maior efeito sobre flutuações populacionais em pequenos mamíferos (Lima *et al.* 2001, Múrua *et al.* 2003). Além de induzir flutuações, fatores climáticos de larga escala também podem causar autocorrelação espacial nessas flutuações através de um aumento na sincronia ambiental (Móran 1953, Hudson & Cattadori 1999, Jaksic 2001). De acordo com Grenfell *et al.* (1998), a inclusão de fatores climáticos em modelos matemáticos é necessária para que se atinja sincronia nas populações modeladas.

A estrutura da vegetação é um importante fator em modelos de aptidão de habitat para estudos de vertebrados (Schmid-Holmes & Drickamer 2001, Anderson *et al.* 2003). Além de ser um reflexo das condições abióticas do local, a vegetação oferece proteção contra predação, locais propícios para abrigos e nidificação. Em áreas de savana, gramíneas (predominantemente C3) e dicotiledôneas (plantas C4), contribuem de forma diferenciada para a produtividade primária (Haddad *et al.* 2002), e podem ter uma forte influência nas populações de consumidores primários e secundários (Codron *et al.* 2007), afetando sua dinâmica.

Necromys lasiurus (Lund, 1841) é um roedor terrestre, comum nos cerrados, caatinga e mata atlântica (Alho 1982, Streilen 1982, Marinho-Filho *et al.* 2002, Ghizoni 2003). Ocorrem também em áreas de savana Amazônica isolada, próximas à vila de Alter do Chão (PA) onde foi intensivamente estudado (Francisco *et al.* 1995, Magnusson *et al.* 1995, Layme *et al.* 2004). Além do grande volume de informações sobre a sua biologia e ecologia, nesta região ela é a única espécie de roedor capturado, enquanto que em outros locais *N. lasiurus* ocorre em simpatria com outras espécies de pequenos mamíferos (Marinho-Filho *et al.* 2002). Seu um ciclo de vida curto (em média 4 meses - Francisco *et al.* 1995) e conseqüentemente rápida taxa de substituição de indivíduos em suas populações, faz de *N. lasiurus* um excelente organismo modelo. Desta forma, estudos a longo prazo de *N. lasiurus* podem trazer informações esclarecedoras para o entendimento das dinâmicas de pequenos mamíferos nos trópicos.

As populações de *N. lasiurus* na região de Alter do Chão tiveram uma queda de 50% em suas taxas de captura entre os anos de 2000 e 2002 (Ghizoni 2003, Layme *et al.* 2004). Não foi encontrado um efeito direto de queimadas recorrentes, típicas de ambientes de savana, na variação das densidades e taxas de incremento populacional entre períodos. Porém, a variação espacial na estrutura da vegetação e a disponibilidade de invertebrados foram os principais fatores associados à variação espacial nas densidades e taxas de incremento populacional locais ao longo de 2 anos (Ghizoni 2003, Layme *et al.* 2004).

Apesar dos estudos de Alter do Chão terem revelado os principais fatores imediatos associados com as flutuações locais, não se conhece as causas da diminuição regional nas densidades e o quanto a dinâmica populacional é espacialmente autocorrelacionada (Ghizoni 2003). É possível que populações de *N. lasiurus* em Alter do Chão apresentem flutuações pseudocíclicas, e que estas sejam causadas por fatores climáticos de larga escala, como El Niño. Estes fatores climáticos poderiam ter efeitos diretos ou afetar indiretamente a população, através das queimadas e de alterações na disponibilidade de alimento de vegetal (de diferentes fontes autotróficas) ou animal.

Neste estudo, foram investigados fatores que influenciam a dinâmica populacional de *N. lasiurus* usando três diferentes abordagens. Numa primeira abordagem (cap. 1), o monitoramento da abundância em uma população iniciado em

1985 foi estendido até 2006. Estas informações foram utilizadas para testar se flutuações na abundância são relacionadas às flutuações climáticas de larga escala (El Niño) gerando um padrão de larga escala temporal. Posteriormente, foi utilizado o monitoramento de 39 populações de *N. lasiurus* durante o período de 2000-2006, para determinar se em uma escala temporal menor, o padrão obtido *a priori* pode ser extrapolado para a população da área como um todo. Assim, pode-se obter indícios fortes de que o clima tem forte influência sobre a dinâmica populacional de *N. lasiurus* nas áreas de savana de Alter do Chão.

Em uma segunda abordagem (cap. 2), foram utilizadas análises de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio para estudar as relações entre a dieta de *N. lasiurus*, a disponibilidade de alimento no ambiente e sua influência sobre as taxas de incremento populacional. Adicionalmente, foi determinado se a incidência de queimadas nas áreas influenciou a dieta destes roedores e indiretamente modificou as taxas de incremento populacional locais.

Na terceira abordagem (cap3), foi determinado se as flutuações nas densidades e nas taxas de incremento populacional são sincrônicas entre as populações de *N. lasiurus*, levando em conta a existência de pequenas populações parcialmente isoladas em manchas de savana e a distância espacial entre as mesmas. A existência de pequenas populações mais estáveis foi explorada frente aos resultados obtidos nos capítulos anteriores.

CAPÍTULO 1: ARTIGO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO GLOBAL CHANGE BIOLOGY

Efeito de fatores climáticos de larga escala (El Niño) na dinâmica populacional de *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) em uma savana amazônica isolada

Resumo

Populações de pequenos mamíferos frequentemente exibem flutuações sazonais e inter-anuais em suas densidades devido à variações climáticas locais. Neste estudo, mostramos que o declínio populacional em uma espécie de roedor murídeo neotropical, *N. lasiurus*, foi diretamente relacionado à ocorrência de fatores climáticos de larga escala (El Niño - ENSO), enquanto que variações nas queimadas tiveram pouco efeito direto sobre estas populações. É possível que *N. lasiurus* seja uma espécie-chave nas savanas da região e que sua redução ou mesmo extinção local tenha conseqüências desastrosas sobre as populações de seus predadores e sobre as plantas dispersas por este roedor.

Palavras-chave: ENSO, declínio populacional, queimadas, pequenos mamíferos

Introdução

Flutuações no tamanho populacional são comuns em diversas espécies de pequenos mamíferos tanto em áreas de clima temperado (Angerbjörn *et al.* 2001; Viljugrein *et al.* 2001; Hansson 2002; Norrdahl & Korpimaki 2002) como em regiões tropicais (p. ex. Streilen 1982; Letnic *et al.* 2005). Em geral, fatores extrínsecos dependentes da densidade são apontados

como principais responsáveis pela regulação da dinâmica populacional destas espécies no hemisfério Norte (p. ex.: predação - Hansson 2002; disponibilidade de alimento - Johnson & Sherry 2001; parasitismo - Kohler & Hoiland 2001). No entanto, fatores climáticos de larga escala podem também induzir flutuações das populações (Post & Forchhammer 2001; Stenseth *et al.* 2002) e aumentar a sincronia ambiental na disponibilidade de recursos, gerando padrões de flutuação comuns entre áreas sujeitas as mesmas condições (autocorrelação espacial – Hudson & Cattadori 1999; Koenig 2002; Liebhold *et al.* 2004). Além disso, variações climáticas podem regular o período reprodutivo (Wilson & Acerse 2003) e favorecer a disseminação de doenças (Kausrud *et al.* 2007; Stenseth *et al.* 2006; Wilmers *et al.* 2006), determinando padrões de distribuição e abundância das espécies (Anders & Post 2006). Dessa forma, para se elaborar estratégias de conservação de espécies animais é necessário entender a influência de variações climáticas sobre a dinâmica espacial e temporal destas populações. Isto se faz ainda mais importante devido aos alertas sobre as iminentes mudanças da temperatura global (IPCC 2007) e das conseqüências destas rápidas mudanças sobre o funcionamento e persistência das espécies em dado ecossistema (Ambrizzi *et al.* 2007).

Em regiões tropicais as populações respondem principalmente à pluviosidade (Francisco *et al.* 1995; Lima *et al.* 2006; Brown *et al.* 2008), especialmente em ecossistemas localizados em áreas de clima árido ou sazonalmente seco, onde a vegetação (especialmente ervas e arbustos) responde de forma rápida e intensa à ocorrência de chuvas (Holmgren *et al.* 2006). Por outro lado, o regime de chuvas em um dado ecossistema pode ser influenciado tanto por fatores locais (Meier *et al.* 2006) quanto por fenômenos climáticos de larga escala como a Oscilação do Atlântico Norte –NAO e o El Niño Oscilação Sul -ENSO (Jaksic 2001; Letnic & Dickman 2006).

Embora a ocorrência de ENSO seja previsível, visto que os ciclos têm ocorrido a cada 3-5 anos, a intensidade e duração são imprevisíveis e, às vezes, catastróficas, causando aumento na pluviosidade em algumas regiões (Oeste da América do Sul e África – Jacksic 2001; Ogutu & Owen-Smith 2003) e períodos de seca em outras (p. ex. Austrália - Letnic *et al.* 2005). No caso particular da Amazônia, a ocorrência do El Niño acarreta uma redução na distribuição espacial e temporal da pluviosidade (Marengo 2004). Alterações populacionais relacionadas à ocorrência do El Niño têm sido extensivamente descritas em diversas espécies marinhas (revisado por Harvell 1999). Porém, também existe efeito do ENSO sobre ecossistemas terrestres na África, Ásia e Austrália (Ogutu & Owen-Smith 2003; Letnic *et al.* 2005). Em regiões semi-áridas do Chile, o efeito do El Niño sobre a dinâmica de populações de pequenos mamíferos e de seus predadores tem sido extensivamente estudado (p. ex. Lima *et al.* 2002, Múrua *et al.* 2003). Porém, carecem estudos para se determinar o efeito do ENSO sobre populações animais em outros ecossistemas da América do Sul.

Necromys lasiurus (Lund, 1784) é uma espécie de roedor onívoro neotropical comum em diversas áreas de vegetação aberta e clima sazonalmente seco ou árido (Cerrado Central-p.ex.: Souza & Alho 1980; caatinga - Karimi *et al.* 1976; Streilen 1982a,b; savanas amazônicas isoladas – p.ex.: Francisco *et al.* 1995; Magnusson *et al.* 1995). No Cerrado e na Caatinga esta espécie apresenta grandes flutuações populacionais, passando de extremamente abundantes a raros entre diferentes estações ou anos (Karimi *et al.* 1976; Souza & Alho 1980). Porém, em uma savana amazônica a espécie apresentou populações menores e mais estáveis ao longo de um estudo de médio prazo (Francisco *et al.* 1995; Magnusson *et al.* 1995). O efeito da pluviosidade sobre a abundância de populações de *N. lasiurus* também parece ser dependente do tipo de ecossistema estudado: no semi-árido, as maiores densidades ocorrem na época da chuva (Karimi *et al.* 1976, Streilen 1982a,b), enquanto que em áreas de cerrado e savana amazônica menores densidades tenham sido registradas nesta estação (Dietz 1983;

Layme *et al.* 2004, Ghizoni *et al.* 2005- em anexo). Esta grande diferença talvez ocorra porque a variação na pluviosidade mensal ou na temperatura média não seja suficiente para descrever diferenças espaço-temporais nos recursos ambientais e conseqüentemente na dinâmica de populações de *N. lasiurus* nos ecossistemas acima citados. Neste caso, é possível que sob determinadas circunstâncias, índices climáticos de larga escala expliquem melhor as variações temporais no tamanho de populações, do que variáveis meteorológicas locais (p. ex. Hallet *et al.* 2004).

Dessa forma, este trabalho tem como principal objetivo determinar se as variações inter-anuais no tamanho de uma população de *Necromys lasiurus* em uma área de savana amazônica são respostas numéricas às variações climáticas de larga escala e regionais. Mais especificamente, descrevemos os efeitos diretos de eventos de El Niño/La Nina sobre a dinâmica populacional desse roedor em longo prazo sobre a flutuação em um local e, em médio prazo, sobre a flutuação regional.

Métodos

Área de Estudo

A área de estudo localiza-se próxima à vila de Alter do Chão, uma comunidade situada aproximadamente a 40 km de Santarém – PA (2° 31' S, 55° 00' W). A região apresenta clima tropical úmido com pequena variação mensal nas temperaturas (média 27,7 °C), mas com acentuada variação sazonal na precipitação (Miranda 1991). Durante a estação seca (julho-novembro) podem ocorrer um ou dois meses com precipitação inferior a 60 mm, sendo que aproximadamente 75% das chuvas caem entre os meses de dezembro e junho.

Na região, são encontrados diversos tipos de vegetação, entre elas igapós, savanas e capoeiras. São encontrados também remanescentes de floresta, especialmente sob a forma de ilhas de vegetação distribuídos no interior das savanas (Albernaz *et al.* 1999). Nas savanas, as

árvores estão distribuídas de forma esparsa e representam menos de 30% da cobertura vegetal, sendo que o estrato predominante é o herbáceo (Miranda 1991; Sanaiotti 1996). Na região, ocorrem incêndios de origem natural e antrópica em média a cada 1-3 anos e recentemente algumas áreas de savana têm sido utilizadas para criação extensiva de gado.

Protocolos de captura e marcação de N. lasiurus

Informações sobre as variações temporais da abundância local de *N. lasiurus* em uma parcela permanente de 3,75 ha de savana foram obtidos entre os anos de 1985-1989 por Francisco e colaboradores (1995), de 1996-1998 e 2000-2003 por Magnusson e Lima (dados não publicados) e de 2004-2006 por Layme (dados não publicados), cobrindo um período de 14 anos. O número de sessões de captura variou entre anos: entre 1985 e 1989 as sessões de capturas foram bimestrais, após este período as capturas foram semestrais.

Nesta parcela, foram distribuídas 100 armadilhas do tipo Sherman™ em um sistema do tipo grade, sendo as armadilhas dispostas a cada 10-20 m de intervalo nos pontos de interseção. As armadilhas permaneceram abertas por quatro dias consecutivos, sendo vistoriadas uma ou duas vezes ao dia e movidas para uma posição adiante (10 m) no final do segundo dia de amostragem. Em cada armadilha, foi usada como isca uma mistura de pasta de amendoim e aveia e metade de uma Castanha-do-Pará (*Bertholletia excelsa*, Lecithydaceae). Os animais capturados pela primeira vez foram individualmente marcados através do corte de uma ou duas falanges distais e imediatamente soltos. Apesar deste procedimento potencialmente provocar stress nos indivíduos, vários animais marcados foram capturados no dia ou na sessão de captura subseqüentes (Francisco *et al.* 1995; Magnusson *et al.* 1995). Informações coletadas de cada indivíduo capturado em cada período incluem além do número individual, sexo, medidas do comprimento total rostro-caudal e da cauda, e peso.

Adicionalmente, foram obtidas informações sobre a abundância regional de *N. lasiurus* entre os anos de 2000-2002 e 2004-2006. Estes dados foram coletados uma vez na estação chuvosa e/ou seca de cada ano em outras parcelas de savana (N=31-40), cada uma com 3,75 ha de área. Estas parcelas foram distribuídas da forma mais uniforme possível em uma área de aproximadamente 20.000 ha (Albernaz *et al.* 1999), incluindo 5.000 ha de savana, intercalados com fragmentos de floresta (Fig. 1a). Em geral, a distância mínima entre as parcelas foi 800 m (exceto em quatro parcelas, distantes entre si 100 m), sendo todas localizadas a mais de 50 m dos fragmentos de floresta.

Em cada parcela, foram distribuídas 50 armadilhas ao longo das quatro linhas paralelas de 250 m de comprimento distantes 50 m entre si (figura 1.1). Em cada linha foram distribuídas 12-13 armadilhas a cada 20 m de intervalo, as quais permaneceram abertas durante dois dias consecutivos, sendo inspecionadas apenas no início da manhã (6:00 a 10:00 h). Como a espécie apresenta atividade crepuscular ou no início da manhã (Magnusson *et al.* 1995; Vieira & Baumgarten 1995), poucos indivíduos foram capturados em períodos de insolação mais intensa. O tipo de armadilha e iscas utilizadas, assim como os procedimentos de manuseio dos indivíduos foi similar ao da parcela permanente, exceto que, neste caso, os indivíduos foram marcados com um número da parcela e não individualmente.

Todos os procedimentos de captura, manuseio e marcação dos animais estão de acordo com as recomendações da Sociedade Americana de Mastozoologistas (American Society of Mammalogists – Animal Care and Use Committee 1998). Mais detalhes do método de amostragem na parcela permanente entre 1985-1989 estão disponíveis em Francisco *et al.* (1995) e Magnusson *et al.* (1995) e nas demais parcelas entre 2000 e 2002 são descritos em Layme *et al.* (2004) e Ghizoni *et al.* (2005).

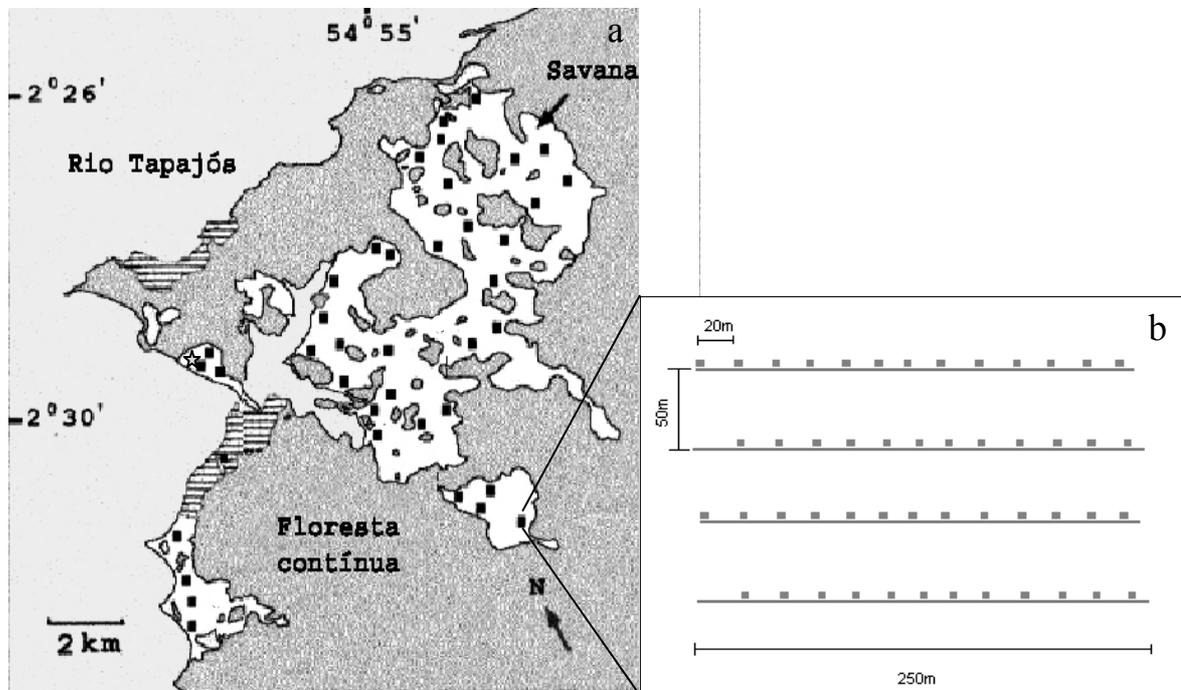


Figura 1.1. (a) Mapa da área de estudo mostrando a distribuição das parcelas de savana estudadas em médio e em longo prazo (quadrados pretos e estrela, respectivamente). (b) Desenho esquemático de uma parcela mostrando a distribuição das armadilhas (quadrados) ao longo das linhas de armadilhagem de 250 m de comprimento.

Variáveis climáticas e extensão das queimadas

O SOI (Southern Oscillation Index) é um dos índices mais utilizados para determinar a ocorrência e intensidade do ENSO (Jaksic 2001). Este índice é baseado em diferenças na pressão atmosférica entre duas regiões tropicais no Oceano Pacífico: Taiti e Darwin (Austrália). Anos com valores extremamente negativos correspondem as ocorrências de El Niño enquanto que anos com valores extremamente positivos correspondem as ocorrências de La Niña. Os valores do SOI utilizados neste estudo foram obtidos e disponibilizados mensalmente pelo National Climate Centre (<http://www.dnr.gld.gov.au/longpdk/lpSOI.dat.htm>). Para calcular o SOI e a pluviosidade anuais utilizamos os valores acumulados mensais desses dois índices entre a estação seca de um ano e a estação chuvosa do ano seguinte (julho-junho).

Duas outras variáveis que podem estar influenciando a população de *N. lasiurus* foram coletadas: a pluviosidade e o histórico de queimada nas áreas. As informações sobre a pluviosidade na região de Alter do Chão foram coletadas na sub-estação Santarém (No. 254000) a 28 km da área de estudo (2°26'35'' S e 54°42'27''W) e disponibilizados pela Agência Nacional de Águas (ANA - <http://www.hidroweb.ana.gov.br>). O histórico de queimadas foi obtido para cada parcela entre os anos de 1998 e 2006 por Lima e colaboradores (dados não publicados). Para isto, uma trena foi estendida sobre as mesmas linhas paralelas onde os animais foram capturados e a cada 2 m foi registrada a presença ou não de vegetação queimada ou em regeneração, totalizando 500 pontos por parcela.

Análises

Para uma análise descritiva das capturas, foi utilizado o número absoluto de animais capturados nos meses de junho-julho (estação seca) de cada ano na parcela permanente como um índice de abundância local (AL). Para calcular o índice de abundância regional (AR) utilizamos o número médio de capturas em todas as parcelas obtidos na estação seca de cada

ano. Indivíduos recapturados na mesma sessão de captura não foram incluídos nos cálculos de abundância local ou regional. A taxa de incremento populacional foi o logaritmo da diferença na abundância entre anos sucessivos (TIP).

Foi utilizado um modelo de regressão linear simples para testar os efeitos diretos do clima sobre a variação na abundância local de *N. lasiurus* em longo prazo. Como variável independente foi utilizada o valor do SOI acumulado no ano anterior (jul-jun). Para verificar a consistência da relação entre a variação na abundância de *N. lasiurus* e o ENSO, foi testado separadamente um modelo de regressão similar, utilizando como variável dependente a abundância regional em médio prazo. Porém, neste caso, o teste foi unicaudal. Para atender as premissas de testes paramétricos, o número de capturas na parcela permanente e nas parcelas de médio prazo foi convertido em logaritmo natural. Em testes independentes também foi relacionada à extensão de área queimada (AQ) do ano anterior sobre as variações da abundância em médio prazo.

Todos os testes foram realizados no programa Systat 8.0 (Wilkinson 1990).

Resultados

Houve uma forte diminuição no tamanho populacional de *N. lasiurus* entre 1985 e 2006 na parcela estudada no longo prazo, quando a média de animais capturados diminuiu de vinte para dois indivíduos capturados por ano (figura 1.2a). Ocorreu também um declínio na abundância regional ao longo dos anos em médio prazo, quando o número médio anual de animais capturados por parcela passou de aproximadamente oito em 2000 ($\mu=8,1\pm 1,02$, $N=31$) para aproximadamente um indivíduo em 2006 ($\mu=1,14\pm 0,41$, $N=37$). Há forte tendência na correlação entre as abundâncias de indivíduos capturados na parcela permanente

e a abundância média das demais parcelas ($r=0,8$; $p=0,055$; $N=6$; figura 1.2a). Porém, enquanto não houve modificação direcional na abundância de indivíduos capturados ao longo de 21 anos na parcela permanente ($r^2=0,15$, $F_{1,12}= 2,1$, $P=0,173$), houve um forte declínio na abundância média de indivíduos capturados de 2000 a 2006 nas demais parcelas ($r^2=0,744$, $F_{4,1}= 11,33$, $P=0,028$; $\text{LOG}(\text{AR})=448,35-(0,22*\text{anos})$). Adicionalmente, na parcela estudada no longo prazo, as capturas em um determinado ano foram positivamente relacionadas ao ano anterior ($r^2=0,60$, $F_{8,1}= 11,86$, $P=0,01$; $\text{AL}=0,0001+0,77*\text{AL}_{t-1}$). Porém, não existe evidência de retroalimentação populacional, pois os valores das taxas de incremento não foram relacionados à abundância de animais no ano anterior ($r^2=0,20$, $F_{8,1}= 2,00$, $P=0,20$). De uma forma geral, as taxas de incremento populacional se mantiveram negativas exceto nos anos de 2000-2001 e 2003-2004.

Ao longo do período de estudo, os índices pluviométricos na região variaram consideravelmente (figura 1.2b). Nos anos de 1992-1994 e 1997-1998 a pluviosidade acumulada foi inferior a 1600 mm por ano. Por outro lado, em 1984-1986, 2000-2001 e 2006, a pluviosidade foi acima de 2800 mm/ano. Como esperado estas variações na quantidade anual de chuvas, com alguns anos excepcionalmente secos e outros com grande volume de chuva estavam correlacionadas às variações negativas e positivas do SOI ($r= 0,652$; $P\ll 0,0001$; $N=25$) que correspondem em grande parte aos anos de ocorrência de eventos de El Niño e La Niña, respectivamente. Houve uma forte correlação negativa entre a extensão de área queimada e a quantidade de chuva ($r= -0,76$; $P=0,03$; $N=8$) e valores do SOI ($r= 0,71$; $P=0,05$; $N=8$) no ano anterior, com um aumento da incidência de queimadas nos anos mais secos.

A variação no SOI explicou aproximadamente 30% da variação no número de animais capturados na única parcela estudada entre 1985 e 2006 ($r^2=0,304$, $F_{12,1}= 5,23$, $P=0,041$; $\text{LOG}(\text{AL})=1,774 +0,007*\text{SOI}$; figura 1.3a). Entre 2000 e 2006, a variação no número médio

de animais capturados entre 31 e 40 parcelas foi bastante similar a variação na parcela de longo prazo (figura 1.2). O SOI foi associado a aproximadamente 60% na variância no número de animais capturados neste período na região (teste unicaudal; $r^2=0,613$, $F_{1,4}= 6,334$, $P=0,033$; $\text{LOG}(\text{AR})=1,122+0,007*\text{SOI}$), sendo o coeficiente de regressão associado com o SOI idêntico em até três casas decimais aos observados nos dados de longo prazo.

Apesar da consistência na relação entre SOI e a abundância de *N. lasiurus* nas duas escalas examinadas (figura 1.3a), não houve relação entre o número e a proporção das parcelas queimadas entre 2000 e 2006 ($r^2=0,01$, $F_{4,1}= 0,003$, $P=0,96$; figura 3b), indicando que o efeito do SOI não foi através de sua relação com as queimadas.

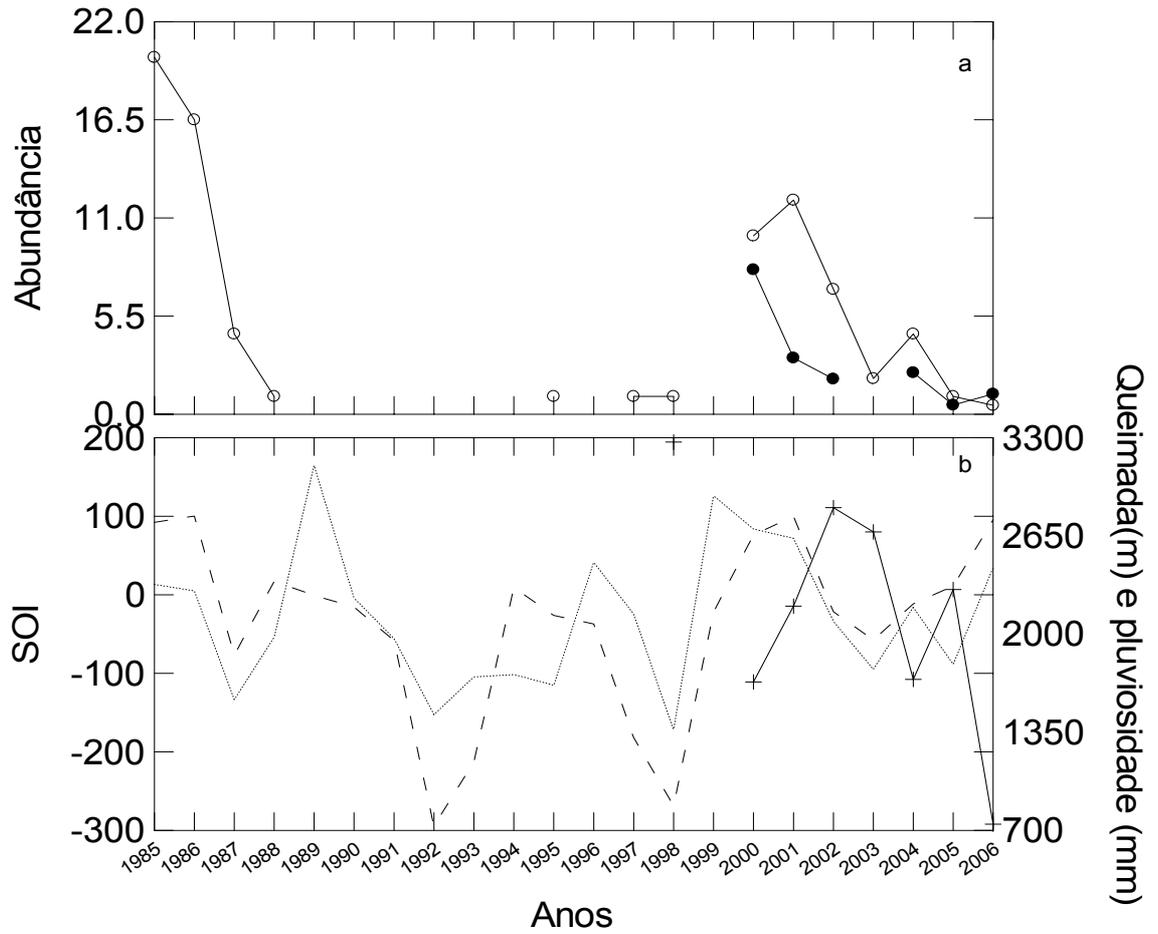


Figura 1.2. (a) Variação no número total de indivíduos de *N. lasiurus* capturados em uma parcela em longo prazo (-o-) e no número médio de animais capturados em toda a região em médio prazo (-●-). (b) Variação na pluviosidade (- -) e no SOI anuais (.....) e na extensão total de área queimada nas parcelas (-+-) entre julho de 1981 e junho de 2006.

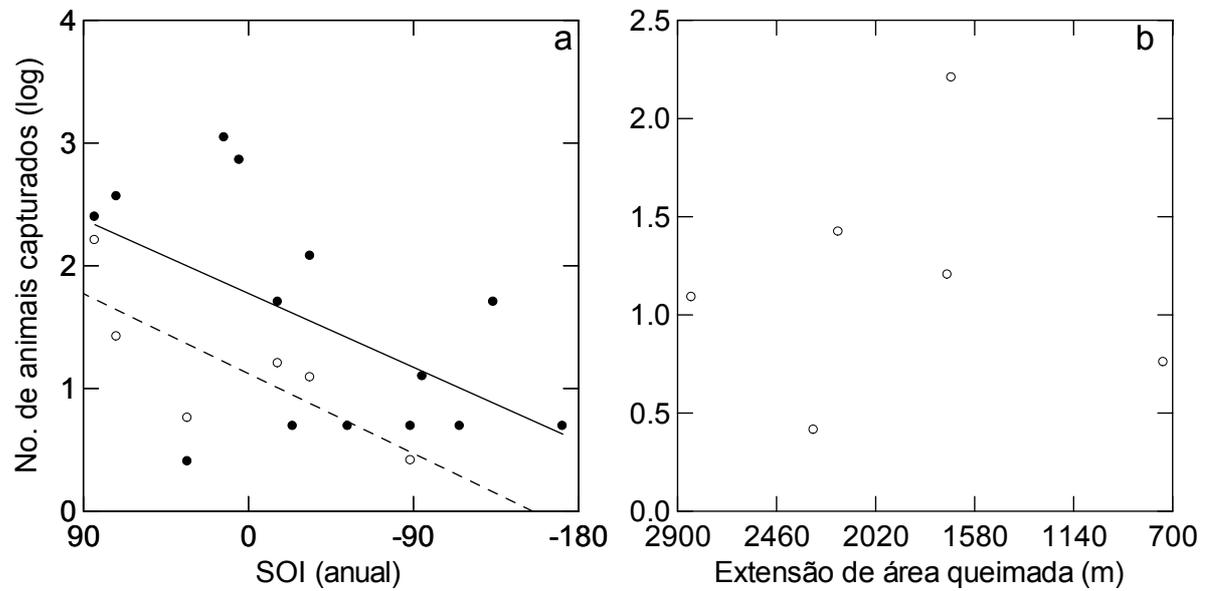


Figura 1.3. Influência do SOI do ano anterior (a) e da extensão de área queimada no ano anterior (b) sobre as variações anuais na abundância de *N. lasiurus* entre 1984 e 2006 na parcela permanente (●) e em toda a região de Alter do Chão entre 2000 e 2006 (○).

Discussão

Os resultados apontam que as populações de *N. lasiurus* que ocorrem nas savanas amazônicas isoladas da região de Alter do Chão estão em declínio. Este declínio está fortemente relacionado ao clima e a diminuição das chuvas na região devido às variações anuais do ENSO. Diminuições sazonais na abundância de *N. lasiurus* foram observadas no Cerrado (até 80% - Alho & Souza 1980) e em estudos anteriores em Alter do Chão (até 40% - Magnusson *et al.* 1995). No entanto, estes estudos foram pontuais (áreas inferiores a 10 ha) e de curta duração e estas reduções da densidade poderiam ser apenas resultado de flutuações naturais dessas populações como as que ocorrem em outras espécies de pequenos mamíferos (por exemplo: Angerbjörn *et al.* 2001; Viljugrein *et al.* 2001; Hansson 2002; Norrdahl & Korpimäki 2002). Em Alter do Chão, a população estudada diminuiu em mais de 95 % ao longo dos 14 anos deste estudo. Esta diminuição da abundância foi mais pronunciada na parcela permanente entre 1985 e 1996, com uma recuperação entre os anos de 2000 a 2002 e nova diminuição da abundância até o final do estudo. Além disto, nas outras parcelas estudadas as populações concomitantemente declinaram entre 2000 e 2006, o que indica que as mudanças temporais observadas não foi um evento isolado em apenas uma parcela, e sim que as populações de *N. lasiurus* estão diminuindo em toda a região de Alter do Chão.

Foi demonstrado que o ENSO influencia a dinâmica populacional em diversos grupos de vertebrados de maneira indireta, através de uma variação na produtividade primária e conseqüentemente na disponibilidade de recursos para as populações de consumidores primários (Jaksic 2001; Holmgren *et al.* 2006), as quais apresentam menores taxas de sobrevivência imediata ou de recrutamento (Kiesecker *et al.* 2001; Ogutu & Owen-Smith 2003; Waite *et al.* 2007). Os efeitos negativos do El Niño podem se estender por até mais dois anos além de sua duração (Lima *et al.* 2002; Letnic & Dickman 2005; Holmgren *et al.* 2006).

De fato, estudos sobre a produtividade de savanas mostram que um único evento de seca acentuada tem o potencial de causar oscilações na produtividade primária por até nove anos (Haddan *et al.* 2002). Por outro lado, períodos de alta pluviosidade (em anos de La Niña) têm uma influência positiva sobre abundância de pequenos mamíferos de uma forma geral, porém a resposta populacional varia entre diferentes espécies (Yarnell *et al.* 2007). Adicionalmente, o crescimento acentuado da vegetação nos anos subseqüentes a uma forte seca, pode ser compensado por um aumento na intensidade das queimadas em área de savana (Letnic & Dickman 2005; Holmgren *et al.* 2006) ou respostas numéricas dos predadores ao crescimento nas populações de pequenos mamíferos (Turchin 2003). Na região de Alter do Chão foi capturado um menor número de indivíduos em anos de forte El Niño, e apenas um pequeno aumento na abundância em anos de La Niña. Este padrão sugere que o efeito do ENSO sobre as populações de *N. lasiurus* está mais relacionado a um aumento na duração da estação seca do que a um aumento na pluviosidade na estação chuvosa. Isto ocorreria possivelmente porque esta espécie tende a se reproduzir no final da seca (Magnusson *et al.* 1995), assim uma prorrogação deste período poderia comprometer o recrutamento no período seguinte. Desta forma, o crescimento populacional em períodos de maior disponibilidade de alimento (anos de La Niña) não seria suficiente para compensar o declínio nos períodos de escassez.

Adicionalmente, a redução no tamanho populacional de *N. lasiurus* poderia ser resultado do aumento acentuado da força da competição inter-específica (Vieira 2003) ou da prevalência de doenças (Stone *et al.* 2007) em períodos de menor disponibilidade de recursos. *N. lasiurus* é o único roedor que ocorre nas savanas de Alter do Chão, então é pouco provável que o declínio populacional deste roedor na área seja resultado de exclusão competitiva por outros roedores (porém ver Brown & Davidson 1977). Durante este estudo não observamos nenhum indivíduo aparentemente com indícios de qualquer infecção ou moléstia. Contudo, esta alternativa não pode ser completamente descartada, pois este estudo não objetivou

investigar mais profundamente as condições físicas dos indivíduos, embora seja um excelente tópico para estudos futuros. As taxas de reprodução e de sobrevivência de uma espécie podem ser afetadas por doenças e parasitas (Tomkins & Begon 1999), e parasitos podem regular populações de hospedeiros (Turchin 2003). Adicionalmente, em diversas espécies, a influência de parasitas/doenças em hospedeiros tendem a seguir ciclos sazonais (Altizer *et al.* 2006; Stone *et al.* 2007, p. revisão) ou multi-anuais (2-3 anos), todavia há pouca evidência de que doenças possam causar contínuo declínio populacional em roedores (por exemplo: Callisher *et al.* 2005) como o que observamos em *N. lasiurus* durante o presente estudo.

O efeito catastrófico de variações climáticas de larga escala é esperado sobre populações de espécies que apresentam forte dependência da água em uma fase da vida (anfíbios – Kiesecker *et al.* 2001) ou em espécies de médio e grande porte (grandes herbívoros africanos - Ogutu & Owen-Smith 2003; Waite *et al.* 2007). Isto porque as taxas intrínsecas de crescimento nestes grupos são relativamente pequenas e/ou apresentam baixa resiliência a perturbações. Nenhum destes fatores é característico de pequenos mamíferos, particularmente roedores, que geralmente apresentam altas taxas de incremento populacional e a dieta onívora. No entanto, neste estudo a diminuição da pluviosidade afetou o tamanho populacional de uma espécie de roedor em uma área de savana cercada por grandes extensões de floresta. Seria esperado que a grande área florestada que circunda a mancha de savana agisse como um atenuante frente a modificações climáticas. No caso, mesmo sendo um método pouco conservador, os modelos lineares indicam que a população estudada está rumando à extinção local nos próximos quatro anos, caso a precipitação local diminua ou mesmo se mantenham nos níveis dos últimos anos. Como *N. lasiurus* é uma espécie típica de áreas abertas, e as savanas de Alter do Chão são bastante isoladas de outras, a possibilidade de re-estabelecimento destas populações ou recolonização da região por populações oriundas de áreas de cerrado é bastante baixa.

Além de servirem como alimento para diversas espécies de predadores, pequenos mamíferos são importantes componentes dos ecossistemas, especialmente em savanas, onde os mesmos são importantes herbívoros, predadores e dispersores de sementes (DeMattia *et al.* 2004). Por exemplo, no Cerrado Central roedores do gênero *Oryzomys* predam sementes e danificam frutos de uma espécie de arbusto *Sollanum*, tendo particular efeito sobre suas populações (Briani & Guimarães 2007). Estudos anteriores demonstraram que *N. lasiurus* é um importante dispersor de pelo menos uma espécie de arbusto nas savanas de Alter do Chão (*Miconia albicans* – Magnusson & Sanaiotti 1987). Desta forma, a extinção local de *N. lasiurus* pode culminar em alterações na composição florística nas savanas de Alter do Chão, além de ter profundos impactos nas populações de seus predadores.

Embora sejam necessários estudos direcionados a determinar quais as causas proximais do declínio/extinção (*vide cap2*), as populações de *N. lasiurus* na região de Alter do Chão foram afetadas pela redução da pluviosidade em anos de El Niño. Com a tendência desses eventos se tornarem mais intensos e freqüentes devido à iminente modificação climática global (Sallinger 2005; IPCC 2007) e das estações secas ficarem mais extensas (Malhi & Wright 2004), existem grandes chances da espécie continuar localmente rara e eventualmente se extinguir na região. Logo, visando à conservação das espécies, sugere-se que estudos com uma maior amplitude geográfica devam ser feitos, visando determinar se os padrões aqui encontrados podem ser extrapolados para as demais populações deste roedor.

Referências

- Albernaz ALKM, Soares RC, Sanaiotti TM, Lima A, Magnusson WE (1999). *Proposta para criação de uma área de proteção ambiental (APA) em Alter do Chão, Santarém/Belterra, Pará*. Santarém.
- Altizer S, Dobson A, Hosseini P, Hudson P, Pascual M, Rohani P (2006) Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters*, **9**, 467-484.
- Ambrizzi T, Rocha R, Marengo J, Pisnitchenko AI, Alves L, Fernandez JP (2007). *Cenários regionalizados de clima no Brasil para o século XXI, projeções de clima usando três modelos regionais*. Ministério do Meio Ambiente , Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Diretoria de Conservação da Biodiversidade, Brasília.
- Anders AD, Post E (2006) Distribution-wide effects of climate on population densities of a declining migratory landbird. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 221-227.
- Angerbjörn A, Tannerfeldt M, Lundberg H (2001) Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography*, **24**, 298-308.
- Animal care and use committee (1998) Guidelines for the capture, handling, and care of mammals as approved by the American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy*, **79**, 1416-1431.
- Briani DC, Paulo R. Guimarães J (2007) Seed predation and fruit damage of *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) by rodents in the cerrado of central Brazil. *Acta oecologica*, **31**, 8-12.
- Brown, J. H. & Davidson, D. W. (1977) Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* **196**, 880-2.
- Brown, P. R., Arthur, A. D., Jones, D. A. & Davies, M. J. (2008) Effect of additional food and water on house mice in a semi-arid agricultural environment in Australia. *Austral Ecology* **33**, 99-109.

- Calisher CH, Mills JN, Sweeney WP, *et al.* (2005) Population dynamics of a diverse rodent assemblage in mixed grass-shrub habitat, southeastern Colorado, 1995-2000. *Journal of Wildlife Diseases*, **41**, 12–28.
- DeMattia EA, Curran LM, Rathcke BJ (2004) Effects of small rodents and large mammals on tropical seeds. *Ecology*, **85**, 2161– 2170.
- Dietz JM (1983) Notes on the natural history of some small mammals in central Brazil. *Journal of Mammalogy*, **64**, 521-523.
- Francisco AL, Magnusson WE, Sanaiotti TM (1995) Variation in growth and reproduction of *B. lasiurus lasiurus* (Rodentia, Muridae) in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **11**, 419-428.
- Ghizoni IRJ, Layme VMG, Lima AP, Magnusson WE (2005) Spatially explicit population dynamics in a declining population of the tropical rodent, *Bolomys lasiurus*. *Journal of Mammalogy*, **86**, 677–682.
- Hallett TB, Coulson T, Pilkington JG, Clutton-Brock TH, Pemberton JM, Grenfell BT (2004) Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, **430**, 71-75.
- Hansson L (2002) Dynamics and trophic interactions of small rodents, landscape or regional effects on spatial variation? *Oecologia*, **130**, 259-266.
- Harvell CD (1999) Review, marine ecology, emerging marine diseases, climate links and anthropogenic factors. *Science*, **285**, 1505-1510.
- Holmgren M, Stapp P, Dickman CR, *et al.* (2006) Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology*, **4**, 87-96.
- Hudson PJ, Cattadori M (1999) The Moran effect: a cause of population synchrony. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 1-2.
- IPCC (2007). *Climate Change 2007: Summary for policymakers*. Contribution of working

group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Jaksic FM (2001) Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography*, **24**, 241-250.

Johnson DM, Sherry TW (2001) Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 546-560.

Karimi Y, Almeida CR, Petter F (1976) Note sur les Rougeirs du nodest du Brèsil. *Mammalia*, **40**, 258-.

Kausrud KL, Viljugrein H, Frigessi A, *et al.* (2007) Climatically driven synchrony of gerbil populations allows large-scale plague outbreaks. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 1963-1969.

Kiesecker JM, Blaustein AR, Belden LK (2001) Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, **410**, 681-684.

Koenig WD (2002) Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography*, **25**, 283-288.

Kohler SI, Hoiland WK (2001) Population regulation in an aquatic insect: the roles of disease. *Ecology*, **82**, 2294-2305.

Layme VMG, Lima AP, Magnusson WE (2004) Effects of fire, food availability, and vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **20**, 183-187.

Letnic M, Tamayo B, Dickman CR (2005) The responses of mammals to La Niña (ENSO) - associated rainfall, predation, and wildfire in arid Australia. *Journal of Mammalogy*, **86**, 689-703.

Letnic M, Dickman CR (2006) Boom means bust: interactions between the Southern Oscillation (ENSO), rainfall and processes threatening mammal species in arid

- Australia. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 3847–3880.
- Liebhold A, Koenig WD, Bjørnstad ON (2004) Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **35**, 467-490.
- Lima M, Marquet PA, Jaksic FM (1999) El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography*, **22**, 213- 218.
- Lima M, Stenseth NC, Jaksic FM (2002) Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters*, **5**, 273-284.
- Lima M, Previtalli MA, Meserve PL (2006) Climate and small rodent dynamics in semi-arid Chile: the role of lateral and vertical perturbations and intra-specific processes. *Climate Research*, **30**, 125-132.
- Magnusson WE, Sanaiotti TM (1987) Dispersal of *Miconia* seeds by the rat *B. lasiurus lasiurus*. *Journal of Tropical Ecology*, **3**, 277-278.
- Magnusson WE, Francisco AL, Sanaiotti TM (1995) Home-range size and territoriality in *B. Lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **11**, 179-188.
- Malhi Y, Wright J (2004) Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforests regions. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. (Biol.)*, **359**, 311-329.
- Marengo J (2004) Interdecadal variability and trends of rainfall across the Amazon basin. *Theoretical and Applied Climatology*, **78**, 79-96.
- Meir P, Cox P (2006) The influence of terrestrial ecosystems on climate. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 254-260.
- Miranda IS (1991) *Estrutura e fenologia de uma comunidade arbórea de savana amazônica de Alter do Chão, Pará*. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus, Brasil.
- Múrua R, González LA, Lima M (2003) Population dynamics of rice rats (a Hantavirus reservoir) in southern Chile: feedback structure and non-linear effects of climatic

- oscillations. *Oikos*, **102**, 137-145.
- Norrdahl K, Korpimäki E (2002) Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles. *Oecologia*, **130**, 239-249.
- Ogutu JO, Owen-Smith N (2003) ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna ungulates. *Ecology Letters*, **6**, 412-419.
- Post E, Forchhammer MC (2001) Pervasive influence of large-scale climate in the dynamics of a terrestrial vertebrate community. *BMC Ecology*, **1**, 5.
- Salinger MJ (2005) Climate variability and change: past, present and future-an overview. *Climatic Change*, **70**, 9-29.
- Sanaiotti TM (1996) *The woody flora and soils of seven Brazilian Amazonian dry savanna areas*. Tese de doutorado, University of Stirling, Scotland.
- Souza MJ, Alho CJR (1980) Distribuição espacial do roedor silvestre *Zygodontomys lasiurus* em habitat natural de cerrado. *Brasil Florestal*, **44**, 31-74.
- Stenseth NC, Mysterud A, Sen G, Hurrell JW, Chan K, Lima M (2002) Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, **297**, 1292-1296.
- Stenseth NC, Samia NI, Viljugrein H, *et al.* (2006) Plague dynamics are driven by climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 13110-13115.
- Stone, L., Olinky, R. & Huppert, A. (2007) Seasonal dynamics of recurrent epidemics. *Nature* **446**, 533-6.
- Streilen KE (1982) a. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate and faunal composition. *Annals of Carnegie Museum*, **51**, 79-106.
- Streilen KE (1982) b. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. III. Reproductive biology and population ecology. *Annals of Carnegie Museum*, **51**, 251-269.

- Tompkins DM, Begon M (1999) Parasites Can Regulate Wildlife Populations. *Parasitology Today*, **15**, 311-313.
- Turchin P (2003) *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Princeton Univ. Press.
- Vieira EM, Baumgarten LC (1995) Daily activity patterns of small mammals in a cerrado area from Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **11**, 255-262.
- Vieira MV (2003) Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **38**, 7-15.
- Viljugrein H, Lingaerde DC, Stenseth NC, Boyce MS (2001) Spatio-temporal patterns of mink and muskrat in Canada during a quarter century. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 671-682.
- Waite TA, Campbell LG, Chhangani AK, Robbins P (2007) La Niña's signature: synchronous decline of the mammal community in a 'protected' area in India. *Diversity and Distributions*, **13**, 752-760.
- Wilmers CC, Post E, Peterson RO, Vucetich JA (2006) Predator disease out-break modulates top-down, bottom up and climatic effects on herbivore population dynamics. *Ecology Letters*, **9**.
- Wilson S, Arcese P (2003) El Niño drives timing of breeding but not population growth in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *The Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*, **100**, 11139–11142.
- Yarnell RW, Scott DM, Chimimba CT, Metcalfe DJ (2007) Untangling the roles of fire, grazing and rainfall on small mammal communities in grassland ecosystems. *Oecologia*, **154**, 387-402.

CAPÍTULO 2: ARTIGO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO JOURNAL OF MAMMALOGY

Variações espaciais e temporais na dieta afetam o crescimento populacional de *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) em áreas de savana amazônica

RESUMO

Variações espaciais e temporais na disponibilidade de alimento são importantes na regulação da dinâmica de diversas espécies de pequenos mamíferos. Neste trabalho, foram utilizados o balanço total de carbono e nitrogênio e análises da proporção de isótopos estáveis desses elementos para testar se a intensidade de queimadas causa mudanças na dieta e na condição fisiológica dos indivíduos e, conseqüentemente, na população. Animais de diferentes sexo e classe etária não consumiram diferentes tipos de alimento. No entanto, houve grande variação na dieta de indivíduos de diferentes locais, especialmente em animais oriundos de áreas onde ocorreram queimadas. Após a ocorrência de queimadas os animais consumiram mais fontes de carbono oriundas de gramíneas e uma maior proporção de invertebrados. Essa mudança na dieta afetou negativamente os indivíduos, pois houve uma maior declínio populacional nos locais em que os animais passaram a ser mais dependentes de fontes de carbono oriundo de gramíneas.

Palavras-chave: *mudança na dieta, declínio populacional; pequenos mamíferos neotropicais, queimadas; disponibilidade de invertebrados, gramíneas, fontes autotróficas, isótopos estáveis.*

INTRODUÇÃO

Recursos alimentares freqüentemente encontram-se distribuídos de forma heterogênea no ambiente e estão sujeitos a grandes variações ao longo do tempo (Begon *et al* 1989). Espécies generalistas podem explorar os recursos de forma diferente, aumentando ou restringindo a gama de possíveis itens que utilizam em resposta a escassez ou abundância de itens alimentares (Schoener 1989), e eventualmente consumindo itens alimentares não usuais ou sub-ótimos (Pulliam 1986). Enquanto que especialistas quase sempre tem sua sobrevivência ou reprodução afetados por variações abruptas na disponibilidade de recursos. Porém, dependendo da fase da vida, esta restrição ou modificação na dieta pode afetar o crescimento populacional, mesmo em espécies generalistas (Schoener 1989).

Nas savanas a intensidade e freqüência de queimadas podem ser afetadas por fatores climáticos (Letnic *et al.* 2005; cap1) e, ao mesmo tempo, são importantes fatores influenciando a distribuição espacial e temporal de recursos alimentares (Letnic *et al.* 2005; Yarnel *et al.* 2007). Modificações na quantidade/qualidade dos recursos disponíveis nestes ambientes devido a queimadas podem induzir alterações nas populações animais em curto ou médio prazo (Vieira 1999), mesmo em espécies cujos indivíduos apresentam mecanismos fisiológicos ou comportamentais para sobreviver à passagem do fogo (por exemplo, Southgate & Masters 1996; Dieni & Anderson 1999; Sutherland & Dickman 1999; Letnic *et al.* 2004).

Estudos sobre variações na dieta em geral se baseiam em análises de conteúdo ou estomacal (p. ex. Putman 1984). Nos roedores, a maior parte dos alimentos é finamente particulada pelos dentes e pelo sistema digestivo, dificultando a identificação dos itens consumidos. Desta forma, o uso de conteúdo estomacal ou

fecal para estudar variações na dieta de roedores pode ser especialmente problemático (porém ver Hansson 1970). Além disto, este tipo de abordagem tende a subestimar diferenças na digestibilidade entre diferentes itens alimentares e tem abrangência temporal restrita (Norbury & Sanson 1992). Neste caso, a análise do balanço de carbono e nitrogênio e das proporções de isótopos estáveis desses elementos em amostras de tecido dos indivíduos é uma alternativa para estudar variações espaciais e temporais na dieta de roedores (p. ex. Cassaing *et al.* 2007). Estudos sobre o balanço total de carbono e nitrogênio (%C:%N) nos organismos pode ser utilizado para fazer inferências quanto à condição nutricional dos indivíduos, pois indivíduos com maiores acúmulos de gordura corporal tendem a ter maiores proporções relativas de carbono (Post *et al.* 2007). As proporções dos isótopos estáveis de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ou $\delta^{15}\text{N}$) nos organismos de consumidores refletem as proporções encontradas em seus alimentos (De Niro & Epstein 1978, De Niro & Epstein 1981), sendo um registro do que foi efetivamente absorvido e incorporado aos tecidos do animal (Post 2002). Como diferentes tecidos apresentam diferentes velocidades de troca ('turnover'), este tipo de análise permite um acompanhamento de maior amplitude temporal na dieta, uma vez que os elementos recém-incorporados podem permanecer nos tecidos do indivíduo por alguns dias, meses ou mesmo anos (Post 2002; Sweeting *et al.* 2005).

Diferenças nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ podem ser utilizadas para fazer inferências sobre o grau de onivoria na dieta (Sweeting *et al.* 2005), pois animais que consomem relativamente mais plantas do que itens animais, apresentam menores valores de $\delta^{15}\text{N}$. Por outro lado, a proporção de isótopos estáveis de carbono pode ser usada para medir variações no uso de fontes primárias de carbono oriundas de plantas

com diferentes ciclos fotossintéticos (plantas C3 ou C4 - Koch *et al.* 1994). Em ecossistemas savânicos as fontes primárias de energia para a maior parte dos consumidores se baseiam em árvores e arbustos (plantas C3) ou em gramíneas, as quais são predominantemente plantas C4 (p. ex.. Magnusson *et al.* 1999; Codron *et al.* 2007). Neste caso, animais que consomem direta ou indiretamente mais gramíneas tendem a apresentar valores de $\delta^{13}\text{C}$ relativamente maiores.

Necromys lasiurus (Lund 1784) é uma espécie de roedor murídeo comum em diversos ecossistemas de savana neotropical (Francisco *et al.* 1995; Vieira & Marinho-Filho 1998; Vieira 1999). *N. lasiurus* é considerado um especialista de hábitat, porém generalista em termos alimentares (Vieira 2003), utilizando folhas, frutos, sementes e artrópodes (Magnusson & Sanaiotti 1987; Francisco *et al.* 1995; Vieira 2003). Estudos no Cerrado apontam um grande consumo de invertebrados e de sementes de gramíneas (Vieira 2003). Por outro lado, durante estudos anteriores em uma área de savana amazônica foi observado um grande número de sementes de uma espécie de Melastomataceae nas fezes deste roedor (Magnusson & Sanaiotti 1987) e um aumento na ingestão de invertebrados em áreas recém-queimadas (Francisco *et al.* 1995). É possível que *N. lasiurus* ajuste sua dieta às variações espaciais e temporais nos recursos alimentares, mudando suas fontes primárias de carbono (entre gramíneas e dicotiledôneas) ou no nível trófico onde obtêm o seu alimento (vegetais ou invertebrados). No entanto, se não tiver esta plasticidade, as mudanças ambientais (decorrentes de queimadas ou de estações secas mais prolongadas, por exemplo) poderiam causar restrições alimentares, afetando as taxas de sobrevivência e reprodução, e conseqüentemente a dinâmica populacional de *N. lasiurus*.

O objetivo principal deste trabalho foi determinar se a dieta de *N. lasiurus* varia espacial e temporalmente, em função da disponibilidade de alimento e em resposta à ocorrência de queimadas. Avaliou-se ainda se essas variações na dieta afetam a condição dos indivíduos e o crescimento da população como um todo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo --O estudo foi realizado em 39 parcelas de savana (3,75 ha cada) localizadas em uma área de savana isolada próximo à vila de Alter do Chão, Santarém – PA (2° 31' S, 55° 00' W). A região apresenta clima tropical úmido com temperatura média de 27,7 °C e aproximadamente 1400 mm de precipitação anual, com uma estação seca bem definida entre julho e novembro (Miranda 1991). No final desta estação seca diferentes áreas de savana queimam, sendo que estes incêndios atingem as parcelas estudadas com diferentes frequências e intensidades ao longo dos anos (Albertina Lima, com. pess.). A composição florística destas savanas é similar ao Cerrado Central (Sanaiotti 1996). Porém, devido ao dossel descontínuo e baixo (3-5m) formado por uma baixa densidade de árvores, estas as savanas podem ser consideradas fitofisionomicamente similares ao Campo Cerrado (Sanaiotti 1996). Entre as árvores esparsas arbustos e duas espécies de gramíneas (*Trachypogon plumosus* e *Paspalum carinatum*) predominam (Miranda 1991, Sanaiotti 1996, Magnusson *et al.* 1999).

Captura de N. lasiurus --Em cada parcela, os animais foram capturados ao longo de dois dias na estação seca (setembro-novembro/2000) e na estação chuvosa (março-maio/2001), utilizando 50 armadilhas do tipo Sherman™. Os animais capturados após anestesiados, foram identificados quanto ao sexo, pesados e marcados com um corte no dedo. As amostras de tecido (pedaço da cauda) foram

coletadas dos primeiros macho e fêmea adultos (mais de 30 g) capturados em cada parcela. Todos os procedimentos de captura e manuseio dos animais está de acordo com as normas da Sociedade Americana de Mastozoologia (1998). O número total de animais capturados em cada parcela foi utilizado como um índice de abundância, sendo que os indivíduos recapturados na mesma sessão de captura não foram incluídos nestas estimativas. Mais detalhes destes procedimentos estão descritos em Layme *et al.* (2004) e Guizoni *et al.* (2005).

Análises de Isótopos estáveis --Foram utilizados um total de 125 amostras de cauda de animais capturados em cada estação (seca: N= 38 machos e 37 fêmeas; chuvosa: N= 26 machos e 24 fêmeas). Estas amostras foram secas em estufa a uma temperatura constante de 50 °C, maceradas até se tornarem um pó fino e enviadas aos laboratórios do CENA/USP (Centro de Energia Nuclear na Agricultura/Universidade de São Paulo) onde foram analisadas as concentrações dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. No laboratório, as amostras foram seladas em ampolas de vidro contendo ácido cúprico e queimadas por 12 horas a 600 °C. O CO₂ resultante foi purificado em uma linha de vácuo e injetado num espectrômetro de massa. Neste aparelho, a razão entre isótopos pesados e leves da amostra (¹³C/¹²C e ¹⁵N/¹⁴N) foram medidos e comparados com uma razão desses isótopos em uma amostra padrão, sendo expressos em parte por mil. Também foi obtido a porcentagem total de carbono e nitrogênio em cada amostra (razão C:N), o qual foi usado como um índice indireto da condição dos indivíduos (Post *et al.* 2007). Para maiores detalhes sobre a técnica ver Lajtha & Michener (1994).

Disponibilidade de Invertebrados e plantas c3/c4, e ocorrência de queimadas--
A disponibilidade ambiental de invertebrados em cada parcela foi estimada utilizando armadilhas de interceptação e queda do tipo "pitfall". Estas armadilhas foram

dispostas a uma distância de 50 m entre si, ao longo das mesmas linhas em que foram colocadas armadilhas para os ratos. Os pitfalls permaneceram ativados durante o período de 24 horas. Os artrópodes coletados foram triados e os espécimes com comprimento superior a 0.5 cm de grupos taxonômicos que fazem parte da dieta de *N. lasiurus* (por exemplo: quilópodos, coleópteros e isópteros - Francisco *et al.* 1995) foram pesados em balança de precisão (0,01g). A soma da biomassa de todos os artrópodes capturados em uma área foi utilizada como um índice de disponibilidade de invertebrados (BI).

A cobertura vegetal de gramíneas, arbustos e árvores foi obtida em estudos anteriores (Magnusson *et al.* 2000), usando o método do ponto quadrado (Bullock 1996). A cada 2m ao longo de cada linha das parcelas foi registrado o tipo de vegetação que tocava uma haste de metal (gramíneas, outras ervas, arbustos ou árvores), totalizando 500 pontos por parcela. Estas informações foram utilizadas para estimar as proporções de área coberta por gramíneas (P_C4) em cada parcela.

No início da estação chuvosa de 2001, foram determinadas a ocorrência e intensidade de incêndios em cada parcela. A intensidade foi considerada aqui como extensão da parcela que foi queimada (EQ). Para isto, foi registrado pontualmente (a cada 2m de intervalo) a presença de vegetação queimada e/ou em regeneração ao longo das linhas de cada parcela, sendo essas informações convertidas em uma proporção de área queimada, dividindo-se o número de pontos onde houveram queimadas pelo número total de pontos observados em cada parcela.

Análises estatísticas --Em todas as análises foram utilizados modelos de regressão múltipla para testar se a dieta de *N. lasiurus* varia em função da disponibilidade local de alimento, através de duas diferentes abordagens. Na primeira abordagem, analisamos variações nas fontes de carbono, utilizando os

valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ como variável dependente e a proporção de plantas C4 (P_C4) em cada parcela como variável independente do modelo. Também foi utilizado os valores de $\delta^{15}\text{N}$ no mesmo modelo, para verificar se mudanças nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ não estão relacionadas à incorporação de carbono de níveis tróficos diferentes, pois diferenças de 1-3 ‰ nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ podem ocorrer simplesmente devido ao fracionamento dos isótopos de carbono entre os níveis tróficos (Ganes *et al.* 1998). Desta forma, o modelo completo foi: $\delta^{13}\text{C} = \text{constante} + \text{P_C4} + \delta^{15}\text{N}$. Na segunda abordagem, determinamos se o grau de onívoros dos indivíduos varia em função da abundância de alimentos de origem animal ou vegetal em cada local, utilizando os valores de $\delta^{15}\text{N}$ como variável dependente e a biomassa de invertebrados (BI) e as proporções de plantas C4 (P_C4) como variáveis independentes: $\delta^{15}\text{N} = \text{constante} + \text{BI} + \text{P_C4}$. Em ambos os casos, os modelos foram testados separadamente entre estação seca e chuvosa.

A diferença nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{Dif}_{\delta^{15}\text{N}}$) entre as estações seca e chuvosa foi relacionada à extensão de queimada em cada parcela, para determinar se a ocorrência de queimadas influencia a modificação na dieta de *N. lasiurus* entre as estações. Um modelo similar foi utilizado para testar o efeito do fogo sobre mudanças em fontes primárias de carbono entre a estação seca e chuvosa. Para isto, a diferença sazonal nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($\text{Dif}_{\delta^{13}\text{C}}$) foi relacionada à extensão de queimada (EQ) e a diferença em $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{Dif}_{\delta^{15}\text{N}}$).

Para cada estação (seca e chuvosa), a condição dos indivíduos (razão C:N) foi relacionada aos seus valores de $\delta^{13}\text{C}$ e de $\delta^{15}\text{N}$. A diferença entre as estações seca e chuvosa nas condições dos indivíduos ($\text{Dif}_{\text{C:N}}$) também foi relacionada a intensidade de queimadas em cada local (EQ).

A taxa de incremento populacional (TIP) entre as duas estações foi relacionada a variação temporal em $\delta^{13}\text{C}$ e de $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{Dif}_{\delta^{13}\text{C}}$ e $\text{Dif}_{\delta^{15}\text{N}}$, respectivamente) e as extensões das queimadas em um modelo de regressão linear múltipla. Esta taxa de incremento populacional foi calculada utilizando o logaritmo da diferença entre abundância na estação chuvosa e seca. O TIP também foi relacionado à condição dos indivíduos no período reprodutivo anterior (C:N_{seca}) em um modelo de regressão simples.

RESULTADOS

Fatores afetando a dieta e condição dos indivíduos-- Os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ (média seca=-20,77, média chuva=-19,22; $F=43,65$ $p<0,001$) e de $\delta^{15}\text{N}$ (média seca=6,00, média chuva= 6,96; $F=46,15$ $p=0,001$) nos indivíduos aumentou entre a estação seca e a estação chuvosa (figura 2.1a,b). As proporções médias de C:N nos indivíduos diminuiu entre estas duas estações (média seca:3,444, média chuva:3,253; $F=5,32$ $p=0,02$; figura 2.1c). Além disto, a variação individual nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e nas proporções de C:N variou entre os locais em que os indivíduos foram coletados (tabela 2.1). Porém, estas diferenças locais foram mais acentuadas em $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (até 8,79‰ e 4,42‰, respectivamente) do que em C:N. As variações individuais em $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C:N não diferiram entre sexos e não foram relacionados ao peso dos indivíduos (tabela 2.1). Por este motivo, nos resultados subsequentes o efeito destas variáveis na assinatura isotópica de *N. lasiurus* nos diferentes locais em cada estação não foram considerados em nenhum teste subsequente.

Tabela 2.1. Resultados dos modelos gerais lineares comparando os valores de $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$ e C:N em indivíduos de *Necromys lasiurus* de diferentes parcelas (local), entre machos e fêmeas (sexo), sua relação com o peso dos indivíduos e a interação entre sexo e peso

Efeitos	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$			C:N		
	F	Gl	P	F	gl	P	F	P	
Sexo	0,23	1	0,63	0,01	1	0,91	0,01	1	0,93
Estação	43,65	1	<0,01	46,15	1	<0,01	5,32	1	0,02
Local	4,70	39	<0,01	2,95	39	<0,01	7,48	39	<0,01
Peso	2,33	1	0,13	0,03	1	0,87	1,58	1	0,21
Sexo*peso	0,16	1	0,69	0,02	1	0,90	0,22	1	0,64

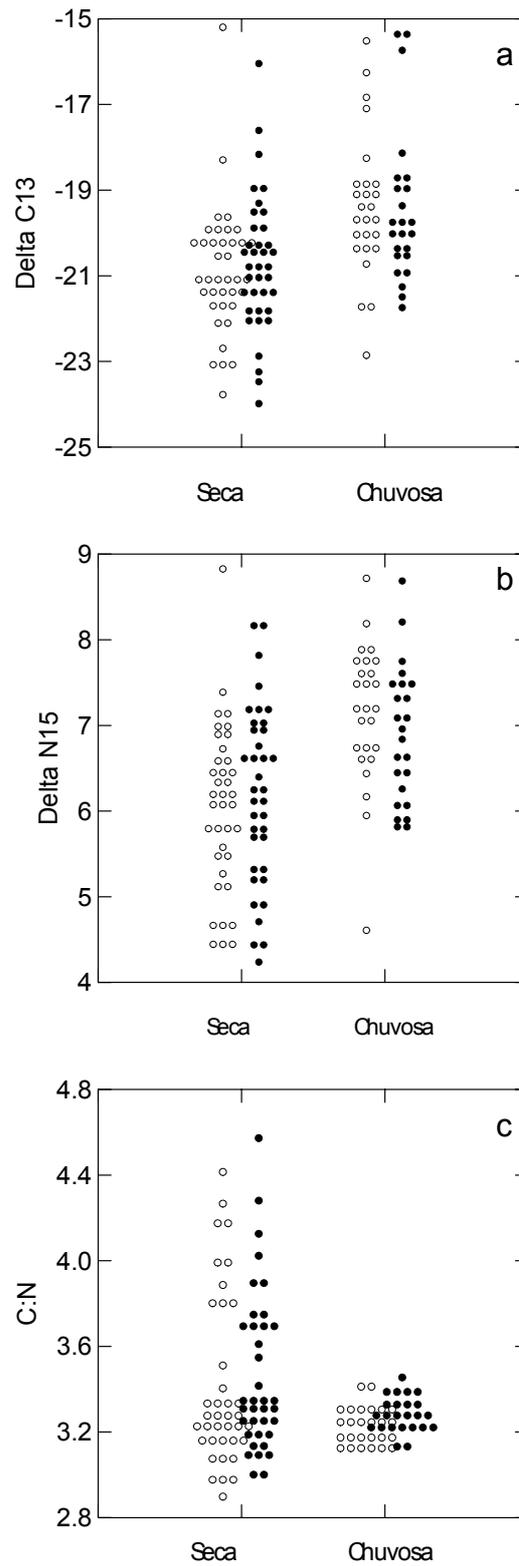


Figura 2.1: Variação sazonal nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰) e C:N em machos e fêmeas (pontos brancos e pretos, respectivamente) de *Necromys lasiurus* coletados em diferentes parcelas de savana em Alter do Chão, PA.

Efeito da disponibilidade de alimento sobre a variação isótopos estáveis e sobre a condição dos indivíduos de diferentes locais -- Houve uma relação entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos indivíduos em diferentes locais e a porcentagem de cobertura de plantas C4, sendo esta relação consistente em ambas as estações (tabela 2.2, figura 2.2). De uma forma geral, indivíduos de áreas onde as gramíneas são mais abundantes apresentaram valores mais positivos de $\delta^{13}\text{C}$ (figura 2.2a,b). Porém, na estação seca, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ também foram positivamente relacionados a variações em $\delta^{15}\text{N}$ (tabela 2.2; figura 2.2c).

A variação dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ não foi relacionada a disponibilidade de invertebrados ou a cobertura vegetal em nenhuma das estações (tabela 2.2). Não houve relação entre as variações locais na razão de carbono e nitrogênio dos indivíduos entre parcelas (C:N) e seus respectivos valores de $\delta^{15}\text{N}$, tanto na estação seca quanto na estação chuvosa (tabela 2.2). Porém, na estação chuvosa este balanço total de carbono e nitrogênio nos indivíduos (C:N) foi inversamente aos seus valores de $\delta^{13}\text{C}$ (tabela 2.2; figura 2.3b). Nesta estação, os indivíduos tiveram menores concentrações totais de C nos locais onde apresentaram maior dependência de fontes C4 (maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$).

Tabela 2.2: Resultados estatísticos dos modelos de regressões múltiplas relacionando a: proporção de plantas C4, disponibilidade de invertebrados e aos valores de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ e razão C:N em cada estação, para *Necromys lasiurus* em savanas de Alter do chão. Os valores em destaque representam as probabilidades de erro abaixo do nível de significância (0,05).

	P_C4	BI	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Geral
$\delta^{13}\text{C}_{\text{seca}}$	b=0,36 t= 2,77 P=0,010		b=0,60 t=4,638 P<<0,001		$r^2=0,549$ $F_{2,28}=17,054$ P<<0,001
$\delta^{13}\text{C}_{\text{chuva}}$	b=0,47 t=2,711 P=0,012		b=-0,126 t=-0,733 P=0,470		$r^2=0,216$ $F_{2,27}=3,726$ P=0,037
$\delta^{15}\text{N}_{\text{seca}}$	b=0,16 t=0,858 P=0,398	b=0,36 t=0,192 P=0,849			$r^2=0,026$ $F_{2,28}=0,379$ P=0,688
$\delta^{15}\text{N}_{\text{chuva}}$	b=0,18 t=0,965 P=0,343	b=0,23 t=1,209 P=0,237			$r^2=0,073$ $F_{2,27}=1,069$ P=0,357
C:N _{seca}			b=0,25 t=1,155 P=0,258	b=-0,35 t=-1,456 P=0,156	$r^2=0,073$ $F_{2,28}=1,097$ P=0,348
C:N _{chuva}			b=-0,26 t=-1,499 P=0,146	b=-0,37 t=-2,142 P=0,041	$r^2=0,194$ $F_{2,27}=3,250$ P=0,054

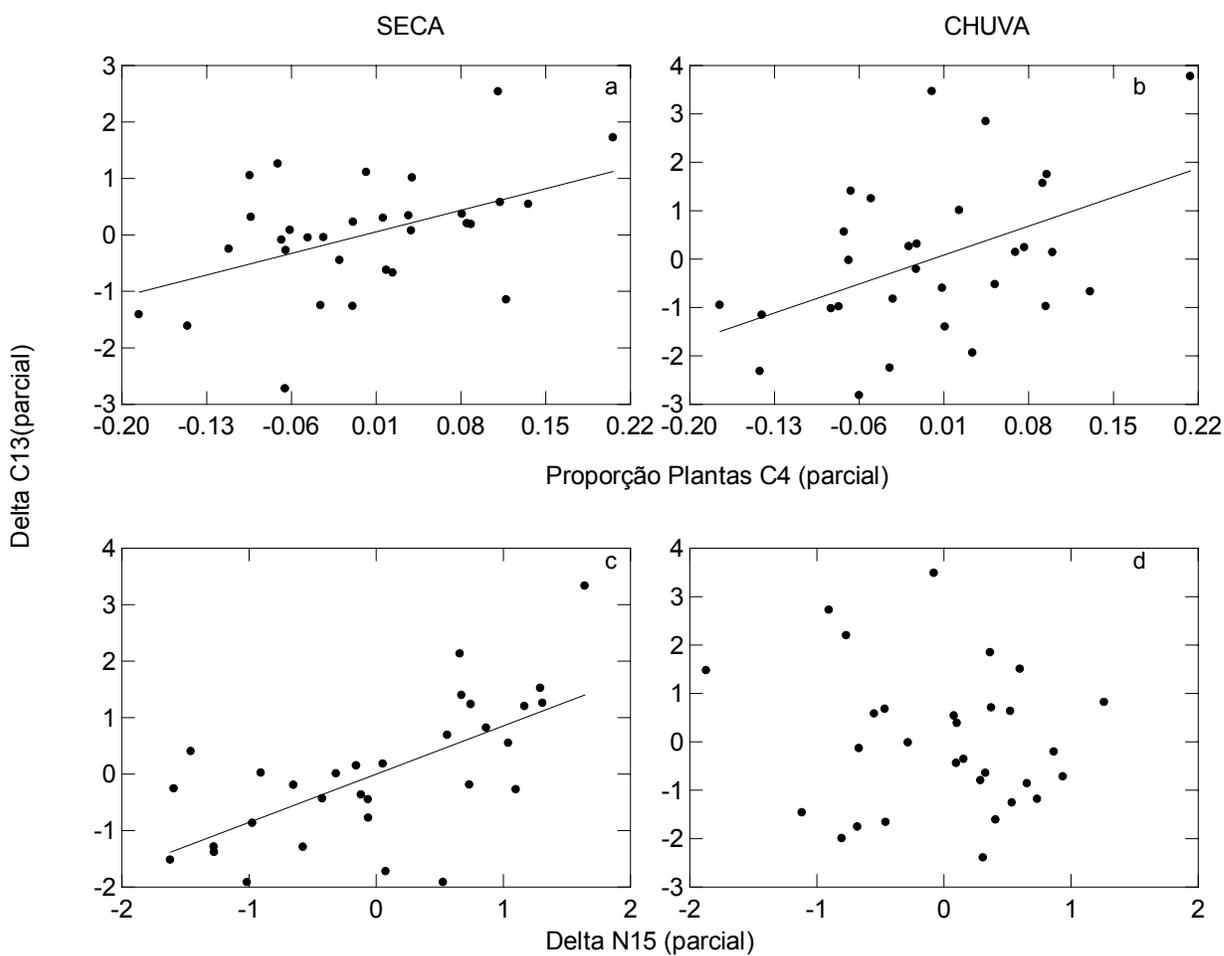


Figura 2.2. Parciais da regressão entre os valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) nos indivíduos e a proporção de plantas C4 em cada parcela local (a-b) e os valores médios locais de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) nos indivíduos (c-d) na estação seca e na chuvosa.

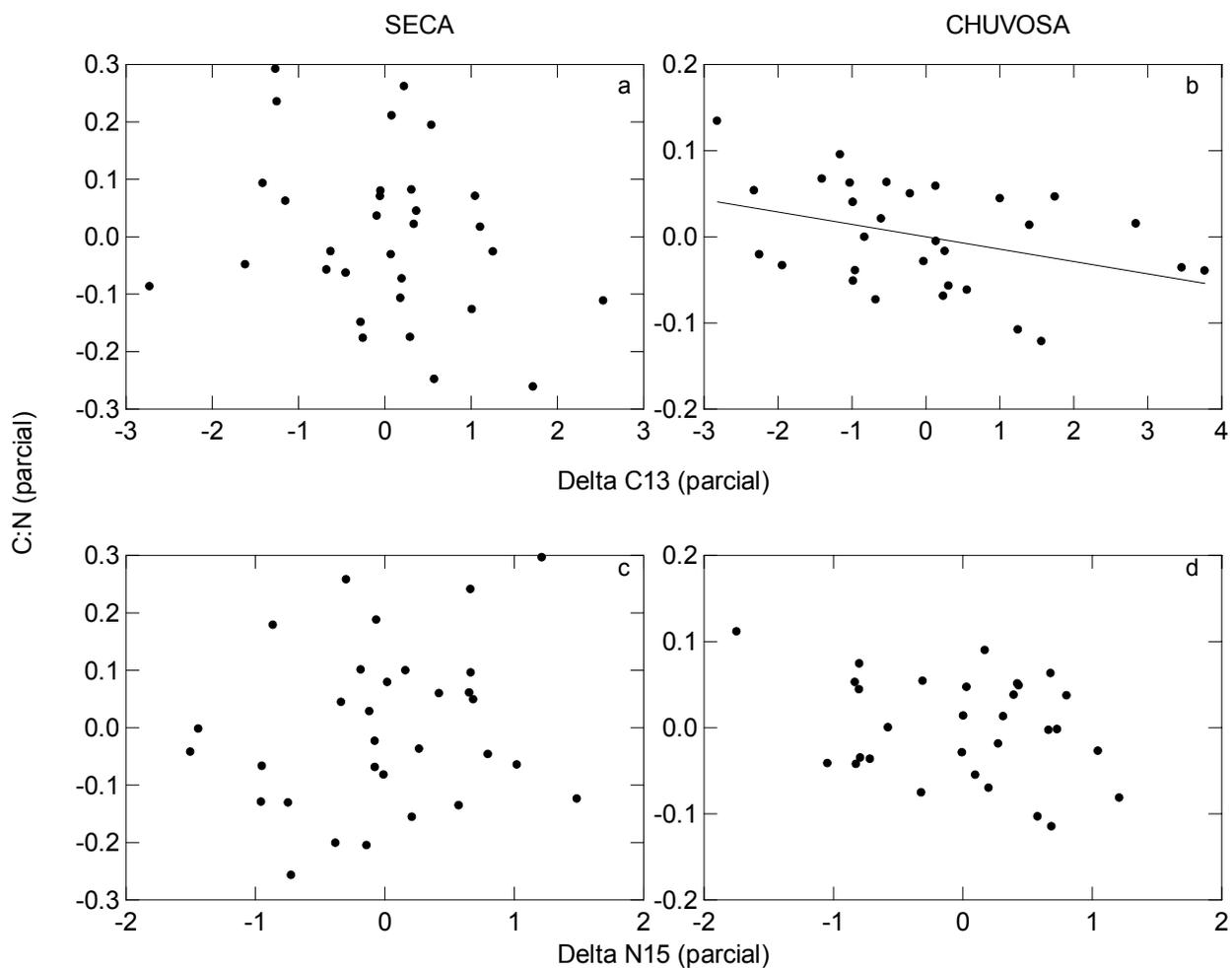


Figura 2.3. Parciais da regressão entre a razão média local de C:N nos indivíduos e os valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) nos indivíduos (a-b) e valores médios locais de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) nos indivíduos (c-d) na estação seca e na chuvosa.

Efeito das queimadas na variação temporal nos isótopos estáveis e na condição dos indivíduos --Durante a estação seca de 2000, aproximadamente 68% das parcelas foram queimadas (proporção média de queimada = 0,79). Houve uma tendência de maior aumento na proporção de ^{13}C , nos locais onde as queimadas foram mais extensas ($t=2,102$ $P=0,045$; figura 2.4a), que ocorreu de forma independente do aumento no consumo de itens alimentares em níveis tróficos superiores ($t= -1,725$, $P=0,096$). Embora, de uma forma geral, esta variação sazonal nos valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ nos indivíduos não tenha sido explicada pelo modelo geral relacionando conjuntamente estes valores a ocorrência de queimadas e aos valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{Dif}_{\delta^{13}\text{C}}= 1,349 - 0,34 \text{ Dif}_{\delta^{15}\text{N}} + 0,010 \text{ EQ}$; $r^2 = 0,165$, $F_{2,27}=2,664$, $P=0,088$). Além disto, aproximadamente 17% da variação temporal nos valores $\delta^{15}\text{N}$ foram relacionados à intensidade de queimadas em 2000 ($\text{Dif}_{\delta^{15}\text{N}}= 0,477 + 0,010 \text{ EQ}$; $r^2 = 0,165$, $F_{1,28}=5,517$, $P=0,026$) indicando que nas áreas em que as queimadas foram mais intensas, houve um aumento proporcionalmente maior no consumo de invertebrados (figura 2.4b). Aparentemente, estas queimadas não tiveram efeito direto sobre a condição dos indivíduos ($\text{Dif C:N: } -0,004 - 0,001 \text{ EQ}$; $r^2 = 0,040$, $F_{1,28}=1,178$, $P=0,287$).

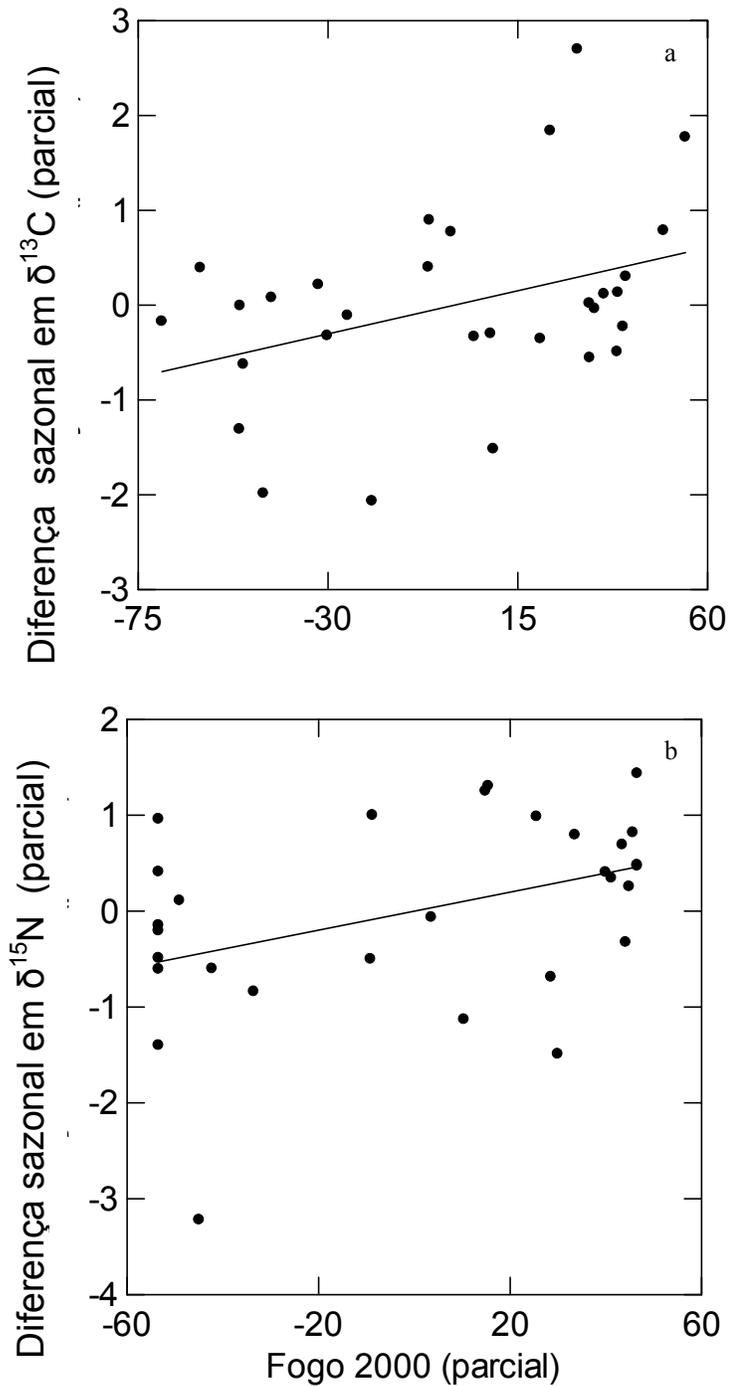


Figura 2.4. Parciais das regressões mostrando o efeito da extensão de área queimada sobre a diferença sazonal nos valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) dos indivíduos (a) e nos valores médios locais de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) dos indivíduos (b).

Efeito da variação temporal na dieta e na condição dos indivíduos sobre o declínio populacional em diferentes locais --Entre 2000 e 2001 houve um declínio de aproximadamente 50% na população de *N. lasiurus*. Aproximadamente 36% da redução no tamanho populacional foi explicada por um modelo que relaciona a taxa de incremento à mudança nas fontes primárias de carbono, mudanças no nível trófico e queimadas (TIP=0,344 -0,449 Dif_{δ13C} + 0,249 Dif_{δ15N} - 0,007 EQ; $r^2=0,363$, $F_{3,26}=4,946$, $P=0,008$). Esta redução da abundância foi maior nas parcelas em que os animais mudaram a sua dieta, utilizando mais fontes de carbono oriundas de gramíneas C4 ($t=-2,559$, $P=0,017$; figura 2.5a). A taxa de incremento populacional também foi afetada pela condição dos indivíduos na estação seca anterior (TIP=-17,187 + 4,938 C:N_{seca}; $r^2=0,294$, $F_{1,34}=14,133$, $P=0,001$). Nas parcelas em que os indivíduos apresentavam maiores quantidades corporais de C a redução no tamanho populacional foi proporcionalmente menos acentuada (figura 2.5b).

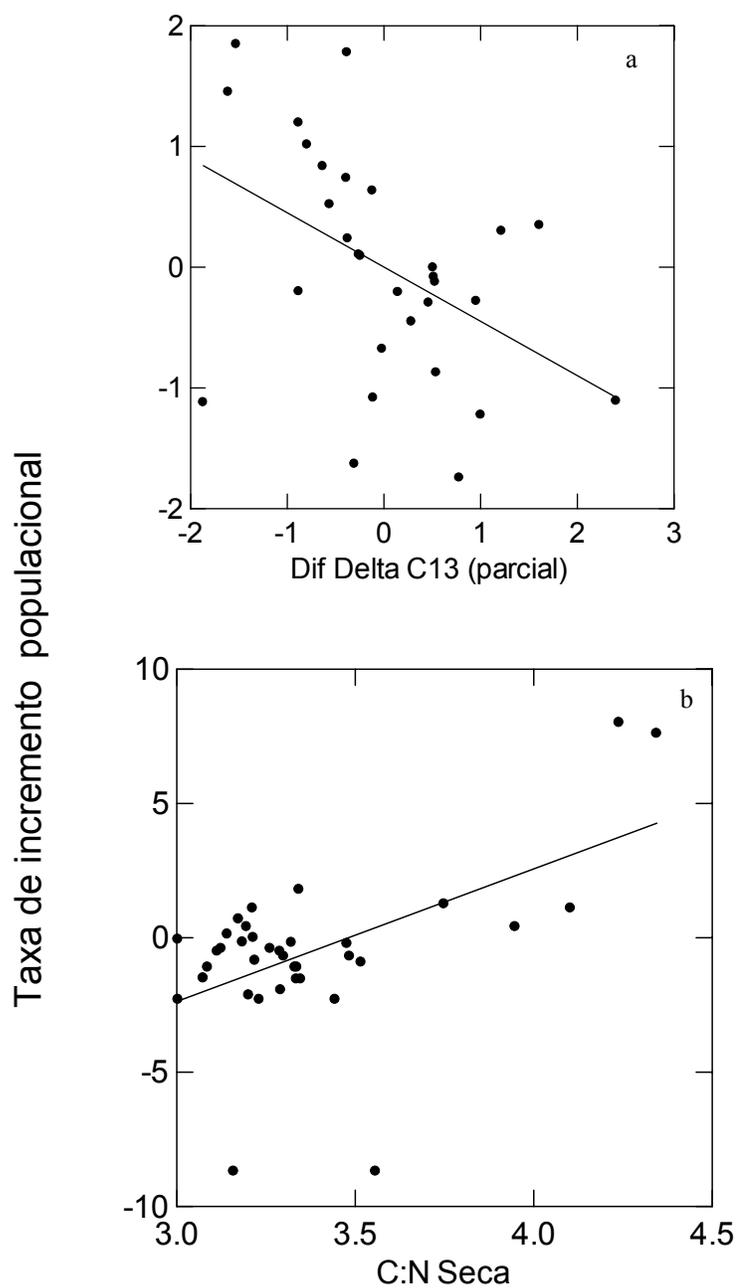


Figura 2.5: Relação entre as taxas de incremento populacional de *Necromys lasiurus* entre 2000 e 2001 e (a) a diferença temporal nos valores médios locais de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) e (b) a razão média de C:N nos indivíduos na estação seca de 2000

DISCUSSÃO

Fatores afetando a dieta e na condição dos indivíduos --As análises de isótopos estáveis revelaram que machos e fêmeas adultos de *N. lasiurus* utilizam recursos alimentares semelhantes e na mesma proporção. Adicionalmente, não existe diferenciação qualitativa e quantitativa na dieta entre indivíduos de diferentes tamanhos, indicando uma similaridade na dieta entre jovens e adultos ou que as taxas de assimilação de C^{13} e N^{15} se estabilizam a partir de um determinado valor. Modificações nos itens alimentares, em diferentes posições da posição na cadeia trófica relacionadas com a classe etária têm sido relatados em outros grupos taxonômicos, tais como aves e anfíbios (Polis 1984; Werner & Gilliam 1984). Em diferentes espécies de lagartos das savanas de Alter do Chão foi observado uma variação inter-específica nas fontes de carbono entre indivíduos de diferentes idades (Magnusson *et al.* 2001). Estas variações indicam que indivíduos jovens não competem ou são excluídos de fontes de alimento por indivíduos mais velhos. Este parece não ser o caso das populações de *N. lasiurus* estudadas, devido a alta sobreposição de dieta entre sexos e classes etárias. Esta sobreposição deve ocorrer devido ao alto grau de generalismo no uso de recursos alimentares da espécie (Vieira 2003).

Espécies que vivem em ambientes heterogêneos devem apresentar grande variação na proporção dos isótopos estáveis entre os indivíduos devido a uma grande variabilidade no uso de recursos alimentares ou na distribuição espacial dos mesmos (Matthews & Mazumder 2004). Fatores edáficos locais, assim como diferentes históricos de queimadas, podem causar esta heterogeneidade ambiental nos recursos em áreas de savana (Yarnell *et al.* 2007), que pode resultar em diferenças na exploração dos recursos pelos consumidores primários e secundários, como os roedores (p. ex.: Letnic *et al.*

2005). A maior parte da variação na proporção de isótopos estáveis de C e N entre indivíduos de *N. lasiurus* foram relacionadas aos locais e aos períodos em que os animais foram coletados.

De uma forma geral, os indivíduos *N. lasiurus* apresentaram maiores proporções de ^{13}C nos locais onde havia uma maior proporção de gramíneas. Isto sugere que a dependência de fontes primárias de carbono oriundo de plantas C4 ocorre de acordo com a sua disponibilidade, tanto na estação seca quanto na estação chuvosa. Porém, na estação seca, nos locais em que há maior dependência de gramíneas como fonte de carbono ocorre também um aumento na proporção de ^{15}N nos indivíduos, sugerindo uma assimilação indireta deste carbono através de invertebrados. Caso a maior utilização de gramíneas seja um recurso sub-ótimo (Crodon *et al.* 2007), é provável que no período crítico que antecede a reprodução (novembro-dezembro – Magnusson *et al.* 1995), indivíduos de *N. lasiurus* incrementem sua dieta com um maior consumo de invertebrados. Desta forma, um aumento no consumo de insetos herbívoros ocasionaria um aumento na incorporação de ^{15}N ao mesmo tempo em haveria uma maior ingestão de ^{13}C via herbívoros. Estes resultados sugerem que a espécie utiliza os recursos de acordo com a disponibilidade destes no ambiente (Magnusson *et al.* 2001, Yi 2006), que é plástica no uso de fontes autotróficas e que pode mudar o nível trófico onde obtêm o seu alimento.

Efeito da disponibilidade de alimento sobre a variação dos isótopos estáveis e sobre a condição dos indivíduos de diferentes locais --Entre as estações, houve um notável aumento nas proporções médias de ^{13}C e de ^{15}N nos indivíduos, independente do local onde o indivíduo foi coletado. Isto indica uma mudança sazonal na principal fonte de carbono, de dicotiledôneas para gramíneas e um aumento na proporção de invertebrados

na dieta entre as estações seca e chuvosa. Isso sugere um efeito direto da sazonalidade sobre a produtividade primária, proporcionando diminuição na disponibilidade de dicotiledôneas e aumento em invertebrados (Sanaiotti & Magnusson 1995; Letnic *et al.* 2005). Mudanças qualitativas na dieta passando de fontes C3 para fontes C4 foram observadas em roedores e pássaros de ecossistemas áridos da Austrália, quando houve um decréscimo sazonal na produtividade de dicotiledôneas (Smith *et al.* 2002).

Efeito das queimadas na variação temporal nos isótopos estáveis e na condição dos indivíduos --Estudos recentes demonstraram variações temporais na dieta em outras espécies devido à ocorrência de perturbações ambientais, como o fogo (Bentzen *et al.* 2007; Layman *et al.* 2007). Como a variação nas proporções média de ^{13}C e ^{15}N nos indivíduos foi maior nas parcelas que queimaram, a mudança na dieta de *N. lasiurus* durante o presente estudo possivelmente representa efeito indireto das queimadas.

Em áreas de savana, o fogo atinge basicamente a camada superficial, consumindo apenas gramíneas e arbustos (Yarnell *et al.* 2007). No entanto, ocorre redução na produtividade de frutos no estrato arbóreo (Sanaiotti & Magnusson 1995). Apesar de ter menor valor energético (menor proporção geral de carbono – Crodon *et al.* 2007), as gramíneas apresentam rebrotamento rápido (Whelan 1995), sendo o primeiro alimento disponível à *N. lasiurus* em períodos de escassez de frutos após as queimadas. Por outro lado, a remoção imediata do estrato herbáceo após a queimada, torna os habitats estruturalmente mais simples e com poucos esconderijos entre folhagens, o que pode facilitar a captura de invertebrados (Whelan 1995). Na área de estudo, após a ocorrência de fogo, houve um aumento na quantidade de restos de invertebrados nas fezes de *N. lasiurus* (Francisco *et al.* 1995). Este maior consumo de invertebrados também explicaria o aumento dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ em áreas que queimaram, devido a incorporação de

nitrogênio de fonte animal (dieta mais carnívora) ou a maior eficiência na absorção proporcional devido menor oferta ambiental.

Efeito da variação temporal na dieta e na condição dos indivíduos sobre o declínio populacional em diferentes locais -- Houve um menor crescimento populacional em áreas onde os indivíduos apresentavam menor concentração de carbono ou em áreas onde a dependência de fontes de carbono oriundo de gramíneas aumentou com o tempo. Sendo que as concentrações corporais de carbono nos indivíduos de *N. lasiurus* foram inversamente correlacionadas à proporção de gramíneas nas áreas em que os mesmos foram capturados. Curiosamente, não houve efeito da maior assimilação de nitrogênio oriundo de fontes animais sobre o crescimento populacional de *N. lasiurus*.

Durante o processo reprodutivo, os organismos precisam de fontes de energia de mais fácil queima, como é o caso lipídios e carboidratos, os quais estão mais disponíveis em frutos e sementes. Foi observado que em pássaros, dietas ricas em açúcares provêm importantes fontes de carbono para os ovos, culminado em ovos de alta viabilidade, enquanto que dietas ricas em aminoácidos não têm efeito sobre a reprodução e viabilidade dos ovos (p.ex. O'Brien *et al.* 1999). Proteínas, embora importantes, são energeticamente mais pobres e de difícil combustão (Stryer 1988). Neste caso, locais onde a disponibilidade de arbustos e árvores é maior, podem representar melhores sítios alimentares para *N. lasiurus*, onde os mesmos poderiam acumular mais carbono sob a forma de lipídeos. Em *Brachyramphus marmoratus*, uma espécie de ave marinha, a diminuição na qualidade do alimento consumido levou a um acentuado declínio populacional (Norris *et al.* 2007). Da mesma forma, nos locais em que as gramíneas se tornam o principal recurso alimentar, os indivíduos, mesmo se mantendo na população,

teriam capacidade reprodutiva reduzida (p. ex. : Jackson & Van Arde 2004), o que pode ter culminado no declínio populacional *N. lasiurus* observado no período.

CONCLUSÕES

Independente da estação do ano, a variação na assinatura isotópica de carbono em *Necromys lasiurus* está fortemente relacionada à disponibilidade de gramíneas em seus habitats. Incêndios que ocorrem na estação seca devem mudar a composição florística do local, induzindo um maior consumo de invertebrados e gramíneas, o que evidencia o alto grau de generalismo da espécie. Porém, em médio prazo, esta modificação para uma dieta mais baseada em uma fonte sub-ótima de carbono e proteínas pode afetar de forma negativa o crescimento das populações nas áreas de savana Amazônica em Alter do Chão. Isto indica que a modificação na dieta alimentar e os incêndios florestais podem também estar contribuindo para o declínio populacional observado nos últimos anos na área de estudo (Cap 1).

LITERATURA CITADA

- ALBERNAZ, A. L. K. M., R. C. SOARES, T. M. SANAIOTTI, A. LIMA, AND W. E. MAGNUSSON. 1999. Proposta para criação de uma área de proteção ambiental (APA) em Alter do Chão, Santarém/ Belterra, Pará. 43.
- BEGON, M., J. L. HARPER, AND C. R. TOWNSEND. 1996. Ecology, individuals, populations, and communities, Third ed. Blackwell Science, Oxford, UK.
- BENTZEN, T. W., E. H. FOLLMANN, S. C. AMSTRUP, G. S. YORK, M. J. WOOLLER, AND T. M. O'HARA. 2007. Variation in winter diet of southern Beaufort Sea polar bears inferred from stable isotope analysis, Canadian Journal of Zoology-Revue

- Canadienne de Zoologie 85:596-608.
- BULLOCK, J. 1996. Plants in Ecological census techniques (W. J. Sutherland, ed.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- CASSAING, J. F., D. CÉCILE, I. MOUSSA, AND G. CHEYLAN. 2007. Diet variability of Mediterranean insular populations of *Rattus rattus* studied by stable isotope analysis *Isotopes, Environmental Health Studies* 43:197-213.
- CODRON, D., J. A. LEE-THORP, M. SPONHEIMER, AND J. CODRON. 2007. Nutritional content of savanna plant foods: implications for browser/grazer models of ungulate diversification, *European Journal of Wildlife Research* 53:100–111.
- DENIRO, M. J., AND S. EPSTEIN. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals, *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42:495-506.
- DENIRO, M. J., AND S. EPSTEIN. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals, *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45:341–351.
- DIENI, J. S., AND S. H. ANDERSON. 1999. Effects of recent burning on breeding bird community structure in Aspen forests, *Journal Field Ornithology* 70:491-503.
- FRANCISCO, A. L., W. E. MAGNUSSON, AND T. M. SANAIOTTI. 1995. Variation in growth and reproduction of *B. lasiurus lasiurus* (Rodentia, Muridae) in an Amazonian savanna, *Journal of Tropical Ecology* 11:419-428.
- GANES, L. Z., C. M. DEL RIO, AND P. L. KOCH. 1998. Natural abundance variation in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology, *Comp. Biochem. Physiology* 119:725-737.
- GHIZONI, I. R. J., V. M. G. LAYME, A. P. LIMA, AND W. E. MAGNUSSON. 2005. Spatially explicit population dynamics in a declining population of the tropical rodent, *Bolomys lasiurus*, *Journal of Mammalogy* 86:677–682.

- HANSSON, L. 1970. Methods of morphological diet microanalysis in rodents, *Oikos* 21:255–266.
- JACKSON, T. P., AND R. J. VAN AARDE. 2004. Diet quality differentially affects breeding effort of *Mastomys coucha* and *M. natalensis*: implications for rodent pests, *J Exp Zool Comp Exp Biol* 301:97-108.
- KOCH, P. L., M. L. FOGEL, AND N. TUROSS. 1994. Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes, Pp. 63-92 in *Stable isotopes in Ecology and Environmental Science* (K. Lajtha and R. H. Michener, eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, U. K.
- LAJTHA, K., AND J. D. MARSHALL. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants, Pp. 1-22 in *Stable isotopes in ecology and environmental science* (K. Lajtha and R. H. Michener, eds.). Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- LAYMAN, C. A., J. P. QUATTROCHI, C. M. PEYER, AND J. E. ALLGEIER. 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation, *Ecology Letters*, 10:937–944.
- LAYME, V. M. G., A. P. LIMA, AND W. E. MAGNUSSON. 2004. Effects of fire, food availability, and vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna, *Journal of Tropical Ecology* 20:183-187.
- LETNIC, M., C. R. DICKMAN, M. K. TISCHLER, B. TAMAYO, AND C. L. BEH. 2004. The responses of small mammals and lizards to post-fire succession and rainfall in arid Australia, *Journal of Arid Environments* 59:85-114.
- LETNIC, M., B. TAMAYO, AND C. R. DICKMAN. 2005. The responses of mammals to La Niña (ENSO) - associated rainfall, predation, and wildfire in arid Australia, *Journal of Mammalogy* 86:689-703.

- MAGNUSSON, W. E., AND T. M. SANAIOTTI. 1987. Dispersal of *Miconia* seeds by the rat *B. lasiurus lasiurus*, *Journal of Tropical Ecology* 3:277-278.
- MAGNUSSON, W. E., A. L. FRANCISCO, AND T. M. SANAIOTTI. 1995. Home-range size and territoriality in *B. Lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna, *Journal of Tropical Ecology* 11:179-188.
- MAGNUSSON, W. E., M. C. ARAUJO, R. CINTRA, A. P. LIMA, L. A. MARTINELLI, T. M. SANAIOTTI, H. L. VASCONCELOS, R. L. VICTORIA. 1999. Contributions of C-3 and C-4 plants to higher trophic levels in an Amazonian savanna, *Oecologia* 119:91-96.
- MAGNUSSON, W. E., A. P. LIMA, A. S. FARIA, R. L. VICTORIA, AND L. A. MARTINELLI. 2001. Size and Carbon Acquisition in Lizards from Amazonian Savanna: Evidence from Isotope Analysis, *Ecology* 82:1772-1780.
- MARINHO-FILHO, J., F. H. G. RODRIGUES, AND K. M. JUAREZ. 2002. The cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history, Pp. 266-284 in *The cerrados of Brazil* (P. S. Oliveira and R. J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York.
- MATTHEWS, B., AND A. MAZUMDER. 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of $\delta^{13}\text{C}$ and isotopic evidence of individual specialization, *Oecologia* 140:361-371.
- MIRANDA, I. S. 1991. Estrutura e fenologia de uma comunidade arbórea de savana amazônica de Alter do Chão, Pará. Dissertação de Mestrado, INPA/FUA, Manaus, Brasil.
- NORBURY, G. L., AND G. D. SANSON. 1992. Problems with measuring diet selection of terrestrial, mammalian herbivores, *Austral Ecology* 17:1-7.

- NORRDAHL, K., AND E. KORPIMÄKI. 2002. Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles, *Oecologia* 130:239-249.
- NORRIS, D. R., P. ARCESE, D. PREIKSHOT, D. F. BERTRAM, AND T. K. KYSER. 2007. Diet reconstruction and historic population dynamics in a threatened seabird, *Journal of Applied Ecology* 44:875–884.
- O'BRIEN, D. M., D. P. SCHRAG, AND C. M. DEL RIO. 1999. Allocation to reproduction in a hawkmoth: a quantitative analysis using stable carbon isotopes, *Ecology*:2822-2831.
- POLIS, G. A. 1984. Age Structure Component of Niche Width and Intraspecific Resource Partitioning: Can Age Groups Function as Ecological Species?, *American Naturalist* 123:541-564.
- POST, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position models, methods, and assumptions, *Ecology* 83:703–718.
- POST, D., C. LAYMAN, D. ARRINGTON, G. TAKIMOTO, J. QUATTROCHI, AND C. MONTAÑA. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses, *Oecologia* 152:179-189.
- PULLIAM, H. R. 1986. Niche expansion and contraction in a variable environment, *American Zoologist* 26:71–79.
- PUTMAN, R. J. 1984. Facts from faeces, *Mammalian Review* 14:79–97.
- SANAIOTTI, T. M., AND W. E. MAGNUSSON. 1995. Effects of annual fires on the production of fleshy fruits eaten by birds in a Brazilian Amazonian savanna, *Journal of Tropical Ecology* 11:53-65.
- SANAIOTTI, T. M. 1996. The woody flora and soils of seven Brazilian Amazonian dry savanna areas. Tese de doutorado, University of Stirling, Scotland.

- SCHOENER, T. W. 1989. The ecological niche, P. 79–114 in *Ecological Concepts: the Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World* (J. M. Cherrett, ed.). Blackwell Scientific, Oxford, England.
- SMITH, K. F., Z. D. SHARP, AND J. H. BROWN. 2002. Isotopic composition of carbon and oxygen in desert fauna: investigations into the effects of diet, physiology, and seasonality, *Journal of Arid Environments* 52:419–430.
- SOUTHGATE, R., AND P. MASTERS. 1996. Fluctuations of rodents in response to rainfall and fire in a central Australian hummock grassland dominated by *Plectrachne schinzii*, *Wildlife Research* 23:289-303.
- STREILEN, K. E. 1982. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate and faunal composition, *Annals of Carnegie Museum* 51:79-106.
- STREILEN, K. E. 1982. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. III. Reproductive biology and population ecology, *Annals of Carnegie Museum* 51:251-269.
- STRYER, L. 1988. *Bioquímica*, Terceira ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, Brasil.
- SUTHERLAND, W. F., AND C. R. DICKMAN. 1999. Mechanisms of recovery after fire by rodents in the Australian environment: a review, *Wildlife Research* 26:405-419.
- SWEETING, C. J., S. JENNINGS, AND N. V. C. POLUNIN. 2005. Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory, *Functional Ecology* 19:777–784.
- VIEIRA, E. M., AND J. MARINHO-FILHO. 1998. Pre- and post-fire habitat utilization by rodents of Cerrado from Central Brazil, *Biotropica* 30:491-496.
- VIEIRA, E. M. 1999. Small mammal communities and fire in Brazilian Cerrado, *Journal of Zoology* 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.
- WERNER, E. E., AND J. F. GILLIAM. 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations, *Annual Review of Ecology and Systematics* 15.
- WHELAN, R. J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- YARNELL, R. W., D. M. SCOTT, C. T. CHIMIMBA, AND D. J. METCALFE. 2007. Untangling the roles of fire, grazing and rainfall on small mammal communities in grassland ecosystems, *Oecologia* 154:387-402.
- YI, X. F. 2006. Stable carbon isotope analyses show dominance of C3 grasses in the feed selected by small herbivores at the alpine meadow at the Tibetan Plateau, *Journal of Animal and Feed Sciences* 15:115–120.

CAPÍTULO 3. ARTIGO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO ORYX

Efeito da distância e do grau de isolamento na dinâmica local de *Necromys lasiurus* (Rodentia: Muridae) em uma área de savana amazônica e suas implicações para a persistência regional da espécie

Resumo

Fatores climáticos freqüentemente induzem sincronia em populações naturais ao longo de grandes escalas espaciais. No entanto, populações não conectadas por migração podem flutuar de forma mais assincrônica. Neste trabalho, descrevemos o grau de sincronia na dinâmica de um roedor neotropical avaliamos a influência da distância espacial e do isolamento na sincronização dessa dinâmica. Em sete anos de estudo as populações declinaram sincronicamente até densidades extremamente baixas. Embora populações mais próximas tenham flutuado de forma mais similar, fatores que agem em escalas espaciais maiores parecem ter maiores influencia na sincronização das populações do que fatores locais. Algumas populações flutuando de forma assincrônica se mantiveram estáveis ao longo do tempo e podem ter papel relevante na persistência da espécie na região, servindo de fonte de indivíduos para a recolonização da área.

Palavras-chave: sincronia, autocorrelação espacial, conectividade, persistência populacional

Introdução

Flutuações sincronizadas de diferentes populações têm sido documentadas em estudos com diversos grupos taxonômicos tanto em ecossistemas de regiões temperadas como de regiões tropicais (p. ex.: invertebrados – Sutcliffe *et al.*, 1996; Klemola *et al.*, 2006; Cobras – Weatherhead

et al., 2002; aves – Cattadori *et al.*, 2000; Kerling *et al.*, 2007; mamíferos - Huitu *et al.*, 2008). O estudo do grau de sincronia entre populações, assim como dos fatores que a induzem é importante, pois pode ajudar no esclarecimento dos mecanismos que regulam populações, e, ao mesmo tempo possui aplicações diretas no controle e prevenção de doenças epidêmicas e na conservação das espécies (Lloyd & May, 1999; Koenig, 2002; Liebhold *et al.*, 2004). Isto porque flutuações extremamente sincrônicas podem representar uma grande ameaça à persistência de populações em uma região (Liebhold *et al.*, 2004). Enquanto que a assincronia populacional pode tornar a população como um todo mais resiliente às perturbações ambientais, pois decréscimos em uma subpopulação em uma área podem ser compensados por migração de indivíduos de outras áreas, garantindo a persistência regional da espécie (Lloyd & May, 1999).

Entre os fatores que induzem sincronia entre populações estão os fatores estocásticos que atuam em larga escala, como o clima, que pode causar forte autocorrelação espacial em fatores ambientais e indiretamente induzir flutuações sincrônicas nas populações nestas regiões (Moran, 1953, Koenig, 2002; Post & Forchhammer, 2002). Além disto, alguns tipos de predadores ou patógenos com grande poder de dispersão podem induzir similaridades nas taxas de mortalidade de presas ou hospedeiros em diferentes populações (p. ex. Tomkins & Begon, 1999; Ims & Andreassen; 2000; Kohler, 2001). A migração de indivíduos entre diferentes populações pode minimizar diferenças locais na dinâmica, induzindo também flutuações sincrônicas nessas populações (p. ex. Egen, 2002). Embora a sincronia populacional possa ser resultante desses três fatores atuando de forma conjunta (Kausrud *et al.* 2007; Vasseur 2007), a extensão da influência dos mesmos pode variar com a distância e o grau de isolamento das populações (Liebhold *et al.*, 2004). A migração tende a ser mais importante em menores escalas espaciais e entre populações conectadas. Enquanto que fatores estocásticos de larga escala e predadores/patógenos podem sincronizar populações isoladas e ao longo de escalas espaciais maiores (Liebhold *et al.*, 2004).

Necromys lasiurus é a única espécie de roedor que ocorre em uma área de savana amazônica (Alter do Chão - Magnusson *et al.*, 1995). Em estudos preliminares uma população local de *N. lasiurus* foi considerada mais estável (Magnusson *et al.* 1995) do que populações desse roedor estudadas no Cerrado (Souza & Alho 1980) ou na Caatinga (Karimi *et al.*, 1976). No entanto, nos últimos anos foi observado um forte declínio direcional da abundância de *N. lasiurus* em toda a região de Alter do Chão, o qual foi relacionado ao ENSO (capítulo 1). As queimadas foram mais intensas em anos de El Niño e embora não tenham tido efeito direto sobre a abundância regional de *N. lasiurus* (Layme *et al.*, 2004), induziram modificações na dieta, que possivelmente resultou na diminuição das taxas de incremento populacional em diversos locais entre 2000 e 2001 (capítulo 2).

O efeito do ENSO sobre a abundância de *N. lasiurus* foi avaliado levando em conta as densidades médias em toda a região (cap1) o que pode ter subestimado importantes diferenças nas flutuações locais das populações. Características espaciais dos locais, como o grau de isolamento e distância entre populações, podem influenciar indiretamente as taxas de migração, atenuando o efeito negativo do ENSO em algumas sub-populações e minimizando o risco de extinção regional iminente apontado (Capítulo 1). Deste modo, este estudo tem como principal objetivo descrever o grau de sincronia espacial das dinâmicas locais de *N. lasiurus* e determinar a influência relativa de fatores espaciais (isolamento e distância linear entre as populações) nessa sincronia.

Métodos

Área de Estudo

As populações foram estudadas em 39 parcelas permanentes de savana (3,75 ha cada) localizadas em uma grande área de savana Amazônica, próxima à vila de Alter do Chão (2° 31' S, 55° 00' W). A região apresenta clima sazonalmente seco, com um ou dois meses de precipitação

inferior a 60 mm. No final da estação seca (novembro-dezembro), freqüentemente ocorrem queimadas ao longo de toda região.

As parcelas foram distribuídas da forma mais uniforme possível em uma área de aproximadamente 20.000 ha, que inclui 5.000 ha de savanas intercalados com fragmentos de floresta (Albernaz *et al.*, 1999). Esta área de savana se subdivide em quatro diferentes manchas de diferentes tamanhos, separadas por extensos corpos d' água ou áreas de floresta e isolando *N. lasiurus* em quatro sub-populações. Metades das parcelas estudadas estavam localizadas na maior mancha de savana (GM), enquanto que as outras foram distribuídas nas três manchas menores (Península - PE, Tapajós -TP e Estrada- ES). Dentro das manchas menores a distância mínima entre as parcelas foi de 0,284 km (Península) e a máxima foi de 4,130 km (Tapajós), enquanto que na grande mancha estas distâncias variaram entre 0,221 até 6,131km.

Monitoramento das populações de N. lasiurus

Os dados sobre a abundância de *N. lasiurus* foram coletados semestralmente de setembro de 2000 a abril de 2002 e de julho de 2004 a junho de 2007. Em cada parcela, 50 armadilhas do tipo ShermanTM foram distribuídas a cada 20 m ao longo das quatro linhas paralelas de 250m de comprimento, distantes 50 m entre si. As armadilhas permaneceram ativadas durante 2 dias consecutivos e sendo inspecionadas uma vez por dia no início da manhã (6:00 a 10:00 h). Como isca utilizamos, uma mistura de pasta de amendoim e aveia e um pedaço de castanha-do-Pará. Todos os animais capturados foram marcados, pesados, medidos, identificados quanto ao sexo e imediatamente soltos. Não foram observadas quaisquer alterações nas condições físicas ou no comportamento dos indivíduos relacionados a estes procedimentos de coleta e manuseio (cap 1). Como o esforço amostral não mudou entre as parcelas ou entre as sessões de captura, foi utilizado o número absoluto de animais capturados por parcela em cada sessão de captura como um índice de

abundância local (Slaidner & Blair, 2000). Os indivíduos recapturados no segundo dia em cada sessão de captura não foram incluídos nos cálculos de abundância local (AL).

Análises

Para determinar o grau de sincronia interna na dinâmica em cada mancha, foi calculada a correlação de Pearson ao longo de cada sessão de captura entre os pares de parcelas localizadas dentro de uma mesma mancha (GM, PE, TP e ES).

Foi testada se a sincronia na dinâmica *N. lasiurus* entre diferentes parcelas varia em função da distância espacial e do grau de isolamento. Inicialmente, análises de componentes principais foram utilizadas para sumarizar a variação temporal da abundância (AL) em cada parcela entre 2000-2002 e 2004-2006. Aproximadamente 72% da variação temporal da abundância foi captada pelos dois primeiros eixos do PCA no primeiro período (AL1_pca1= 51,52 e AL1_pca2= 21,43), enquanto 75% desta variação na abundância foi captada nos dois primeiros eixos para o segundo período (AL2_pca1= 56,6 e AL2_pca2= 18,6). Desta forma, o primeiro eixo do PCA pôde ser utilizado para representar o maior padrão de variação na dinâmica populacional em cada parcela nestes dois maiores períodos. Os valores dos escores dos dois eixos (AL1_pca1, AL2_pca1) foram utilizados para calcular a dissimilaridade na dinâmica entre cada par de parcelas através de Distância Euclidiana, sendo em seguida relacionado à distância espacial e às diferenças no isolamento entre cada par de parcelas, através do teste de Mantel Parcial (Manly 1997). Parcelas localizadas na mesma mancha foram consideradas como conectadas (isolamento=0), enquanto que aquelas localizadas em diferentes manchas foram consideradas como isoladas.

As variações da abundância entre 2000 e 2006 de cada parcela foram individualmente correlacionadas com o tempo em anos, independentemente da mancha em que a mesma estava localizada. Foi utilizado qui-quadrado para examinar se a proporção de coeficientes de correlação

negativo obtidos é diferente do que seria esperado ao acaso. Foram consideradas como “estáveis” populações em parcelas cujo coeficiente de correlação foi igual ou superior a zero, e, em declínio, populações das parcelas cujos coeficientes foram negativos.

Resultados

A sincronia interna na dinâmica das sub-populações foi variável em diferentes manchas de savana (figura 3.1). As sub-populações das manchas da Península e da Estrada apresentaram maior grau de sincronia interna (acima de 96% e entre 65 e 99% de correlação, respectivamente; figura 3.1 a-b). A grande mancha também apresentou sincronia interna relativamente alta em suas populações (em torno de 65%), porém como esta mancha envolve um grande número de parcelas distantes entre si em até 6 km, houve uma tendência de diminuição na sincronia com o aumento linear na distância entre elas. Por outro lado, na mancha do Tapajós as populações flutuaram de forma relativamente assíncronica (24-94% correlação negativa e 55-61% de correlação positiva; figura 3.1b), apesar da relativa proximidade entre as mesmas.

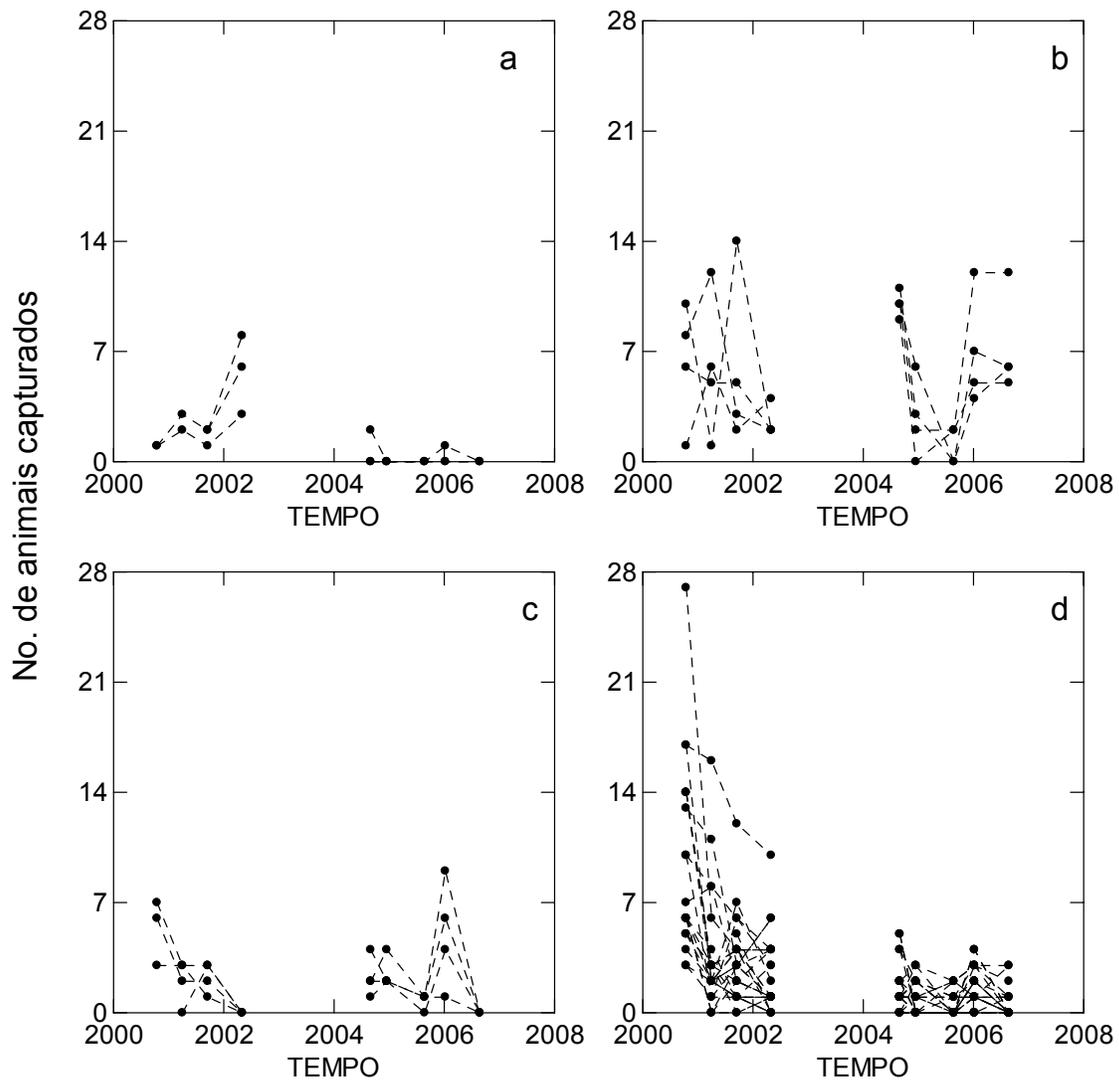


Figura 3.1. Variação no número de animais capturados entre 2000 e 2006 em 39 parcelas localizadas em diferentes manchas de savana: (a) Península, (b) Tapajós, (c) Estrada e (d) Grande mancha.

De uma forma geral, tanto a distância linear, quanto a conectividade tiveram um efeito na similaridade da dinâmica entre populações. Porém, a magnitude desse efeito foi afetada pela grande variação na abundância de *N. lasiurus* que ocorreu entre os dois maiores períodos de amostragem. Quando a abundância estava mais alta, entre 2000 e 2002, o efeito da distância sobre similaridade nas flutuações populacionais pode ser detectado apenas quando o efeito da conectividade entre populações foi removido (Mantel parcial - AL1: $P_{\text{distância}}=0,004$; $P_{\text{isolamento}}=0,08$; figura 3.2 a,b). Quando apenas a distância é correlacionada à similaridade nas flutuações da abundância entre locais, seu efeito não é detectado (Mantel simples AL1: $r=0,07$ $P=0,06$). Entre 2004 e 2006, quando havia uma menor abundância regional de *N. lasiurus*, tanto a distância espacial quanto o isolamento entre as parcelas influenciaram o grau de similaridade entre as populações (Mantel parcial- AL2: $P_{\text{distância}}=0,001$; $P_{\text{isolamento}}=0,001$). Nesse período, a distância espacial contribuiu mais para esta similaridade na dinâmica (Mantel simples - AL2: $r=0,54$ $P=0,0001$), do que a conectividade entre parcelas (Mantel simples - AL2: $r=0,378$ $P=0,001$). Neste caso, as dinâmicas das populações foram espacialmente autocorrelacionadas até 3-4 km de distância e foram mais similares entre populações localizadas na mesma mancha (figura 3.2c,d).

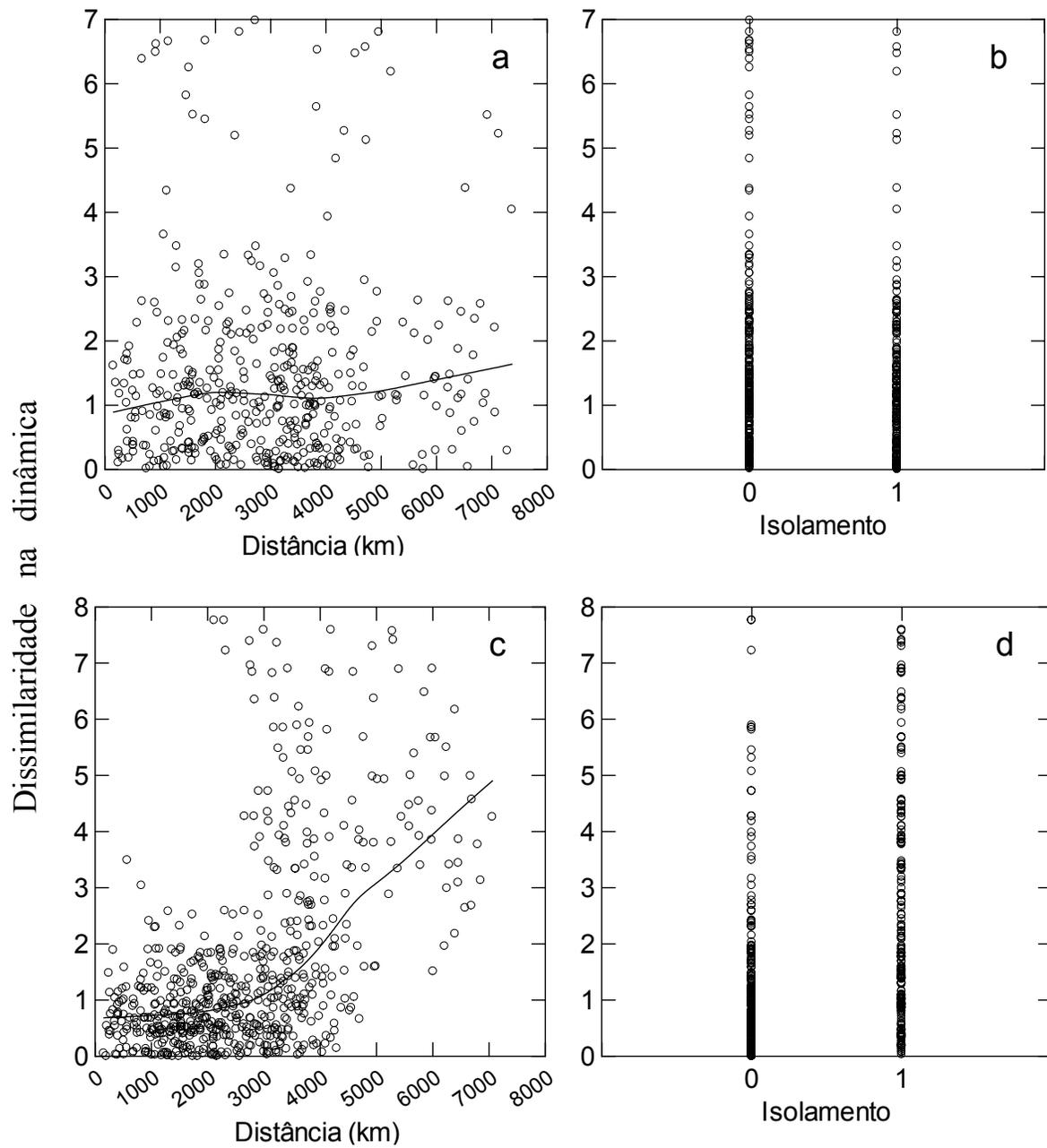


Figura 3.2: Efeito do aumento da distância espacial (a, c) e do grau de isolamento (b, d) sobre a diferença na dinâmica de populações de *Necromys lasiurus* entre diferentes parcelas de savana entre 2000 e 2002 (a-b) e entre 2004 e 2006 (c-d).

O número total de animais capturados em todas as parcelas conjuntamente diminuiu em quase 90% entre o começo e o final do estudo. Esse declínio na abundância foi uma característica geral das populações de *N. lasiurus* em Alter do Chão, onde, das 40 populações estudadas, apenas 4 apresentaram populações estáveis ou com leve incremento populacional no período entre 2000 e 2006 ($\chi^2 = 14,5$, $gl=1$, $P < 0,001$). Essas parcelas se localizavam todas na mancha Tapajós (Fig 3.3). Além disto, o número de parcelas onde a espécie foi capturada diminuiu fortemente ao longo do estudo ($PO = 188 - 0,094 * \text{tempo}$; $r^2 = 0,694$ $F_{1,7} = 15,853$, $P = 0,005$). Em 2000 todas as áreas estavam ocupadas por *N. lasiurus*, enquanto que no final do estudo (2006) indivíduos foram capturados em apenas um terço das parcelas (figura 3.3b e 3.4).

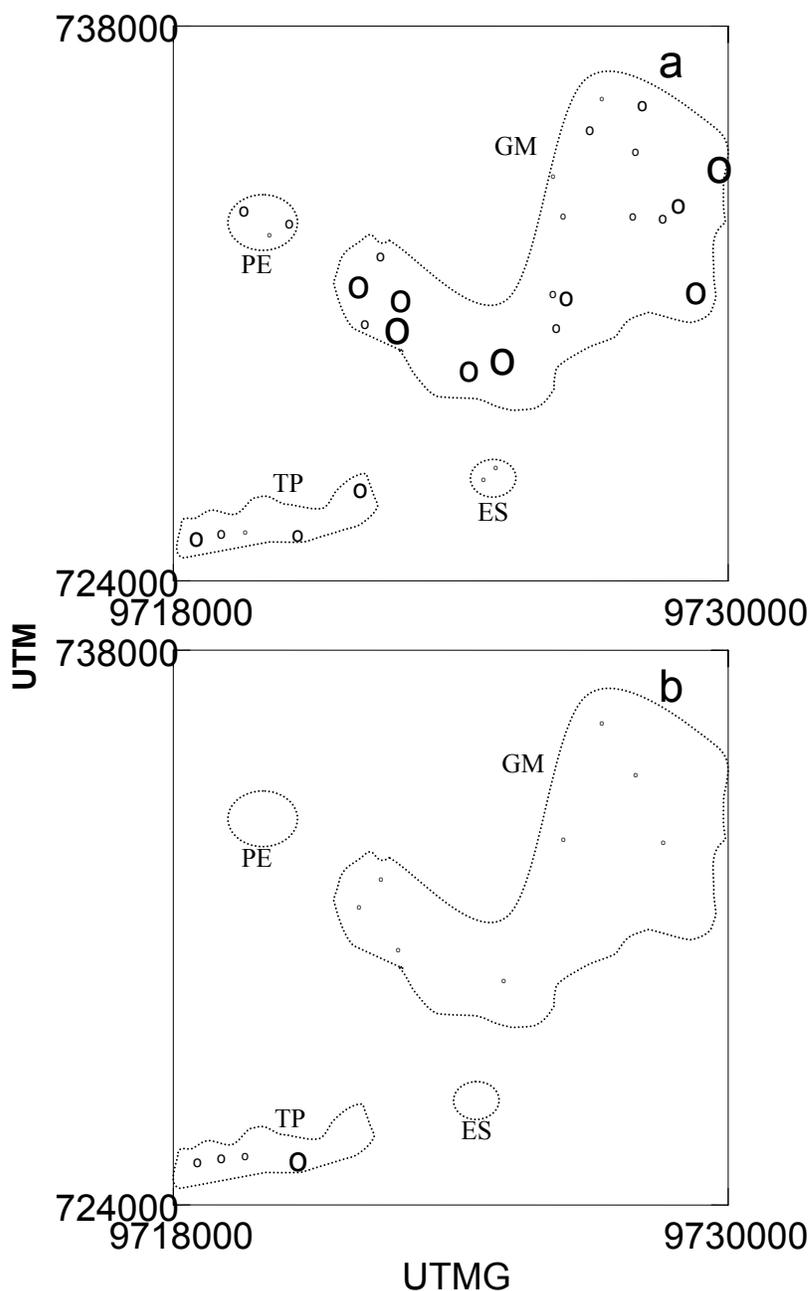


Figura 3.3: Variação espacial e temporal na abundância de *Necromys lasiurus* nas parcelas de savana entre a primeira (a) e a última sessão de captura (b), o tamanho dos círculos representa proporcionalmente o número de animais capturados em cada período. Linhas pontilhadas delimitam as sub-populações adjacentes em cada mancha: GM - grande mancha, PE - península, TP – tapajós, ES – estrada.

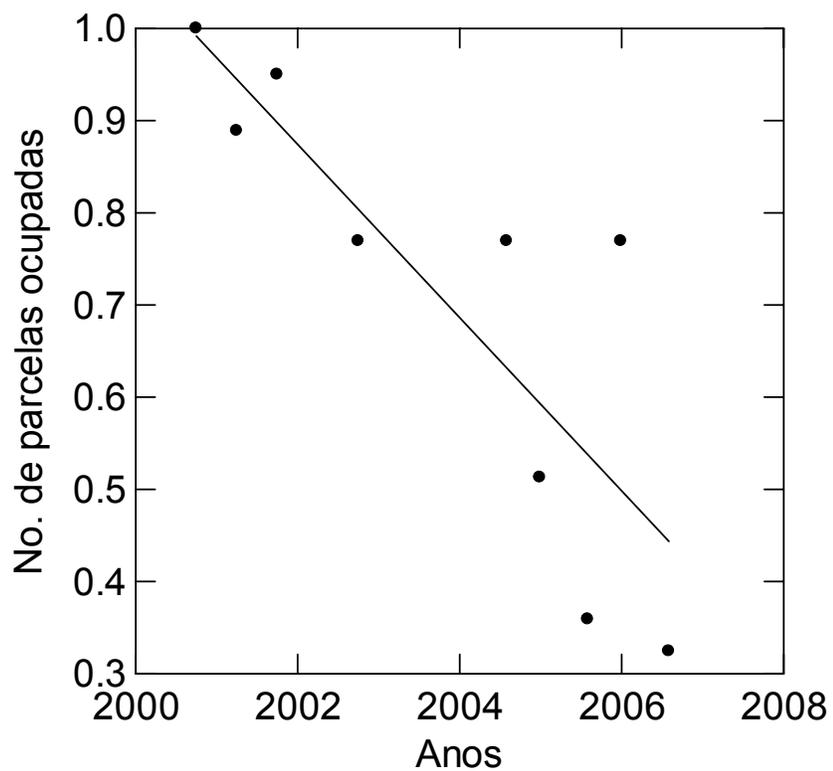


Figura 3.4. Variação na proporção de parcelas em que *Necromys lasiurus* foi capturado entre 2000 e 2006

Discussão

Durante o período a maior parte das populações de *N. lasiurus* sofreu um contínuo decréscimo em suas densidades, exceto para populações em uma pequena mancha isolada que flutuaram assincronicamente e se mantiveram estáveis ao longo do tempo. Além disto, a forma como estas flutuações populacionais ocorreram foi mais similar entre populações mais próximas, independente do grau de conectividade entre as populações.

Em algumas populações de roedores *Microtus* foi observado que o grau de sincronia populacional é influenciado por efeitos indiretos do clima causando sincronização de variáveis ambientais mais do que pela dispersão dos indivíduos (Huitu *et al.*, 2008). Neste caso, as diferenças estruturais do ambiente ou variações no número de predadores tiveram pouco impacto nesta flutuação sincrônica entre locais conectados ou fragmentados. Em outros estudos, populações de roedores neotropicais em diferentes fragmentos de floresta apresentaram padrões de flutuações distintos entre si (Adler, 1994). No presente estudo, houve uma grande sincronia entre a maior parte das populações, inclusive entre aquelas que não são conectadas, sugerindo que os fatores climáticos de larga escala podem possuir papel mais relevante na regulação do tamanho populacional e na sincronia de sua dinâmica do que fatores agindo em escala local, como a migração entre populações adjacentes. É possível que este papel preponderante do clima na sincronização da dinâmica de *N. lasiurus* seja maior devido à instabilidade e sazonalidade do ambiente em que a espécie ocorre (Tkadlec & Zedja, 1998).

Populações que ocorrem em pequenos fragmentos ou ilhas tendem a ser menos estáveis do que aquelas que dispõem de maiores áreas com habitat propício, pois estão mais sujeitas à extinção local devido deriva genética, estocasticidade demográfica ou ambiental (MacArthur & Wilson, 1963). Porém, em Alter do Chão, as populações de *N. lasiurus* obedecem a uma ordem totalmente contrária ao esperado, pois apenas a população de uma pequena mancha isolada não apresentou

declínio populacional. Visto que o efeito das secas mais prolongadas (cap1) e as queimadas também são recorrentes nesta mancha, pode haver quatro possíveis hipóteses para a existência de tal padrão. A primeira se baseia em flutuações estocásticas independentes entre as populações, mesmo com os efeitos climáticos e das queimadas atuando de forma similar sobre as populações de diferentes locais. A segunda hipótese prediria um maior aporte de alimento de fontes exógenas, como a matriz de floresta que circunda esta mancha de savana. Este aporte poderia estar contrabalançando o efeito negativo das queimadas sobre a disponibilidade de alimento (cap2). Uma terceira hipótese seria a inexistência ou menor abundância de predadores nesta área. Porém, esta hipótese é contradita por observações frequentes de corujas e gaviões na área, de forma até mais frequente que nos demais pontos (obs. pess.). Por fim, mesmo não sendo observados indícios de indivíduos doentes, uma quarta hipótese prediria a existência de um patógeno que pode estar causando efeitos negativos adicionais à população das áreas mais conectadas. Logo, a mancha isolada que apresenta baixa conectividade com áreas contíguas, poderia estar recebendo um menor aporte de indivíduos infectados, gerando o padrão observado.

Espécies raras ou de distribuição restrita são particularmente susceptíveis à extinção, pois apresentam pequenas populações que podem flutuar intensamente ao longo do tempo devido a fatores estocásticos demográficos (Lloyd & May 1999). Porém, o risco de extinção regional também existe em espécies mais comuns e de distribuição ampla, como é o caso de *N. lasiurus* em Alter do Chão. Na região, sua dinâmica populacional se apresentou espacialmente sincronizada durante este estudo e suas sub-populações estão geograficamente isoladas. No caso de *N. lasiurus*, onde a população está declinando nos últimos 20 anos (cap 1), a existência de populações assincrônicas, mesmo que em apenas uma mancha, é particularmente importante para a persistência regional da espécie. Pois a migração de indivíduos dessas “áreas-fonte”, mesmo que em taxas muito baixas, pode manter a população das áreas adjacentes em níveis maiores que o esperado na ausência de

migração, ou mesmo atenuar o risco de extinção nestas populações (Brown & Kodric-Brown, 1977; Brown & Lomolino, 1989; Dey & Joshi, 2006). Logo, esta mancha pode servir como fonte de indivíduos para a recolonização de toda a área de Alter do Chão, caso os modelos que prevêem a extinção local de *N. lasiurus* sejam aplicáveis (Cap1). Porém, o resgate da população deve apenas ocorrer caso o efeito climático (Cap1) e o efeito indireto de queimadas *via* disponibilidade de alimento (Cap2) deixem de existir. Do contrário, as demais manchas de savana podem atuar como sumidouros destes indivíduos migratórios advindos da mancha pequena. Futuros estudos devem avaliar de forma mais direta os fatores que afetam as taxas de migração da espécie na região.

Referências

- Adler, G . H. (1994). Tropical Forest Fragmentation and Isolation Promote Asynchrony Among Populations of a Frugivorous Rodent. *Journal of Animal Ecology* **63**, 903-911.
- Albernaz, A. L. K. M., Soares, R. C., Sanaiotti, T. M., Lima, A. & Magnusson, W. E. (1999). Proposta para criação de uma área de proteção ambiental (APA) em Alter do Chão, Santarém/ Belterra, Pará. p. 43, Santarém.
- Altizer, S., Dobson, A., Hosseini, P., Hudson, P., Pascual, M. & Rohani, P. (2006). Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters* **9**, 467-484.
- Brown, J. H. & Kodricbrown, A. (1977). Turnover Rates in Insular Biogeography - Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* **58**, 445-449.
- Brown, J. H. & Lomolino, M. V. (1989). Independent Discovery of the Equilibrium-Theory of Island Biogeography. *Ecology* **70**, 1954-1957.
- Cattadori, I.M., Merler, S. & Hudson, P.J. (2000). Searching for mechanisms of synchrony in spatially structured gamebird populations. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 620–638.

- Dey, S. & Joshi, A. (2006). Stability via Asynchrony in *Drosophila* Metapopulations with Low Migration Rates. *Science* **312**, 434-436.
- Engen, S., Lande, R. & Sæviig, B.-E. (2002). Migration and spatiotemporal variation in population dynamics in a heterogeneous environment. *Ecology*, 570-579.
- Huitu, O., Laaksonen, J., Klemola, T. & Korpimäki, E. (2008). Spatial dynamics of *Microtus* vole populations in continuous and fragmented agricultural landscapes. *Oecologia* **155**, 53-61.
- Ims, R. A. & Andreassen, H. P. (2000). Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature* **408**, 194-196.
- Karimi, Y., Almeida, C. R. & Petter, F. (1976). Note sur les Rougeirs du nord-est du Brésil. *Mammalia* **40**, 258-274.
- Kausrud, K. L., Viljugrein, H., Frigessi, A., Begon, M., Davis, S., Leirs, H., Dubyanskiy, V. & Stenseth, N. C. (2007). Climatically driven synchrony of gerbil populations allows large-scale plague outbreaks. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**, 1963-1969.
- Kerlin, D. H., Haydon, D. T., Miller, D., Aebischer, N. J., Smith, A. A. & Thirgood, S. J. (2007). Spatial synchrony in red grouse population dynamics. *Oikos* **116**, 2007-2016.
- Klemola T, Huitu O, Ruohomäki K (2006). Geographically partitioned spatial synchrony among cyclic moth populations. *Oikos* **114**, 349-359
- Koenig, W. D. (2002). Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* **25**, 283-288.
- Koenig, W. D. (2006). Spatial synchrony of monarch butterflies. *American Midland Naturalist* **155**, 39-49.
- Kohler, S. I. & Hoiland, W. K. (2001). Population regulation in an aquatic insect: the roles of disease. *Ecology* **82**, 2294-2305.
- Layme, V. M. G., Lima, A. P. & Magnusson, W. E. (2004). Effects of fire, food availability and

- vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* **20**, 183-187.
- Liebhold, A., Koenig, W. D. & Bjørnstad, O. N. (2004). Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **35**, 467-490.
- Lloyd, A. L. & May, R. M. (1999). Synchronicity, chaos and population cycles: spatial coherence in an uncertain world. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 417-418.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**, 373-387.
- Magnusson, W. E., Francisco, A. L. & Sanaiotti, T. M. (1995). Home-range size and territoriality in *B. lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 179-188.
- Manly, B. F. J. (1997). RT – A Program for Randomization Testing. Centre for Applications of Statistics and Mathematics, Otago, New Zealand.
- Móran, P. A. P. (1953). The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* **1**, 291-298.
- Post E, Forchhammer M.C. (2002). Synchronization of animal populations by large-scale climate. *Nature*. **420**, 168–171.
- Slade, N. A. & Blair, S. M. (2000). An empirical test of using counts of individuals captured as indices of population size. *Journal of Mammalogy* **81**, 1035-1045.
- Souza, M. J. & Alho, C. J. R. (1980). Distribuição espacial do roedor silvestre *Zygodontomys lasiurus* em habitat natural de cerrado. *Brasil Florestal* **44**, 31-74.
- Stone, L., O. R. & Huppert, A. (2007). Seasonal dynamics of recurrent epidemics. *Nature* **446**, 533-536.
- Sutcliffe, O. L., Thomas, C. & Moss, D. (1996). Spatial synchrony and asynchrony in butterfly

- population dynamics. *Journal of Animal Ecology* **65**, 85-95.
- Tkadlec, E & Zedja, J. (1998). Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality. *Evolutionary Ecology* **12**, 191-210.
- Tompkins, D. M. & Begon, M. (1999). Parasites Can Regulate Wildlife Populations. *Parasitology Today* **15**, 311-313.
- Vasseur, D. A. (2007). Environmental colour intensifies the Moran effect when population dynamics are spatially heterogeneous. *Oikos* **116**, 1726-1736.
- Weatherhead, P. J., Blouin-Demers, G. & Prior, K. A. (2002). Synchronous Variation and Long-Term Trends in Two Populations of Black Rat Snakes. *Conservation Biology* **16**, 1602–1608.

CONCLUSÃO

Ao longo do período de estudo, as populações de *Necromys lasiurus* apresentaram forte decréscimo em sua abundância. De forma geral, a intensidade e duração das estações secas são determinantes no decréscimo nas capturas de *N. lasiurus* nas savanas de Alter do Chão. O aumento da frequência e intensidade de eventos de El Niño pôde ser observado sobre a captura deste roedor em uma área onde houve acompanhamento contínuo durante 21 anos. Porém, os mesmos resultados foram observados em um período de tempo menor (6 anos) em diversas áreas em Alter do Chão.

Eventos em curto prazo e locais como incêndios florestais também contribuem indiretamente para o decréscimo nas populações de *N. lasiurus* em Alter do Chão. Utilizando análises de isótopos de nitrogênio e carbono, foi observado que *N. lasiurus* é uma espécie generalista, consumindo itens dependendo da disponibilidade e que sua dieta não varia entre indivíduos de diferentes sexos ou classes etárias. Porém, com a incidência de queimadas, a disponibilidade de alimento varia, induzindo mudanças na dieta. Esta variação na qualidade dos alimentos ingeridos possivelmente afetou negativamente os indivíduos, pois ocorreram maiores reduções no crescimento da população nos locais onde os indivíduos passaram a ter maior dependência de fontes de carbono oriundo de gramíneas.

Foi observada sincronia na dinâmica populacional de *N. lasiurus* a qual foi parcialmente relacionada à distância mais do que a conectividade entre populações. Isto sugere que fatores climáticos de larga escala têm maior efeito na sincronização de flutuações na abundância que fatores locais, como migração. Porém, um pequeno número de populações localizadas em uma área mais isolada flutuou de forma assincrônica apresentando estabilidade e até mesmo incremento populacional. Esta área pode constituir uma fonte de indivíduos que potencialmente colonizem as áreas onde *N. lasiurus* já não mais ocorre. Porém, esta recolonização somente poderá ser bem sucedida se os eventos de estiagem e se a frequência e intensidade das queimadas nas savanas de Alter do Chão diminuírem.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, C. S., CADY, A. B. & MEIKLE, D. B. 2003. Effects of vegetation structure and edge habitat on the density and distribution of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in small and large forest patches. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 81: 897-904.
- ANGERBJÖRN, A., TANNERFELDT, M. & LUNDBERG, H. 2001. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography* 24: 298-308.
- CODRON, D., LEE-THORP, J. A., SPONHEIMER, M. & CODRON, J. 2007. Nutritional content of savanna plant foods: implications for browser/grazer models of ungulate diversification. *European Journal of Wildlife Research* 53: 100–11.
- FRANCISCO, A. L., MAGNUSSON, W. E. & SANAIOTTI, T. M. 1995. Variation in growth and reproduction of *B. lasiurus lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 11: 419-428.
- GALLARDO, M. & MERCADO, C. 1999. Mast seeding of bambu shrubs and mouse outbreaks in southern Chile. *Mastozoology Neotropical* 6: 103-111.
- GHIZONI Jr., I. R. 2003. Dinâmica populacional de *B. lasiurus* (Rodentia: Muridae) em uma savana na Amazônia Central. 2003. *Dissertação de Mestrado*. INPA/UFAM, Manaus, Brasil.
- GRENFELL., B. T., Wilson, K. Finkewstadt, B. F., Coulson, T. N., Murray, S., Albon, S. D., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H. & Crawwley, M. J. 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394: 674-677.
- HADDAD, N. M., TILMAN, D. & KNOPS, J. M. H. 2002. Long-term oscillations in grassland productivity induced by drought. *Ecology Letters* 5: 110-20.
- HANSSON, L. 2002. Dynamics and trophic interactions of small rodents: landscape or regional effects on spatial variation? *Oecologia* 130: 259-266.
- HUDSON, P. J. & CATTADORI, M. 1999. The Moran effect: a cause of population synchrony. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 1-2.

- JAKSIC, F. M. & Lima, M. 2003. Myths and facts on ratadas: bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28: 237-251.
- JAKSIC, F. M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24: 241-250.
- JOHNSON, D. M. & SHERRY, T. W. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology*, 70: 546-560.
- LAYME, V. M. G., LIMA, A. P. & MAGNUSSON, W. E. 2004. Effects of fire, food availability, and vegetation on the distribution of the rodent *Bolomys lasiurus* in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 20: 183-187.
- LIMA, M., MARQUET, P. A. & JAKSIC, F. M. 1999. El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 22: 213-218.
- LIMA, M., JULLIARD, R., STENSETH, N. C. & JAKSIC, F. M. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology* 70: 721-775.
- MAGNUSSON, W. E., FRANCISCO, A. L. & SANAIOTTI, T. M. 1995. Home-range size and territoriality in *B. lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna. *Journal of Tropical Ecology* 11: 179-188.
- MARINHO-FILHO, J., RODRIGUES, F. H. G. & JUAREZ, K. M. 2002 The cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. In: *The cerrados of Brazil* (eds P. S. Oliveira and R. J. Marquis) pp. 266-84. Columbia University Press, New York.
- MELO, D. A. 1980. Estudo populacional de algumas espécies de roedores do cerrado (norte do município de Formosa, Goiás). *Revista Brasileira de Biologia* 40: 843-860.
- MÓRAN, P. A. P. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* 1: 291-298.
- MÚRUA, R., GONZÁLEZ, L. A. & LIMA, M. 2003. Population dynamics of rice rats (a Hantavirus reservoir) in southern Chile: feedback structure and non-linear effects of climatic oscillations. *Oikos* 102: 137-145.

- NORRDAHL, K. & KORPIMÄKI, E. 2002. Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles. *Oecologia* 130: 239-249.
- PEREIRA, L. A. 1982. Uso ecológico do espaço de *Zygodontomys lasiurus* (Rodentia, Cricetinae) em habitat natural de cerrado do Brasil Central. *Tese de Mestrado*. Universidade de Brasília, Brasília.
- SCHMID-HOLMES, S. & DRICKAMER, L. C. 2001. Impact of forest patch characteristics on small mammal communities: a multivariate approach. *Biological conservation* 99: 293-305.
- SOUZA, M. J. & ALHO, C. J. R. 1980. Distribuição espacial do roedor silvestre *Zygodontomys lasiurus* em habitat natural de cerrado. *Brasil Florestal* 44:31-74.
- STREILEN, K. E. 1982. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate and faunal composition. *Annals of Carnegie Museum* 51: 79-106.
- VILJUGREIN, H., LINGAERDE, D. C., STENSETH, N. c. & BOYCE, M. S. 2001. Spatio-temporal patterns of mink and muskrat in Canada during a quarter century. *Journal of Animal Ecology* 70: 671-682.