



PADRÕES DE ATIVIDADE DE DUAS ESPÉCIES DE CERVÍDEOS SIMPÁTRICOS (*Mazama americana* e *Mazama gouazoubira*) NO MACIÇO DO URUCUM, CORUMBÁ, MS

*Andreza Castro Rucco*¹, *Grasiela Edith de Oliveira Porfirio*^{2*}, *Filipe Martins Santos*²,
*Leonardo França do Nascimento*³, *Vania Cristina Foster*⁴, *Carlos Fonseca*⁵ & *Heitor
Miraglia Herrera*²

¹ Universidade Católica Dom Bosco, Graduação em Ciências Biológicas, Av. Tamandaré, 6000, Jardim Seminário, CEP 79117-900, Campo Grande, MS, Brasil.

² Universidade Católica Dom Bosco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Sustentabilidade Agropecuária, Av. Tamandaré, 6000, Jardim Seminário, CEP 79117-900, Campo Grande, MS, Brasil.

³ Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Mestrado em Biologia Animal, Av. Costa e Silva, s/n, Cidade Universitária, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

⁴ Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Av. Costa e Silva, s/n, Cidade Universitária, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

⁵ Universidade de Aveiro, Departamento de Biologia, Campus de Santiago, 3810-193, Aveiro, Portugal.

E-mails: drezacastro.rucco@hotmail.com; grasi_porfirio@hotmail.com (*autor correspondente); filipemsantos@outlook.com; leonardonascimento@gmail.com; vaniafoster@hotmail.com; cfonseca@ua.pt; herrera@ucdb.br

RESUMO: Os padrões de atividade podem ser um componente importante na partição de nicho entre espécies simpátricas, especialmente quando essas espécies têm hábitos semelhantes. O objetivo deste estudo foi investigar os padrões de atividade, a influência da sazonalidade na atividade e testar a partição temporal de nicho entre duas espécies simpátricas de cervídeos no Maciço do Urucum, Mato Grosso do Sul: o veado-mateiro (*Mazama americana*) e o veado-catingueiro (*Mazama gouazoubira*). Amostragens por armadilhagem fotográfica foram realizadas entre novembro de 2012 e julho de 2016 em diferentes estações do ano. Para testar a influência da sazonalidade na atividade dos dois cervídeos e a partição de nicho temporal, utilizou-se o método de densidade kernel para dados circulares. O teste de homogeneidade de duas amostras de Watson foi usado para verificar diferenças nos padrões de atividade de ambas as espécies. Com um esforço amostral de 2.968 dias-câmera, foram obtidos 153 registros de cervídeos. O veado-mateiro (N = 60) apresentou tendência a ser noturno, enquanto o veado-catingueiro (N = 93) foi catemeral. Não observamos influência significativa da sazonalidade nos padrões de atividade de ambas as espécies de *Mazama*, que em geral mantiveram os mesmos padrões de atividade durante a estação chuvosa e seca, especialmente *M. americana*. O coeficiente de sobreposição entre as duas espécies foi $\Delta_1 = 0,75$ (0,60 - 0,78), e os padrões de atividade foram considerados significativamente diferentes ($U^2 = 0,4308$, $p < 0,001$). Além disso, nossos dados sugerem competição entre *M. americana* (maior porte) e *M. gouazoubira* (menor porte), que responde ao aumento da atividade da espécie maior. Portanto, concluímos que a dimensão temporal é um elemento importante envolvido na coexistência entre essas duas espécies em nossa área de estudo.

Palavras-chave: armadilha fotográfica; particionamento de nicho; Pantanal.

ACTIVITY PATTERNS OF TWO SYMPATRIC CERVIDS (*Mazama americana* and *Mazama gouazoubira*) AT MACIÇO DO URUCUM, CORUMBÁ, MS. The activity patterns may be an important component in the resource partitioning among sympatric species, especially when these species have similar habits. The objective of this study was to investigate the activity patterns, the influence of seasonality on activity, and to test temporal niche partitioning between two sympatric species of cervids in the Maciço do Urucum, Mato Grosso do Sul: the red brocket deer (*Mazama americana*) and the gray brocket deer (*M. gouazoubira*). Camera trapping surveys were carried out between November 2012 to July 2016 in different seasons. In order to test the influence of seasonality on the activity of deer and temporal niche partition, the kernel density method for circular data was used. Watson's two-sample test of homogeneity was used to verify differences in the activity patterns of both species. With a sample effort of 2,968 camera-days, a total of 153 records of cervids were obtained. The red brocket deer (N = 60) showed a tendency to be nocturnal, while the gray brocket deer (N = 93) was catemeral. We did not observe significant influence of seasonality on the activity patterns of both species of *Mazama*, which in general maintained the same activity patterns during the rainy and dry season, especially *M. americana*. The overlap coefficient between both species was $\Delta_1 = 0.75$ (0.60 - 0.78), and the activity patterns were considered significantly different ($U^2 = 0.4308$, $p < 0.001$). Moreover, our data suggest competition between *M. americana* (larger size) and *M. gouazoubira* (smaller size), which responds to the increase in the activity of the larger species. Therefore, we conclude that temporal dimension is an important element involved in the coexistence between these two species in our study site.

Keywords: camera trapping; niche partitioning; Pantanal.

INTRODUÇÃO

O nicho ecológico é a soma de todos os fatores ambientais que atuam sobre um organismo, ou seja, trata-se de um hipervolume n-dimensional que condiciona o modo de vida das espécies (Hutchinson 1957). O habitat, os recursos alimentares e o tempo correspondem a importantes dimensões do nicho ecológico das espécies, visto que a forma com que esses recursos são utilizados tem uma relação direta com a estrutura de uma comunidade (Schoener 1974). Dentro desse contexto, uma expressiva quantidade de estudos se propõe a compreender como espécies próximas em uma mesma comunidade se comportam quanto à essas dimensões, pois quando duas ou mais espécies possuem requerimentos ecológicos similares e ocorrem em simpatria, uma sobreposição de seus nichos pode ocorrer, implicando em uma competição interespecífica (Porter & Dueser 1982, Núñez *et al.* 2000, Glen & Dickman 2008, Broekhuis *et al.* 2018). Todavia, quando a sobreposição é baixa em ao menos uma dessas dimensões, as espécies são capazes de coexistir (Albrecht & Gotelli 2001, Gilbert *et al.* 2008, Di Bitetti *et al.* 2009, Kuhnen *et al.* 2017).

As dimensões do habitat são frequentemente mais relevantes do que a dimensão trófica, que

por sua vez podem ser mais importantes do que a dimensão temporal (Schoener 1974). Contudo, o conhecimento acerca dos horários de atividade das espécies representa um contexto elementar no estudo das interações, pois a partir desse conhecimento é possível compreender a influência da dimensão temporal na coexistência entre espécies (Di Bitetti *et al.* 2010, Ikeda *et al.* 2016). De fato, a partição temporal é apontada como um importante mecanismo favorecendo a coexistência entre diversas espécies em comunidades (Di Bitetti *et al.* 2009, Lucherini *et al.* 2009, Romero-Muñoz *et al.* 2010, Frey *et al.* 2017).

O veado mateiro *Mazama americana* (Artiodactyla, Cervidae) e o veado catingueiro *Mazama gouazoubira* (Artiodactyla, Cervidae) são duas espécies de cervídeos que ocorrem da América Central ao sul da Argentina, sendo simpátricas em vários ecossistemas, incluindo o Pantanal sul-mato-grossense (Tomas *et al.* 2010). Espécies do gênero *Mazama* são classificadas dentro do grupo dos pequenos cervídeos florestais como solitários, sendo divididas em dois clados evolutivos diferentes: o vermelho e o cinza (Barrette 1987, Oliveira *et al.* 2016). Assim, o clado vermelho engloba *M. americana*, *M. nana* (Artiodactyla, Cervidae) e *M. bororo* (Artiodactyla, Cervidae), enquanto o clado cinza abrange *M. gouazoubira* e

M. nemorivaga (Artiodactyla, Cervidae) (Duarte *et al.* 2008, Oliveira *et al.* 2016).

Embora *M. americana* e *M. gouazoubira* apresentem semelhanças quanto ao uso do habitat, a primeira espécie é frequentemente associada às florestas mais densas, enquanto a segunda tem maior plasticidade ecológica, ocorrendo também em vegetação mais seca, esparsa e sendo mais tolerante a habitats perturbados (Rivero *et al.* 2005, Ferregueti *et al.* 2015). As duas espécies apresentam dieta similar, uma vez que se alimentam principalmente de frutos e sementes (Branan *et al.* 1985, Gayot *et al.* 2004). Com relação aos padrões de atividade, *M. americana* é frequentemente descrito como noturno (Rivero *et al.* 2005, Ferregueti *et al.* 2015, Oliveira *et al.* 2016), enquanto *M. gouazoubira* tende a ser diurno (Rivero *et al.* 2005, Romero-Muñoz *et al.* 2010, Ferregueti *et al.* 2015). Diante do exposto, as duas espécies de cervídeos parecem evitar a competição por meio de diferentes padrões de atividade (Rivero *et al.* 2005, Blake *et al.* 2012, Ferregueti *et al.* 2015).

O Maciço do Urucum corresponde a uma importante formação montanhosa situada na borda oeste do Pantanal, caracterizada pela alta diversidade de espécies e habitats, onde são encontradas espécies raras, ameaçadas e de distribuição restrita no Brasil (Tomas *et al.* 2010, Hannibal *et al.* 2017). A sazonalidade climática do Pantanal, alternada entre períodos secos e de temperaturas mais amenas, e chuvosos e quentes, exerce um forte impacto nas populações de diversas espécies de animais (Junk *et al.* 2006). Esses efeitos são conhecidos na planície, onde as enchentes e secas alteram as dinâmicas de uso do habitat pela fauna, bem como a estrutura das populações (Mamede & Alho 2006, Alho & Sabino 2012). Tanto *M. americana* quanto *M. gouazoubira* são frequentemente registradas na região do Maciço do Urucum, porém não existem informações sobre a influência da sazonalidade nos padrões de atividade e sobre os mecanismos relacionados à coexistência dessas espécies na região. Por conseguinte, o objetivo deste estudo foi responder as seguintes perguntas: (1) Qual é padrão de atividade de *M. americana* e *M. gouazoubira* no Maciço do Urucum? (2) Os padrões de atividade de *M. americana* e *M. gouazoubira* diferem entre a estação chuvosa e seca? (3) Existe partição de nicho ecológico, com relação a dimensão tempo, entre *M. americana* e *M. gouazoubira* no Maciço do Urucum?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na região do Maciço do Urucum, que está localizado a cerca de 30 km ao sul do centro urbano de Corumbá, Mato Grosso do Sul (19° 24' 49" S, 57° 22' 47" W). A altitude do Maciço do Urucum varia de 120 a 1095 m (Silva & Abdon 1988). O Maciço do Urucum compreende uma das áreas montanhosas existentes na borda oeste do Pantanal (Silva 2000), cuja fitofisionomia tem influência de ecossistemas próximos como o Chaco, o Cerrado e Amazônia, o que permite a ocorrência de espécies endêmicas e de distribuição restrita (Hannibal *et al.* 2017). A área é caracterizada por uma vegetação composta por cerradão (savana arborizada), cerrado *stricto sensu* (savana arbustiva), campos de altitude e nas encostas dos morros as florestas secas decíduas e semidecíduas. O clima da região é do tipo Awa, denominado tropical megatérmico, segundo a classificação de Köppen, com inverno seco de abril a setembro, e verão chuvoso de outubro a março (Godoi *et al.* 2010).

O Maciço do Urucum é rico em minério de Ferro e Manganês, e por essa razão a mineração é uma importante atividade econômica realizada na região (Hannibal *et al.* 2017). Entretanto, essa atividade causa diversos impactos ambientais, dentre eles estão a redução dos habitats naturais para a lavra de minério, como também a perturbação antrópica causada pela abertura de estradas, operação dos maquinários e tráfego de veículos.

Coleta de dados

Os dados foram coletados por meio de campanhas de armadilhagem fotográfica realizadas entre novembro de 2012 e julho de 2016 em períodos chuvosos e secos. Um número variado de armadilhas fotográficas (3-27) foi utilizado em cada campanha (Tabela 1). As armadilhas fotográficas modelo Bushnell Trophy Cam® (Bushnell, Kansas, USA) foram instaladas em árvores localizadas à beira das trilhas dos animais e ao longo de estradas de pouco uso, a cerca de 45 cm do solo em diferentes habitats em cada campanha, com uma distância que variou de 500 m a 1 km entre si. Todos os pontos foram georreferenciados utilizando GPS (Figura 1). A menor e maior altitude amostradas com armadilhas fotográficas variaram de 140 a 790 m.

As câmeras permaneceram em campo por um período que variou de 5 a 60 dias (Tabela 1). Nas campanhas mais longas, as armadilhas foram verificadas a cada 20 dias para eventual troca de pilhas e *download* dos registros. Todas as unidades foram programadas para operar 24 horas/dia com um intervalo de dez segundos entre os disparos. Os dados de data e horários impressos em cada registro fotográfico permitiram a análise dos padrões de atividade das espécies (Ridout & Linkie 2009). A armadilhagem fotográfica foi autorizada pelo SISBio (Licença 47821-2).

Análise de dados

As espécies de cervídeos foram identificadas utilizando os guias de Borges & Tomas (2004). Os registros de *M. americana* e *M. gouazoubira* foram triados por cada local amostrado e por estação chuvosa (outubro-março) e seca (abril-setembro), seguindo Godoi *et al.* (2010). Para evitar pseudo-réplicas e garantir independência amostral foi utilizado um intervalo de uma hora para a contagem de registros de animais da mesma espécie, a não ser nos casos em que indivíduos pudessem ser identificados, onde então esses registros foram considerados independentes (Silveira *et al.* 2003).

Foi realizada a conversão dos horários impressos em cada registro fotográfico em horário solar, primeiramente calculando o horário do nascer e pôr-do-sol de cada registro por meio do *software* Moonrise 3.5 (Sidell 2002), e posteriormente inserindo esses horários reais de atividade nas fórmulas utilizadas por Foster *et al.* (2013). Em seguida, cada observação foi classificada como diurna (se a atividade ocorreu predominantemente entre 1 hora depois do nascer-do-sol e 1 hora antes do pôr-do-sol), noturna (se a atividade ocorreu predominantemente entre 1 hora depois do pôr-do-sol e 1 hora antes do nascer-do-sol), e crepuscular (se a atividade ocorreu até 1 hora antes e depois do nascer e pôr-do-sol) (Foster *et al.* 2013). As observações crepusculares foram consideradas independentes das diurnas e noturnas (Romero-Muñoz *et al.* 2010). A partir de então, baseado na frequência de ocorrência de registros em cada categoria descrita acima, as espécies foram classificadas como diurnas, noturnas ou crepusculares (Ramírez-Mejía & Sánchez 2016). A independência entre os registros de cada espécie em cada categoria foi avaliada por meio de teste Qui-quadrado.

Para avaliar a influência da sazonalidade no padrão de atividade das duas espécies e a partição

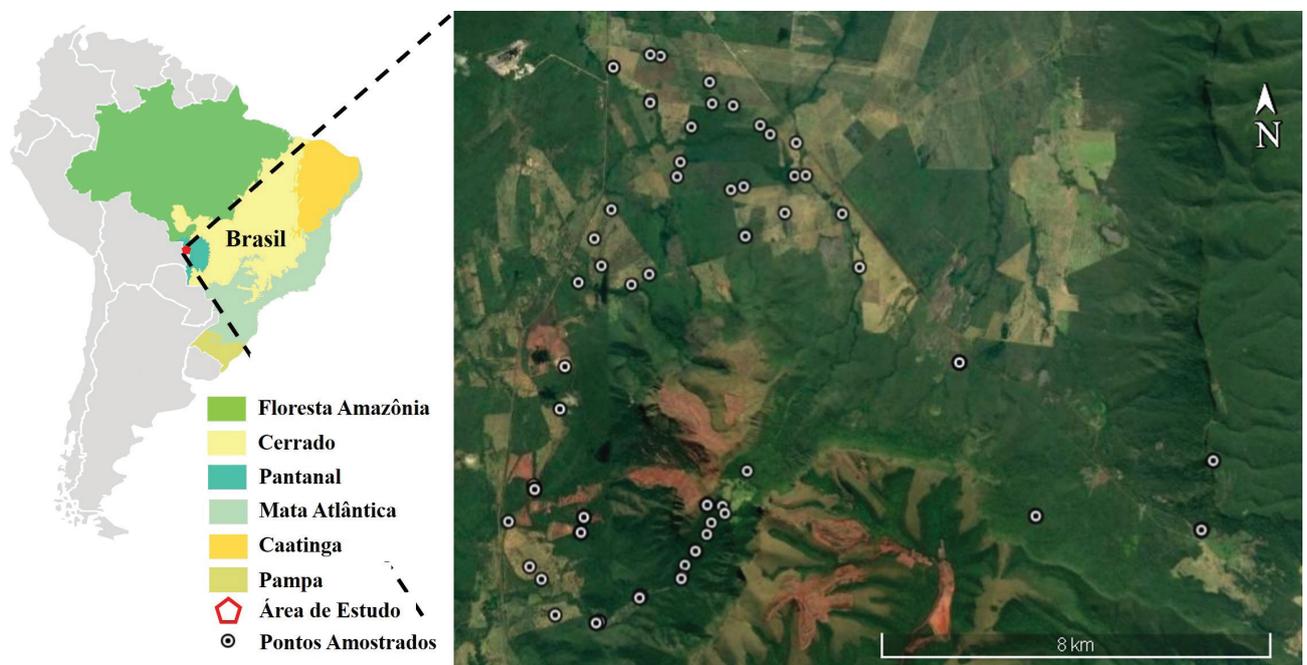


Figura 1. Distribuição dos pontos amostrados por meio de armadilhagem fotográfica no período entre novembro de 2012 a julho de 2016, na região do Maciço do Urucum, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Figure 1. Distribution of the points sampled by camera trapping between November 2012 and July 2016, in the Urucum Massif region, Mato Grosso do Sul, Brazil.

Tabela 1. Dados obtidos por meio de campanhas de armadilhagem fotográfica realizadas na região do Maciço do Urucum (Corumbá, MS) no período de novembro de 2012 a julho de 2016.

Table 1. Data obtained through camera trapping surveys carried out in the Maciço do Urucum region (Corumbá, MS) from November 2012 to July 2016.

Campanha	Nº de câmeras	Estação	Dias amostrados	Esforço amostral (câmera-dias)
I	5	Chuvosa	5	25
III	9	Chuvosa	15	135
V	21	Chuvosa	60	1.260
II	15	Seca	15	225
IV	11	Seca	15	165
VI	27	Seca	42	1.134
VII	3	Seca	8	24
Total	88	-	152	2.968

de nicho na dimensão temporal foi utilizada a metodologia proposta por Ridout & Linkie (2009), onde inicialmente foram geradas as curvas de atividade de cada espécie por estação através de densidade kernel e depois foi mensurada a extensão de sobreposição entre os padrões de atividade das mesmas através do uso de um Coeficiente de Sobreposição (Δ), que varia de 0 (sem sobreposição) a 1 (sobreposição completa) (Ridout & Linkie 2009). Neste estudo adotamos os valores de Δ_1 que é indicado para amostras pequenas (Ridout & Linkie 2009). Foi calculado um intervalo de confiança para o Coeficiente de Sobreposição por meio do percentil dos intervalos de confiança de 500 reamostragens (*bootstraps*) (Linkie & Ridout 2011, Foster *et al.* 2013). O mesmo procedimento foi adotado para testar a partição de nicho, porém utilizando as curvas de atividade de cada espécie, sem dividir os registros por estação.

Em seguida, foi utilizado o teste de homogeneidade de duas amostras de Watson para dados circulares (Jammalamadaka & Sengupta 2001). Este teste fornece um resultado com base em um valor crítico. Se U^2 for maior do que o valor crítico, a hipótese nula é rejeitada e as duas amostras são consideradas como diferentes de forma significativa. Quando a estatística de teste U^2 é inferior ao valor crítico, a hipótese nula não é descartada, indicando que os padrões de atividade das espécies são similares (Porfirio *et al.* 2016). Todas as análises estatísticas foram realizadas no *software* R versão 3.4.4 (R Development Core Team 2018) e as

análises sobre efeito da sazonalidade nos padrões de atividade e partição temporal foram conduzidas utilizando uma adaptação dos *scripts* desenvolvidos por Linkie & Ridout (2011).

RESULTADOS

Com um esforço amostral de 2.968 câmera-dias foram obtidos 153 registros independentes de cervídeos (*M. americana*, N = 60; *M. gouazoubira*, N = 93). Foram obtidos registros de *M. americana* em todas as categorias, entretanto a espécie foi mais registrada no período noturno (N = 36), seguido pelo período crepuscular (N = 13) e diurno (N = 11) ($X^2 = 19,3$, gl = 2, p = 0,00006), independentemente da estação. Portanto, a espécie foi considerada noturna. Em contrapartida, *M. gouazoubira* apresentou atividade diurna (N = 41) e noturna (N = 35) de maneira similar ($X^2 = 0,473$, gl = 1, p = 0,49) (Tabela 2; Figura 2).

Não foram observadas diferenças significativas no padrão de atividade de *M. americana* e *M. gouazoubira* em função do período chuvoso ou seco. Ao contrário, foi observada alta sobreposição de atividade entre os dois períodos para as duas espécies: *M. americana* ($\Delta_1 = 0,90$ (0,62 - 0,86); $U^2 = 0,0428$, p = 0,10) e *M. gouazoubira* ($\Delta_1 = 0,89$ (0,62 - 0,87); $U^2 = 0,0261$, p = 0,10) (Figura 3). O coeficiente de sobreposição, independente da estação do ano, foi de $\Delta_1 = 0,75$ (0,60 - 0,78) (Figura 4), e os padrões de atividade das duas espécies foram considerados diferentes de forma significativa ($U^2 = 0,4308$, p < 0,001).

Tabela 2. Períodos de atividade de *Mazama americana* e *M. gouazoubira* registrados por meio de armadilhagem fotográfica no Maciço do Urucum, Corumbá, MS entre novembro de 2012 a julho de 2016.

Table 2. Periods of activity of red brocket deer (*Mazama americana*) and gray brocket deer (*M. gouazoubira*) recorded by camera trapping in the Maciço do Urucum, Corumbá, MS from November 2012 to July 2016.

Espécies	N	Porcentagem de eventos (%)			Classificação
		Noturno	Diurno	Crepuscular	
<i>Mazama americana</i>	59	61,0	19,0	20,0	Noturno
<i>Mazama gouazoubira</i>	93	38,0	44,0	18,0	Caternal

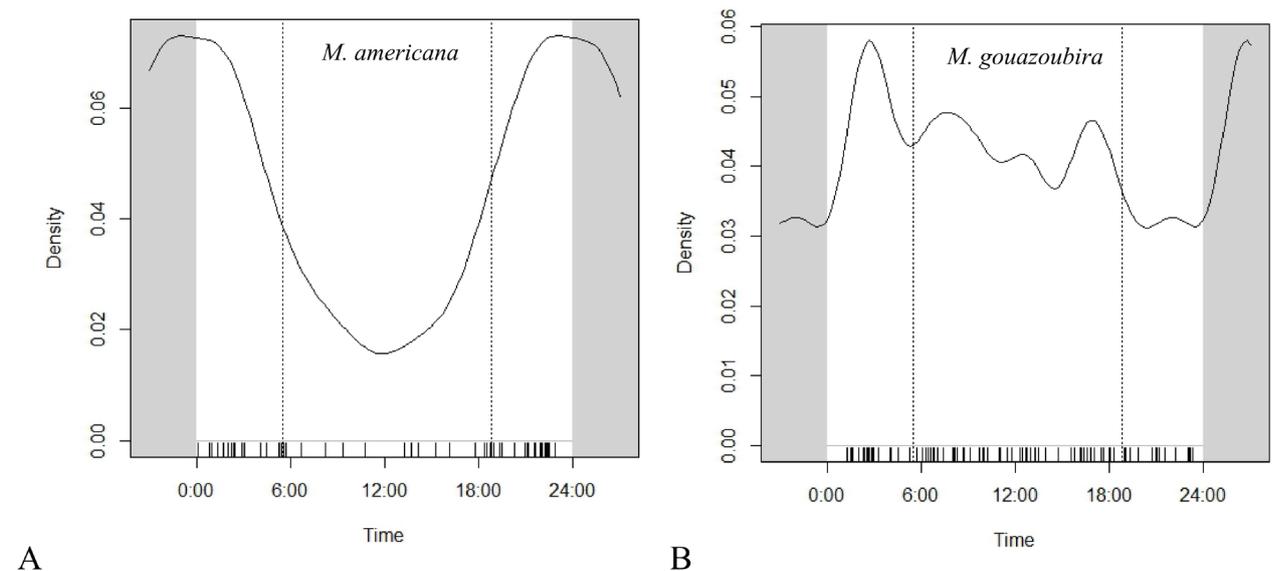


Figura 2. Padrão de atividade de (A). *Mazama americana* e (B). *M. gouazoubira* no Maciço do Urucum (Corumbá, MS) no período de 2012 a 2016. As linhas verticais indicam o horário estimado do nascer e pôr-do-sol.

Figure 2. Activity patterns of (A). *Mazama americana* and (B). *M. gouazoubira* in the Maciço do Urucum (Corumbá, MS) from 2012 to 2016. The vertical lines indicate the estimated time of sunrise and sunset.

DISCUSSÃO

Neste estudo foi observado que *M. americana* apresentou um comportamento noturno, assim como observado em outras áreas do Pantanal e na Mata Atlântica (Ferregueti *et al.* 2015, Oliveira *et al.* 2016, Porfirio *et al.* 2016). Além desses estudos realizados no Brasil, trabalhos realizados no Chaco da Bolívia, ao contrário, demonstraram que *M. americana* não apresentou nítidos períodos de atividade, sendo classificado como catemeral (Maffei *et al.* 2002, Gómez *et al.* 2005). Essa categoria é utilizada quando as espécies são ativas tanto durante o dia, quanto durante a noite (Romero-Muñoz *et al.* 2010), como observado para *M. gouazoubira* em nossa área de estudo. O padrão

de atividade catemeral de *M. gouazoubira* também foi observado em outra região montanhosa do Pantanal, na Serra do Amolar, igualmente localizada na borda oeste do Pantanal, porém na porção mais ao norte do bioma (Porfirio *et al.* 2016). Contudo, no Chaco boliviano, na Mata Atlântica e no Pantanal da Nhecolândia, a espécie apresentou maior atividade no período diurno (Rivero *et al.* 2005, Romero-Muñoz *et al.* 2010, Ferregueti *et al.* 2015, Oliveira *et al.* 2016).

Geralmente, as mudanças nos padrões espaciais e temporais das espécies estão relacionadas às estações do ano, que causam alteração na disponibilidade de recursos, assim como perturbações ambientais nas áreas estudadas ou mesmo alterações no padrão de atividade dos

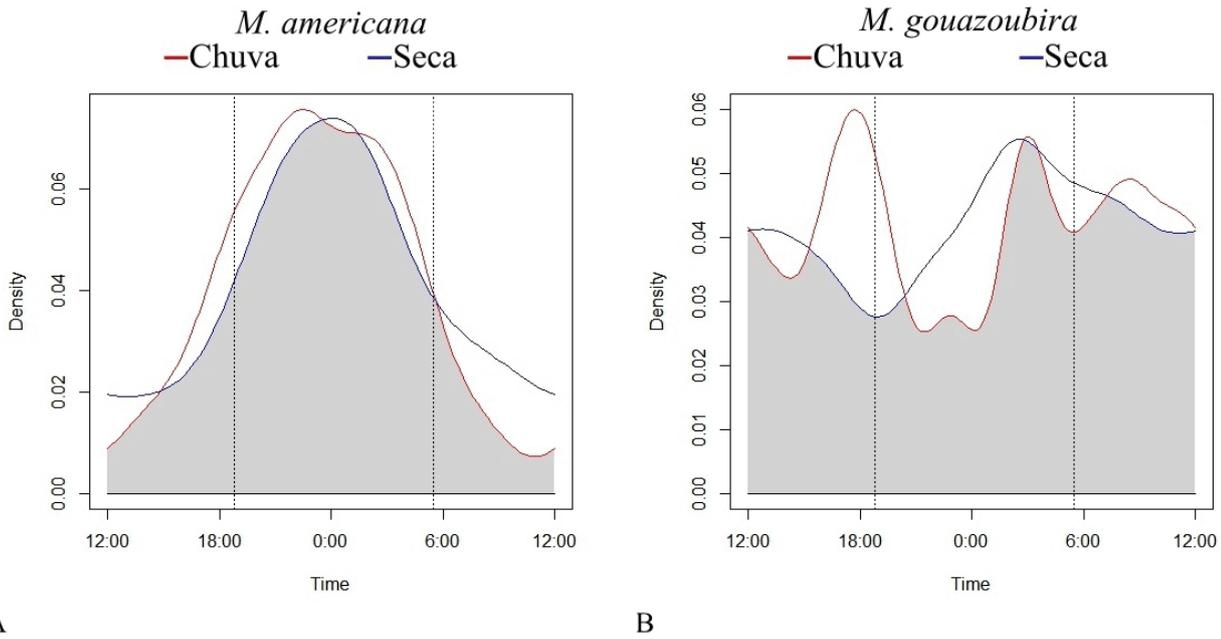


Figura 3. Padrões de atividade e extensão de sobreposição entre a estação chuvosa e seca para (A). *Mazama americana* e (B). *M. gouazoubira* no Maciço do Urucum, Mato Grosso do Sul, Brasil, entre novembro de 2012 e julho de 2016. As linhas verticais indicam o horário estimado do nascer e pôr-do-sol. A sobreposição é representada pela área em cinza.

Figure 3. Activity patterns and extent of overlap between the rainy and dry season for (A.) *Mazama americana* and (B.) *M. gouazoubira* in the Urucum Massif, Mato Grosso do Sul, Brazil, between November 2012 and July 2016. The vertical lines indicate time of sunrise and sunset. The overlap is represented by the gray area.

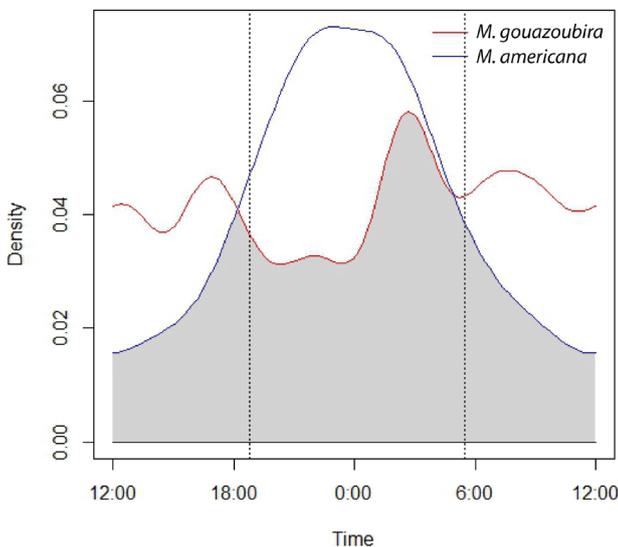


Figura 4. Sobreposição nos períodos de atividade de *Mazama americana* e *M. gouazoubira* no Maciço do Urucum (Corumbá, MS), período de 2012 a 2016. As linhas verticais pontilhadas indicam o horário dos nascer e pôr-do-sol.

Figure 4. Overlapping periods of activity for *Mazama americana* e *M. gouazoubira* in the Maciço do Urucum (Corumbá, MS), from 2012 to 2016. The vertical dashed lines indicate the time of sunrise and sunset.

predadores (Beier & McCullough 1990, Bonatti 2006, Weckel *et al.* 2006, Eccard & Liesenjohnann 2008, Norris *et al.* 2010). Embora observada em outras espécies de mamíferos (Porfirio *et al.* 2016), a marcada sazonalidade climática da região do Pantanal, caracterizada pela alternância entre período chuvoso e seco, pareceu não exercer forte influência sobre o padrão de atividade de *M. americana* e *M. gouazoubira*. Isso foi evidente principalmente para *M. americana*, que manteve padrão de atividade estritamente noturno nas duas estações, com alta sobreposição temporal observada. Para *M. gouazoubira* a sobreposição temporal entre estações pareceu ser ligeiramente menor. No período chuvoso a espécie explorou mais o final da tarde (antes das 18:00 h), quando em seguida a atividade foi reduzida e retomada no período noturno após a meia noite. Já na seca, a atividade da espécie aumentou após às 18:00 h, porém só atingiu pico após a meia noite, quando então foi reduzida antes do amanhecer.

Analisando os registros, independentemente da estação do ano, observamos que parece estar ocorrendo competição entre *M. americana*

(espécie de maior porte) e *M. gouazoubira* (menor porte). Este parece evitar a sobreposição com *M. americana* (essencialmente noturna), sobretudo no período compreendido entre às 18:00 e 00:00 (meia noite), quando tem sua atividade reduzida. De maneira oposta, observa-se que quando *M. americana* diminui a atividade, a de *M. gouazoubira* aumenta. Em outra área montanhosa do Pantanal foi observado que a coexistência entre as duas espécies foi facilitada, principalmente, pela segregação nos horários de atividade (*M. americana*: noturno; *M. gouazoubira*: diurno), uma vez que não foram encontradas evidências de evitação espacial entre os dois cervídeos (R. Chiaravalloti, dados não publicados). No Chaco boliviano, *M. americana* também foi mais ativo no período noturno, enquanto *M. gouazoubira* teve atividade predominantemente diurna, especialmente ao amanhecer (Rivero *et al.* 2005). Na Mata Atlântica foi observado que *M. gouazoubira* (predominantemente diurno) alterna seu padrão de atividade em função do aumento de atividade de *M. americana* (noturno) e dessa forma, a competição por habitat e alimento parece ser atenuada pelas diferenças nos padrões de atividade (Ferregueti *et al.* 2015). Nota-se que, embora pequenas variações sejam reportadas em cada região de estudo, esse padrão tende a se repetir ao longo da literatura. Nesse sentido, a partição temporal parece ser um importante mecanismo facilitando a coexistência entre *M. gouazoubira* e *M. americana*, uma vez que as duas espécies utilizam o habitat de forma semelhante e possuem dieta similar (Rivero *et al.* 2005, Tobler *et al.* 2009, Ferregueti *et al.* 2015).

De fato, a partição de nicho em escala temporal vem sendo utilizada como a explicação mais aceita para justificar a redução do potencial de competição entre *M. americana* e *M. gouazoubira* e possibilitar a coexistência entre essas espécies (Rivero *et al.* 2005, Tobler *et al.* 2009, Blake *et al.* 2012, Ferregueti *et al.* 2015). Entretanto, Oliveira *et al.* (2016) apontam que o clado filogenético parece ser o principal preditor da atividade noturna *versus* diurna observada entre as duas espécies estudadas. Utilizando registros fotográficos obtidos por armadilhagem fotográfica em diferentes biomas brasileiros e dados provenientes da literatura de quatro biomas da América do Sul, Oliveira *et al.* (2016) observaram que o habitat teve um efeito marginal na variação dos padrões

de atividade dos cervídeos do gênero *Mazama*. Em seu estudo, Oliveira *et al.* (2016) concluíram que o clado filogenético foi o principal preditor do padrão de atividade das espécies de *Mazama*, sugerindo uma restrição filogenética em vez de qualquer outra influência ecológica nos padrões de atividade. Assim, *M. americana*, pertencente ao clado vermelho tende a apresentar atividade predominantemente noturna, enquanto que *M. gouazoubira*, do clado cinza, tende a apresentar padrão de atividade predominantemente diurno (Oliveira *et al.* 2016). Contudo, o motivo pelo qual a história evolutiva dos dois cladogramas favoreceu padrões de atividade diferentes ainda permanece sem explicação, apontando a necessidade de mais investigação, como mencionado por Oliveira *et al.* (2016).

Diante do exposto, observamos que os padrões de atividade de *M. americana* e *M. gouazoubira* na região do Maciço do Urucum, área de planalto do Pantanal, tendem a seguir as observações reportadas na literatura para as áreas onde as espécies ocorrem em simpatria. Ainda, observamos que os padrões das duas espécies pouco oscilaram em razão da sazonalidade climática da região. Aparentemente, ocorre competição entre *M. americana* e *M. gouazoubira*, em que a última responde ao aumento de atividade da espécie de maior porte reduzindo a sua, o que pode explicar a diferenciação nos padrões de atividade observados, além de demonstrar a importância da dimensão tempo para a coexistência entre os dois cervídeos. Entretanto, o clado filogenético também é apontado como importante preditor da atividade das duas espécies, embora a motivação sob o ponto de vista evolutivo para essa diferenciação ainda seja inconclusiva (Oliveira *et al.* 2016). Nesse sentido, futuros estudos envolvendo as duas espécies em condições de simpatria, abordando as principais dimensões de forma concomitante e abrangendo a história evolutiva de ambas serão de suma importância para compreender as relações ecológicas entre *M. americana* e *M. gouazoubira*. Ainda, essa compreensão é essencial para medidas de conservação, principalmente diante dos atuais cenários de redução do habitat devido a atividade de mineração e expansão agropecuária na região do Maciço do Urucum. Não obstante, o presente estudo possibilitou uma avaliação inicial dos padrões de atividade das duas espécies de *Mazama* em uma região onde esse conhecimento era inexistente.

AGRADECIMENTOS

A autora correspondente agradece a CAPES pela bolsa de pós-doutorado concedida (NR: 20132885). Agradecemos o Departamento de Biologia e CESAM da Universidade de Aveiro, Portugal, Fundos Europeus COMPETE e FCT UID/AMB/50017/2013. A Arackén Porfirio pelo apoio e os proprietários das fazendas Bom Jesus, Nhuporã e São Francisco pela permissão para condução das amostragens. A Missão Salesiana de Mato Grosso pelo apoio logístico para a realização desta pesquisa, e a GBio por autorizar o uso de parte dos dados que compõem esta pesquisa.

REFERÊNCIAS

- Albrecht, M., & Gotelli, N. J. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126(1), 134–141. DOI: 10.1007/s004420000494
- Alho, C. J., & Sabino, J. 2012. Seasonal Pantanal flood pulse: implications for biodiversity. *Oecologia Australis*, 16(4), 958–978. DOI: 10.4257/oeco.2012.1604.17
- Barrette, C. 1987. The comparative behavior and ecology of chevrotains, musk deer, and morphologically conservative deer. In: C. M. Wemmer (Ed.), *Biology and management of the Cervidae*. pp. 200–213. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Beier, P., & McCullough, D. R. 1990. Factors influencing white tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*, 109, 3–51.
- Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K., Guerra, J., & Romo, D. 2012. Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of eastern Ecuador. *Ecotropica*, 18(2), 137–146.
- Bonatti, J. 2006. Uso e seleção de habitat, atividade diária e comportamento de *Nasua nasua* (Linnaeus, 1766) (Carnivora; Procyonidae) na Ilha do Campeche, Florianópolis, Santa Catarina. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. p. 138.
- Borges, P. L., & Tomas, W. M. 2004. Guia de rastros e outros vestígios de mamíferos do Pantanal. Corumbá: Embrapa Pantanal: p. 139.
- Branan, W. V., Werkhoven, M. C., & Marchinton, R. L. 1985. Food habits of brocket and white-tailed deer in Suriname. *The Journal of Wildlife Management*, 49(4), 972–976. DOI: 10.2307/3801381
- Broekhuis, F., Thuo, D., & Hayward, M. W. 2018. Feeding ecology of cheetahs in the Maasai Mara, Kenya and the potential for intra- and interspecific competition. *Journal of Zoology*, 304(1), 65–72. DOI: 10.1111/jzo.12499
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., & Paviolo, A. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36(4), 403–412. DOI: 10.1016/j.actao.2010.04.001
- Duarte, J. M. B., González, S., & Maldonado, J. E. 2008. The surprising evolutionary history of South American deer. *Molecular Phylogenetics*, 49(1), 17–22. DOI: 10.1016/j.ympev.2008.07.009
- Eccard, J., & Liesenjohann, T. 2008. Foraging decisions in risk-uniform landscapes. *PLoS One*, 3(10), e3438. DOI: 10.1371/journal.pone.0003438
- Ferregueti, Á. C., Tomas, W. M., & Bergallo, H. G. 2015. Density, occupancy, and activity pattern of two sympatric deer (*Mazama*) in the Atlantic Forest, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 96(6), 1245–1254. DOI: 10.1093/jmammal/gyv132
- Foster, V. C., Sarmiento, P., Sollmann, R., Tôrres, N., Jácomo, A. T., Negrões, N., Fonseca, C., & Silveira, L. 2013. Jaguar and Puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica*, 45(3), 373–379. DOI: 10.1111/btp.12021
- Frey, S., Fisher, J. T., Burton, A. C., & Volpe, J. P. 2017. Investigating animal activity patterns and temporal niche partitioning using camera-trap data: challenges and opportunities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3(3), 123–132. DOI: 10.1002/rse2.60
- Gayot, M., Henry, O., Dubost, G., & Sabatier, D. 2004. Comparative diet of the two forest cervids of the genus *Mazama* in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1), 31–43. DOI: 10.1017/S0266467404006157
- Gilbert, B., Srivastava, D. S., & Kirby, K. R. 2008. Niche partitioning at multiple scales facilitates coexistence among mosquito larvae. *Oikos*, 117(6), 944–950. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2008.16300.x

- Glen, A. S., & Dickman, C. R. 2008. Niche overlap between marsupial and eutherian carnivores: does competition threaten the endangered spotted-tailed quoll? *Journal of Applied Ecology*, 45(2), 700–707. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2007.01449.x
- Godoi, M. N., Cunha, N. L. D., & Cáceres, N. C. 2010. Efeito do gradiente floresta-cerrado-campo sobre a comunidade de pequenos mamíferos do alto do Maciço do Urucum, oeste do Brasil. *Mastozoología Neotropical*, 17(2), 263–277.
- Gómez, H., Wallace, R. B., Ayala, G., & Tejada, R. 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(2), 91–95. DOI: 10.1080/01650520500129638
- Hannibal, W., Godoi, M. N., Tomas, W. M., Porfirio, G., Ferreira, V. L., & Cáceres, N. 2017. Biogeography and conservation of non-volant mammals from the Urucum Mountains: a Chiquitano dry forest ecoregion in western Brazil. *Mammalia*, 81(2), 169–180. DOI: 10.1515/mammalia-2015-0052
- Hutchinson, G. E. 1957. The multivariate niche. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* 22, 415–427. DOI: 10.1101/SQB.1957.022.01.039
- Ikeda, T., Uchida, K., Matsuura, Y., Takahashi, H., Yoshida, T., Kaji, K., & Koizumi, I. 2016. Seasonal and diel activity patterns of eight sympatric mammals in northern Japan revealed by an intensive camera-trap survey. *PloS one*, 11(10), e0163602. DOI: 10.1371/journal.pone.0163602
- Jammalamadaka, S. R., & Sengupta, A. 2001. *Topics in circular statistics*. Singapore: World Scientific Press: p. 322.
- Junk, W. J., Da Cunha, C. N., Wantzen, K. M., Petermann, P., Strüssmann, C., Marques, M. I., & Adis, J. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences*, 68(3), 278–309. DOI: 10.1007/s00027-006-0851-4
- Kuhnen, V. V., Romero, G. Q., Linhares, A. X., Vizontin-Bugoni, J., Porto, E. A. C., & Setz, E. Z. F. 2017. Diet overlap and spatial segregation between two neotropical marsupials revealed by multiple analytical approaches. *Plos One*, 12(7), p. e0181188. DOI: 10.1371/journal.pone.0181188
- Linkie, M., & Ridout, M. S. 2011. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. *Journal of Zoology*, 284(3), 224–229. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2011.00801.x
- Lucherini, M., Reppucci, J. I., Walker, R. S., Villalba, M. L., Wurstten, A., Gallardo, G., Iriarte, A., Villalobos, R., & Perovic, P. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1404–1409. DOI: 10.1644/09-MAMM-A-002R.1
- Maffei, L., Cuéllar, E., & Noss, A. J. 2002. Using camera-traps to assess mammals in the Chaco-Chiquitano Ecotone. *Revista Boliviana de Ecología*, 11, 55–65.
- Mamede, S. B., & Alho, C. J. R. 2006. Response of wild mammals to seasonal shrinking-and-expansion of habitats due to flooding regime of the Pantanal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(4), 991–998. DOI: 10.1590/S1519-69842006000600006
- Norris, D., Michalski, F., & Peres, C. A. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy*, 91(3), 551–560. DOI: 10.1644/09-MAMM-A-199.1
- Núñez, R., Miller, B., & Lindzey, F. 2000. Ecology of jaguars and pumas in Jalisco, México. *Journal of Zoology* 252(3), 373–379.
- Oliveira, M. L., de Faria Peres, P. H., Vogliotti, A., Grotta-Neto, F., de Azevedo, A. D. K., Cerveira, J. F., Nascimento, G. B., Peruzzi, N. J., Carranza, J., & Duarte, J. M. B. 2016. Phylogenetic signal in the circadian rhythm of morphologically convergent species of Neotropical deer. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 81(3), 281–289. DOI: 10.1016/j.mambio.2016.01.004
- Porfirio, G., Foster, V. C., Fonseca, C., & Sarmento, P. 2016. Activity patterns of ocelots and their potential prey in the Brazilian Pantanal. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 81(5), 511–517. DOI: 10.1016/j.mambio.2016.06.006
- Porter, J. H., & Dueser, R. D. 1982. Niche overlap and competition in an insular small mammal fauna: a test of the niche overlap hypothesis. *Oikos*, 39(2), 228–236. DOI: 10.2307/3544489
- R Development Core Team. 2018. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.R-project.org/>

- Ramírez-Mejía, A. F., & Sánchez, F. 2016. Activity patterns and habitat use of mammals in an Andean forest and a Eucalyptus reforestation in Colombia. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 27(2), 1–7. DOI: 10.4404/hystrix-27.2-11319
- Ridout, M. S., & Linkie, M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3), 322–337. DOI: 10.1198/jabes.2009.08038
- Rivero, K., Rumiz, D. I., & Taber, A. B. 2005. Differential habitat uses by two sympatric brocket deer species (*Mazama americana* and *M. gouazoubira*) in a seasonal Chiquitano forest of Bolivia. *Mammalia*, 69(2), 169–183. DOI: 10.1515/mamm.2005.015
- Romero-Muñoz, A., Maffei, L., Cuéllar, E., & Noss, A. J. 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 26(3), 303–311. DOI: 10.1017/S0266467410000052
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Ecology*, 185(4145), 27–39. DOI: 10.1126/science.185.4145.27
- Sidell, B. P. 2002. Moonrise 3.5. Retrieved from: <http://moonrise.us/moonrise.html>
- Silva, J. S. V. 2000. Zoneamento ambiental da borda oeste do Pantanal: Maciço do Urucum e adjacências. Brasília: Embrapa Informação e Tecnologia: p. 365.
- Silva, J. D. S. V., & Abdon, M. M. 1998. Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 33(13), 1703–1711.
- Silveira, L., Jácomo, A. T. A., & Diniz-Filho, J. A. F. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biological Conservation*, 114(3), 351–355. DOI: 10.1016/S0006-3207(03)00063-6
- Tobler, M. W., Carrillo-Percestequi, S. E., & Powell, G. 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 25(3), 261–270. DOI: 10.1017/S0266467409005896
- Tomas, W. M., Cáceres, N. C., Nunes, A. P., Fischer, E., Mourão, G., & Campos, Z. 2010. Mammals in the Pantanal wetland, Brazil. In: W. J. Junk, C. J. da Silva, C. Nunes da Cunha, & K. M. Wantzen (Eds.), *The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large Neotropical seasonal wetland*. pp. 563–595. Sofia: Pensoft Publishers.
- Weckel, M., Giuliano, W., & Silver, S. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *Journal of Zoology*, 270(1), 25–30. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2006.00106.x

Submetido em: 14/05/2018

Aceito em: 13/12/2018

Publicado online: 19/12/2018

Editor Associado: Camila dos Santos de Barros