



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Simone Almeida Pena

**Variabilidade individual na dieta de *Hylaeamys megacephalus*
(Rodentia, Cricetidae) em habitats florestais e de monocultura
de palmeira de dendê na Amazônia Oriental**

Orientadora: Dra. Ana Cristina Mendes de Oliveira

Belém, PA

2016



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Variabilidade individual na dieta de *Hylaeamys megacephalus*
(Rodentia, Cricetidae) em habitats florestais e de monocultura
de palmeira de dendê na Amazônia Oriental**

Simone Almeida Pena

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi como requisito parcial para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientadora: Dra. Ana Cristina Mendes de Oliveira. Instituto de Ciências Biológicas/ICB – UFPA.

Belém, PA

2016

SIMONE ALMEIDA PENA

**Variabilidade individual na dieta de *Hylaeamys megacephalus*
(Rodentia, Cricetidae) em habitats florestais e de monocultura
de palmeira de dendê na Amazônia Oriental**

Orientadora: **Dra. Ana Cristina Mendes de Oliveira**

Belém, PA

2016

SIMONE ALMEIDA PENA

**Variabilidade individual na dieta de *Hylaeamys megacephalus*
(Rodentia, Cricetidae) em habitats florestais e de monocultura
de palmeira de dendê na Amazônia Oriental**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre do Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará e do Museu Paraense Emílio Goeldi, pela comissão avaliadora formada pelos doutores:

Orientadora: **Dra. Ana Cristina Mendes de Oliveira**
Universidade Federal do Pará

Avaliadores: **Dra. Maria Cristina dos Santos-Costa**
Universidade Federal do Pará

Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente
Museu Paraense Emílio Goeldi

Dr. Márcio Silva Araújo
Instituto de Biociências da Unesp-Rio Claro

Emerson Monteiro Vieira, Ph. D
Universidade de Brasília

Lena Geise, Ph. D
Universidade Estadual do Rio de Janeiro

Belém, PA

2016

DEDICATÓRIA

À Amélia Menezes de Almeida (*in memoriam*) e
ao meu companheiro de vida, Márcio Ferreira

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus e Nossa Senhora por me iluminarem, protegerem e me guiarem em muitos momentos, por que o fardo foi pesado;

Às minhas tias e meus primos pelo amor, pelos conselhos, conversas e incentivos constantes nos momentos difíceis dessa jornada. É muito bom saber que sempre posso contar com vocês;

Aos meus sogros Rita e Caetano pelo apoio incondicional e por realizarem meus sonhos;

Ao meu marido, namorado, amigo e companheiro de vida Márcio, por entender minha ausência, falta de tempo e noites de desespero. Obrigado por preencher todos esses momentos com muito amor, carinho, paciência e palavras de apoio;

À minha orientadora Ana Cristina pelos ensinamentos, apoio, palavras de incentivo e pela paciência de orientar;

A todos meus amigos da Masto que me ajudaram e foram de extrema importância nesta hora, principalmente a Paula, Geovana e Paulo, obrigada pela disponibilidade, ajuda e amizade;

Aos amigos Marcely e Mariano, do Laboratório de invertebrados da UFPA, pela dedicação e disponibilidade para identificar os meus itens alimentares;

Aos amigos Thiago Barbosa e Valéria Oliveira, do Laboratório de Ecologia e Conservação da UFPA, pela ajuda nas análises estatísticas e por se mostrarem disponíveis para ajudar sempre que precisava, muito obrigada mesmo;

À Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudo concedida; a Universidade Federal do Pará, ao Museu Paraense Emílio Goeldi e ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia;

E a todos os amigos que contribuíram com orações, palavras de incentivo e apoio!

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS E TABELAS	vii
Apresentação	ix
Capítulo I	x
Resumo	11
Abstract	12
Introdução	13
Material e métodos	16
DIETA DE ROEDORES NEOTROPICAIS	16
DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE ESTUDADA	17
ÁREA DE ESTUDO	20
COLETA DOS ESPÉCIMES	23
ANÁLISE DA DIETA	25
Análise dos dados	28
COMPOSIÇÃO DA DIETA	28
DIVERSIDADE DA DIETA	29
ANÁLISE ESTATÍSTICA	31
DADOS DE DIETA	32
Resultados	33
Discussão	37
Agradecimentos	42
Referências	42

LISTA DE FIGURAS

Fig.1: Indivíduo da espécie <i>Hylaeamys megacephalus</i>	20
Fig.2. Localização da área de estudo no Estado do Pará, Brasil	21
Fig.3. Serapilheira amontoadada ao lado do plantio	22
Fig.4. Frutos da palmeira <i>Elaeis guineenses</i>	23
Fig. 5. Armadilha de interceptação e queda (<i>pitfalls</i>)	25
Fig. 6. Procedimento no laboratório	27
Fig.7. Análise de ordenação não métrica (NMDS)	36
Fig. 8. Análise da variância (ANOVA)	37

LISTA DE TABELAS

TABLE 1. Pontos de amostragem em que foram coletados em <i>pitfall</i> os indivíduos da espécie <i>Hylaeamys megacephalus</i>	26
TABLE 2. Composição da dieta dos indivíduos da espécie <i>Hylaeamys megacephalus</i>	34

Apresentação

Esta dissertação é constituída de apenas um capítulo, escrito em forma de artigo científico e formatado de acordo com as normas da revista científica “*Journal of Animal Ecology*”. O manuscrito será submetido após o recebimento e incorporação de sugestões feitas pela banca examinadora.

Capítulo I

Variabilidade individual na dieta de *Hylaeamys megacephalus* (Rodentia, Cricetidae) em habitats florestais e de monocultura de palmeira de dendê na Amazônia Oriental

Simone Almeida Pena & Ana Cristina Mendes-Oliveira

S. A. Pena (autor correspondente)

Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Pará/ Museu

Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil

E-mail: sialpena@gmail.com

A.C. Mendes-Oliveira

Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Lab. Ecologia e

Zoologia de Vertebrados, Belém, Pará, Brasil

Resumo

Em grande parte dos estudos sobre ocupação de nicho em comunidades ou populações a variabilidade individual não é levada em consideração. Entretanto as diferenças de habitat e disponibilidade de recurso também teriam influência nas variações individuais, em médio e longo prazo, causando efeitos relevantes na diversificação e especiação de espécies animais, uma vez que afetam a estabilidade da população. A especialização individual então seria uma forma de reduzir a competição intraespecífica em resposta à diversos fatores, como: variações ambientais, pressões ecológicas e polimorfismos de recursos. Indivíduos se tornam mais oportunistas quando a competição intraespecífica é alta e recursos preferidos são escassos. Esta mudança deve resultar em aumento da amplitude da dieta para os indivíduos, já que eles acrescentam presas não utilizadas anteriormente ao seu repertório. Como resultado, a amplitude de nicho da população como um todo deve aumentar são estruturalmente menos complexas do que as florestas naturais, porém seus efeitos variam de acordo com cada grupo ecológico, papel funcional e requisitos ecofisiológico. Ainda são poucos os estudos sobre estas alterações ambientais decorrentes desta monocultura sobre a fauna de florestas tropicais. No presente estudo, caracterizamos a dieta do roedor *Hylaeamys megacephalus* e avaliamos o grau de variação individual na dieta em função dos dois habitats inseridos no Bioma Amazônico. A dieta dos espécimes de *H. megacephalus* é composta por 18 itens alimentares, dos quais 12 são de origem animal e oito de origem vegetal, sendo apenas um item exclusivo de Floresta. Os itens “Fibra de dendê” (FOi% = 44%) e “Sementes inteiras” (FOi% = 40%) apresentarem maior frequência de ocorrência entre os indivíduos coletados em habitats de Plantio de palmeira de dendê, porém “Polpa do fruto do dendê” (IA% = 85.4%) foi o item mais importante na dieta. Os dados observados demonstram que os ambientes, tanto de Plantio como o de Floresta, afetam na especialização individual da população de *Hylaeamys megacephalus*.

Palavras-Chaves: Pequeno roedor; dieta; importância alimentar; amplitude de nicho; especialização individual

ABSTRACT

In most studies on niche, occupation in individual variability to communities or populations is not taken into consideration. However, habitat differences and resource availability would also have influence on individual variations in medium and long term, causing significant effects on the diversification and speciation of animal species, since they affect the stability of the population. Individual specialization would then be a way to reduce the intraspecific competition in response to several factors, such as environmental variations, ecological pressures and resource polymorphisms. Individuals become more opportunistic when the intraspecific competition is high and preferred resources are scarce. This change should result in increased amplitude diet for individuals, since they add companies not previously used to his repertoire. As a result, the niche breadth of the population as a whole must increase are structurally less complex than natural forests, but their effects vary according to each ecological group, functional role and ecophysiological requirements. There are few studies on these environmental changes resulting from this monoculture on the tropical forest fauna. In the present study, we characterized the diet of rodent *Hylaeamys megacephalus* and evaluate the degree of individual variation in the function of the two diet inserted habitats in the Amazon biome. The diet of *H. megacephalus* specimens consists of 18 food items, 12 of which are animal-eight of plant origin, and only one unique item Forest. The items "palm fiber" ($FO_i\% = 44\%$) and "whole seeds" ($FO_i\% = 40\%$) have higher frequency of occurrence among individuals collected in palm plantation habitats, but "fruit squash palm" ($IA_i\% = 85.4\%$) was the most important item in the diet. The observed data show that the environments, both plantation as forest affect the individual expertise of the population of *Hylaeamys megacephalus*.

Keywords: Small rodent; diet; food importance; niche amplitude; individual specialization.

1 **Introdução**

2 Em grande parte dos estudos sobre ocupação de nicho em comunidades ou
3 populações a variabilidade individual não é levada em consideração, sendo que os
4 indivíduos de uma mesma espécie são tratados como equivalentes (DeAngelis & Gross
5 1992). Van Valen (1965) foi um dos primeiros ecólogos teóricos a sugerir a variação
6 individual de nicho em uma mesma população como reflexo de diferentes genótipos.
7 Entretanto as diferenças de habitat e disponibilidade de recurso também teriam influência
8 nas variações individuais (Lomnicki 1980; Bourke *et al.* 1997). As variações individuais de
9 nicho, em médio e longo prazo, podem ter efeitos relevantes na diversificação e especiação
10 de espécies animais, uma vez que afetam a estabilidade da população (Dieckmann &
11 Doebeli 1999).

12 Atualmente a especialização individual é reconhecidamente tratada como um
13 mecanismo endógeno da população em resposta à diversos fatores, como: variações
14 ambientais (ex.: mudanças de habitat, diferenças de estações ou períodos do dia), pressões
15 ecológicas (ex.: como predação, competição, período reprodutivo) e polimorfismos de
16 recursos (Bolnick *et al.* 2003; Skulason & Smith 1995). O forrageamento ótimo (OFT)
17 prevê que os indivíduos se tornam mais oportunistas quando a competição intraespecífica é
18 alta e recursos preferidos são escassos. Esta mudança de dieta dependente da densidade
19 deve resultar em aumento da amplitude da dieta para os indivíduos, já que eles acrescentam
20 presas não utilizadas anteriormente ao seu repertório. Como resultado, a amplitude de nicho
21 da população como um todo deve aumentar.

22 O mecanismo da especialização individual então seria uma forma de reduzir a
23 competição intraespecífica (Roughgarden 1972; Svanbäck & Persson 2004). No caso do

24 nicho alimentar, além dos fatores citados anteriormente, este também pode variar
25 individualmente dentro de uma população em função de diferentes classes etárias e ou sexo
26 (Shine 1991; Bolnick *et al.* 2003). Martins *et al.* (2008) observaram que a variação
27 individual da dieta nas fêmeas da espécie *Gracilinanus microtarsus* foi semelhante entre as
28 estações, enquanto que entre os machos diminuiu entre as estações sazonais do Cerrado
29 Brasileiro, e esta variação entre os machos é provavelmente reduzida por causa de
30 restrições no consumo de alimentos gerados pelas interações endógenas (necessidades
31 fisiológicas associadas com altas taxas de crescimento de massa corporal) e fatores
32 exógenos (limitação de alimentos).

33 A especialização individual teria grandes influencias sobre o polimorfismo de
34 recursos (*Resource Polymorphism*), no qual discrepâncias morfológicas discretas estão
35 relacionadas com diferenças intraespecíficas no uso de recursos, o que não só interfere nas
36 dimensões do nicho de uma população, mas podem inclusive influenciar no isolamento
37 reprodutivo de indivíduos, representando um estágio intermediário de especiação (Smith &
38 Skúlasson 1996). Em populações com altas taxas de especialização individual,
39 normalmente cada indivíduo usa um conjunto de recursos significativamente menor do que
40 o conjunto de recursos utilizados pela população como um todo e com menor sobreposição
41 de nichos individuais (Bolnick *et al.* 2003). Normalmente este cenário ocorre em situações
42 de escassez de recursos, por exemplo, onde os indivíduos diversificam sua dieta afim de
43 diminuir a competição intraespecífica. Uma das teorias clássicas do forrageamento ótimo
44 (OFT) prevê que quando os recursos são abundantes, os indivíduos concentram-se em
45 algumas presas mais preferidas e tem nichos alimentares estreitos. Quando estas presas
46 preferidas se tornam escassas, tipos de presas de menor valor são adicionados à dieta e os

47 indivíduos devem se tornar mais oportunistas (MacArthur & Pianka 1966, Schoener 1971,
48 Pulliam 1974).

49 Em um estudo, Svanbäck & Bolnick (2005) constataram que a competição
50 intraespecífica levou a nichos populacionais mais amplos em espécies de *Gasterosteus*
51 *aculeatus*, de acordo com as previsões do forrageamento ótimo. Esta expansão de nicho
52 populacional se deu através de uma maior variação entre os indivíduos, em vez de um
53 aumento na amplitude de nicho individual, indicando que não basta os indivíduos
54 adicionarem novos recursos para suas dietas quando a concorrência é alta e os níveis de
55 recursos diminuem. O contrário ocorreria em situações de abundância de recurso, onde a
56 sobreposição de nichos individuais é alta e os indivíduos utilizariam um conjunto de
57 recursos próximo ao tamanho do nicho da população como um todo (Bolnick *et al.* 2003).
58 Por exemplo, a espécie *Lepomis macrochirus* é altamente seletiva no tamanho das presas
59 quando são abundantes, mas come qualquer presa quando os recursos se esgotam (Werner
60 & Hall 1974). Estas teorias têm sido mais comumente estudadas principalmente em
61 comunidades de peixes, insetos e anfíbios (Costa *et al.* 2005; Araújo & Gonzaga 2007;
62 Araújo *et al.* 2009; Hannah *et al.* 20013; Bolnick *et al.* 2014), mas pouquíssimo se conhece
63 sobre a especialização individual e polimorfismo de recursos em espécies de mamíferos
64 (Olsson *et al.* 2007; Martins *et al.* 2008; Camargo *et al.* 2013; Pires *et al.* 2013; Svanbäck
65 *et al.* 2015).

66 A conversão de ecossistemas naturais em monoculturas de espécies florestais
67 exóticas, principalmente o cultivo da palmeira de dendê (*Elaeis guineensis*), tem se
68 expandido no Estado do Pará (Fitzherbert *et al.* 2008, Butler & Laurence 2009). O clima
69 quente e úmido, o solo apropriado e o baixo custo de mão de obra e maior rentabilidade

70 favorecem a expansão desta cultura na região (Butler & Laurence 2009, Wilcove & Koh
71 2010). As extensas plantações são estruturalmente menos complexas do que as florestas
72 naturais (Danielsen *et al.* 2009, Turner & Foster 2009, Wilcove & Koh 2010, Faruk *et al.*
73 2013), apresentando cobertura vegetal menos densa, com árvores de mesma estrutura etária,
74 vegetação espaçada, dossel mais baixo e mais aberto, solo mais exposto, com menor
75 quantidade de serapilheira (Yeboua & Ballo 2000, Brühl & Eltz 2010, Azhar *et al.* 2011).

76 E o efeito causado pela conversão de áreas de floresta em monocultura, provocando
77 a substituição da cobertura florestal original e perda da complexidade ambiental (Danielsen
78 & Heegaard 1995, Chung *et al.* 2000, Peh *et al.* 2006, Barlow *et al.* 2007, Butler &
79 Laurence 2009, Yaap *et al.* 2010) variam de acordo com cada grupo ecológico, papel
80 funcional e requisitos ecofisiológico (Bender *et al.*, 1998; Koh *et al.*, 2004), porém ainda são
81 poucos os estudos sobre estas alterações ambientais decorrentes desta monocultura sobre a
82 fauna de florestas tropicais (Wilcove & Koh, 2010). Como observado em formigas por
83 Fayle *et al.* (2010) que reduziu em até 81% sua riqueza de espécies em plantações de
84 palmeira de dendê.

85 Na Amazônia, os efeitos deste monocultivo sobre as comunidades ainda é pouco
86 estudado (Cunha *et al.* 2015, Correa *et al.* 2015), principalmente em pequenos mamíferos
87 não voadores (Leite 2006, Barlow *et al.* 2007, Lima 2012). Alguns estudos sobre
88 vertebrados (principalmente aves e mamíferos) indicam que a conversão de florestas em
89 cultivo causou redução na riqueza de espécies de pelo menos 62%, com a substituição de
90 espécies com distribuição restrita e alto valor de conservação de espécies com ampla
91 distribuição e baixo valor de conservação (Danielsen *et al.* 2009, Lees *et al.* 2015).
92 Espécies especialistas são mais propensas a sofrer redução em seus tamanhos populacionais

93 devido possuírem menor amplitude de nicho e usarem uma variedade menor de recursos de
94 seu habitat, do que espécies generalistas que apresentam maior amplitude de nicho (Kassen
95 2002; Marvier *et al.* 2004). Assim, as perturbações do habitat causam alterações na
96 diversidade de espécies de acordo com seus níveis de especialização (Tocher 1996,
97 DeVicтор *et al.* 2008).

98 No presente estudo, caracterizamos a dieta do roedor *Hylaeamys megacephalus* e
99 avaliamos o grau de variação individual na dieta em função dos dois habitats inseridos no
100 Bioma Amazônico: Floresta de Terra firme e plantação de palmeira de dendê. A premissa é
101 de que no ambiente de plantação de dendê, por apresentar menor oferta de recursos
102 alimentares, a variação individual da dieta de *Hylaeamys megacephalus* seria maior do que
103 a variabilidade individual da dieta de indivíduos da Floresta. Descrevemos a composição e
104 características quantitativas da dieta desta espécie, além de responder as seguintes
105 perguntas: (i) Quais os itens alimentares mais importantes na dieta de *Hylaeamys*
106 *megacephalus*?; (ii) Existe diferença na composição da dieta entre os ambientes de plantio
107 e de floresta?; (iii) Ambiente e sexo afetam na especialização individual da dieta da espécie
108 estudada? e (iv) A diversidade da dieta da população de *H. megacephalus* é alterada pelo
109 sexo e pelo ambiente?

110

111 **Material e Métodos**

112 DIETA DE ROEDORES NEOTROPICAIS

113 Os roedores são abundantes nas florestas neotropicais e o grupo mais diversificado
114 de mamíferos terrestres, tanto em número de indivíduos quanto e biomassa (Emmons &

115 Feer 1997). O papel destes animais como frugívoros, predadores e potenciais dispersores de
116 sementes de várias espécies de plantas (Guimarães *et al.* 2005), vem sendo investigado com
117 mais ênfase em animais de maior porte, especialmente a família Dasyproctidae (Forget *et*
118 *al.* 1994, Silvius & Fragoso 2003). Porém, alguns estudos têm destacado a potencial
119 importância desses animais como predadores e dispersores de sementes nos trópicos
120 (Talamoni *et al.* 2007, Iob & Vieira 2008, Lessa & Costa 2009, Finotti *et al.* 2012).

121 Devido à difícil investigação da dieta de pequenos roedores, uma vez que esses
122 animais fragmentam o alimento em partes muito pequenas (Hansson 1970), ainda são
123 limitadas as informações sobre os seus hábitos alimentares. E mesmo os poucos estudos,
124 muitas vezes superficiais, elucidam pouco sobre a ecologia alimentar e impactos sobre as
125 comunidades. Para a grande maioria das espécies de roedores não se sabe qual a verdadeira
126 importância dos recursos alimentares e a variação sazonal destes itens à sua dieta (tanto de
127 origem animal ou vegetal). Alguns estudos sobre hábitos alimentares originam - se da
128 análise de conteúdo fecal e estomacal e, em poucas situações através da observação direta.
129 Tais estudos favorecem a identificação dos itens que se preservam melhor após o processo
130 digestivo (como exoesqueleto, pêlos, ossos, entre outros) e em alguns casos há uma
131 subestimação dos itens da dieta. Alimentos de rápida digestão como polpa de frutas tendem
132 a ser subestimado (Santori & Astúa de Moraes 2006).

133

134 DESCRIÇÃO DA ESPÉCIE ESTUDADA

135 Pertencente à família Cricetidae, subfamília Sigmodontinae, *Hylaeamys*
136 *megacephalus* (Fisher, 1814) é predominantemente terrestre (Nitikman & Mares 1987;

137 Voss *et al.* 2001), mas pode ser escansorial (Voss *et al.* 2001), com capturas arbóreas
138 sempre nos estratos inferiores da floresta (<2,0 m; Malcolm 1988, 1991) (**Fig. 1**).
139 Apresenta peso médio de 60g (na fase adulta), atividade reprodutiva ao longo do ano todo e
140 dieta considerada insetívoro-frugívoro, segundo classificação geral de mamíferos realizada
141 por Paglia *et al.* (2012). *Hylaeamys megacephalus* é menor em tamanho (cabeça e
142 comprimento do corpo 80- 158 milímetros); tem um crânio menor (maior comprimento do
143 crânio 27.2- 34,9 milímetros); tem forame incisivo curto, em forma de lágrima
144 (comprimento 3,4-5,4 mm); tem um curto maxilar na linha do dente (comprimento 3,7-5,2
145 mm), e um cariótipo com $2n = 54$ e $NF = 62$ (Percequillo *et al.*, 2015).

146 Esta espécie habita uma variedade de biomas em toda a sua distribuição, possuindo
147 ampla ocorrência na Amazônia e também em outros biomas, como Cerrado e Mata
148 Atlântica (Paglia *et al.* 2012), mas é sempre restrito a ambientes florestados (Mares *et al*
149 1986; Ochoa *et al.* 1993). Ocorre do leste do estado do Amazonas até Roraima, Pará, oeste
150 do Amapá, Mato Grosso, sudoeste do Maranhão, Tocantins, Goiás, Distrito Federal, Mato
151 Grosso do Sul, oeste de Minas Gerais e norte de São Paulo (Carmignotto 2004). Espécimes
152 foram obtidos em floresta primária bem drenadas, pantanoso, ou riacho, bem como em
153 floresta secundária. Esta espécie também pode ser comum perto de habitações humanas e
154 afloramentos rochosos (Handley, 1976) e em pomares crescidos (Barnett & Cunha, 1994).
155 Sites de capturas em armadilha incluem sob troncos caídos, sob raízes e contrafortes de
156 árvores caídas, em galhos emaranhados de árvores caídas, na base das árvores com
157 sapopemas, e em troncos ocos (Voss *et al.*, 2001).

158 O conceito de que *H. megacephalus* é uma espécie amplamente distribuída em toda
159 a Amazônia como apresentada por Musser *et al.* (1998) na sua revisão do complexo foi

160 modificado por análises mais recentes. Dados Morfométricos, morfológicos qualitativos e
161 cariológicos também apoiam esta hipótese (Patton *et al.*, 2000; Voss *et al.*, 2001; Bonvicino
162 & Moreira, 2001; Costa, 2003).

163 Weksler *et al.* (2006) descreveram esta espécie da Venezuela e Guianas até o
164 Paraguai e norte da Argentina. Também foram registrados em paisagens mais secas e em
165 florestas de galeria ou fragmentos florestais úmidos. Semedo *et al.* (2011) coletaram 5
166 exemplares desta espécie na Fazenda São Nicolau, localidade inserida na zona de
167 Amazônia mato-grossense, reconhecidos por Silva *et al.* (2005), entre os centros de
168 endemismo Rondônia e Tapajós proposto por Silva *et al.* (2005).

169 Percequillo *et al.* (2015) descreve a espécie *Hylaeamys megacephalus* como tendo a
170 maior distribuição conhecida de todas as outras espécies do gênero *Hylaeamys*. Com
171 ocorrência em todas as áreas florestais do Cerrado e Chaco, (centro de Paraguai); Cerrado e
172 floresta estacional semidecidual do sudeste e central do Brasil e florestas amazônicas do
173 Brasil oriental; região das Guianas, e no sul da Venezuela, bem como em áreas florestais
174 nos Llanos da Venezuela; e na ilha costeira de Trinidad. Variando na elevação das terras
175 baixas amazônicas, como Itaituba, Pará, (aos 15 m), para as terras altas brasileiras centrais,
176 como em Brasília, Distrito Federal, (a 1.100 m).

177 Há poucos registros desta espécie na região costeira no leste do Brasil, exceto para
178 os de Amapá, Maranhão e os estados do Ceará. A borda oriental coincide com os limites do
179 bioma Cerrado. Não há registros definitivos desta espécie no oeste da Amazônia (Patton *et*
180 *al.*, 2000), e os limites de distribuição ocidental desta espécie comum permanecem
181 obscuras também.

182

183

184

185

186

187

188



189

Figura 1: *Hylaeamys megacephalus*. Foto: J. A. Oliveira.

190

191 ÁREA DE ESTUDO

192

193

194

195

196

Os exemplares de *H. megacephalus* foram coletados (licença ICMBio/SISBIO nº 4628-1) em uma área localizada no município de Mojú, nordeste do estado do Pará, Brasil (02°24'4''S e 48°48'2''W). A área possui aproximadamente 107.000 hectares, sendo 64% de Floresta Ombrófila de Terra Firme, e 36% de Plantio de palmeira de dendê da espécie *Elaeis guineenses* Jacq. (**Fig. 2**).

197

198

199

200

201

202

As áreas florestadas de Reserva Legal encontram-se distribuídas ao redor da área de Plantio de dendê em nove remanescentes florestais que variam de 2.000 a 15.000 ha (**Fig. 2**), das quais predominam espécies pioneiras (colonizadoras) ou com características de florestas secundárias, como *Attalea maripa* (inajá), *Cecropia distachya*, (embaúba), *Cordia scabrifolia*, *Tapirira guianensis* (tapiriri), *Rollinia exsua*, *Inga thibaudiana* (ingá), *Vismia guianensis* (lacre), além de incluir outros tipos fitofisionômicos naturais bem menos

203 representativos, como pequenos enclaves de vegetação de cerrado (M. A. Lopes, com.
204 pessoal).

205

206

207

208

209

210

211

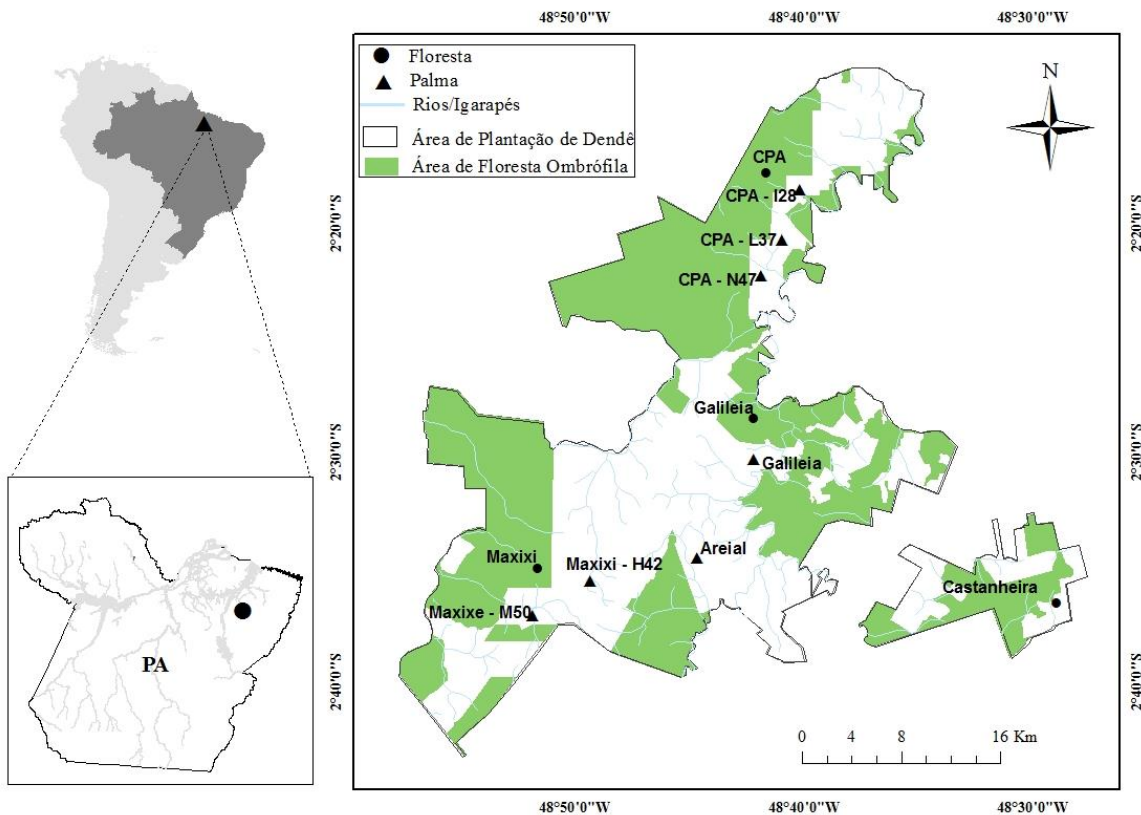
212

213

214

215

216



217

218 **Figura 2.** Localização da área de estudo no Estado do Pará, Brasil, delimitando os
219 fragmentos florestais e áreas de Plantio de palmeira de dendê e localização dos pontos
220 de amostragem.

221

222 O clima na região é do tipo tropical úmido, com uma estação chuvosa de janeiro a
223 junho, e o período de baixa precipitação de julho a dezembro. A precipitação média anual é
224 de 2.345 mm, e a umidade relativa do ar é de cerca de 85% (Fonte: Estação Meteorológica
225 do Grupo Agropalma). O Plantio de palmeira de dendê é um cultivo perene, que começa a
226 produzir frutos a partir de três anos depois de semeada. A palmeira *Elaeis guineensis* possui

227 uma vida econômica entre 20 a 30 anos e atinge cerca de 20m de altura. O Plantio é
228 realizado com espaçamento uniforme entre as palmeiras de cerca de 10 metros (**Fig.3**).

229
230
231
232
233
234
235
236
237
238



239 **Figura 3.** Serapilheira amontoada ao lado do Plantio formando os
240 “empilhamentos”. Foto: Ivo Barros.

241

242 Após o primeiro ciclo de corte (período de 20 a 30 anos) a limpeza do solo é
243 realizada de forma que a serapilheira fique amontoada em fileiras intercaladas às do plantio
244 (**Fig.3**), formando o chamado “empilhamento” (Luskin & Potts 2011). Estes
245 “Empilhamentos” apresentam-se como um ambiente propício para alimentação e abrigo
246 para a fauna de invertebrados e de pequenos vertebrados (Lima, 2013). Esta palmeira
247 produz frutos durante o ano inteiro (**Fig.4**).

248

249

250

Os frutos são produzidos em grandes cachos e são ricos em betacaroteno, o que lhes confere uma cor alaranjada (Luskin & Potts 2011). A semente ocupa quase que totalmente o fruto, que é do tipo drupa fibrosa, com epicarpo brilhante vermelho-alaranjado; o

251 mesocarpo é carnoso e oleoso, com fibras e o endocarpo é lenhoso, negro e muito duro
252 (Lorenzi *et al.*, 2010).

253

254

255

256

257

258

259

260

261

262

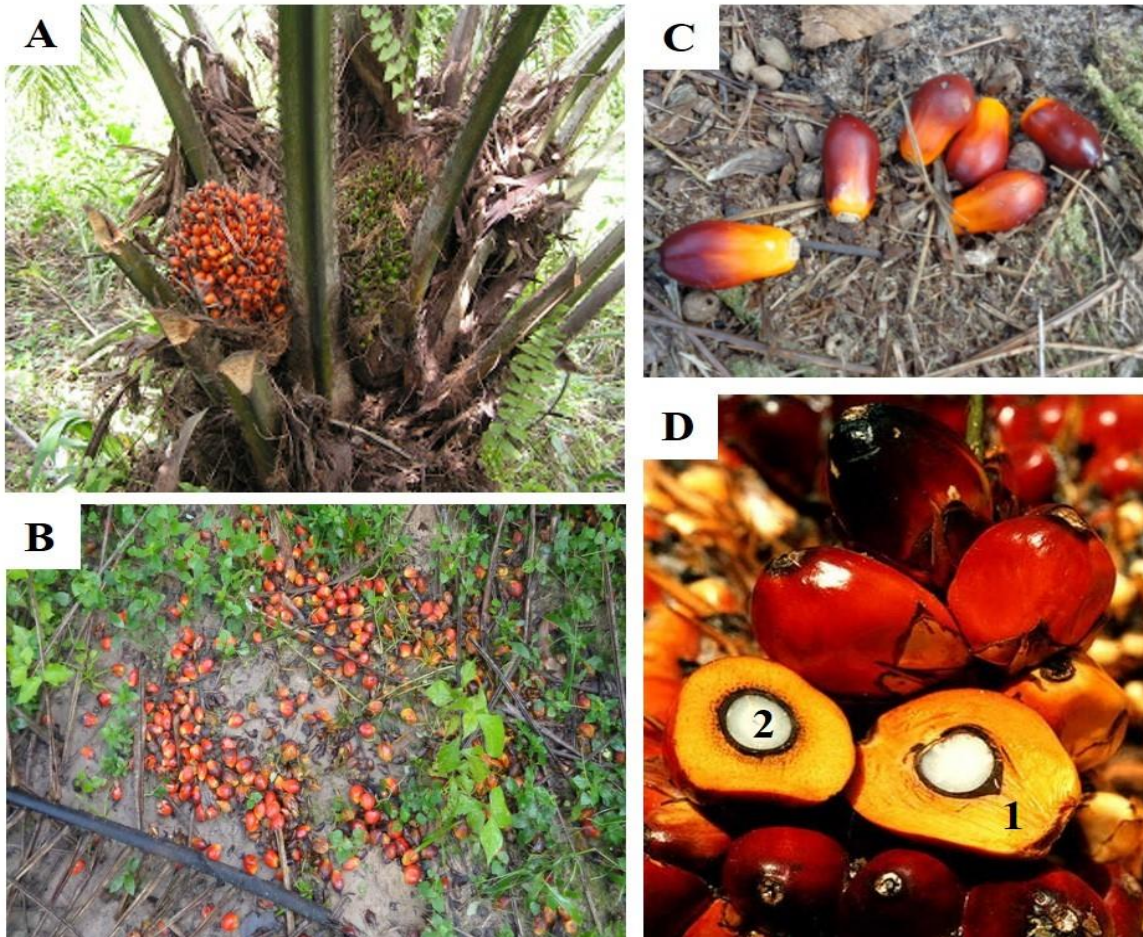
263

264

265

266

267



268 **Figura 4.** Frutos da palmeira *Elaeis guineensis* (A), os frutos caídos depois da colheita (B
269 e C) e a semente aberta (D) mostrando suas partes internas (1-mesocarpo e 2-endocarpo).
270 Foto: Ivo Barros.

271

272 COLETA DOS ESPÉCIMES

273

274

275

Os espécimes de *H. megacephalus* foram coletados em duas campanhas de campo com duração de 25 dias cada, uma na estação de estiagem e outra na estação chuvosa, entre abril de 2012 e novembro/dezembro de 2012. Foram estabelecidos 11 pontos de

276 amostragem independentes (**Fig. 2**), distribuídos tanto em áreas de Floresta de terra firme
277 (Castanheira, CPA, Galileia e Maxixi) e em áreas de Plantio de palma de dendê (Areal,
278 CPA-I28, CPA-L37, CPA-N47, Galileia, Maxixe-H42 e Maxixi-M50). Em cada ponto de
279 amostragem foi estabelecido uma estação de coleta, respeitando sempre uma distância
280 mínima de 500m da borda dos diferentes habitats (Floresta ou Plantio). Os indivíduos
281 foram coletados em 7 pontos na área de palma e em 4 pontos na área de floresta (**Fig.2**).

282 Para cada estação de coleta foi instalado um conjunto de armadilhas de
283 interceptação e queda (*pitfalls traps whit drift fence*), consistindo em quatro baldes de 60
284 litros enterrados até a borda no solo (Bury & Corn 1987; Ribeiro-Júnior *et al.* 2011). Os
285 baldes foram dispostos em forma de linha, distantes por 15m um do outro e unidos por
286 cerca-guia de lona plástica preta, formando um complexo de armadilhas com extensão total
287 de 45m de comprimento, em cada ponto de amostragem. Diariamente as armadilhas eram
288 vistoriadas para verificar a captura dos animais (**Figura 5**).



296 **Figura 5.** Armadilha de interceptação e queda (*Pitfalls*): Plantio (A); Floresta (B) e Animal
297 capturado (C e D).

298

299

300 Para todos os espécimes coletados foram realizadas medidas biométricas a fim de
301 auxiliar na identificação e para análises posteriores. Além disto, foi anotado o hábitat,
302 número do balde da coleta, data e área/ponto de amostragem. Posteriormente os espécimes
303 foram mortos através da injeção intramuscular de superdosagem de anestésico (Ketamina,
304 Xilazina e/ou Lidocaína). Os espécimes foram preservados em sua maioria em via seca
305 (taxidermizados), sendo o crânio e o esqueleto preservados em álcool (70%) para limpeza
306 no dermatário da UFPA. Todo o material coletado foi tombado no Museu de Zoologia da
307 Universidade Federal do Pará (MZUFPA).

308

309 ANÁLISE DA DIETA

310 Ao todo foram coletados 36 indivíduos (seis indivíduos foram coletados no período
311 seco e 30 indivíduos no período chuvoso), dos quais, 11 espécimes foram coletados em área
312 de Floresta de terra firme e 25 espécimes em área de Plantio de palma de dendê (**Tab. 1**). A
313 retirada do trato gastrointestinal dos indivíduos foi realizada através da abertura ventral dos
314 animais e por incisão na altura do esôfago e do ânus. Posteriormente, o aparelho
315 gastrointestinal foi armazenado em “trouxas” de gases (**Fig. 6**) fixadas em álcool 70% e
316 etiquetadas com número de campo do indivíduo coletado (estômagos vazios foram
317 descartados da análise).

318

319

TABELA 1. Pontos de amostragem em que foram coletados em os indivíduos da espécie *Hylaeamys megacephalus*

Ponto amostral	Floresta (n =11)		Palma (n=25)		TOTAL (pontos)
	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	
Areial			2	3	5
Castanheira		1			1
CPA	1	1			2
CPA I28				1	1
CPA L37			2	4	6
CPA N47			1	1	2
Galiléia	2	5		1	8
Maxixi	1				1
Maxixi H42			3	5	8
Maxixi M50				2	2
TOTAL (ambiente)	4	7	8	17	36

A composição da dieta foi determinada pela análise do conteúdo estomacal e fecal. Inicialmente mensuramos o peso do estômago e intestino cheio, assim como o peso do conteúdo estomacal e intestinal seco utilizando uma balança de alta precisão (20g x 0,001g). Posteriormente retiramos o conteúdo do estômago e do intestino e os colocamos separadamente em uma placa de Petri umedecida com álcool 70% para triagem e análise dos conteúdos separadamente (**Fig. 6**).

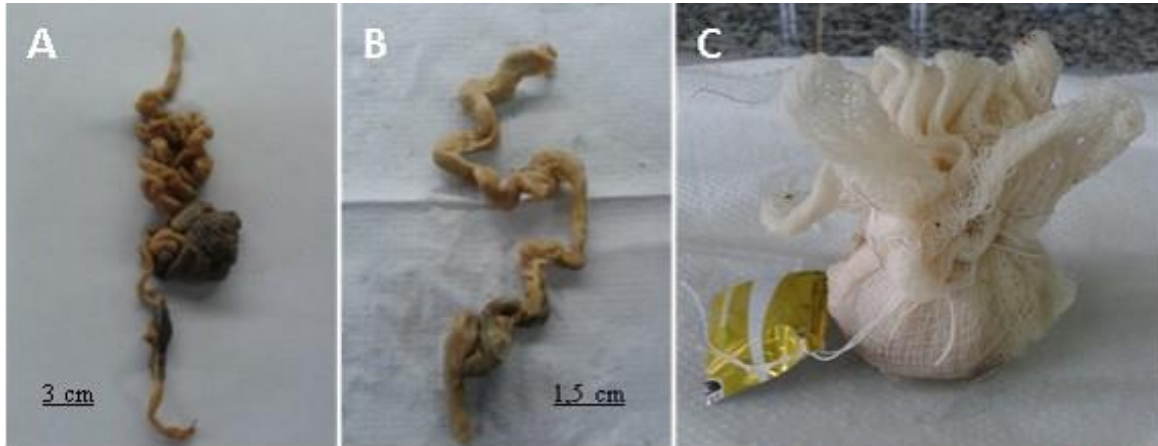
340

341

342

343

344

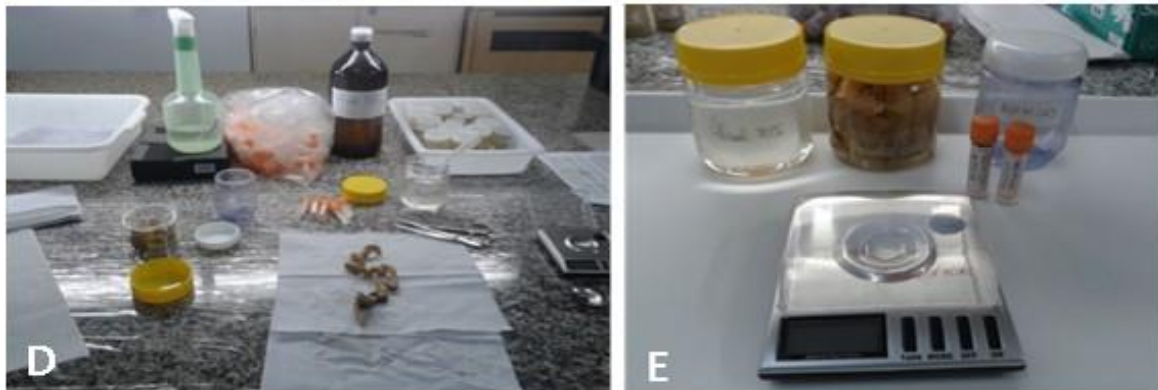


345

346

347

348



349

350

351

352

353



354

355

356

357

Figura 6. Procedimento no laboratório: Pesagem Gastrointestinal (A); Pesagem intestinal (B); Armazenamento do aparelho gastrointestinal em “trouxas” de gases (C); Identificação (D); Pesagem do conteúdo estomacal e intestinal (E); Armazenamento (F) e Conteúdo fecal de indivíduo coletado em área de plantio (G).

358

359

360

361

Cada item alimentar consumido por cada indivíduo foi seco com auxílio de papel toalha absorvente, observado em microscópio estereoscópio Stemi DV4 e pesado em balança de alta precisão (Finotti *et al.* 2012). A partir disso foi estabelecida a frequência de

362 ocorrência (Hyslop, 1980), a frequência relativa dos itens do total de indivíduos e a
363 frequência de massa através do peso de cada item alimentar (Hahn *et al.*, 1997).

364 Os itens alimentares estomacais e intestinais foram triados e separados em itens
365 vegetais e animais. Em uma triagem mais refinada, cada item foi classificado em
366 categorias. Em função da intensidade de trituração dos alimentos, os itens vegetais não
367 puderam ser identificados taxonomicamente, porém o item dendê foi possível mensurar sua
368 identificação devido o odor, coloração e suas fibras presentes no estômago dos indivíduos
369 coletados. Desta forma, os itens vegetais incluíram as seguintes categorias: fragmentos de
370 plantas (casca, polpa e fibra); fragmentos de dendê (casca, polpa, fibra e amêndoa) e
371 sementes inteiras. Já os itens animais puderam ser identificados em nível de Ordem e
372 Família, com o auxílio de especialistas da área. Outros itens também foram amostrados na
373 dieta, como dente e ossos.

374

375 **Análise dos dados**

376 COMPOSIÇÃO DA DIETA

377 Os conteúdos gastrointestinais foram analisados de acordo com os métodos de
378 frequência de ocorrência (percentual de estômagos no qual cada item ocorreu em relação à
379 ocorrência total de itens) e gravimétrico (peso de um determinado item em relação ao peso
380 total de todos os itens na dieta) e volumétrico (porcentual de massa de cada item em relação
381 ao total de todos os conteúdos avaliados) (Hynes 1950, Hyslop 1980).

382 Para avaliar a importância relativa de cada item alimentar na dieta da espécie foi
383 calculado o Índice Alimentar (IA_i), que mede a importância de cada item alimentar na dieta

384 de um indivíduo ou população, foram utilizados os parâmetros da frequência de ocorrência
385 e gravimétrico, seguindo a proposta de Kawakami & Vazzoler (1980), porém, substituindo-
386 se o volume pelo peso de cada item (peso de cada item alimentar em relação ao peso total
387 de todos os itens na dieta) (Hahn *et al.* 1997, Oliveira *et al.* 2004). Foi calculado o IA_i para
388 cada item alimentar registrado em cada habitat separadamente. Desta forma foi possível
389 uma análise descritiva sobre os itens alimentares consumidos em cada um dos habitats
390 representados, caracterizando a dieta da população.

391 Os valores do IA_i foram posteriormente convertidos em percentuais e denominados
392 de $IA_i\%$ (Kawakami & Vazzoler 1980), descrito pela equação abaixo:

$$393 \quad IA_i \% = (FO_i \% * P_i \% / \sum FO_i \% * P_i \%) * 100$$

394 Onde:

395 $IA_i\%$ = a importância alimentar do item i ,

396 $FO_i\%$ = a frequência da ocorrência do item i ,

397 $P_i\%$ = peso do item i .

398

399 DIVERSIDADE DA DIETA

400 Avaliamos descritivamente o efeito do ambiente (Plantio de palmeira de dendê e
401 Floresta) e dos sexos (machos e fêmeas) sobre a largura de nicho (amplitude de nicho) da
402 espécie *H. megacephalus* utilizando o índice padronizado de Levins (Hurlbert 1978). Este
403 índice varia de 0, quando uma espécie consome um único tipo de categoria de alimentos,

404 para 1, quando consome de forma similar todas as categorias alimentares disponíveis
405 (Hulbert 1978). Desta forma, quanto mais próximo de 1 menor é a amplitude de nicho. Este
406 índice assume que a amplitude da dieta pode ser estimada pela uniformidade na distribuição
407 dos itens entre os diversos recursos alimentares (Hurlbert 1978; Fugi *et al.* 2008). Este
408 índice gerou dois valores que permitiu comparar descritivamente a amplitude de nicho
409 alimentar entre os ambientes de Plantio de palmeira de dendê e Floresta. A amplitude de
410 nicho trófico (amplitude da dieta) é dada pela equação:

$$411 \quad B_i = [(\sum_j P_{ij}^2)^{-1} - 1](n - 1)^{-1}$$

412 Onde:

413 B_i = nicho trófico padronizado;

414 P_{ij} = é a razão entre a categoria de alimentos j na dieta i das espécies;

415 n = número total de categoria de alimentos.

416

417 Para avaliarmos a variação na diversidade de itens (largura de nicho) consumidos
418 pela população de *H. megacephalus* foi realizado o Índice de Diversidade de Shannon (H')
419 (Zar 1984), calculado pela soma das ocorrências de cada item alimentar, e os valores deste
420 índice foram calculados e comparados por meio de um teste t para analisar diferenças entre
421 as amostras. Realizamos esta análise para toda a população de cada ambiente amostrado e
422 também para machos e fêmeas separadamente (Camargo *et al.* 2014). Quanto maior o valor
423 de H' , maior a diversidade de itens na dieta da população. O teste foi realizado no

424 Programa R (R Development Core Team 2016), utilizando a função *diversity()* do pacote
425 Vegan. Este índice é dado pela seguinte equação:

$$426 \quad H' = - \sum P_i (\log_2 P_i)$$

427 Onde:

428 P_i = Frequência relativa de cada item alimentar i .

429

430 A similaridade entre os ambientes e entre os sexos foi analisada seguindo o Índice
431 de Sørensen (S_s). Os valores dos coeficientes de similaridade variam de 0 (nenhuma
432 similaridade) a 1 (total similaridade).

433

434 ANÁLISE ESTATÍSTICA

435 Para avaliar a diferença na composição da dieta entre indivíduos de Plantio de
436 palmeira de dendê e Floresta, com base na abundância relativa dos itens alimentares
437 utilizados, os dados foram ordenados utilizando uma ordenação não-métrica de
438 escalonamento multidimensional (NMDS). Usamos transformação logarítmica (Log + 1)
439 sobre dados de abundância relativa dos itens para cada ambiente. Em seguida, usamos a
440 matriz de semelhança Bray-Curtis para gerar uma matriz de distância entre as nossas
441 amostras (Gotelli & Ellison 2004). Foi realizada uma análise de similaridade (ANOSIM)
442 usando dados de ordenação NMDS para analisar as variações na composição da dieta entre
443 os indivíduos nos dois tipos de ambiente (Clarke 1993). O teste foi realizado no Programa
444 R (R Development Core Team 2016) e PRIMER (Clarke & Gorley 2011).

445 DADOS DE DIETA

446 Por último medimos a variação da dieta entre indivíduos, utilizando o Índice de
447 Similaridade Proporcional (*PSi*), que mede a sobreposição entre a dieta do indivíduo *i* com
448 a dieta da população como um todo (Bolnick *et al.* 2002, 2003). Este índice é calculado por
449 indivíduo, através da formula a seguir:

$$450 \quad PSI = 1 - 0,5 \sum_j | p_{ij} - q_j | = \sum_j \min (p_{ij} - q_j)$$

451 Onde:

452 p_{ij} = a frequência do item *j* na dieta do indivíduo *i*

453 q_j = a frequência do item *j* na dieta da população como um todo.

454

455 Uma característica do *PSi* é que gera medidas de especialização para cada indivíduo
456 na população, o que nos permitiu comparar o grau de especialização individual entre os
457 sexos e entre os habitats. O *PSi* varia de 0 a 1, onde o valor máximo representa a
458 sobreposição completa entre a dieta do indivíduo com a dieta da população. A medida do
459 grau de similaridade proporcional entre os indivíduos de uma população (*IS*) pode ser
460 obtida calculando-se a média dos valores individuais de *PSi*. Foram gerados 9999
461 repetições em simulações de bootstrap Monte Carlo para obter valores de *PSi* para esses
462 índices contra os quais os valores empíricos foram testados. Os valores *PSi* de todos os
463 indivíduos da população foram calculadas e resumidas como uma medida de largura-
464 população de especialização individual (*IS*), que é a média dos valores *PSi* (Bolnick *et al.*
465 2002). *IS* varia de 0 (especialização máxima individual) a 1 (nenhuma especialização

466 individual). Para efeitos do presente estudo, foram considerados os valores PSi menos de
467 0,6 para representar altos níveis de especialização individual. Os valores de PSi e IS foram
468 calculados utilizando o programa R, com o pacote RInSp (R Development Core Team
469 2016) (Bolnick *et al.* 2002) e todas as premissas do teste foram analisadas.

470 Para avaliar se os ambientes e os sexos afetam na especialização individual da
471 população de *H. megacephalus* foi utilizado a análise de variância paramétrico ANOVA
472 bifatorial (ANOVA two way), usando os valores de PSi como variável resposta e os fatores
473 ambientes e sexos como variável explanatória. Também avaliamos se seca e chuva
474 influenciam na variabilidade individual da população utilizando o Teste t de *Student*,
475 comparando os valores de PS_i dos indivíduos entre os períodos. Desta maneira controlamos
476 estatisticamente possíveis efeitos de uma variável sobre a outra.

477

478 **Resultados**

479 A dieta dos espécimes de *H. megacephalus* estudados é composta por 18 itens
480 alimentares, dos quais 12 são de origem animal e oito de origem vegetal (**Tab. 2**). Na área
481 de Plantio de Palmeira de dendê foram registrados 17 itens consumidos, enquanto que
482 somente 13 itens foram registrados na Floresta, sendo que destes, somente um foi
483 exclusivamente registrado na Floresta.

484 Apesar dos itens “Fibra de dendê” (FOi% = 44%) e “Sementes inteiras” (FOi% =
485 40%) apresentarem maior frequência de ocorrência entre os indivíduos coletados em
486 habitats de Plantio de palmeira de dendê, o item alimentar mais importante na dieta destes
487 indivíduos foi “Polpa do fruto do dendê” (IA% = 85.4%).

488 **TABELA 2.** Composição da dieta dos indivíduos da espécie
 489 *Hylaeamys megacephalus*: frequência de ocorrência (FOi%) e a Índice
 490 de importância alimentar (IA%) de cada item na dieta dos indivíduos
 491 nos dois habitats amostrados.

492	Categoria Alimentar	Palma (N= 25)		Floresta (N=11)	
493	Itens	FOi%	IA%	FOi%	IA%
494	Insetos				
	Curculionidae	4	0.005	0	0
495	Cerambycidae	4	0.005	0	0
	Coleoptera	36	1.3	36.4	8
496	Orthoptera	0	0	18.2	2.666
	Heteroptera	16	0.244	9.1	1
497	Blattaria	12	0.05	9.1	0.666
	Dermaptera	4	0.022	0	0
	Lepidoptera	4	0.005	0	0
498	Formicidae	12	0.083	18.2	1.333
	Arachnida				
499	Araneae	28	0.389	18.2	2
	Plantas (fragmentos)				
500	Casca	36	0.85	63.6	16.333
	Polpa	20	3.446	18.2	4
501	Fibra vegetal	44	1.773	72.7	37.333
	Sementes inteiras	40	2.835	45.5	16.666
	Dendê (fragmentos)				
502	Casca	36	0.65	9.1	0.333
	Polpa	20	85.413	0	0
503	Fibra	52	2.529	9.1	1.666
	Amêndoa	20	0.333	36.4	8

504

505 A diversidade da dieta observada pela amplitude de nicho de *H. megacephalus*
 506 calculada para o ambiente de Floresta foi de $Ba_{floresta} = 7,824$ e para o ambiente de Plantio
 507 de palmeira de dendê foi de $Ba_{palma} = 10,836$. Estes resultados mostram que a similaridade na
 508 dieta entre os indivíduos é mais alta na floresta o que reflete em uma amplitude de nicho

509 populacional mais estreito e de menor valor. O contrário ocorre nas áreas de Plantação de
510 Palmeira de dendê.

511 Quando tratamos a diversidade da dieta de *H. megacephalus* entre os ambientes,
512 verificamos que a diversidade da dieta da população do ambiente de Floresta é maior ($H' =$
513 1.039) do que a população do ambiente de Plantio de Palmeira de Dendê ($H' = 0.907$),
514 porém não diferindo significativamente ($t = 0.686$; $Gl = 34$; $p = 0.497$). Já quando
515 analisamos a diversidade da dieta entre os sexos, a população de machos ($H' = 0.517$) é
516 mais diversa do que a população de fêmeas ($H' = 0.479$). Pela análise do índice de
517 Sørensen, verificou-se entre os ambientes e os sexos, uma similaridade de 0.66.

518 O ordenamento produzido pelo NMDS não evidenciou a formação de grupos
519 distintos entre as amostras representadas pelos indivíduos quanto à abundância relativa de
520 itens consumidos entre os ambientes de Palma e Floresta (**Fig. 7**). A análise de similaridade
521 (ANOSIM) mostrou que estatisticamente não houve separação entre as amostras dos
522 habitats de Plantio de palmeira de dendê e de Floresta ($R = -0,09$; $p = 0.524$). Este resultado
523 mostra que pelo menos em termos de quantidade de abundância relativa, as populações se
524 alimentam de forma semelhante entre os diferentes habitats.

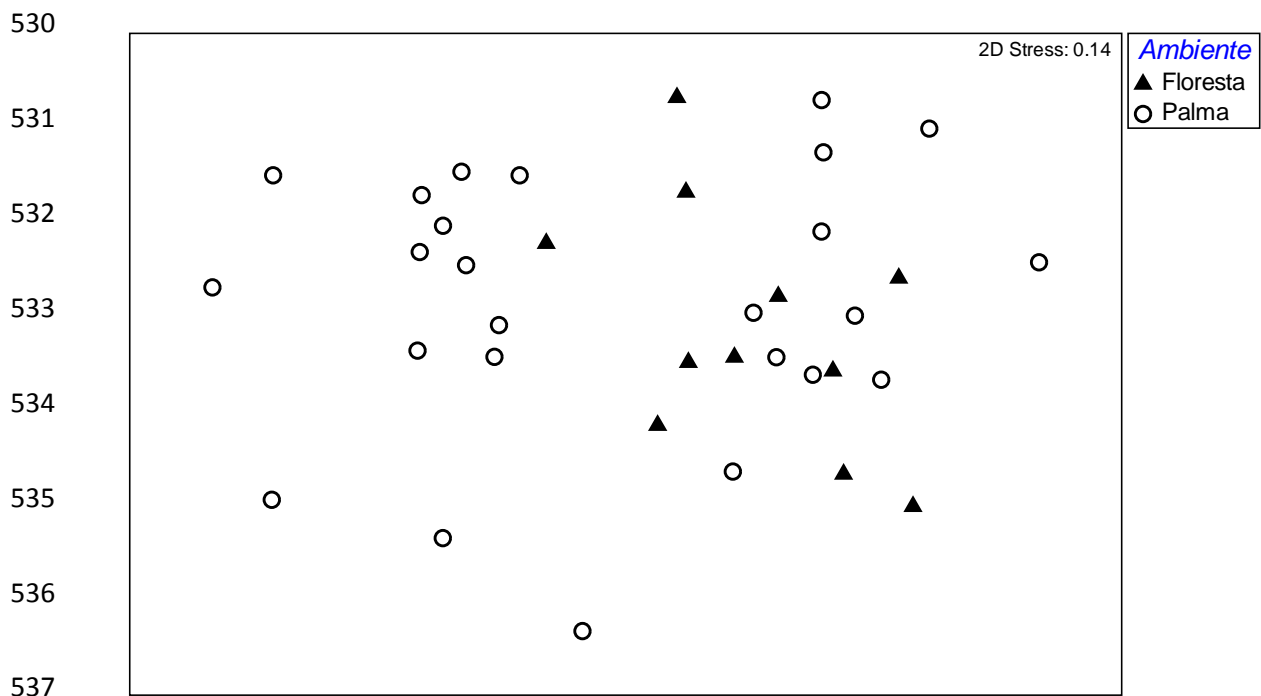
525

526

527

528

529

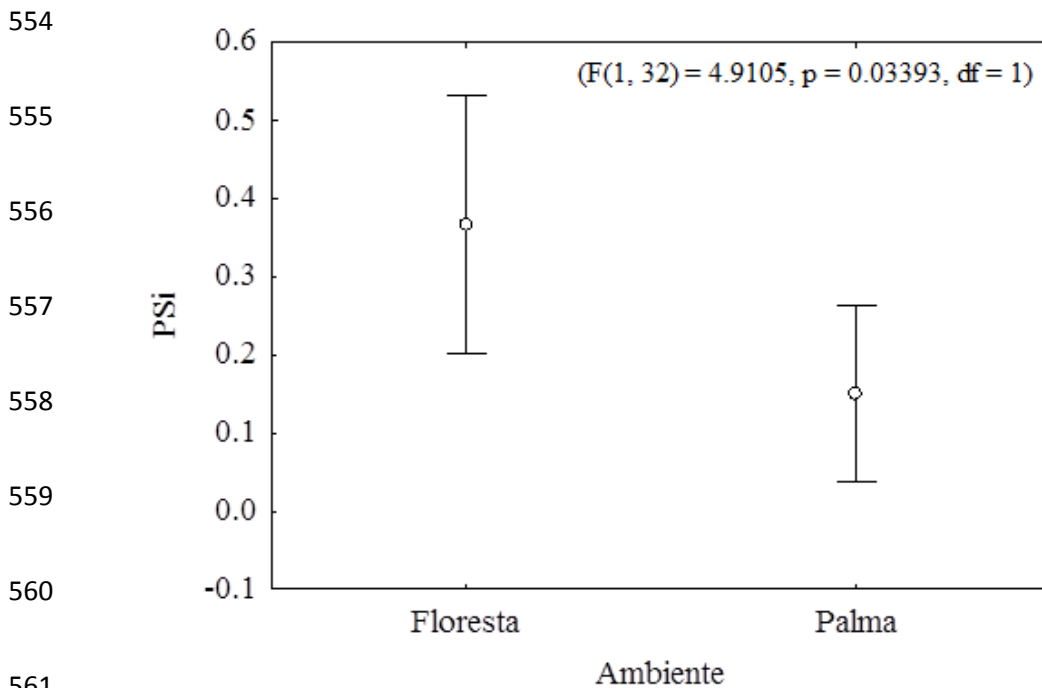


538 **Fig.7.** Análise de ordenação não métrica (NMDS) com dados da abundância relativa de
 539 cada item consumido pelos indivíduos da espécie *H. megacephalus*, entre os ambientes
 540 de palma e floresta.

541

542 Quando avaliamos os indivíduos separadamente, verificamos que no Plantio de
 543 palmeira de dendê estes apresentam menores valores de PSi , representando menor
 544 sobreposição de dieta com relação à dieta de toda a população, do que os indivíduos da
 545 Floresta. A análise da variância ($F(1,32) = 4.910$; $p = 0.0033$; $Gl = 1$) permitiu verificar que
 546 há efeito do ambiente sobre a especialização individual da população (**Figura 8A**). No
 547 entanto, não foi observado diferença estatística de que o sexo ($F(1, 32) = 0.00350$; $p =$
 548 0.95319 ; $Gl = 1$) e o período sazonal ($t = -1.446$; $p = 0.157$; $Gl = 34$) afetem na
 549 especialização individual da dieta da população de *H. megacephalus*. A média dos valores

550 do grau de similaridade proporcional entre os indivíduos, considerando toda a população
551 (IS) foi menor na Plantação de Palmeira de Dendê ($IS_{palma} = 0.164$) do que na Floresta
552 ($IS_{floresta} = 0.357$), indicando que os indivíduos de palma apresentam máxima especialização
553 individual.



562 **Fig. 8.** Análise da variância entre os ambientes sobre os valores de especialização
563 individual (PSi) dos indivíduos de *H. megacephalus*.

564

565 **Discussão**

566 No nosso estudo, *Hylaeamys megacephalus* consumiu uma grande variedade de
567 itens alimentares, incluindo insetos, aracnídeos e até mesmo sementes, o que indica uma
568 dieta generalista. Esta espécie foi classificada como insetívora-frugívora por Paglia *et al.*
569 (2012), ou seja, alimenta-se proporcionalmente de frutos e material animal de forma

570 oportunística de acordo com a disponibilidade de alimento (Semedo *et al.*, 2011). No
571 entanto, este é o primeiro estudo sobre a composição da dieta de *H. megacephalus*. Porém,
572 nossos resultados corroboram os hábitos insetívoro-onívoro da espécie *H. megacephalus*.
573 De acordo com Pinheiro *et al.* (2002), os itens alimentares de origem vegetal podem ser
574 facilmente digeridos e a constância de uma dieta pode estar associada a diferentes fatores,
575 tais como as respostas comportamentais das espécies em relação ao ecossistema onde
576 habita ou a seleção e permanência do animal em um microhabitat com recursos alimentares
577 semelhantes e/ou disponíveis (Fernandes *et al.* 2006).

578 Em nossos registros a dieta *H. megacephalus* apresentou uma grande quantidade de
579 fragmentos de plantas (casca, polpa, fibra vegetal e sementes) do que em outros estudos
580 sobre espécies congêneres, que encontrou artrópodes em 100% das amostras fecais, e
581 algumas sementes e outras partes das plantas (Stallings 1989, Palma 1996). Nossos
582 resultados sugerem que quando estes itens não estavam disponíveis, *H. megacephalus*
583 aumentou o consumo de outros itens. Este padrão de dieta parece estar de acordo com a
584 teoria da dieta ideal, como proposto por Schoener (1971), embora mais testes são
585 necessários para testar esta hipótese. Apesar de não executar experimentos de germinação,
586 a maioria sementes foram encontradas intactas nas amostras gastrointestinais de *H.*
587 *megacephalus*.

588 Uma tarefa importante no estudo da especialização individual é identificar os seus
589 mecanismos associados com a presença de soluções de compromisso funcionais, tanto
590 morfológica, comportamental ou fisiológico (Bolnick *et al.* 2003). Um aumento na
591 eficiência de forrageamento associada ao aprendizado tem sido demonstrado em uma
592 grande variedade de animais (Werner & Hall 1974, Heinrich 1979, Werner *et al.* 1981,

593 Lewis 1986, Bernays & Funk 1999). Em todos estes casos, os indivíduos tendem a tornar-
594 se especialistas após alguma experiência com um determinado recurso. Neste caso, os
595 indivíduos podem mudar rapidamente as suas preferências alimentares em resposta a
596 abundância de alimentos. Por outro lado, se a especialização da dieta estiver ligada à
597 morfologia ou seleção dependente da frequência, isso pode ter implicações evolutivos
598 (Bolnick 2004).

599 Este estudo mostrou a importância de considerar a variabilidade individual em
600 estudos de dieta e amplitude de nicho, uma vez que se considerarmos todos os indivíduos
601 como equivalentes na população estudada poderíamos concluir erroneamente sobre a
602 comparação da dieta entre habitats (DeAngelis & Gross 1992). O Índice H' está
603 relacionado com a abundância de indivíduos, logo a baixa abundância deste estudo foi
604 responsável pelo alto valor da diversidade ($H'_{\text{Floresta}} = 1.039$; $H'_{\text{Palma}} = 0.907$). Os resultados
605 aqui apresentados permitem verificar que houve variação da diversidade da população de
606 *H. megacephalus* entre os ambientes de Floresta e Plantaio de palmeira de Dendê, porém a
607 diferença apresentada pela diversidade de Shannon não foi estatisticamente significativa (t
608 $= 0.686$; $G1 = 34$; $p = 0.497$).

609 A dieta de *Hylaeamys megacephalus* sofre efeito do ambiente, sendo que na
610 Plantação de Palmeira de dendê ocorreu um aumento da variação individual. Este seria um
611 mecanismo de redução da competição intrapopulacional em resposta à escassez de recursos
612 (Roughgarden 1972; Svanback & Persson 2004). O aumento da variabilidade individual
613 refletiu no aumento da amplitude de nicho da população como um todo, na área de
614 Plantação de Palmeira de dendê ($Ba_{\text{palma}} = 10,836$). Na Floresta ($Ba_{\text{floresta}} = 7,824$),
615 teoricamente, os indivíduos tendem a sobrepor mais a sua dieta e a diminuir sua amplitude

616 de nicho. O nicho alimentar mais largo observado no ambiente de Plantio pode também ser
617 determinada por uma forte concorrência intraespecífica como um resultado de uma maior
618 densidade populacional, levando a uma mudança comportamental como resultado do
619 esgotamento dos recursos preferidos. A descrição destes padrões para mamíferos,
620 especialmente para roedores, pode ser útil para uma melhor compreensão dos mecanismos
621 que promovem a diversificação evolutiva através da especialização individual (Svanbäck &
622 Bolnick 2007).

623 O sexo não influenciou na especialização individual do roedor estudado, ao
624 contrário do que foi observado no estudo de Martins *et al.* (2008), que concluiu que o grau
625 de variação individual na dieta no marsupial *Gracilinanus microtarsus* foi afetada pelo por
626 ambos os sexos (masculino e feminino), mostrando que os machos possuem reduzida
627 variação individual da dieta entre indivíduos. Isso foi determinado pelas restrições sobre
628 consumo de alimentos derivados das interações fortes entre fatores (necessidades
629 fisiológicas associadas com altas taxas de crescimento de massa corporal) endógenos e
630 exógenos (limitação de alimento).

631 A variação sazonal não afetou a especialização individual da população de *H.*
632 *megacephalus*. Isso pode ter se dado pela abundância de indivíduos coletados entre as
633 estações de seca ($n=6$) e chuva ($n=30$). No entanto, não podemos considerar que foi
634 avaliado de fato esse efeito sobre a especialização, já que não foram coletados em
635 quantidades iguais os indivíduos durante o período de abril de 2012 a dezembro de 2012.
636 Variação sazonal nos hábitos alimentares é um padrão comum entre espécies generalistas e
637 pode ser uma consequência de flutuações na utilização de recursos (Julien-Laferrière 1999).
638 Vários estudos sobre a composição da dieta de gambás demonstraram uma tendência em

639 que frutas e invertebrados foram consumidas com maior frequência durante a estação
640 chuvosa, por causa de uma maior abundância nesta época do ano (Cáceres 2002, Julien-
641 Laferrière & Atramentowicz 1990). Além disso, vários estudos sobre a energética de
642 mamíferos sugeriram que durante os períodos de baixa utilização e qualidade dos recursos,
643 os animais tendem a aumentar a sua taxa de ingestão de alimentos (Batzli *et al.* 1994).

644 A avaliação da dieta baseada em análise gastrointestinal fornece uma indicação de
645 curto prazo de uma dieta de um indivíduo e não refletem provavelmente a sua ecologia
646 como um todo. Principalmente quando se trata da dieta de roedores, que trituram todos os
647 alimentos antes de digeri-los. Este problema de amostragem é inerente ao método e pode
648 levar a uma superestimação do grau de especialização individual na população (Bolnick *et*
649 *al.* 2003). No presente estudo, foram realizadas comparações de acordo com a amostra
650 disponível (36 indivíduos), e com os métodos estatísticos independentes entre os ambientes
651 e os sexos.

652 A população estudada pode ser vista como uma população generalista composta por
653 especialistas individuais. Desta forma, este trabalho reforça a necessidade de avaliar
654 individualmente a dieta em estudos que considerem avaliar os impactos sobre o uso destes
655 recursos (Bolnick *et al.* 2003). Vale ressaltar que o aumento da amplitude de nicho
656 população era desproporcionalmente maior do que o aumento das amplitudes de nicho
657 individuais, indicando que nichos individuais permanecem relativamente limitado quando o
658 nicho da população se expande. Estudos futuros com foco na ecologia desta espécie,
659 combinando abordagens descritivas e experimentais, certamente permitirá uma melhor
660 compreensão dos mecanismos e implicações de especialização individual nesta população.
661 A descrição destes novos padrões para mamíferos, principalmente roedores, pode ser útil

662 para uma melhor compreensão dos mecanismos que promovem a diversificação evolutiva
663 através da especialização individual (Svanbäck & Bolnick 2007) e, em um sentido amplo, a
664 coexistência de espécies (Araújo *et al.* 2007).

665

666 **Agradecimentos**

667 Agradecemos ao ICMBio/SISBIO pela licença concedida (nº 4628-1) para nosso
668 trabalho de campo. A Conservação Internacional Brasil e a empresa AGROPALMA pelo
669 apoio logístico para a realização da pesquisa. À Dra. Eli Gurgel (Laboratório de Botânica –
670 MPEG) pela tentativa de identificação do material vegetal. À Marcelly Valois e Mariano
671 Brandão (Laboratório de Invertebrados – UFPA) pela ajuda na identificação e fotos do
672 material animal. Aos avaliadores pelas contribuições neste trabalho. A Coordenação de
673 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de
674 mestrado. Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia – UFPA/MPEG.

675

676 **Referências**

677 Araújo, M. S., Dos Reis, S. F., Giaretta, A. A., Machado, G. & Bolnick, D. I. (2007)
678 Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah.
679 *Copeia* **4**: 855–865.

680 Araújo, M. S., Bolnick, D. I., Martinelli, L. A., Giaretta, A. A. & Dos Reis, S. F. (2009)
681 Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*
682 2009, **78**, 848–856.

683 Araújo, M. S. & Gonzaga, M. O. (2015) Individual specialization in the hunting wasp
684 *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behav Ecol Sociobiol*
685 61:1855–1863.

686 Azhar, B., Lindenmayer, D. B., Wood, J., Fischer, J., Manning, A., Mcelhinny, C. &
687 Zakaria, M. (2011) The conservation value of oil palm plantation estates, smallholdings and
688 logged peat swamp forest for birds. *Forest Ecol. Management*, 262:2306-2315.

689 Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E.,
690 Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmed, M. S., Leite, R.
691 N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-
692 Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., Parry, L., Peters, S. L., Ribeiro-Junior, M.
693 A., Da Silva, M. N. F., Silva-Mota, C. & Peres, C. A. (2007) Quantifying the biodiversity
694 value of tropical primary, secondary and plantation forest. *PNAS*, 20(1040):18555-18560.

695 Barnett, A. A. & Cunha, A. C. (1994) Notes on the small mammals of Ilha de Maracá,
696 Roraima State, Brazil. *Mammalia* 58:131– 37.

697 Batzli, G. O., Broussard, A. D. & Oliver, R. J. (1994) The integrated processing response in
698 herbivorous small mammals. In: The digestive system in mammals: food, form and
699 function (D. Chivers and P. Langer, eds.). *Cambridge University Press*, Cambridge, United
700 Kingdom. Pp. 324–336

701 Bender, D. J., Contreras, T. A. & Fahrig, L. (1998) Habitat loss and population decline: a
702 meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, 79, 517-533.

703 Bernays, E. A. & Funk, D. J. (1999) Specialists make faster decisions than generalists:
704 experiments with aphids. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 266:151–156.

705 Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M. & Svanbäck, R. (2002) Measuring
706 individual-level resource specialization. *Ecology* 83:2936–2941.

707 Bolnick, D. I., Svanbäck R., Fordyce, J. A. , Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. &
708 Forister, M. L. (2003) The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual
709 Specialization. *The American Naturalist* vol. 161, n° 1, pp.1-28.

710 Bolnick, D. I. (2004) Can intraspecific competition drive disruptive selection? An
711 experimental test in natural populations of sticklebacks. *Evolution* 58:608–618.

712 Bolnick, D. I., Snowberg, L. K., Hirsch, P. E., Lauber, C. L., Knight, R., Caporaso, J. G. &
713 Svanbäck, R. (2014) Individuals' diet diversity influences gut microbial diversity in two
714 freshwater fish (threespine stickleback and Eurasian perch). *Ecology Letters*, 17: 979–987.

715 Bonvicino, C. R. & Moreira, M. A. M. (2001) Molecular phylogeny of the genus *Oryzomys*
716 (Rodentia: Sigmodontinae) based on cytochrome- b DNA sequences. *Mol. Phylogenet.*
717 *Evol.* 18:282– 92.

718 Bourke, P., Magnan P. & Rodriquez M. A. (1997) Individual variations in habitat use and
719 morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* 51:783–794.

720 Bury, R. B. & Corn, P. S. (1987) Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: trap
721 arrays with drift fences. *J. Wildl. Manage* 51:112-119.

722 Butlet, R. A. & Laurance, W. F. (2009) Is oil palm the next emerging threat to the
723 Amazon? *Tropical Conservation Science*, 2:1-10.

724 Brühl, C. A. & Eltz, T. (2010) Fuelling the biodiversity crisis: species loss of ground-
725 dwelling forest ants in oil palm plantations in Sabah, Malaysia (Borneo). *Biodiversity and*
726 *Conservation*, 19:519-529.

727 Cáceres, N. C. (2002) Food habits and seed dispersal by the whiteeared opossum *Didelphis*
728 *albiventris* (Mammalia: Marsupialia) in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and*
729 *Environment*, 37:97–104.

730 Camargo, N. F., Ribeiro, J. F., De Camargo, A. J. A. & Vieira, E. M. (2013) Intra- and
731 inter-individual variation show distinct trends as drivers of seasonal changes in the resource
732 use of a neotropical marsupial. *Biological Journal of the Linnean Society*, **111**, 737–747.

733 Camargo, N. F., Ribeiro, J. F., Camargo, A. J. A., Vieira, E. M. (2014) Diet of the gracile
734 mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical
735 savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriologica* **59**: 183–191.

736 Carmignotto, A. P. (2004) Pequenos mamíferos terrestres do bioma cerrado: padrões
737 faunísticos locais e regionais. Tese (Doutorado). *Instituto de Biociências da Universidade*
738 *de São Paulo*. Departamento de Zoologia.

739 Correa, F. S., Juen, Rodrigues, L. C., Silva-Filho, H. F. & Santos-Costa, M. C. (2015)
740 Effects of oil palm plantations on anuran diversity in the eastern Amazon. *Animal Biology*
741 65 (2015) 321–335.

742 Costa, L. P. (2003). The historical bridge between the Amazon and Atlantic Forest of
743 Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J. Biogeogr.* 30:71– 86.

744 Costa, A., Salvidio, S., Posillico, M., Matteucci, G., De Cinti, B. & Romano, A. (2015)
745 Generalisation within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized
746 salamander in the world. *Sci. Rep*, 5, 13260.

747 Cunha, E. J., Montag, L. F. A. & Juen, L. (2015) Oil palm crops effects on environmental
748 integrity of Amazonian streams and heteropteran (Hemiptera) species diversity. *Ecol.*
749 *Indic.*, 52, 422-429.

750 Chung, A. Y. C., Eggleton, P., Speigth, M. R., Hammond, P. M. & Chey, V. K. (2000) The
751 diversity of beetle assemblages in different habitat types in Sabah, Malaysia. *Bulletin of*
752 *Entomological Research*, 90:475-496.

753 Clarke, K. R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community
754 structure. *Aust. J. Ecol.*, 18, 117-143.

755 Clarke, K. R. & R. M. Warwick. (2010) Changes in marine communities: an approach to
756 statistical analysis and interpretation. 2nd ed. Plymouth, PRIMER-E.

757 Danielsen, F. & Heegaard, M. (1995) Impact of logging and plantation development on
758 species diversity: a case study from Sumatra. In: Sandbukt, O. (Ed) Management of tropical
759 forest: towards an integrated perspective. Oslo: University of Oslo, *Centre for Development*
760 *and the Environment*.

761 Danielsen, F., Beukema, H., Burgess, N. D., Parish, F., Brühl, C. A., Donald, P. F.,
762 Murdiyarto, D., Phalan, B., Reijnders, L., Struebig, M. & Fitzherbert, E. B. (2009) Biofuel
763 plantations on forested lands: double jeopardy for biodiversity and climate. *Conserv. Biol.*,
764 23, 348-358.

765 De Angelis, D. L. & Gross, L. J. (1992) Individual-Based Models and approaches in
766 Ecology: Populations, Communities and Ecosystems. *Chapman and Hall*, NY.

767 Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008) Distribution of specialist and generalist
768 species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117, 507-
769 514.

770 Dieckmann, U. & Doebeli M. (1999) On the origin of species by sympatric speciation.
771 *Nature* 400:354–357.

772 Eisenberg, J. F. (1981) The mammalian radiation. An analysis of trends in evolution,
773 adaptation, and behaviour. *University of Chicago Press*: Chicago and London, vol.64.

774 Emmons, L. H. & Feer, F. (1997) Neotropical Rainforest Mammals: A field guide. *The*
775 *University of Chicago Press*, Chicago.

776 Faruk, A., Belabut, D., Ahmad, N., Kneel, R. J. & Garner, T. W. J. (2013) Effects of oil
777 palm plantations on diversity of tropical anurans. *Conserv. Biol.*, 27, 615-624.

778 Fayle, T. M., Turner, E. C., Snaddon, J. K., Chey, V. K., Chung, A. Y. C., Eggleton, P. &
779 Foster, W. A. (2010) Oil palm expansion into rain forest greatly reduces ant biodiversity in
780 canopy, epiphytes and leaf-litter. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 337-345.

781 Fernandes, M. E. B., Andrade, F. A. G. & Silva, J. D. E. (2006) Diet of *Micoreus*
782 *demerarae* (Thomas) (Mammalia, Didelphidae) associated with contiguous forests of
783 mangrove and terra firme in Braganca, Para, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23:
784 1087-1092.

785 Finotti, R., Santos, M. M. & Cerqueira, R. (2012) Diet, digestive tract gross anatomy and
786 morphometry of *Akodon cursor* Winge (Sigmodontinae): relations between
787 nutritional content, diet composition and digestive organs. *Mammalia* 76 (2012): 81–89.

788 Fitzherbert, E. B., Struebig, M. J., Morel, A., Danielsen, F., Brühl, C. A., Donald, P. F. &
789 Phalan, B. (2008) How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends Ecol. Evol.*, 23,
790 538-545.

791 Fugi, R., Luz-agostinho, K. D. G. & Agostinho, A. A. (2008) Trophic interaction between
792 an introduced (peacock bass) and a native (dogfish) piscivorous fish in a Neotropical
793 impounded river. *Hydrobiologia*, 607: 143–150.

794 Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. (2004) *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates,
795 Connecticut.

796 Hahn, N. S.; Andrian, I. F.; Fugi, R.; Almeida, V. L. L. (1997). Ecologia trófica. Pp. 209-
797 228. In: Vazzoler, A. E. A. M.; Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. (Eds.). A planície de
798 inundação do Alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. *Maringá,*
799 *Eduem*, 460p.

800 Handley, C. O. Jr. (1976). Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham*
801 *Young Univ. Sci. Bull.*, biol. ser. 20(5):1– 89.

802 Hannah, B., Zanden, V., Bjorndal, K. A. & Bolten, A. B. (2013) Temporal consistency and
803 individual specialization in resource use by green turtles in successive life stages.
804 *Oecologia*, 173(3):767-77.

805 Hansson, L. (1970) Methods of morphological diet microanalysis in rodents. *Oikos*, 21:
806 255–266.

807 Heinrich, B. (1979) “Majoring” and “minoring” by foraging bumblebees, *Bombus vagans*:
808 an experimental analysis. *Ecology*, 60:245–255.

809 Hurlbert, S. H. (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59:
810 67-77.

811 Hynes, H. B. N. (1950) The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and
812 *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes.
813 *J. Anim. Ecol.* 19, 36-58.

814 Hyslop, E. J. (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their
815 application. *The Fisheries Society of the British Isles* (1980)17, 41 1-429.

816 Iob, G. & Vieira, E. M. (2008) Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in
817 the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small
818 and large mammals. *Plant Ecology*, 198:185-196.

819 Julien-Laferrière, D. & Atramentowicz, M. (1990) Feeding and reproduction of three
820 didelphid marsupials in two neotropical forests (French Guiana). *Biotropica*, 22:404–415.

821 Julien-Laferrière, D. (1999) Foraging strategies and food partitioning in the neotropical
822 frugivorous mammals *Caluromys philander* and *Potos flavus*. *Journal of Zoology* (London)
823 247:71–80.

824 Kassen, R. (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the
825 maintenance of diversity. *J. Evolution Biol.*, 15, 173-190.

826 Kawakami, E. & G. Vazzoler. (1980) Método gráfico e estimativa de índice alimentar
827 aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29: 205-
828 207.

829 Koh, L. P., Sodhi, N. S. & Brook, B. W. (2004) Ecological correlates of extinction
830 proneness in tropical butterflies. *Conserv. Biol.*, 18, 1571-1578.

831 Koh, L. P. & Wilcove, D. S. (2008) Is oil palm agriculture really destroying tropical
832 biodiversity? *Conserv. Lett.*, 1, 60-64.

833 Lees, A. C., Moura, N. G., Almeida, A. S. & Vieira, I. C. G. (2015) Poor prospects for
834 avian biodiversity in Amazonian oil palm. *PLoS One*, 10, e0122432.

835 Leite, R. N. (2006) Comunidade de pequenos mamíferos em mosaico de plantação de
836 eucalipto, florestas primárias e secundárias na Amazônia Oriental. Dissertação de
837 Mestrado, INPA/UFAM, Manaus.52p.

838 Lessa, L. G. & Costa, F. N. (2009) food habits and seed dispersal by *Thrichomys*
839 *apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in a Brazilian Cerrado Reserve. *Mastozoología*
840 *Neotropical*.

841 Lewis, A. C. (1986) Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science*,
842 232:863–865.

843 Lima, R. C. S. (2013) Efeito da monocultura de palma de dendê (*Elais guineenses* Jacq.)
844 sobre a fauna de pequenos mamíferos não voadores na Amazônia. Dissertação de Mestrado,
845 UFPA/MPEG, 82p.

846 Lomnicki, A. (1980) Regulation of population density due to individual differences and
847 patchy environment. *Oikos* 35:185–193.

848 Lorenzi, H., Kahn, F., Noblick, L. R. & Ferreira, E. (2010) Flora Brasileira: Arecaceae
849 (palmeiras). Nova Odessa, São Paulo. *Instituto Platanrum*. 1: in press.

850 Luskin, M. S. & Potts, M. D. (2011) Microclimate and habitat heterogeneity through the oil
851 palm lifecycle. *Basic and Applied Ecology* 12:540-551.

852 Malcolm, J. R. (1988) Small mammal abundances in isolated and nonisolated primary
853 forest reserves near Manaus, Brazil. *Acta Amazônica* 18:67-83, 1988.

854 Malcolm, J. R. (1991) Comparative abundances of Neotropical small mammals by trap
855 heigh. *Journal of Mammalogy*, v. 72, p. 188-192, 1991.

856 Mares, M. A.; Ernest, K. A. & Gettinger, D. A. (1986). Small mammal community
857 structure and composition in the Cerrado province of central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 2:289–
858 300.

859 Martins, E. G. & Araújo, M. S. (2007) Sex and Season Affect Individual-Level Diet
860 Variation in the Neotropical Marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica*
861 40(1): 132–135 2008.

862 Martins, E. G., Araújo, M. S., Bonato, V., Dos Reis, S. F. (2008) Sex and Season Affect
863 Individual-Level Diet Variation in the Neotropical Marsupial *Gracilinanus microtarsus*
864 (Didelphidae). *Biotropica* 40(1): 132–135.

865 Marvier, M., Kareiva, P. & Neubert, M. G. (2004) Habitat destruction, fragmentation, and
866 disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk*
867 *Anal.*, 24, 869-878.

868 Musser, G. G.; Carleton, M. D.; Brothers, E. & Gardner, A. L. (1998). Systematic studies
869 of Oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species
870 formerly assigned to *Oryzomys* "capito." *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 236:1– 376.

871 Nitikman, L. Z. & Mares, M. A. (1987) Ecology small mammal in a gallery forest of
872 central Brazil. *Annals of Carnegie Museum* 56 (1-2):75-99.

873 Ochoa, G. J. C.; Molina, C. & Giner, S. (1993). Inventario y estudio comunitario de los
874 mamíferos del Parque Nacional Canaima, con una lista de las especies registradas para la
875 Guayana Venezolana. *Acta Cient. Venez.* 44:245– 62.

876 Oliveira, A. K., Alvim, M. C. C., Peret, A. C. & Alves, C. B. M. (2004) Diet shifts related
877 to body size of the pirambeba *Serrasalmus brandtii* Lütken, 1875 (Osteichthyes,
878 Serrasalminae) in the Cajuru Reservoir, São Francisco River basin, Brazil. *Braz. J. Biol.*
879 64:117-124.

880 Olsson, J.; Quevedo, M.; Colson, C. & Svanbäck, R. (2007) Gut length plasticity in perch:
881 into the bowels of resource polymorphisms. *Biological Journal of the Linnean Society*, **90**,
882 517–523.

883 Paglia, A. P., Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Herrmann, G., Aguiar, L. M. S., Chiarello,
884 A. G., Leite, Y. L. R., Costa, L. P., Siciliano, S., Kierulff, M. C. M., Mendes, S. L.,
885 Tavares, V. C., Mittermeier, R. A. & Patton, J. L. (2001) Lista Anotada dos Mamíferos do

886 Brasil. 2^a Ed. *Occasional Papers in Conservation Biology*, Number 6, Conservation
887 International, Arlington, VA.

888 Palma, A. R. T. (1996) Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica.
889 M.S. thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil (in Portuguese).

890 Patton, J. L.; Da Silva, M. N. F. & Malcolm, J. R. (2000). Mammals of the Rio Juruá and
891 the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*
892 244:1– 306.

893 Peh, K. S. H., Sodhi, N. S., De Jong, J., Sekercioglu, C. H., Yap, C. A. M. & Lim, S. L. H.
894 (2006) Conservation value of degraded habitats for forest birds in southern Peninsular
895 Malaysia. *Divers. Distrib.*, 12:572-581.

896 Percequillo, A. R. (2015). Genus *Hylaeamys* Weksler, Percequillo, and Voss, 2006, *In*:
897 Patton, J. L.; Pardiñas, U. F. G. & D'Elia, G. (Eds). Mammals of South America – Rodents.
898 Volume 2. The University of Chicago Press, Ltd., London. p. 335-346.

899 Pinheiro, P.S., Carvalho, F.M.V., Fernandez, F.A.S. & Nessimian, J. L. (2002) Diet of the
900 marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Forest in southeastern
901 Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 213-218.

902 Pires, M. M., Martins, E. G., Araújo, M. S. & Dos Reis, S. F. (2013) Between-individual
903 variation drives the seasonal dynamics in the trophic niche of a Neotropical marsupial.
904 *Austral Ecology*, 38: 664-671.

905 R Development Core Team (2016) R: A language and environment for statistical
906 computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. Available at:
907 <http://www.R-project.org>.

908 Ribeiro-Júnior, M. A., Rossi, R. V., Miranda, C. L. & Ávila-Pires, T. C. S. (2011) Influence
909 of pitfall trap size and design on herpetofauna and small mammal studies in a Neotropical
910 Forest. *Zoologia* 28: 80-91.

911 Roughgarden, J. (1972) Evolution of niche width. *American Naturalist* 106:683–718.

912 Santori, R.T. & Astúa de Moraes, D. (2006) Alimentação, nutrição e adaptações
913 alimentares de marsupiais brasileiros. Pp. 241-254. *In: Os marsupiais do Brasil: biologia,*
914 *ecologia e evolução.* Monteiro-Filho, E. L. A. & CÁCERES, N. T. (Eds.). Editora UFMS,
915 Campo Grande, Brasil.

916 Semedo, T. B. F.; Ribeiro, L. R. & Rossi, R. V. (2011). Inventário de pequenos mamíferos
917 não-voadores. *In: Rodrigues, D.; Izo, T. & Batirolla, L. (Eds.) Descobrimdo a Amazônia*
918 *Meridional: Biodiversidade da Fazenda São Nicolau.* Mato Grosso: *Editora Pau e Prosa*
919 *Comunicação.* p.205-228.

920 Silva, J. M. C.; Rylands, A. B. & Fonseca, G. A. B. (2005). The fate of the Amazonian
921 areas of endemism. *Conservation Biology*, 19(3):689-694.

922 Schoener, T. W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and*
923 *Systematics*, 2:369–404.

924 Shine, R. (1991) Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in
925 snakes. *American Naturalist* 138:103–122.

926 Skulason, S. & Smith, T. B. (1995) Resource polymorphisms in vertebrates. Trends in
927 *Ecology & Evolution* 10:366–370.

928 Smith, T. B. & Skulason, S. (1996) Evolutionary significance of resource polymorphisms
929 in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*
930 27:111–133.

931 Stallings, J. R. (1989) Small mammals inventories in an eastern Brazilian park. Bulletin of
932 the Florida State Museum, *Biological Science*, 34:153–200.

933 Svanbäck R. & Persson L. (2004) Individual specialization, niche width and population
934 dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology* 73: 973–
935 982.

936 Svanbäck, R. & Bolnick, D. I. (2005) Intraspecific competition affects the strength of
937 individual specialization: an optimal diet theory model. *Evolutionary Ecology Research* 7,
938 993-1012.

939 Svanbäck, R. & Bolnick, D. (2007) Intraspecific competition drives increased resource use
940 diversity within a natural population. Proceedings of the Royal Society, *Biological*
941 *Sciences*, 2007, 274: 839-844.

942 Svanbäck, R., Quevedo, M., Olsson, J., Eklöv, P. (2015) Individuals in food webs: the
943 relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation.
944 *Oecologia*, 178:103–114.

945 Talamoni, S. A., Couto, D., Cordeiro-Júnior, D. A. & Diniz, F. M. (2007) Diet of some
946 species of Neotropical small mammals. *Mamm. biol.* 73 (2008) 337–341.

- 947 Tocher, M. D. (1996) The effects of deforestation and forest fragmentation on a Central
948 Amazonian frog community. Ph.D. Thesis. University of Canterbury.
- 949 Turner, E. C. & Foster, W. A. (2009) The impact of forest conversion to oil palm on
950 arthropod abundance and biomass in Sabah, Malaysia. *J. of Trop. Ecol.*, 25:23-30.
- 951 Van Valen, L. (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *American*
952 *Naturalist* 99:377–389.
- 953 Voss, R. S.; Lunde, D. P. & Simmons, N. B. (2001) The mammals of Paracou, French
954 Guiana: A neotropical lowland rainforest fauna - part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the*
955 *American Museum of Natural History*, v. 263, p. 3-236.
- 956 Werner, E. E. & Hall, D. J. (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the
957 bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55:1042–1052.
- 958 Werner, E. E., Mittelbach, G. G. & Hall, D. J. (1981) The role of foraging profitability and
959 experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology*, 62:116–125.
- 960 Weksler, M. (2006). Phylogenetic relationships of oryzomyine rodents (Muroidea:
961 Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data.
962 *Bulletin of the American Museum of Natural History* 296:1–149.
- 963 Wilcove, D. S. & Koh, L. P. (2010) Addressing the threats to biodiversity from oil palm
964 agriculture. *Biodiversity and Conservation*, 19:999-1007.
- 965 Yaap, B., Struebig, J., Paoli, G. & Koh, L. P. (2010) Mitigating the biodiversity impacts of
966 oil palm development. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science,*
967 *Nutrition and Natural Resources*, 5(19):1-11.

- 968 Zar, J. H. (1984) Biostatistical analysis, 2nd ed. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New
969 Jersey.
- 970 Yeboua, K. & Ballo, K. (2000) Caracteristiques chimiques du sol sous palmeraie. Cahiers
971 d'études et de recherches francophones/*Agricultures*, 9:73-76.