

A escala espacial e luminosidade lunar influenciam no efeito do cenário do medo sobre o comportamento de roedores neotropicais.

Thaís Pigozzi Codo Amaral

Orientador: Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília, julho de 2019

## **Agradecimentos**

Agradeço em primeiro lugar à minha família, meus pais Marcos e Rita, meus irmãos Tahiana e Thiago, e meu noivo Luiz Henrique, que nunca mediram esforços para me ajudar em todas as situações enfrentadas durante esses dois anos. Por toda força que me deram desde o início e por acreditarem que eu era capaz, sempre me motivando e me ajudando a superar todos os desafios que este mestrado me proporcionou. Principalmente me ajudando a superar a saudade devido à distância física, que foi a parte mais difícil de toda essa experiência. Sem vocês nada disso seria possível! Esse trabalho é inteiramente dedicado a vocês.

Agradeço também aos meus amigos que sempre se fizeram presentes em minha vida, sempre me dando força e me ouvindo quando precisei. Agradeço também aos amigos de Brasília que se tornaram minha família durante essa experiência. Em especial, gostaria de agradecer a Betânia, que me acolheu em sua casa e em sua família, muitas vezes cuidando de mim como uma irmãzinha mais nova. Vocês foram essenciais para que eu conseguisse chegar até aqui.

Agradeço a orientação e dedicação do meu orientador, Professor Dr. Emerson Monteiro Vieira. Muito obrigada professor, pela oportunidade de aprender com você, por me guiar neste caminho e pela paciência em me ensinar. Posso dizer que apesar das minhas dificuldades e do tempo, que às vezes pareceu ser meu inimigo, aprendi muito com você.

Sou grata também a toda equipe do Laboratório de Ecologia de Vertebrados por todas as discussões de laboratório, nas quais aprendi muito, pelo auxílio com o desenvolvimento do meu trabalho e ajudas em campo.

Sou grata ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e a equipe de professores que me acompanhou neste processo de aprendizado.

Agradeço à Capes pela bolsa de estudos que me foi concedida, sem esta ajuda este trabalho não seria possível.

Deixo expresso aqui meu agradecimento à equipe da Reserva Ecológica do IBGE pelo apoio na realização deste projeto, sempre disponíveis a me ajudarem enquanto estive alojada na Reserva para realização dos trabalhos de campo.

Por fim, agradeço aos membros da banca que se dispuseram a doar seu tempo para avaliar e me ajudar a concluir este trabalho.

## Sumário

Resumo .....	5
Abstract.....	6
Introdução.....	7
Material e Métodos .....	12
<i>Área de estudo</i> .....	12
<i>Experimento de remoção de sementes</i> .....	13
<i>Composição da comunidade, abundância relativa e padrão de atividade das espécies</i> .....	15
<i>Análise de dados</i> .....	16
Resultados.....	17
Discussão.....	31
Referências bibliográficas .....	37
Material suplementar .....	45

## Resumo

A avaliação de como a percepção do risco de predação (“cenário do medo”) afeta as presas e quais respostas comportamentais ele pode acarretar contribui para o entendimento de como a presença de predadores afeta comunidades ecológicas. No presente estudo, investigamos o efeito da estrutura do hábitat em diferentes escalas espaciais (fitofisionomia e microhábitat) e da luminosidade lunar, como componentes do cenário do medo percebido por pequenos roedores. Para isso, avaliamos experimentalmente taxas de remoção de sementes em períodos de lua cheia e lua nova em duas fitofisionomias de Cerrado (savana neotropical): campo cerrado e cerrado *sensu stricto*. Em relação ao microhábitat, comparamos taxas de remoção e taxas de visitação das espécies às estações experimentais sob três condições: 1- com cobertura arbustiva (arbusto), 2- com cobertura graminoide e 3- sem cobertura (vegetação totalmente removida em um círculo de 3,14 m<sup>2</sup>). As taxas de remoção de sementes foram, em média, >4 vezes maiores no campo cerrado do que no cerrado *sensu stricto*. O microhábitat gramínea foi percebido como mais seguro e o solo como mais arriscado. O cerrado *sensu stricto* apresentou maiores taxas de remoção sob gramíneas, enquanto o campo cerrado não apresentou diferenças evidentes entre os microhábitats. A maioria das remoções e visitas às estações de forrageamento no campo cerrado ocorreram à noite, principalmente durante a lua nova. Por outro lado, no cerrado *sensu stricto* as taxas de remoção foram maiores durante a lua cheia, principalmente sob gramíneas. Os roedores respondem à estrutura do hábitat forrageando sob microhábitats com cobertura mais intensa próxima ao solo (gramíneas) em ambientes onde essa cobertura é escassa (cerrado *sensu stricto*). No entanto, em ambientes com ampla cobertura de gramíneas (campo cerrado), o microhábitat não é relevante para determinar os padrões de forrageamento. Nesses ambientes, há uma forte resposta à luminosidade lunar, com menos forrageamento em noites de lua cheia. Esses padrões indicam que a avaliação dos efeitos do cenário do medo em roedores neotropicais deve levar em consideração tanto diferenças comportamentais das espécies envolvidas quanto a escala espacial e variação temporal relativos a esses animais, possibilitando inferências mais robustas sobre as respostas dos mesmos.

Palavras-chave: risco de predação, comportamento anti-predador, forrageamento, estrutura do hábitat, seleção de hábitat.

## Abstract

The assessment of how predation risk ('landscape of fear') affects prey and which behavioral responses it may entail contributes to understanding how the presence of predators affects communities. In the present study, we investigated the effect of habitat structure on different spatial scales (phytophysiognomy and microhabitat) and lunar luminosity, as components of the landscape of fear perceived by small rodents. For that, we evaluated experimentally seed removal rates as a measure of perceived risk of predation in periods of full moon and new moon in two Cerrado (Neotropical savanna) phytophysiognomies: shrubby grassland (*campo cerrado*) and typical savanna (*cerrado sensu stricto*). In relation to microhabitat, we compared seed removal and visitation rates to the experimental stations under three conditions: 1- shrub cover, 2- grass cover and 3- no cover (vegetation totally removed within a circle of 3.14 m<sup>2</sup>). Seed removal rates were, on average, >4 times higher in the *campo cerrado* than in the *cerrado sensu stricto*. Grass was perceived as safer and soil as riskier among the three macrohabitats evaluated. We detected higher removal rates in the grass of the *cerrado sensu stricto*, but with no evident differences among the microhabitats in the *campo cerrado*. Most of the removals and visits to foraging stations in the *campo cerrado* occurred during the night, mainly during the new moon. On the other hand, in the *cerrado sensu stricto* removal rates were higher during the full moon, especially in the grass microhabitat. The results indicated that rodents respond to habitat structure by foraging under microhabitats with more intense cover near the ground (grass) in environments where this cover is scarce (*cerrado sensu stricto*). However, in environments with extensive grass cover (*campo cerrado*), microhabitat type is not relevant for determining the pattern of rodent foraging. In these environments, rodents show a strong response to lunar luminosity, foraging for less time during full moon nights compared to new moon nights. These patterns indicate that the evaluation of the effects of the landscape of fear on neotropical rodents should take into account not only the behavioral differences of the species involved as also the spatial scale and temporal variation related to these animals, allowing for more robust inferences about their responses.

Key words: Predation risk, anti-predator behavior, foraging, habitat structure, habitat selection

## **Introdução**

A percepção de risco de predação pode afetar diversas características comportamentais dos animais para evitar serem atacados (Lima & Dill 1990). Como consequência, esses comportamentos anti-predador podem causar efeitos ecológicos em populações, comunidades e ecossistemas (Lima 1998). Uma forma de compreender os efeitos ecológicos desse comportamento é entender como as presas avaliam o risco de predação. Evidências sugerem que presas podem perceber pistas de predadores e assim alterar seu comportamento em resposta ao risco de predação (Kotler et al. 1991, Orrock et al. 2004, Abom & Schwarzkopf 2016). A avaliação de como esse risco afeta as presas e quais respostas comportamentais ele pode acarretar contribui para o entendimento de como a presença de predadores afeta comunidades ecológicas, incluindo o declínio de espécies causado por predadores introduzidos, reintrodução de espécies raras e manejo de espécies invasoras prejudiciais (Brown et al. 1999, Blumstein et al. 2000, Griffin et al. 2000, Orrock et al. 2004, Shapira et al. 2013)

A resposta comportamental exibida por uma presa ao perceber uma situação de risco pode fazer com que ela limite ou altere o uso de habitats ou área de uso para reduzir sua vulnerabilidade frente ao predador (Brown 1999, Laundré et al. 2001, 2010, Abom & Schwarzkopf 2016, Moll et al. 2017). Essa variação espacial na percepção do risco de predação por parte da presa é conhecida como “o cenário do medo” (Gaynor et al. 2019). Esse conceito foi proposto por Laundré et al. (2001) como um modelo visual para explicar variações nas respostas comportamentais e na alocação de tempo dos animais em razão da percepção do risco de predação para explicar os padrões de uso espacial por indivíduos na paisagem física (Laundré et al. 2001, 2010, Gaynor et al. 2019).

O cenário de medo pode variar dentro de uma paisagem, onde a diversidade de habitats pode criar uma heterogeneidade espacial, que influencia não somente a diversidade e distribuição de espécies em diferentes escalas, mas também a disponibilidade de alimentos e risco de predação (Abu Baker & Brown 2010, Eccard & Liesenjohann 2014). Considerando que um habitat pode ser definido como uma área espacial em que suas variáveis físicas e químicas diferenciam-no de outro tipo de habitat e que um microhabitat é aquele cujas características do habitat dentro da área de uso do indivíduo influenciam na alocação de tempo e energia (Morris 1987), tanto a heterogeneidade entre habitats quanto dentro de habitats (microhabitats) pode direcionar

o padrão espacial de predação e da resposta das presas (Abu Baker & Brown 2010, Loggins 2016, Crego et al. 2018, Gaynor et al. 2019).

Muitos aspectos da vida das presas são influenciados pelo risco de predação, como o uso de habitats e microhabitats, forrageamento, reprodução e deslocamento (Brown 1999, Laundré et al. 2010, Abom & Schwarzkopf 2016). Dessa forma, um predador pode não só causar efeitos letais, mas também efeitos não-letais que podem influenciar direta ou indiretamente o comportamento de presas (Brown 1999, Laundré et al. 2010). Assim, o ato de forragear requer custos importantes que devem ser levados em consideração nas decisões da presa de escolha do local (Brown 1988, Brown et al. 1999, Laundré et al. 2001, 2009). Essa deve assegurar um equilíbrio entre suas necessidades alimentares e sua segurança dentro de determinado habitat (Brown 1988, Brown et al. 1999, Laundré et al. 2001, 2009).

Presas podem responder ao comportamento de predadores por meio da resposta a pistas indiretas. Pode haver, por exemplo, variação no período de atividade, evitando períodos em que predadores são mais ativos (Kohl et al. 2018), por meio da percepção da luminosidade lunar, forrageando menos em noites mais claras (Kotler et al. 1991, Prugh & Golden 2014, Palmer et al. 2017, Pratas-Santiago et al. 2017). Presas poderiam também perceber a variação no risco de predação em função da estrutura do habitat, forrageando mais sob tipos de cobertura vegetal nos quais o risco de predação por predadores visualmente orientados é menor (Kotler et al. 1991), ou forrageando mais próximos de abrigos (Thorson et al. 1998). Além disso, também podem responder à percepção de pistas diretas, como odores (Dickman & Doncaster 1984, Apfelbach et al. 2005) e abundância de predadores (Abom & Schwarzkopf 2016).

No caso de roedores como presas, dados robustos sugerem que roedores percebem mais pistas indiretas do que diretas (Orrock et al. 2004), e a estrutura do habitat desempenha um papel importante no cenário do medo por ser uma das pistas indiretas mais utilizadas (Schmidt & Kuijper 2015). O efeito do cenário do medo pode ser mais evidente em habitats heterogêneos, onde a diversidade estrutural do habitat afeta as oportunidades de escapar, esconder-se, detectar, criar emboscadas e capturar presas (Eccard & Liesenjohann 2014, Schmidt & Kuijper 2015). Características do habitat como disponibilidade, localização e características estruturais da cobertura vegetal podem influenciar a letalidade do predador e a vulnerabilidade ou capturabilidade da presa

(Laundré et al. 2009). Essa variação induz a presa à percepção de diferentes níveis de risco de predação no ambiente (Laundré et al. 2009). Portanto, escolher habitats mais seguros e que garantam suas necessidades alimentares, pode garantir o melhor *trade-off* possível para a presa entre sua segurança e necessidades energéticas (Brown 1999, Menezes et al. 2018).

Pequenos roedores são altamente sensíveis à estrutura da vegetação e respondem de maneira distinta aos ambientes com diferentes proporções de vegetação (Abu Baker & Brown 2010, Loggins 2016). Em geral, esses animais forrageiam em locais onde se sentem mais seguros de seus predadores (Loggins 2016). Dessa forma, a segurança para eles é frequentemente associada à disponibilidade de cobertura de arbustos, altura de gramíneas ou detritos de folhas, dependendo da espécie (Kotler et al. 1991, Jacob & Brown 2000, Mohr et al. 2003, Loggins 2016). A ocorrência do roedor *Microtus arvalis*, por exemplo, tem uma forte relação com o tipo de microhabitat, onde a altura da grama muda a percepção de segurança dessa espécie, de maneira que a grama cortada é percebida como mais arriscada do que a grama alta (Jacob & Brown 2000). Isso porque aparentemente percebem um risco maior de predação nos microhabitats mais abertos, onde ficam mais expostos a predadores como aves e mamíferos carnívoros de médio e grande porte (Kotler et al. 1991, Bueno & Motta-Junior 2015). No entanto, essa percepção pode variar em relação ao tipo de ambiente e tipos de possíveis predadores, pois em microhabitats mais fechados, esses animais podem ser mais susceptíveis de serem predados por cobras, por exemplo (Abom & Schwarzkopf 2016, Menezes et al. 2018).

Assim como a estrutura do habitat, a luminosidade lunar tem sido frequentemente documentada sobre sua influência no comportamento de muitos mamíferos noturnos, incluindo roedores (Michalski & Norris 2011, Prugh & Golden 2014). Muitas espécies de roedores percebem um maior risco de predação quando há maior luminosidade lunar (Kotler et al. 1991, Prugh & Golden 2014). Desta forma, a intensidade da iluminação pode afetar a maneira como esses animais se comportam. Esses podem evitar ou reduzir o uso de habitats ou microhabitats abertos e restringir suas atividades de forrageamento somente durante períodos mais claros (Kotler et al. 1991, Pratas-Santiago et al. 2017). Embora muitos estudos tenham examinado a influência da luminosidade lunar na atividade de roedores, ainda existem lacunas a serem preenchidas sobre seu efeito na percepção de risco de predação e na resposta comportamental desses animais (Michalski & Norris 2011, Prugh & Golden 2014).

A percepção de risco de predação por roedores pode ser medida usando a chamada “densidade de desistência” (*giving-up density*, ou GUD). Essa metodologia foi criada por Brown (1988), a partir da combinação da teoria do forrageamento ótimo e uso ideal de manchas (MacArthur & Pianka 1966, Charnov 1976) com mecanismos da teoria de coexistência de recursos (Tilman 1982), para estudar comportamento de forrageamento, risco de predação, preferência de hábitat e coexistência de espécies. A GUD possibilita a obtenção de uma medida quantitativa do risco de predação percebido pelo animal. Esse risco é indicado pela quantidade de alimento deixado no local quando ele "desiste" de se alimentar, sendo que quanto maior o risco maior a quantidade de alimento remanescente (Brown 1988). Dessa forma, muitos estudos têm utilizado as densidades de desistência como um indicador comportamental para quantificar o uso de hábitats e microhábitats, e os custos de forrageamento específicos do hábitat (Brown 1988, Brown & Kotler 2004, Abu Baker & Brown 2010).

Na savana africana, por exemplo, roedores consomem mais sementes em microhábitats com cobertura arbustiva do que em microhábitats sem cobertura distantes de arbustos, despendendo mais tempo para forragear nestes locais percebidos como mais abrigados (Loggins 2016). À medida que o alimento se encontra mais longe do arbusto, menos tempo é gasto para forragear naquele local. Isso indica que a GUD de roedores pode atingir um valor máximo a poucos metros da cobertura arbustiva, o que sugere que cenários do medo podem conter altos e baixos frequentes e extremos, uma vez que os valores de GUD podem variar de seu valor mínimo para seu valor máximo no espaço de apenas alguns metros (Loggins 2016, Menezes et al. 2018).

Estudos sobre cenário do medo com pequenos roedores têm sido desenvolvidos em diversas regiões em todo o mundo (Orrock et al. 2004, Abom & Schwarzkopf 2016, Loggins 2016). No entanto, estudos de campo sobre esse tema são escassos na região neotropical (e.g., Crego et al. 2018), especialmente no Brasil (ver porém Menezes et al. 2018). Alguns estudos realizados nos neotrópicos sobre seleção de microhábitats por pequenos roedores (Henriques & Alho 1991, Dalmagro & Vieira 2005, Vieira et al. 2005, Rocha et al. 2011) sugerem padrões de uso de microhábitats compatíveis com o efeito esperado em função de um cenário do medo para esses animais. No entanto, nenhum desses estudos investigou diretamente o cenário do medo. Roedores das savanas e florestas neotropicais compõe um grupo extremamente rico em espécies (Paglia et al. 2012) e expostos a altas taxas de predação associadas a uma diversidade de predadores

geralmente maior do que as espécies de regiões temperadas ou desérticas. Isso pode fazer com que roedores neotropicais apresentem respostas distintas relacionadas ao cenário do medo em comparação com as espécies dessas regiões (Wasko et al. 2014).

No presente estudo, nos propusemos a investigar o efeito da estrutura do hábitat em diferentes escalas espaciais (fitofisionomia e microhábitat) e da luminosidade lunar, como componentes do cenário do medo percebido pelos roedores. Para isso, avaliamos experimentalmente as taxas de remoção de sementes e ocorrência das espécies em duas fitofisionomias típicas de formações não florestais do Cerrado (savana neotropical) no Brasil central, campo cerrado e cerrado *sensu stricto*. Essas formações variam, no entanto, na proporção relativa de cobertura por gramíneas e de cobertura arbórea. O campo cerrado possui cobertura predominantemente graminoide, com poucos arbustos esparsos e sem cobertura arbórea, enquanto o cerrado *sensu stricto* possui cobertura predominantemente arbóreo-arbustivo com pouca cobertura graminoide em comparação ao campo cerrado (Eiten 1972, Ribeiro & Walter 2008). Em relação ao microhábitat, nós comparamos taxas de remoção de sementes e ocorrência dos animais (avaliada pelas taxas de visitação as estações experimentais) sob três condições experimentais: 1- com cobertura arbustiva (arbusto), 2- com cobertura graminoide (gramínea) e 3- sem cobertura (solo exposto por remoção ativa da vegetação). Como as taxas de remoção e efeito da luminosidade nas mesmas podem ser influenciadas tanto pela espécie de roedor presente como também pelo padrão de atividade dos mesmos (diurnos ou noturnos), nós avaliamos também a composição das espécies de roedores bem como atividade diária dos mesmos.

Considerando os possíveis efeitos do cenário do medo nestas duas fitofisionomias e três tipos de microhábitats distintos em termos de cobertura vegetal, avaliamos a hipótese que o medo de predação altera o comportamento de forrageamento de roedores, fazendo com que selecionem fitofisionomias e microhábitats com maior cobertura vegetal para forragear, pois percebem como locais mais seguros de predadores (Jacob & Brown 2000, Loggins 2016, Crego et al. 2018). Assim, considerando que componente arbustivo-arbóreo seja importante para a proteção contra predadores visualmente orientados, nossa expectativa era de que as GUDs seriam menores (indicado por taxas de remoção de sementes mais altas) no cerrado *sensu stricto* do que no campo cerrado. Já entre os microhábitats, as GUDs seriam menores nos arbustos do que nos demais microhábitats. Esperamos também que os microhábitats com cobertura arbustiva funcionem mais como sítios seguros no cerrado *sensu stricto* do que no campo cerrado, uma vez que o efeito

diferenciado dos arbustos como sítios seguros em fitofisionomias com maior e com menor cobertura de gramíneas influencia na percepção de risco pelos roedores entre as áreas de estudo.

Além disso, avaliamos a hipótese de que o efeito da luminosidade influencia na percepção de risco dos roedores, de maneira que o período de atividade das espécies (diurno ou noturno) levem a respostas distintas em relação à cobertura vegetal e que espécies noturnas respondam de forma distinta em períodos de lua cheia e lua nova (Kotler et al. 1991, Prugh & Golden 2014, Pratas-Santiago et al. 2017). Assim, esperamos que as taxas de visitação às estações experimentais sejam menores durante o dia do que a noite, e que as espécies diurnas utilizem fitofisionomias e microhábitats com maior cobertura vegetal em comparação com as espécies noturnas. Entre as espécies noturnas, esperamos que durante os períodos de lua nova as taxas de remoção aumentem em relação aos períodos de lua cheia em fitofisionomias mais abertas como o campo cerrado e em microhábitats mais abertos, como o solo exposto.

## **Material e Métodos**

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR-IBGE) (15°56'53.55" S, 47°52'42.45" W), localizada no centro-sul do Distrito Federal, a cerca de 25 km do centro de Brasília, Brasil. A Reserva compõe um mosaico de áreas protegidas, fazendo parte da Área de Preservação Ambiental Gama e Cabeça de Veado (APA Gama e Cabeça de Veado) e da Zona Núcleo da Reserva da Biosfera do Cerrado. Esta região possui clima tropical chuvoso (Aw segundo a classificação de Köppen), caracterizado por uma estação seca e fria entre os meses de maio e setembro, e uma estação chuvosa e quente entre os meses de outubro e abril (Eiten 1972; Ribeiro & Walter 2008). A temperatura média é de 20,1 °C com precipitação média de 1.300 a 1.600 mm (Ribeiro & Walter 2008).

O experimento foi desenvolvido em duas áreas com fitofisionomias com diferentes proporções de cobertura arbórea, arbustiva e herbácea. Uma fitofisionomia de campo cerrado (15°57'5.5" S, 47°52'3.03" W), caracterizada por uma vegetação herbáceo-arbustiva, predominantemente graminoide, com alguns arbustos e subarbustos esparsos e menos de 5% de cobertura arbórea; e uma fitofisionomia de cerrado *sensu*

*stricto* (15°57'12.2" S, 47°52'20.45" W) caracterizada por uma vegetação predominantemente arbóreo-arbustiva, com cobertura arbórea de 20% a 50% e altura média de 3 a 6 m, inclinadas e tortuosas, com ramificações irregulares e retorcidas, alguns arbustos e subarbustos espalhados e vegetação herbácea com menor cobertura graminoide em comparação com o campo cerrado (Ribeiro & Walter 2008). As fitofisionomias eram distantes uma da outra 325 m. Como essa distância é aproximadamente oito vezes maior que a maior distância de deslocamento de um pequeno roedor dentro da sua área de vida (Vieira et al. 2005), consideramos que as fitofisionomias são independentes uma da outra.

#### *Experimento de remoção de sementes*

Para avaliar a percepção do risco de predação percebido pelos roedores, utilizamos experimentos para avaliar as taxas de remoção de sementes, as quais representam o inverso da densidade de desistência (*Giving-up Density* – GUD), método que tem sido amplamente utilizado para estudar o comportamento de forrageamento em roedores (Brown 1988, Orrock et al. 2004, Bedoya-Perez et al. 2013). Em cada fitofisionomia, estabelecemos 30 blocos amostrais com espaçamento mínimo de 20 m entre eles, a fim de garantir independência amostral, e distantes no mínimo 10 m da borda. Cada bloco era formado por três microhábitats distintos em relação à cobertura vegetal: um microhábitat que proporcionasse cobertura arbustiva (arbusto, variando de 1 a 3 m de altura), um que proporcionasse cobertura graminoide (gramínea) e um sem cobertura (solo exposto), onde removi completamente a vegetação graminoide em uma área circular de 2 m diâmetro. Estes microhábitats eram distantes uns dos outros 5 m, dispostos em um padrão triangular. Esse procedimento foi devido ao fato de espécies de roedores responderem de maneira distinta a alturas diferentes de vegetação a poucos metros (Jacob & Brown 2000; Mohr et al. 2003; Loggins 2016; Menezes et al. 2017).

Em cada campanha de campo, selecionamos aleatoriamente 10 blocos amostrais em cada fitofisionomia para serem amostrados. Em cada um dos microhábitats (arbusto, gramínea e solo) instalamos estações de forrageamento, onde colocamos placas de Petri (9 cm de diâmetro) com 20 sementes de girassol e preenchidas com areia, de maneira que algumas sementes ficavam visivelmente expostas e outras cobertas pela areia, a fim de simular um cenário de forrageamento natural onde há custos associados com o tempo gasto de forrageamento (Brown 1988, Bedoya-Perez et al. 2013). A partir da quarta campanha, aumentamos o número de sementes disponibilizadas nas placas para 30, devido ao esgotamento rápido de sementes em alguns casos. Sobre as placas de Petri

colocamos uma gaiola de exclusão parcial (24 cm x 24 cm x 8 cm, malha = 1 cm, com uma abertura de cada lado ao longo da borda inferior de 12 cm de largura e 4 cm de altura), que só permitia acesso de pequenos mamíferos (< 300 g), impedindo a remoção das sementes por aves e vertebrados de médio e grande porte (como em Iob & Vieira 2008). Para impedir o acesso e possível remoção de sementes por invertebrados, aplicamos cola entomológica em um prato plástico (15 cm de diâmetro) colocado embaixo das placas de Petri, gerando uma barreira para passagem destes animais. Revisamos as estações de forrageamento após cinco noites consecutivas e registramos o número de sementes removidas em cada uma delas.

Realizamos o experimento entre 25 de julho e 27 de outubro de 2018, período que compreende a estação seca (julho a setembro) e início da estação chuvosa (outubro) na região. No total, realizamos sete campanhas, três campanhas durante a lua nova e quatro durante a lua cheia. Os períodos dessas campanhas foram selecionados utilizando informações sobre a fase da lua e seu percentual de visibilidade dado para a área (usando [www.mooncalc.org](http://www.mooncalc.org) por Hoffman 2015), de maneira que houvesse noites com menor percentual de visibilidade (noites de lua nova, < 15% de visibilidade) e noites com maior percentual de visibilidade (noites de lua cheia, > 90% de visibilidade). A maioria das campanhas foram realizadas durante o período de seca, quando a presença de nuvens é mínima ou praticamente ausente. Embora picos de precipitação sejam comuns em outubro, apenas uma única campanha de lua cheia apresentou alta nebulosidade e precipitação. Inspeccionando os dados, podemos verificar que não houve diferença evidente nas taxas de remoção nessa última campanha em relação às outras campanhas de lua cheia. Desta forma, assumimos que a presença de nuvens nesse período não foi suficiente para influenciar o efeito da fase lunar no padrão de atividade e forrageamento dos roedores.

Para avaliar a frequência de visitação dos roedores às gaiolas de exclusão e também identificar as espécies que estavam removendo as sementes colocamos fitas adesivas dupla face nas entradas das gaiolas para coletar pelos dos animais. Revisamos as gaiolas duas vezes ao dia: no início da manhã, logo após o nascer do sol (às 06h00), e no fim da tarde, cerca de 1h30 antes do pôr do sol (às 17h00). As fitas com pelos eram recolhidas e repostas. Com isso, identificamos quais espécies visitaram as estações e potencialmente removeram as sementes durante o período diurno e noturno.

Retiramos os pelos das fitas adesivas dupla face utilizando um solvente, de maneira que não danificasse a estrutura do pelo. O processo de limpeza, preparação das impressões cuticulares e medulares dos pelos-guarda seguiu a metodologia proposta por Quadros e Monteiro-Filho (2006a) com algumas adaptações brevemente descritas a seguir. Para a identificação do padrão da cutícula (camada mais externa do pelo), pressionamos com as mãos o pelo em uma fina camada de esmalte de unhas incolor e, após deixar secar, retiramos o pelo com a ponta dos dedos. Para identificação do padrão medular (camada mais interna) o pelo foi exposto à água oxigenada 40 volumes com pó descolorante para acelerar o clareamento. Após cerca de 40 minutos em processo de clareamento, lavamos o pelo e preparamos lâminas temporárias com água. Não fizemos cortes nos pelos, conforme sugeriram Quadros e Monteiro-Filho (2006a), visto que não encontramos dificuldade em reconhecer os padrões medulares. Utilizamos a nomenclatura sugerida por Quadros e Monteiro-Filho (2006b) para identificar os padrões dos pelos-guarda. Analisamos as lâminas em microscópio óptico, modelo OLYMPUS CX40RF200 (fabricado no Japão), com aumento de 400x.

#### *Composição da comunidade, abundância relativa e padrão de atividade das espécies*

Para avaliar a composição da comunidade de roedores, abundância relativa e padrão de atividade das espécies, utilizamos duas metodologias: captura de roedores e armadilhas fotográficas (*camera traps*). Realizamos duas campanhas de captura de roedores durante o intervalo entre as campanhas do experimento de remoção de sementes. As campanhas tiveram duração de cinco noites consecutivas, sendo uma realizada em setembro de 2018, ainda durante a estação seca, e outra em outubro de 2018, na transição entre estação seca e chuvosa. Em cada microhábitat (arbusto, gramínea e solo), colocamos uma armadilha do tipo *Sherman*® (9 cm x 9,5 cm x 23 cm), totalizando 100 armadilhas em cada fitofisionomia. Para totalizar 100 armadilhas estabelecemos mais três blocos amostrais em cada fitofisionomia, utilizados apenas para esta etapa do experimento. Todas as armadilhas foram equipadas com um relógio digital que indicava o horário de captura dos animais, a fim de identificar o padrão de atividade das espécies capturadas (como em Paise & Vieira 2006). Iscamos as armadilhas com uma mistura homogênea de farinha de milho, banana, pasta de amendoim, essência de baunilha e óleo de sardinha. As armadilhas foram revisadas todos os dias pela manhã, por volta das 07h30, e a isca renovada quando necessário. O esforço amostral total foi de 2.000 armadilhas-noite. Registramos as espécies, localização, horário de captura, sexo, peso e medidas corporais

de cada animal capturado. Os animais foram marcados com brincos específicos para pequenos mamíferos (modelo 1005-1; National Band & Tags Co., Newport, KY, USA) e soltos no mesmo local de captura logo após serem identificados.

Durante o experimento de remoção das sementes, para auxiliar na identificação de quais espécies visitaram as estações de forrageamento, seu padrão de atividade e para identificar potenciais predadores, instalamos armadilhas fotográficas (*camera traps*) em ambas fitofisionomias (sete *camera traps* em cada) em algumas estações de forrageamento. As *camera traps* foram instaladas em arbustos ou em estacas colocadas acima das estações, cerca de 50 cm a 1 m do chão, com inclinação para as gaiolas de exclusão (Mohr *et al.* 2003; Bedoya-Perez *et al.* 2013; Abom & Schwarzkopf 2016). Colocamos as câmeras para registrar três fotos por segundo, e consideramos o primeiro registro como sendo um indivíduo e desconsideramos os registros subsequentes no intervalo de 30 minutos. As *camera traps* ficaram ativas durante todo o período de coleta de dados, totalizando um esforço de 11760 *camera trap*-hora.

#### *Análise de dados*

Para analisar o efeito das fitofisionomias, microhábitats e da fase lunar na taxa de remoção de sementes, procedemos a uma seleção de modelos conforme sugerido por Burnham & Anderson 2002. Nós utilizamos a proporção de sementes removidas pelos roedores em relação ao total como nossa variável dependente e como variáveis preditoras fitofisionomia (campo cerrado, cerrado *sensu stricto*), microhábitat (arbusto, gramínea, solo) e fase lunar (cheia, nova), e a interação entre elas. Consideramos o bloco amostral aninhado à área como fator aleatório, pois não nos interessava a variação entre esses blocos. Nós analisamos os dados usando modelo linear misto generalizado (função *glmer*) do pacote lme4 (Bates *et al.* 2015) com distribuição binomial e log link no programa R (R Core Team 2019). Aplicamos a função “dredge” do pacote MuMIn (seleção automática de modelos, Barton 2013) ao modelo cheio, que inclui todos os possíveis modelos ( $n = 19$ ), para identificar quais variáveis preditoras foram determinantes mais importantes na taxa de remoção de sementes. Os modelos foram ranqueados de acordo com o Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc). Aplicamos a função “model.avg” à seleção de modelos para obter as estimativas médias das variáveis preditoras dos modelos que foram considerados suportados por valores de  $\Delta AICc < 6$  (Burnham & Anderson 2002).

Para avaliar se houve relação da visitação (indicada pela presença de pelos) com o período (diurno ou noturno) e microhábitat, realizamos uma seleção de modelos seguindo a mesma metodologia de análise de dados utilizada para a remoção de sementes. Considerando que houve um baixo número de registros de pelos no cerrado *sensu stricto* durante todo o período amostral ( $n = 7$ ), optamos por analisar os registros de pelos apenas para o campo cerrado. Procedemos a seleção de modelos para o campo cerrado considerando os dados de presença ou ausência de pelos como variável dependente e os fatores microhábitat, período (diurno ou noturno) e a interação entre eles como variáveis preditoras. Consideramos o bloco amostral aninhado ao período como fator aleatório. Da mesma forma, procedemos uma seleção de modelos apenas para os dados de registros de pelos noturnos no campo cerrado, a fim de verificar se houve diferença entre as fases lunares. Nós utilizamos os dados de presença ou ausência de pelos como variável dependente e os fatores microhábitat, fase lunar e a interação entre eles como variáveis preditoras, e consideramos o bloco amostral aninhado à fase lunar como fator aleatório.

Para obter o padrão de atividade das espécies, agrupamos os registros de capturas e de armadilhas fotográficas em classes de horários (a cada três horas) para cada espécie. Consideramos apenas as capturas em que os relógios funcionaram ( $n = 36$ ) e os registros de armadilhas fotográficas que foram possíveis de identificar a espécie ( $n = 20$ ). Com isso, calculamos a proporção de registros para cada espécie dentro das oito classes de horário para ambas fitofisionomias.

## **Resultados**

### *Composição da comunidade, abundância relativa e padrão de atividade das espécies*

No total, registramos 42 capturas de 25 indivíduos pertencentes a quatro espécies de roedores (Tabela 1), resultando em um sucesso total de captura de aproximadamente 2,1%. A riqueza de espécies foi maior no cerrado *sensu stricto*, com uma abundância total similar nas duas fitofisionomias. No entanto, apenas no campo cerrado houve uma forte dominância de *Necromys lasiurus* (Tabela 1). Registramos, com as *camera traps*, as quatro espécies visitando as estações de forrageamento, e o sucesso total de registros foi de aproximadamente 2%. A única espécie com evidente atividade diurna foi *N. lasiurus*, porém com algum grau de atividade noturna. Essa espécie apresentou um pico entre 06h00 e 09h00, e outro entre 15h00 e 18h00. Já os outros três roedores capturados (*Calomys tener*, *Calomys expulsus* e *Cerradomys scotti*), apresentaram padrões de

atividade essencialmente noturnos (Figura 1). Registramos também, por meio de avistamentos, presença de vestígios e registros fotográficos, a presença de alguns predadores nas áreas como, cascavel (*Crotalus durissus*), jararaca (*Bothrops* sp.), teiú (*Tupinambis duseni*), carcará (*Caracara plancus*), lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*) e cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous*).

Tabela 1. Total de indivíduos capturados (total de capturas) das espécies de roedores que ocorreram nas duas fitofisionomias de Cerrado e nos três tipos de microhabitat (para indivíduos, consideramos a 1ª captura) amostrados na RECOR-IBGE, Brasília, Brasil.

Espécies	Campo cerrado				Cerrado <i>sensu stricto</i>			
	Arbusto	Gramínea	Solo	Total	Arbusto	Gramínea	Solo	Total
<i>Calomys expulsus</i>	-	-	-	-	2 (5)	1 (2)	3 (5)	6 (12)
<i>Calomys tener</i>	2 (2)	-	2 (2)	4 (4)	-	2 (2)	1 (1)	3 (3)
<i>Cerradomys scotti</i>	-	-	-	-	-	1 (2)	1 (3)	2 (5)
<i>Necomys lasiurus</i>	3 (6)	6 (9)	- (2)	9 (17)	-	1 (1)	-	1 (1)
Total	5 (8)	6 (9)	2 (4)	13 (21)	2 (5)	5 (7)	5 (9)	12 (21)
Riqueza	2	1	2	2	1	4	3	4

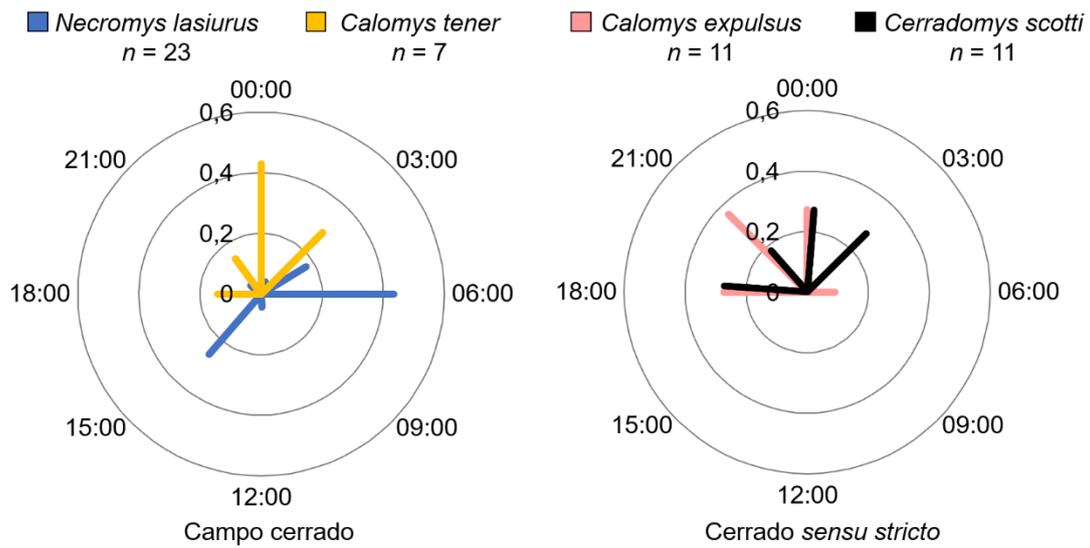


Figura 1. Padrão de atividade das espécies capturadas nas armadilhas *Sherman*® e identificadas nas *camera traps* em relação às horas do dia em campo cerrado (esquerda) e em cerrado *sensu stricto* (direita) na RECOR-IBGE, Brasília, Brasil.

### *Experimento de remoção de sementes*

As taxas de remoção foram, em média, quatro vezes maiores no campo cerrado do que no cerrado *sensu stricto* (Figura 2). O processo de seleção de modelos para o efeito dos fatores avaliados nas taxas de remoção indicou que o modelo com melhor suporte incluiu as variáveis preditoras fitofisionomia, microhábitat, fase lunar e os quatro efeitos de interação (Tabela 2). Considerando a estimativa média dos parâmetros dos modelos suportados (model averaging), o tipo de formação fitofisionômica demonstrou ser um importante preditor da densidade de desistência (Tabela 3). Com relação aos microhábitats, de maneira geral, a gramínea foi o microhábitat com maior taxa de remoção, seguida pelo arbusto (Figura 2). Em contraste, o microhábitat solo teve uma taxa de remoção significativamente menor (Tabela 3). Quando consideramos a interação entre fitofisionomias e microhábitats, houve uma maior taxa de remoção no microhábitat gramínea relativa aos outros dois microhábitats no cerrado *sensu stricto* em comparação com o campo cerrado (Figura 2).

A fase lunar também foi um importante fator afetando as taxas de remoção. De maneira geral, houve uma maior remoção de sementes em períodos de lua nova do que em períodos de lua cheia (Figura 2, Tabela 3). A interação entre fitofisionomias e fase lunar indicou um maior efeito da lua no campo cerrado em comparação com o cerrado *sensu stricto*. A taxa de remoção no campo cerrado foi três vezes maior na lua nova do que na lua cheia, enquanto que o efeito da lua no cerrado *sensu stricto* foi bem menos evidente, variando em função do microhábitat. Em relação à interação das fases lunares com os microhábitats no cerrado *sensu stricto*, somente em gramínea houve uma evidente redução na taxa de remoção de sementes na lua nova em relação à lua cheia (Figura 2, Tabela 3).

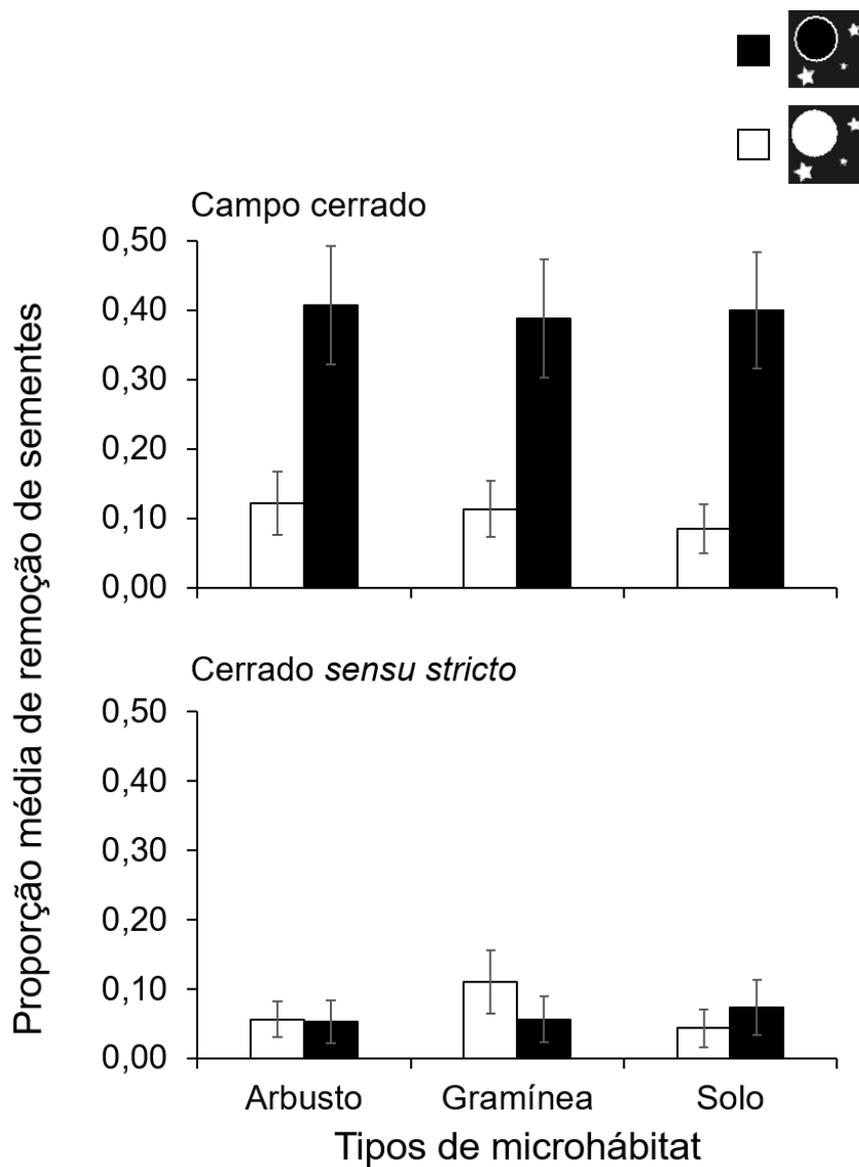


Figura 2. Proporção média de remoção de sementes nos três microhábitats amostrados em duas fitofisionomias de Cerrado (campo cerrado e cerrado *sensu stricto*) em noites de lua cheia (barras claras) e lua nova (barras escuras), no período de julho a outubro de 2018, em Brasília, Brasil. Barras de erro representam o erro padrão.

Tabela 2. Conjunto de modelos candidatos para proporção de remoção de sementes como variável dependente, e as seguintes variáveis preditoras: fitofisionomia (FITO; campo cerrado ou cerrado *sensu stricto*, microhábitat (MICRO; solo exposto, cobertura de gramíneas, cobertura por arbusto), fase lunar (LUA; nova ou cheia) e a interação entre elas. Os modelos são exibidos de acordo com a classificação do “melhor” modelo (somente aqueles com  $\Delta AICc < 6$ ), indicado por AICc,  $\Delta AICc$ , número de parâmetros ( $K$ ), peso do modelo ( $w$ ) e log likelihood (LogLik). O símbolo '+' indica os fatores que foram incluídos em cada modelo.

FITO	MICRO	LUA	FITO:LUA	FITO:MICRO	MICRO:LUA	MICRO:FITO:LUA	AICc	$\Delta AICc$	$K$	$w$	LogLik
+	+	+	+	+	+	+	4488,6	0	14	0,828	-2229,76
+	+	+	+	+	+		4491,7	3,14	12	0,172	-2233,47

Tabela 3. Estimativas dos parâmetros, erro padrão e intervalo de confiança de 95% da média dos modelos selecionados para taxa de remoção de sementes. O intercepto inclui os níveis de referência das variáveis independentes (i. e. campo cerrado, microhábitat arbusto e lua cheia).

Parâmetros	$\beta$	SE	2.5%	97.5%	$z$	$P$
Intercepto	-2,608	0,409	-3,413	-1,803	6,351	< 0,001
Cerrado <i>sensu stricto</i>	-1,208	0,599	-2,387	-0,030	2,010	0,044
Lua nova	1,398	0,162	1,080	1,715	8,628	< 0,001
Microhábitat gramínea	-0,147	0,148	-0,439	0,144	0,989	0,322
Microhábitat solo	-0,478	0,146	-0,764	-0,192	3,275	0,001
Cerrado <i>sensu stricto</i> : lua nova	-1,094	0,286	-1,657	-0,532	3,814	0,0001
Cerrado <i>sensu stricto</i> : microhábitat gramínea	0,970	0,248	0,483	1,457	3,903	< 0,001
Cerrado <i>sensu stricto</i> : microhábitat solo	0,253	0,239	-0,216	0,722	1,058	0,290
Gramínea : lua nova	-0,033	0,227	-0,478	0,413	0,144	0,885
Solo : lua nova	0,477	0,203	0,079	0,876	2,349	0,019
Cerrado <i>sensu stricto</i> : microhábitat gramínea : lua nova	-0,825	0,346	-1,504	-0,145	2,379	0,017
Cerrado <i>sensu stricto</i> : microhábitat solo : lua nova	-0,013	0,360	-0,721	0,694	0,037	0,970

### *Frequência de visitação às gaiolas de exclusão*

Para a avaliação da frequência de visitação às gaiolas de exclusão, inferida pela presença de pelos nas mesmas, houve um total de 280 períodos diurnos e 350 noturnos, considerando todo o período de amostragem (sete campanhas de cinco dias - cinco períodos noturnos e quatro diurnos) e todas as estações de forrageamento (10 estações). Obtivemos ao longo desses períodos um total de 60 registros de pelos, relativos a três espécies de roedores, nas estações de forrageamento. A maioria dos registros ocorreu no campo cerrado ( $n = 53$ ), com um forte predomínio de registros de *N. lasiurus*, pois houve um único registro de uma outra espécie (de *C. expulsus*, que não foi considerado nas análises). Já no cerrado *sensu stricto*, embora com bem menos registros no total ( $n = 7$ ), essa dominância de *N. lasiurus* não ocorreu (Figura 3a).

A seleção de modelos para presença ou ausência de pelos nos microhábitats durante o período diurno e noturno no campo cerrado indicou um maior suporte para os modelos que incluíram Período, a interação entre Período e Microhábitat (Tabela 4). A estimativa média dos parâmetros dos modelos (model average) indicou o período noturno como variável preditora mais importante (Tabela 5), sendo que nesse período houve mais do que o dobro de visitas em relação ao período diurno (Figura 3a). Considerando somente o período noturno, a seleção de modelos para a relação da presença ou ausência de pelos com os microhábitats e as fases lunares indicou o modelo que inclui apenas fase lunar como o de melhor suporte (Tabela 6). A estimativa média dos parâmetros modelos suportados (model average) indicou diferença significativa no registro de pelos somente para essa variável preditora, indicando que o maior número de visitas às estações de forrageamento no campo cerrado ocorreram no período noturno durante a lua nova, sem um efeito evidente do tipo de microhábitat (Figura 3b, Tabela 7).

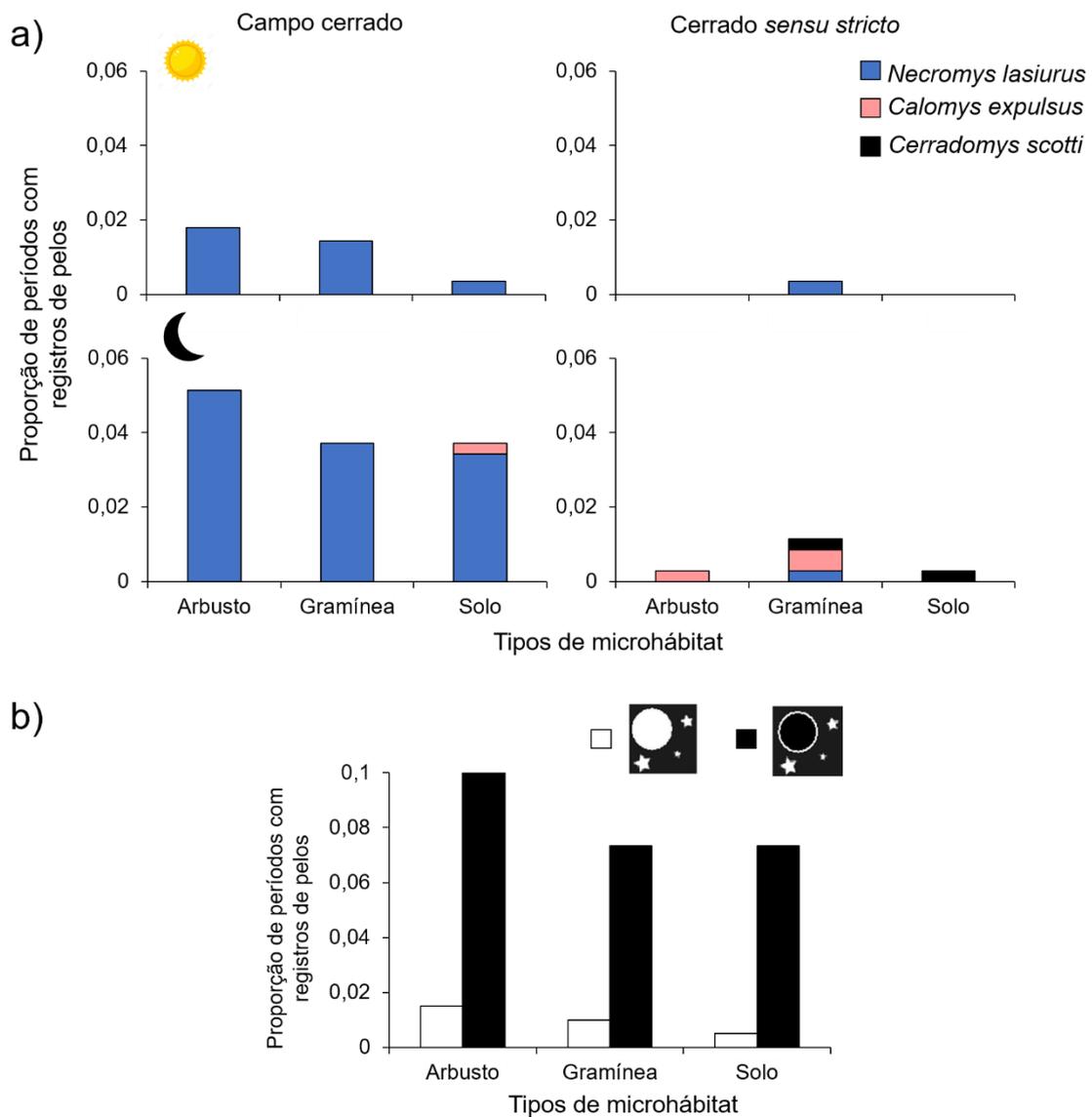


Figura 3. a) Proporção de registros de pelos nas estações de forrageamento (gaiolas de exclusão parcial) localizadas em três tipos de microhábitat em fitofisionomias de campo cerrado e de cerrado *sensu stricto*, nos períodos diurno e noturno, relativos às três espécies de roedores identificadas. Houve um total de 280 períodos diurnos e 350 noturnos, considerando todo o período de amostragem (sete campanhas de cinco dias - cinco períodos noturnos e quatro diurnos) e todas as estações de forrageamento (10 estações). b) Proporção de registros de pelos de *Necromys lasiurus* nas estações de forrageamento (gaiolas de exclusão parcial) localizadas em três tipos de microhábitats no campo cerrado no período noturno, em noites de lua cheia (barras claras) e lua nova (barras escuras).

Tabela 4. Conjunto de modelos candidatos para presença ou ausência de pelos como variável dependente, e microhábitat, período (diurno ou noturno) e a interação entre eles como variáveis preditoras. Os modelos são exibidos de acordo com a classificação do melhor modelo (somente aqueles com  $\Delta AICc < 6$ ); indicado por AICc,  $\Delta AICc$ , número de parâmetros (K), peso do modelo (w) e log likelihood (LogLik). O símbolo '+' indica os fatores que foram incluídos em cada modelo.

Microhábitat	Período	Microhábitat:Período	AICc	$\Delta AICc$	K	w	LogLik
	+		452	0	4	0,519	-221,995
+	+		453,5	1,47	6	0,248	-220,72
			454,8	2,78	3	0,129	-224,392
+			456,3	4,25	5	0,062	-223,117
+	+	+	457	5,04	8	0,042	-220,488

Tabela 5. Estimativas dos parâmetros, erro padrão e intervalo de confiança de 95% da média dos modelos selecionados para presença ou ausência de pelos no campo cerrado. O intercepto inclui os níveis de referência das variáveis independentes (i. e. microhábitat arbusto e período diurno).

Parâmetros	$\beta$	SE	2.5%	97.5%	$z$	$P$
Intercepto	-5,461	0,772	-6,975	-3,947	7,069	< 0,001
Período noturno	1,472	0,702	0,097	2,848	2,098	0,036
Microhábitat gramínea	-0,327	0,398	-1,107	0,454	0,820	0,412
Microhábitat solo	-0,599	0,464	-1,510	0,311	1,290	0,197
Período noturno : microhábitat gramínea	-0,132	0,792	-1,685	1,421	0,167	0,868
Período noturno : microhábitat solo	0,500	0,940	-1,344	2,343	0,531	0,595

Tabela 6. Conjunto de modelos candidatos para presença ou ausência de pelos como variável dependente, e microhábitat, fase lunar e a interação entre eles como fatores. Os modelos são exibidos de acordo com a classificação do melhor modelo, indicado por AICc,  $\Delta$ AICc, número de parâmetros ( $K$ ), peso do modelo ( $w$ ) e log likelihood (LogLik). O símbolo '+' indica os fatores que foram incluídos nos modelos.

Microhábitat	Fase lunar	Microhábitat:Fase lunar	AICc	$\Delta$ AICc	$K$	$w$	LogLik
	+		312,9	0	4	0,616	-152,46
+	+		315,3	2,4	6	0,186	-151,63
+	+	+	315,9	2,98	8	0,139	-149,90
			318,2	5,21	3	0,046	-156,07
+			320,5	7,59	5	0,014	-155,24

Tabela 7. Estimativas dos parâmetros, erro padrão e intervalo de confiança de 95% da média dos modelos selecionados para presença ou ausência de pelos no campo cerrado no período noturno. O intercepto inclui os níveis de referência das variáveis independentes (i. e. microhábitat arbusto e lua cheia).

Parâmetros	$\beta$	SE	2.5%	97.5%	$z$	$P$
Intercepto	-5,327	0,782	-6,861	-3,793	6,805	< 0,001
Lua nova	2,426	0,750	0,954	3,898	3,231	0,001
Microhábitat gramínea	-0,399	0,775	-1,920	1,121	0,515	0,607
Microhábitat solo	-7,360	1751,61	-3444,3	3429,61	0,004	0,997
Lua nova : microhábitat gramínea	0,046	1,177	-2,263	2,356	0,039	0,969
Lua nova : microhábitat solo	16,298	2678,13	-5238,68	5271,27	0,006	0,995

## Discussão

Nesse estudo, observamos o efeito da estrutura do hábitat em diferentes escalas espaciais e da luminosidade lunar, como componentes do cenário do medo percebido pelos roedores. Nossos resultados indicaram que a percepção de risco de predação pelos roedores diferiu entre as fitofisionomias, microhábitats e fases lunares. As GUDs (inverso da taxa de remoção) dos roedores foram maiores no cerrado *sensu stricto* do que no campo cerrado, assim como o microhábitat solo, de maneira geral, foi percebido como mais arriscado. Já no cerrado *sensu stricto*, as maiores taxas de remoção ocorreram sob o microhábitat gramínea. A resposta dos roedores também diferiu entre os períodos diurno e noturno, e entre as fases lunares, confirmando nossa hipótese de que o efeito da luminosidade influencia na percepção de risco dos roedores. A maioria das visitas às estações de forrageamento no campo cerrado ocorreram durante o período noturno, principalmente durante as fases de lua nova. No campo cerrado, mais sementes foram removidas durante as fases de lua nova, assim como sob o microhábitat solo. Por outro lado, no cerrado *sensu stricto* as taxas de remoção foram maiores durante as fases de lua cheia, principalmente sob o microhábitat gramínea.

Os resultados obtidos no presente estudo, tanto das capturas diretas quanto dos registros dos pelos, indicaram que os roedores respondem fortemente na escala de fitofisionomia, com forte preferência da espécie mais abundante (*N. lasiurus*) pelo campo cerrado. Já no cerrado *sensu stricto*, apesar da abundância total similar, houve maior riqueza e maior equidade das espécies. Isso sugere que hábitats com maior quantidade de gramíneas são preferidos por *N. lasiurus*, o que está de acordo com estudos prévios (e.g., Becker et al. 2007). Essa seleção de macrohabitat está provavelmente relacionada com a dieta, o que indicaria que gramíneas (principalmente suas sementes) são um recurso importante para a espécie. Além disso, é razoável supor que a proteção contra predadores propiciada pela abundante cobertura de gramíneas de áreas campestres influencie fortemente nessa preferência. Ainda mais considerando que *N. lasiurus* foi a única espécie com um padrão predominantemente diurno de atividade (como também reportado por Vieira & Baumgarten 1995, Vieira et al. 2010), estando potencialmente mais exposto a predadores visualmente orientados (e.g., aves de rapina).

Os padrões de remoção de sementes por roedores em ambientes naturais são afetados por uma série de fatores. Além do cenário do medo em si, outros fatores tais

como distribuição espacial e abundância de recursos, procura por parceiros para acasalamento e presença de competidores podem ter sido relevantes para a determinação dos padrões observados no presente estudo. No entanto, os resultados obtidos estão de acordo com as hipóteses levantadas inicialmente relacionadas à relevância do cenário do medo no condicionamento do comportamento de roedores do Cerrado. Nas fitofisionomias estudadas, a pressão de predação sobre pequenos roedores é alta, considerando a grande diversidade de predadores neotropicais existentes nessas fitofisionomias (Tabela S2). Dentre eles incluem-se aves, répteis e mamíferos que variam no seu modo de caça e período de atividade. Alguns são mais ativos durante o período diurno, como cascavéis (*Crotalus durissus*), jararacas (*Bothrops itapetiningae*, *Bothrops moojeni*, *Bothrops neuwiedii*), teiús (*Tupinambis duseni*) e carcarás (*Caracara plancus*) (Péres Júnior 2003, França et al. 2008). Enquanto outros são mais ativos durante o período noturno ou crepuscular, como corujas, lobos-guará (*Chrysocyon brachyurus*) e cachorros-do-mato (*Cerdocyon thous*) (Bunn et al. 1982, Juarez & Marinho-Filho 2002). Avistamentos, registros fotográficos e vestígios desses predadores indicaram sua presença nas áreas durante o período de estudo.

Em ambientes onde presas enfrentam ameaças de uma diversidade de predadores, evitar um tipo de predador pode representar um aumento da exposição a outro tipo de predador (Kotler et al. 1992). Essa diversidade de predadores pode demandar comportamentos de defesa conflitantes, de maneira que a presa não pode se alimentar e permanecer segura de todos os predadores simultaneamente (Kotler et al. 1992, Taraborelli et al. 2008, Bueno & Motta-Junior 2015). Para roedores, a estrutura da vegetação fornece proteção contra essa diversidade de predadores. O cerrado *sensu stricto*, é uma área mais heterogênea com diferentes oportunidades de abrigo para se esconder e escapar de predadores, visto que as árvores e arbustos fornecem maior proteção vertical do que as plantas herbáceas (Taraborelli et al. 2008). Por outro lado, plantas herbáceas fornecem cobertura lateral e obstruem a detecção por mamíferos predadores (Taraborelli et al. 2008, Long et al. 2012). Diferenças nas respostas das espécies aos diferentes microhábitats podem ser influenciadas pela variação na abundância dos diversos tipos de predadores (não investigada no presente estudo). Áreas mais cobertas por vegetação, por exemplo, podem fornecer maior proteção contra mamíferos e aves de rapina, porém aumentar o risco de predação por serpentes (Kotler et al. 1992, Abom & Schwarzkopf 2016).

Nossos resultados mostram um forte efeito da estrutura do hábitat na escala maior (fitofisionomia) na percepção de risco dos roedores. No entanto, não foi da forma que esperávamos de acordo com a nossa primeira hipótese. O cerrado *sensu stricto* apresentou maior GUD (indicado por menor taxa de remoção de sementes) em relação ao campo cerrado. Isso sugere que, na escala de macrohábitat, é a cobertura graminoide (bem mais escassa no cerrado *sensu stricto*) e não a cobertura arbórea-arbustiva que possibilita uma maior sensação de proteção contra predadores. Um padrão similar foi encontrado em outros estudos que investigaram o efeito da estrutura do hábitat no cenário do medo em escalas ligeiramente maiores (Stapp 1997, Abu Baker & Brown 2010, Long et al. 2012, Crego et al. 2018, Menezes et al. 2018). Por outro lado, no nosso estudo os roedores responderam de maneira semelhante ao padrão de utilização de microhábitats observado em roedores em todo o mundo (Kotler et al. 1991, Dickman 1992, Mohr et al. 2003, Abom & Schwarzkopf 2016, Loggins 2016, Menezes et al. 2017). De maneira geral, a percepção de risco de predação foi significativamente maior sob o microhábitat solo, onde a ausência de cobertura da vegetação permite que os roedores se sintam mais expostos, resultando em maiores GUDs nesses locais. No entanto, a percepção de risco de predação aparentemente foi menor sob o microhábitat gramínea e arbusto, onde houve maiores taxas de remoção (Kotler et al. 1991, Mohr et al. 2003, Orrock et al. 2004, Abom & Schwarzkopf 2016, Loggins 2016, Crego et al. 2018). A associação de pequenos roedores com cobertura de gramíneas está intimamente relacionada com a proteção contra predadores, proximidade de abrigos e obtenção de recursos alimentares (Henriques & Alho 1991, Vieira et al. 2005, Abu Baker & Brown 2010, Rocha et al. 2011, Long et al. 2012).

Quando consideramos a interação entre fitofisionomias e microhábitats, o cerrado *sensu stricto* apresentou maior taxa de remoção sob o microhábitat gramínea, enquanto no campo cerrado, não houve diferença significativa entre os microhábitats. Essa associação de pequenos roedores neotropicais com alta cobertura de gramíneas em fitofisionomias de cerrado *sensu stricto* foi mostrada em outros estudos (Henriques & Alho 1991, Vieira et al. 2005, Rocha et al. 2011). Nossos resultados sugerem que em fitofisionomias (escala mais alta do presente estudo) com maior cobertura de copa ou maior densidade de arbustos, porém menor cobertura de gramíneas, os roedores preferem forragear em locais com maior cobertura de gramíneas (Abu Baker & Brown 2010, Long et al. 2012, Menezes et al. 2018). Isso pode explicar a menor taxa de remoção de sementes

no cerrado *sensu stricto*, que apesar de não possuir um dossel contínuo, possui maior cobertura arbórea e arbustiva e, conseqüentemente, menor cobertura de gramíneas em relação ao campo cerrado. Nossos resultados corroboram as conclusões de estudos anteriores sobre o uso de habitats por roedores em diferentes escalas espaciais (Abu Baker & Brown 2010, Long et al. 2012, Menezes et al. 2018). Ao que tudo indica, os roedores respondem às características da vegetação em escala de microhabitat, no entanto, isso parece ser condicionado pelo habitat em maior escala. Embora prefiram maior cobertura de gramíneas à escala de microhabitat, isso só ocorre em ambientes com menor cobertura desse tipo (escala maior). Estudos anteriores já indicam o efeito de escala na percepção de risco dos roedores, com áreas com maior cobertura arbórea sendo menos usadas (Long et al. 2012, Menezes et al. 2018).

Outro possível fator influenciando a baixa taxa de remoção de sementes observada no cerrado *sensu stricto* seria a reduzida ocorrência de *N. lasiurus*. Essa espécie de roedor se alimenta principalmente de sementes e invertebrados, é amplamente distribuída nas diferentes fitofisionomias do Cerrado, exceto em formações florestais (Henriques et al. 1997), sendo considerada generalista quanto à utilização de habitat (Alho et al. 1986, Henriques & Alho 1991, Vieira & Baumgarten 1995, Vieira et al. 2005). A diferença observada nas taxas de remoção de sementes pode ter sido causada, ao menos parcialmente, por essa diferença na abundância de *N. lasiurus* entre as fitofisionomias.

Observamos também um forte efeito da fase lunar na percepção de risco de predação dos roedores. Durante os períodos de lua nova, houve menor GUD (indicado por maiores taxas de remoção de sementes) do que em períodos de lua cheia. Isso pode ser explicado pelo fato de que muitos roedores aumentam a sua atividade em noites mais escuras porque a eficiência de caça de predadores noturnos visualmente orientados, diminui durante esses períodos (Kotler et al. 1991, Prugh & Golden 2014, Pratas-Santiago et al. 2017). Esse padrão é claramente apresentado em roedores de regiões desérticas onde a cobertura vegetal é menos abundante e recolher-se durante noites mais claras torna-se crucial para evitar riscos de predação (Kotler et al. 1991, Upham & Hafner 2013).

Há também um efeito evidente quando consideramos a interação entre fase lunar, fitofisionomia e microhabitat. Nossos resultados indicaram um efeito positivo da luminosidade lunar no campo cerrado e no microhabitat solo. Mais sementes foram removidas nesses locais em períodos de lua nova do que em períodos de lua cheia. Por

outro lado, no cerrado *sensu stricto* houve menor remoção de sementes durante os períodos de lua nova e maior durante os períodos de lua cheia. Esses resultados são consistentes com a hipótese de risco de predação mediado pelo hábitat de Prugh e Golden (2014). Segundo os autores desse estudo, se o luar aumenta o risco de predação auxiliando na detecção de presas por predadores visualmente orientados, o efeito supressor do luar na atividade das presas deve diminuir à medida que a cobertura do hábitat aumenta. Assim, o efeito supressor da luminosidade lunar em presas deve ser mais evidente em áreas abertas (Prugh & Golden 2014). Essa hipótese explica nossos resultados encontrados. O cerrado *sensu stricto*, por ser um hábitat com maior cobertura arbóreo-arbustiva, o efeito da fase lunar não se torna tão evidente no comportamento dos roedores, o que explica taxas de remoção mais similares entre as fases da lua nessa fitofisionomia. No entanto, mesmo em um hábitat com maior cobertura, o microhábitat mais utilizado durante os períodos de lua cheia foi a gramínea que, ao que tudo indica, é percebida como mais segura pelos roedores. Isso indica que, especialmente em noites claras, a cobertura próxima ao solo oferecida pelas gramíneas é relevante especialmente no cerrado *sensu stricto*, onde essa cobertura é bem mais escassa do que no campo cerrado.

Os dados obtidos referentes às taxas de remoção de sementes nas duas fases da lua e nas duas fitofisionomias avaliadas, sugerem que corujas são predadores que estão potencialmente influenciando no comportamento dos roedores estudados. Em outros ambientes, essas aves têm demonstrado caçar mais eficientemente em noites de maior luminosidade lunar (Kotler et al. 1991). Considerando os riscos de predação mediado pelo hábitat e o padrão de atividade dos predadores e roedores, é possível inferir que para os roedores noturnos, menores GUDs ocorreram no campo cerrado em noites de lua nova quando a percepção de risco de predação por corujas é menor (Kotler et al. 1991). A influência de corujas sob o comportamento de roedores tem sido demonstrada em muitos estudos, e parecem influenciar mais do que outros predadores, como serpentes, por exemplo (Kotler et al. 1992, Wasko et al. 2014). Além disso, a cobertura de gramíneas é maior no campo cerrado que, associado à baixa luminosidade durante os períodos de lua nova auxilia na diminuição de risco de predação por mamíferos. Por outro lado, no cerrado *sensu stricto* as menores GUDs ocorreram durante as fases de lua cheia, já que os arbustos podem promover maior cobertura contra predação por corujas e a disponibilidade de abrigos permite maior chance de evasão de predadores mamíferos (Connolly & Orrock 2018). A taxa de visitação de espécies diurnas foi muito baixa,

indicando maior percepção de risco nesse período, quando os predadores como cobras, teiúse aves de rapina são mais ativos. Em sistemas onde existe uma grande diversidade de predadores, utilizar pistas indiretas como a estrutura da vegetação e a luminosidade lunar se torna mais importante e confiável do que a presença ou vestígios do predador (Orrock et al. 2004, Abom & Schwarzkopf 2016).

As taxas de visitação, indicadas pela presença de pelos nas estações de forrageamento, foram consistentes com a taxa de remoção de sementes. Uma menor taxa de visitação ocorreu no cerrado *sensu stricto* do que no campo cerrado. Enquanto no cerrado *sensu stricto* a maior taxa de visitação ocorreu sob o microhábitat gramínea, no campo cerrado ocorreu sob o arbusto. Além disso, temos um claro efeito do período na taxa de visitação nas estações de forrageamento do campo cerrado, assim como um efeito da fase lunar nas visitas noturnas. O menor número de visitas no período diurno indica maior percepção de risco pelos roedores durante esse período em comparação com o noturno. Entre as visitas noturnas, a maioria ocorreu durante as noites de lua nova, indicando maior percepção de risco de predação em noites de lua cheia. Nossos dados sugerem que a maioria das sementes no campo cerrado foram removidas por *N. lasiurus*, espécie mais abundante nessa fitofisionomia e com maior registro de pelos nas estações de forrageamento.

Apesar de *N. lasiurus* ter sido mais capturado durante o dia do que à noite no campo cerrado, a maioria dos registros de pelos da espécie nesse ambiente ocorreu durante o período noturno. Isso indica que essa espécie aparentemente procura por sementes com mais intensidade à noite mesmo sendo uma espécie mais ativa de dia (Vieira & Baumgarten 1995; Vieira *et al.* 2010; e dados do presente estudo). Esse padrão de atividade em períodos distintos ao longo do ciclo diário pode ocorrer devido à necessidade de aquisição de alimentos e ao risco de predação, fatores mais relevantes na determinação do padrão de atividade de pequenos mamíferos (Halle & Stenseth 2000). Durante a noite, o animal poderia permanecer por mais tempo em um mesmo local, o que era necessário para que ele encontrasse e se alimentasse das sementes colocadas nas placas de Petri. Já a atividade diurna deste animal onívoro-insetívoro (Vieira 2003) pode ser direcionada para outros tipos de alimento, como invertebrados, que podem ser obtidos por procura ativa sem a necessidade de permanecer por mais tempo em um mesmo local. Esses padrões corroboram a hipótese que cenários do medo são temporalmente

heterogêneos (Palmer et al. 2017), reforçando a necessidade de se considerar os padrões temporais de variação na avaliação dos efeitos desse cenário na atividade das presas.

Em conclusão, nosso estudo mostrou que o efeito da estrutura do hábitat em diferentes escalas espaciais e da luminosidade lunar desempenham um papel importante na percepção de risco de predação em roedores neotropicais. Mesmo considerando a diversidade de predadores associada a esses animais. Assim como encontrado em roedores de todo o mundo, eles respondem à estrutura do hábitat (Jacob & Brown 2000, Abu Baker & Brown 2010, Menezes et al. 2018, Crego et al. 2018), porém esta resposta varia em função da fitofisionomia (escala de macrohábitat). Esses animais forrageiam sob microhábitats com cobertura mais intensa próxima ao solo (gramíneas) em ambientes onde essa cobertura é escassa. No entanto, em ambientes com ampla cobertura de gramíneas, a escala inferior (microhábitat) não é relevante para determinar o padrão de forrageamento dos roedores. Nesses ambientes, eles apresentam uma forte resposta à luminosidade lunar, forrageando por menos tempo em noites de lua cheia em comparação com noites de lua nova. Desta forma, a avaliação dos efeitos do cenário do medo em roedores neotropicais deve levar em consideração tanto diferenças comportamentais das espécies envolvidas quanto a escala espacial e variação temporal relativas a esses animais, possibilitando inferências mais robustas sobre as respostas dos mesmos.

### **Referências bibliográficas**

- ABOM, R. & SCHWARZKOPF, L. 2016. Differential behavioural flexibility in response to predation risk in native and introduced tropical savannah rodents. *Anim. Behav.* 122:117–124.
- ABU BAKER, M.A. & BROWN, J.S. 2010. Islands of fear: Effects of wooded patches on habitat suitability of the striped mouse in a South African grassland. *Funct. Ecol.* 24(6):1313–1322.
- ALHO, C.J.R., PEREIRA, L.A. & PAULA, A.C. 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in cerrado biome of central Brazil. *Mammalia* 50(4):447–460.
- APFELBACH, R., BLANCHARD, C.D., BLANCHARD, R.J., HAYES, R.A. & MCGREGOR, I.S. 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29(8):1123–

1144.

- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B. & WALKER, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. 67(1):1–48.
- BARTON, K. 2013. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.0.
- BECKER, R.G., PAISE, G., BAUMGARTEN, L.C., VIEIRA, E.M., COMUNIDADES, E.D.E. & MAMÍFEROS, D.E.P. 2007. Estrutura de comunidades de pequenos mamíferos e densidade de *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) em áreas abertas de Cerrado no Brasil Central. *Mastozoología Neotrop.* 14(2):157–168.
- BEDOYA-PEREZ, M.A., CARTHEY, A.J.R., MELLA, V.S.A., MCARTHUR, C. & BANKS, P.B. 2013. A practical guide to avoid giving up on giving-up densities. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67(10):1541–1553.
- BLUMSTEIN, D.T., DANIEL, J.C., GRIFFIN, A.S. & EVANS, C.S. 2000. Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) respond to visual but not acoustic cues from predators. *Behav. Ecol.* 11(5):528–535.
- BROWN, J.S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2237–47.
- BROWN, J.S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evol. Ecol. Res.* 149–71.
- BROWN, J.S. & KOTLER, B.P. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecol. Lett.* 7(10):999–1014.
- BROWN, J.S., LAUNDRE, J.W. & GURUNG, M. 1999. The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions. *J. Mammal.* 80(2):385–399.
- BUENO, A. de A. & MOTTA-JUNIOR, J.C. 2015. Behavioural and morphological strategies by small savannah rodents to avoid predation. *Mamm. Biol.* 80(5):401–408.
- BUNN, D.S., WARBURTON, A.B. & WILSON, R.D.S. 1982. *The Barn Owl*. Academic Press Inc., San Diego.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. 2002. *Model Selection and multimodel*

- inference: A practical information-theoretic approach (2nd ed.). Springer-Verlag, New York.
- CHARNOV, E.L. 1976. Optimal foraging and the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9:129–136.
- CONNOLLY, B.M. & ORROCK, J.L. 2018. Habitat-specific capture timing of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) suggests that predators structure temporal activity of prey. *Ethology* 124(2):105–112.
- CREGO, R.D., JIMÉNEZ, J.E. & ROZZI, R. 2018. Macro- and micro-habitat selection of small rodents and their predation risk perception under a novel invasive predator at the southern end of the Americas. *Mammal Res.* 63(3):267–275.
- DALMAGRO, A.D. & VIEIRA, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecol.* 30(4):353–362.
- DICKMAN, C.R. 1992. Predation and Habitat Shift in the House Mouse, *Mus domesticus*. *Ecology* 73(1):313–322.
- DICKMAN, C.R. & DONCASTER, C.P. 1984. Responses of small mammals to Red fox (*Vulpes vulpes*) odour. *J. Zool.* 204(4):521–531.
- ECCARD, J.A. & LIESENJOHANN, T. 2014. The importance of predation risk and missed opportunity costs for context-dependent foraging patterns. *PLoS One* 9(5):1–5.
- EITEN, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38(2):201–341.
- FRANÇA, F.G.R., MESQUITA, D.O., NOGUEIRA, C.C. & ARAÚJO, A.F.B. 2008. Phylogeny and ecology determine morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia* 123–38.
- GAYNOR, K.M., BROWN, J.S., MIDDLETON, A.D., POWER, M.E. & BRASHARES, J.S. 2019. Landscapes of Fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends Ecol. Evol.* 34(4):355–368.
- GRIFFIN, A.S., BLUMSTEIN, D.T. & EVANS, C.S. 2000. Training captive-bred or

- translocated animals to avoid predators. *Conserv. Biol.* 14(5):1317–1326.
- HALLE, S., & STENSETH, N.C. 2000. Chronoecology: new light through old windows — a conclusion. In *Activity patterns in small mammals: an ecological approach*. Edited by S. Halle and N.C. Stenseth. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 275–284.
- HENRIQUES, R.P.B. & ALHO, C.J.R. 1991. Microhabitat selection by two rodent species in the cerrado of Central Brazil. *Mammalia* 55(1):49–56.
- HENRIQUES, R.P.B., BIZERRIL, M.X.A. & KOHLSDORF, T. 1997. Abundância, riqueza e seleção de habitat de pequenos mamíferos dos cerrados do Brasil Central. In *Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado* (L. L. Leite & C. H. Saito, eds) Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, Brasília, Brasil, p.127–130.
- HOFFMAN, T. 2015. MoonCalc. <https://www.mooncalc.org/> (último acesso em 29/03/2019)
- IOB, G. & VIEIRA, E.M. 2008. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and “large” mammals. *Plant Ecol.* 198(2):185–196.
- JACOB, J. & BROWN, J.S. 2000. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos* 91(1):131–138.
- JUAREZ, K.M. & MARINHO-FILHO, J. 2002. Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *J. Mammal.* 83(4):925–933.
- KOHL, M.T., STAHLER, D.R., METZ, M.C., KAUFFMAN, M.J., VARLEY, N., WHITE, P.J., SMITH, D.W. & MACNULTY, D.R. 2018. Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecol. Monogr.* 88(4):638–652.
- KOTLER, B.P., BLAUSTEIN, L. & BROWN, J.S. 1992. Predator facilitation: the combined effect of snakes and owls on the foraging behavior of gerbils. *Ann. Zool. Fennici* 29:199–206.
- KOTLER, B.P., BROWN, J.S. & HASSON, O. 1991. Factors Affecting Gerbil Foraging

- Behavior and Rates of Owl Predation. *Ecology* 72(6):2249–2260.
- LAUNDRÉ, J.W., CALDERAS, J.M.M. & HERNÁNDEZ, L. 2009. Foraging in the Landscape of Fear, the Predator’s Dilemma: Where Should I Hunt? *Open Ecol. J.* 2(1):1–6.
- LAUNDRÉ, J.W., HERNÁNDEZ, L. & ALTENDORF, K.B. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* 79(8):1401–1409.
- LAUNDRÉ, J.W., HERNANDEZ, L. & RIPPLE, W.J. 2010. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *Open Ecol. J.* 3(3):1–7.
- LIMA, S.L. 1998. Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions. *Sci. York* 48(1):25–34.
- LIMA, S.L. & DILL, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68(4):619–640.
- LOGGINS, A.A. 2016. Do megaherbivores and shrub encroachment change small mammal behavior and community structure? University of Florida.
- LONG, A.K., BAILEY, K., GREENE, D.U., TYE, C., PARR, C., LEPAGE, H.K., GIELOW, K.H., MONADJEM, A. & MCCLEERY, R.A. 2012. Multi-scale habitat selection of *Mus minutoides* in the Lowveld of Swaziland. *Afr. J. Ecol.* 51(3):493–500.
- MACARTHUR, R. & PIANKA, E. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100:603–609.
- MENEZES, J.F.S., MOURÃO, G.M. & KOTLER, B.P. 2018. Understory cover increases patch use in rodent *Thrichomys fosteri*. *Ethol. Ecol. Evol.* 30(3):267–276.
- MICHALSKI, F. & NORRIS, D. 2011. Activity pattern of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. *Zool.* 28(6):701–708.
- MOHR, K., VIBE-PETERSEN, S., LAU JEPPESEN, L. & BILDSØE, M. 2003. Foraging of multimammate mice, *Mastomys natalensis*, under different predation

- pressure: cover, patch-dependent decisions and density-dependent GUDs. *Oikos* 100(3):459–468.
- MOLL, R.J., REDILLA, K.M., MUDUMBA, T., MUNEZA, A.B., GRAY, S.M., ABADE, L., HAYWARD, M.W., MILLSPAUGH, J.J. & MONTGOMERY, R.A. 2017. The many faces of fear: a synthesis of the methodological variation in characterizing predation risk. *J. Anim. Ecol.* 86(4):749–765.
- MORRIS, D.W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68(2):362–369.
- ORROCK, J.L., DANIELSON, B.J. & BRINKERHOFF, R.J. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behav. Ecol.* 15(3):433–437.
- PAGLIA, A.P., FONSECA, G.A.B. da, RYLANDS, A.B., HERRMANN, G., AGUIAR, L.M.S., CHIARELLO, A.G., LEITE, Y.L.R., SICILIANO, S., KIERULFF, M.C.M., MENDES, S.L., TAVARES, V. da C., MITTERMEIER, R.A. & PATTON, J.L. 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2ª Edição / 2nd Edition. Conservation International, Arlington, VA.
- PAISE, G. & VIEIRA, E.M. 2006. Daily activity of a neotropical rodent (*Oxymycterus nasutus*): seasonal changes and influence of environmental factors. *J. Mammal.* 87(4):733–739.
- PALMER, M.S., FIEBERG, J., SWANSON, A., KOSMALA, M. & PACKER, C. 2017. A ‘dynamic’ landscape of fear: prey responses to spatiotemporal variations in predation risk across the lunar cycle. *Ecol. Lett.* 20(11):1364–1373.
- PÉRES JÚNIOR, A.K. 2003. Sistemática e conservação de lagartos do gênero *Tupinambis* (Squamata, Teiidae). Universidade de Brasília, UnB, Brasília, DF.
- PRATAS-SANTIAGO, L.P., GONÇALVES, A.L.S., NOGUEIRA, A.J.A. & SPIRONELLO, W.R. 2017. Dodging the moon: The moon effect on activity allocation of prey in the presence of predators. *Ethology* 123(6–7):467–474.
- PRUGH, L.R. & GOLDEN, C.D. 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *J. Anim.*

Ecol. 83(2):504–514.

QUADROS, J. & MONTEIRO-FILHO, E.L. de A. 2006a. Coleta e preparação de pêlos de mamíferos para identificação em microscopia óptica. *Rev. Bras. Zool.* 23(1):274–278.

QUADROS, J. & MONTEIRO-FILHO, E.L. de A. 2006b. Revisão conceitual, padrões microestruturais e proposta nomenclatória para os pêlos-guarda de mamíferos brasileiros. *Rev. Bras. Zool.* 23(1):279–292.

R CORE TEAM. 2019. R: A language and environment for statistical computing.

RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 2008. As Principais Fitofisionomias de Cerrado. In *Cerrado: ecologia e flora* p.151–212.

RIBEIRO, M.L. 2011. Reserva Ecológica do IBGE: Biodiversidade terrestre. IBGE, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

ROCHA, C.R., RIBEIRO, R., TAKAHASHI, F.S.C. & MARINHO-FILHO, J. 2011. Microhabitat use by rodent species in a central Brazilian cerrado. *Mamm. Biol.* 76(5):651–653.

SCHMIDT, K. & KUIJPER, D.P.J. 2015. A “death trap” in the landscape of fear. *Mammal Res.* 60(4):275–284.

SHAPIRA, I., WALKER, E., BRUNTON, D.H. & RAUBENHEIMER, D. 2013. Responses to direct versus indirect cues of predation and competition in naïve invasive mice: Implications for management. *N. Z. J. Ecol.* 37(1):33–40.

STAPP, P. 1997. Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanisms across multiple scales. *J. Mammal.* 78(4):1128–1143.

TARABORELLI, P.A., MORENO, P., SRUR, A., SANDOBAL, A., MARTÍNEZ, M. & GIANNONI, S. 2008. Different antipredator responses by *Microcavia australis* (Rodentia, Hystricognate, Caviidae) under predation risk. *Behaviour* 145(6):829–842.

THORSON, J.M., MORGAN, R.A., BROWN, J.S. & NORMAN, J.E. 1998. Direct and indirect cues of predatory risk and patch use by fox squirrels and thirteen-lined

- ground squirrels. *Behav. Ecol.* 9(2):151–157.
- TILMAN, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- UPHAM, N.S. & HAFNER, J.C. 2013. Do nocturnal rodents in the Great Basin Desert avoid moonlight? *J. Mammal.* 94(1):59–72.
- VIEIRA, E.M. & BAUMGARTEN, L.C. 1995. Daily activity patterns of small mammals in a cerrado area from central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 11(02):255–262.
- VIEIRA, E.M., BAUMGARTEN, L.C., PAISE, G. & BECKER, R.G. 2010. Seasonal patterns and influence of temperature on the daily activity of the diurnal neotropical rodent *Necomys lasiurus*. *Can. J. Zool.* 88(3):259–265.
- VIEIRA, E.M., IOB, G., BRIANI, D.C. & PALMA, A.R.T. 2005. Microhabitat selection and daily movements of two rodents (*Necomys lasiurus* and *Oryzomys scotti*) in Brazilian Cerrado, as revealed by a spool-and-line device. *Mamm. Biol.* 70(6):359–365.
- VIEIRA, M. V. 2003. Studies on neotropical fauna and environment seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 38(1):7–15.
- WASKO, D.K., BONILLA, F. & SASA, M. 2014. Behavioral responses to snake cues by three species of Neotropical rodents. *J. Zool.* 292(2):142–150.

## Material suplementar

Tabela S1. Conjunto de modelos candidatos para proporção de remoção de sementes como variável dependente, e as seguintes variáveis preditoras: fitofisionomia (FITO; campo cerrado ou cerrado *sensu stricto*, microhábitat (MICRO; solo exposto, cobertura de gramíneas, cobertura por arbusto), fase lunar (LUA; nova ou cheia) e a interação entre elas. Os modelos são exibidos de acordo com a classificação do “melhor” modelo (somente aqueles com  $\Delta AICc < 6$ ), indicado por AICc,  $\Delta AICc$ , número de parâmetros ( $K$ ), peso do modelo ( $w$ ) e log likelihood (LogLik). O símbolo '+' indica os fatores que foram incluídos em cada modelo.

FITO	MICRO	LUA	FITO:LUA	FITO:MICRO	MICRO:LUA	MICRO:FITO:LUA	AICc	$\Delta AICc$	$K$	$w$	LogLik
+		+	+		+	+	4488,6	0	14	0,828	-2229,76
+		+	+		+		4491,7	3,14	12	0,172	-2233,47
+		+	+			+	4504,7	16,11	10	0	-2242,1
+		+	+		+		4508,1	19,58	10	0	-2243,80
+		+	+				4523,4	34,85	8	0	-2253,53
+			+	+			4529,5	40,98	6	0	-2258,66
+		+			+	+	4546,9	58,35	11	0	-2262,1
+		+				+	4562,9	74,36	9	0	-2272,24
		+	+			+	4565,1	76,6	8	0	-2274,40
+		+	+		+		4566,6	78,07	9	0	-2274,09
+		+					4582,4	93,82	7	0	-2284,05
		+	+				4584,6	96,09	6	0	-2286,22
+			+				4588,3	99,79	5	0	-2289,10
			+				4590,6	102,07	4	0	-2291,26
+		+			+		4715,2	226,7	8	0	-2349,45
+		+					4730,6	242,09	6	0	-2359,22
		+					4732,8	244,28	5	0	-2361,34
+							4736,3	247,79	4	0	-2364,12
							4738,5	249,99	3	0	-2366,24

Tabela S2. Lista de espécies de predadores de roedores presentes na Reserva Ecológica do IBGE (Ribeiro 2011).

---

Espécies

---

**Répteis**

1. Teiidae

*Tupinambis duseni*

2. Boidae

*Boa constrictor*

*Epicrates crassus*

3. Colubridae

*Mastigodryas bifossatus*

*Spilotes pullatus*

4. Dipsadidae

*Clelia plumbea*

*Oxyrhopus guibei*

*Oxyrhopus rhombifer*

*Oxyrhopus trigeminus*

*Philodryas aestiva*

*Philodryas nattereri*

*Philodryas olfersii*

*Philodryas patagoniensis*

5. Viperidae

*Bothrops itapetiningae*

*Bothrops moojeni*

*Bothrops neuwiedii*

*Crotalus durissus*

**Aves**

6. Accipitridae

*Elanus leucurus*

*Circus buffoni*

*Buteogallus urubitinga*

*Heterospizias meridionalis*

*Harpyhaliaetus coronatus*

*Rupornis magnirostris*

*Buteo albicaudatus*

*Buteo nitidus*

*Buteo brachyurus*

*Buteo albonotatus*

7. Falconidae

*Caracara plancus*

*Micrastur semitorquatus*

*Falco sparverius*

*Falco femoralis*

8. Tytonidae

*Tyto alba*

9. Strigidae

*Bubo virginianus*

*Athene cunicularia*

*Asio clamator*

**Mamíferos**

10. Felidae

*Leopardus colocolo*

*Leopardus pardalis*

*Puma concolor*

*Puma yagouaroundi*

11. Canidae

*Cerdocyon thous*

*Chrysocyon brachyurus*

*Lycalopex vetulus*

12. Mustelidae

*Eira barbara*

*Galictis cuja*

---

a)



b)



Figura S1. Registro de (a) *Necromys lasiurus* e (b) *Calomys tener* nas estações de forrageamento no campo cerrado.

a)



b)



Figura S2. Registros de *camera traps* dos predadores (a) teiú (*Tupinambis duseni*) e (b) cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous*) presentes nas fitofisionomias de campo cerrado e cerrado *sensu stricto*, respectivamente.