

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Tese de Doutorado

**Taiassuídeos simpátricos no norte do Pantanal brasileiro:
implicações da estacionalidade climática, do uso da terra e da
presença de uma espécie invasora nas interações competitivas
entre caaitus (*Pecari tajacu*) e queixadas (*Tayassu pecari*).**

Gabriel Selbach Hofmann

Porto Alegre, agosto de 2013

Taiassuídeos simpátricos no norte do Pantanal brasileiro: implicações da estacionalidade climática, do uso da terra e da presença de uma espécie invasora nas interações competitivas entre caititus (*Pecari tajacu*) e queixadas (*Tayassu pecari*).

Gabriel Selbach Hofmann

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador Professor Luiz Flamarion Barbosa de Oliveira

Comissão examinadora:

Andreas Kindel

Gonçalo Nuno Côrte-Real Ferraz de Oliveira

Jan Karel Felix Mähler Junior

Porto Alegre, agosto de 2013

Para Paloma Koprovski Menguer até o último instante.

Agradecimentos

Ao melhor orientador que eu poderia ter, meu grande amigo Luiz Flamarion, o maior incentivador para a minha “migração” para os estudos com mamíferos.

Aos colegas de “Projeto Ungulados”, José Luís P. Cordeiro, Vinícius Bastazini e em especial ao meu grande amigo Igor P. Coelho pelos conselhos e parceria em campo.

Ao SESC Pantanal em especial a Leopoldo G. Brandão, Waldir Valutki, Silvia Kataoka e Cristina Cuiabália.

Aos funcionários da RPPN SESC Pantanal pelo companheirismo que torna a vida no campo mais fácil. Em especial a Manoel Pedro da Penha, Ivo Brandão e Alessandro Tortorelli pela amizade e envolvimento com nossas amostragens.

Aos colegas que nos ajudaram na coleta de dados em campo: Xênia, Paulinha, Bruno, Nilber, Isadora, Fenandinha, Káyo, Ezequiel e Alan.

Aos proprietários que permitiram nosso acesso as suas fazendas e sítios.

Aos colegas de Laboratório de Geoprocessamento da UFRGS, em especial Eliseu Weber e Heinrich Hasenack por todos estes anos de amizade e aprendizado.

Aos colegas, funcionários e professores do Centro e do Departamento de Ecologia da UFRGS, em especial a Silvana Barzotto pelo carinho e toda ajuda ao longo de todos estes anos.

À CAPES pelo fomento da bolsa de estudos.

A todos os meus familiares.

Ao meu querido pai pela grande amizade e eterna preocupação.

À Marta, Valci, Rodrigo, Simone por me integrarem à família e se preocuparem tanto comigo.

A todos os meus estimados amigos (esse item é grande demais até para uma tese de doutorado).

E finalmente... à minha amada mãe que abriu mão de tantas coisas nessa vida para me prover a melhor educação possível.

Resumo

Pecari tajacu (caititus) e *Tayassu pecari* (queixadas) são simpátricos na maior parte de suas distribuições históricas e exercem funções similares em um mesmo nível trófico. Em razão do seu maior tamanho corporal e bandos mais numerosos, os queixadas podem ser considerados como uma espécie dominante em uma possível competição por interferência com os caititus. Contudo, as relações competitivas entre estas duas espécies ainda não são claras e os efeitos das interações por interferência são quase desconhecidos. Este trabalho avaliou o efeito da estacionalidade climática e de atividades antrópicas nas relações de competição por interferência entre caititus e queixadas no nordeste do Pantanal brasileiro. O primeiro capítulo é uma revisão dos principais temas do trabalho: taiassuídeos, Pantanal e a introdução de porcos na região. O segundo capítulo avaliou os efeitos da estacionalidade climática, a partir de uma perspectiva térmica e de disponibilidade de água, nos padrões de atividade e uso de recursos de caititus e queixadas durante as estações seca e úmida na região. As altas temperaturas associadas com a baixa disponibilidade de água na estação seca acentuaram a sobreposição temporal entre as espécies pela redução da atividade diurna. Contudo, neste período foi registrada uma sobreposição de habitat mais baixa do que no período úmido quando taiassuídeos evitaram as áreas intensamente alagadas. Os resultados mostram um aumento de sobreposição de nicho em um gradiente ambiental como resultado da estacionalidade climática podendo ser parcialmente compensado pela redução em outra dimensão. Neste caso, a partição temporal parece ser um mecanismo viável para redução da competição entre espécies potencialmente competidoras. O terceiro capítulo avaliou a influência da pecuária (principal forma de uso da terra na região) somado à presença de porcos ferais (*Sus scrofa*) nas relações de competição por interferência entre taiassuídeos. Foram comparados os padrões de atividade e as coocorrências dos taiassuídeos em uma unidade de conservação (livre de porcos) adjacente a uma fazenda de pecuária tradicional (com alta densidade de porcos). As duas espécies parecem adotar diferentes estratégias que permitem a sobrevivência nas fazendas de gado com presença de porcos. Os padrões observados nos caititus sugerem uma utilização mais restrita do espaço e uma tendência em reduzir a sobreposição temporal com seus potenciais competidores. Por outro lado, queixadas expandiram sua ocorrência na fazenda, embora também tenham modificado significativamente seu padrão de atividade permanecendo ativos durante maior parte do dia quando em simpatria com porcos. Contudo, as mudanças observadas na área da fazenda não levaram a um aumento direto da competição entre caititus e queixadas. Adicionalmente, a comparação entre porcos ferais nas duas áreas permite especular sobre a forte dependência desta espécie às mudanças ambientais resultantes da pecuária praticada na região. Por fim, o último capítulo discute os principais resultados e apresenta as conclusões finais.

Palavras Chave: Coocorrência; Pantanal; *Pecari tajacu*; *Tayassu pecari*; *Sus scrofa*; temperatura; nicho térmico; partição temporal.

Abstract

Pecari tajacu and *Tayassu pecari* are sympatric over most of their historical range and perform similar functions in the same trophic level. Because of its greater body size and more numerous herds, the white-lipped peccary can be considered the dominant species in a possible interference competition with the collared peccary. However, the competitive relationships between these species are not yet clear and effects of interactions by interference are almost unknown. This study evaluated the effect of climatic seasonality and anthropogenic activities in the relations of interference competition between collared and white-lipped peccaries in the northeastern Brazilian Pantanal. The first chapter is an extensive review of the main themes: peccaries, Pantanal and the introduction of pigs in the region. The second chapter evaluated the effects of climate seasonality from a thermal perspective and water availability on the activity patterns and resource use of collared peccary and white-lipped peccary during wet and dry seasons. The high temperatures associated with water shortage in dry season accentuated the temporal overlap between the species due to the reduction of daytime activity. However, in this period there was a habitat overlap reduction compared to wet period where peccaries avoided the flooded areas. The results show that an increase in niche overlap on the environmental gradient as a result of climatic seasonality may be partially compensated by a reduction in other niche dimensions. In this case, temporal partitioning appears to be a viable mechanism to reduce competition by potentially competing species. The third chapter evaluated the potential influence of livestock (the main form of land use in region) added to the presence of feral hogs in the relations of interference competition between peccaries. It was compared the patterns of activity and co-occurrence of peccaries in a conservation area (free of pigs) adjacent to another area with a traditional cattle ranch (with high density of pigs). Both species seem adopt different strategies that enable their survival in cattle ranches with presence of pigs. The collared peccary patterns suggest a constrained use of space and a trend to reduce the temporal overlap with competitors. On the other hand, white-lipped peccaries increased the occurrence rate and also modified its pattern of activity remaining active during most of the day resulting in a high rate of co-occurrence with feral hogs. However, these changes observed in the cattle ranch area did not result in a direct increase of interference competition between peccaries. Additionally, the comparison between feral hogs in the two areas allows us to speculate about a strong dependence of this species on environmental changes resulting from livestock activities in the region. Finally, the last chapter discusses the main results found and presents the general conclusions.

Keywords:co-occurrence; interference competition; Pantanal; *Pecari tajacu*; *Tayassu pecari*; *Sus scrofa*; temperature; thermal niche; time partitioning.

Apresentação

Este trabalho é um dos resultados do projeto “Estrutura e Heterogeneidade da Paisagem do Pantanal de Barão de Melgaço, MT: efeitos sobre a riqueza e densidade de mamíferos ungulados” coordenado pelo professor Luiz Flamarion B. Oliveira. Este projeto, iniciado no ano 2000, vem monitorando as mudanças da paisagem e estudando espécies de mamíferos ungulados na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) SESC Pantanal e sua área de entorno. Entre 2006 e 2008 realizei meu trabalho de mestrado na região. O estudo das relações entre a estrutura da vegetação e a temperatura do ar mostrou a possibilidade de relacionar dados meteorológicos e os mamíferos da região. Com isso, optamos por estudar as relações entre os taiassuídeos nativos e o porco-monteiro a partir de uma perspectiva térmica e de uso do habitat. O primeiro capítulo - Introdução geral- é uma revisão sobre os principais temas da tese. Futuramente este capítulo deverá ser transformado em um volume da Revista Conhecendo o Pantanal. Esta revista é impressa pelo SESC e distribuída para escolas de diferentes regiões. Por essa razão, optamos por fazer uma revisão detalhando diversas características dos organismos e as principais características da região de estudo. Os capítulos dois e três são artigos científicos e serão submetidos a periódicos internacionais. O último capítulo sintetiza e os principais resultados encontrados e propõe algumas perspectivas para o futuro.

Sumário

Folha de rosto.....	i
Dedicatória.....	ii
Agradecimentos.....	iii
Resumo.....	iv
Abstract.....	v
Apresentação.....	vi
Sumário.....	vii
Lista de figuras.....	ix
Lista de tabelas.....	x

Capítulo 1: Introdução geral

1. INTRODUÇÃO AOS TAIASSUÍDEOS.....	1
1.1 Origem e evolução.....	1
1.2 Distribuições geográficas e estado de conservação.....	3
1.3 Adaptações e tolerâncias ambientais.....	6
1.4 Dieta e força de oclusão mandibular.....	8
1.5 Características dos bandos, áreas de vida e interações sociais.....	10
2. INTRODUÇÃO AO PANTANAL.....	16
2.1. Geologia e geomorfologia.....	16
2.2. Hidrografia e feições geomorfológicas do Pantanal atual.....	19
2.2.1 Rios meândricos.....	19
2.2.2 Planícies Fluviais.....	20
2.2.3 Baías.....	20
2.2.4 Salinas.....	22
2.2.5 Corixos.....	22
2.2.6 Cordilheiras.....	23
2.2.7 Vazantes.....	24
2.2.8 Murundus.....	25
2.3. Climatologia.....	26
2.3.1 Período Seco.....	27
2.3.2 Período Úmido.....	34
2.3.3 Tipo Climático.....	37
2.3.4 Pulsos de inundação.....	37
2.4. Diversidade biológica.....	39
2.5. Reserva do Patrimônio Natural SESC Pantanal.....	41
2.5.1 Criação da Reserva.....	43
2.5.2 Divisa norte.....	44
2.5.3 Divisa leste.....	44
2.5.4 Divisa sul.....	45
2.5.5 Divisa oeste.....	46
2.5.6 Vegetação.....	46
2.5.7 Zonas arbustivas.....	48
2.5.8 Cambarazal.....	50
2.5.9 Mata Seca.....	52
2.5.10 Tabocal.....	54
2.5.11 Mata com Acuri.....	56
2.5.12 Mata Densa.....	58

2.5.13 Campo com Murundus.....	60
2.5.14 Corpos d'água.....	62
3. INTRODUÇÃO DE PORCOS NA REGIÃO.....	65
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	70

Capítulo 2: Implications of climatic seasonality on activity patterns and resource use by sympatric peccaries in northern Pantanal.

ABSTRACT.....	79
1. INTRODUCTION.....	80
2. METHODS.....	82
2.1. Study area.....	82
2.2. Peccary data.....	83
2.3. Microclimatic data.....	84
2.4. Habitat data.....	84
2.5. Activity Pattern Analysis.....	85
2.6. Niche Breadth and Overlap Analysis.....	86
3. RESULTS.....	87
3.1. Climate Patterns.....	87
3.2. Time Activity Pattern and its Relationship with Temperature.....	89
3.3. Niche breadth and overlap.....	92
4. DISCUSSION.....	92
5. CONCLUSIONS.....	98
6. ACKNOWLEDGEMENTS.....	98
7. REFERENCES.....	99
8. SUPPLEMENTARY DATA.....	109

Capítulo 3: Could cattle and feral hogs lead to increase interference competition between sympatric peccaries in the Brazilian Pantanal?

ABSTRACT.....	112
1. INTRODUCTION.....	113
2. METHODS.....	116
2.1. Study area.....	116
2.2. Peccaries and feral hogs data.....	117
2.3. Occurrence and co-occurrence.....	118
2.4. Patterns of activity.....	118
2.5. Habitat Structure metrics.....	118
2.6. Landscape metrics.....	119
2.7. Variation partitioning.....	120
3. RESULTS.....	120
3.1. Occurrence and co-occurrence.....	120
3.3. Patterns of activity.....	122
3.4. Variation partitioning.....	124
4. DISCUSSION.....	125
4.1. Collared Peccary.....	125
4.2. White-lipped peccary.....	127

4.3. Feral hogs.....	129
5. CONCLUSION.....	130
6. ACKNOWLEDGEMENTS.....	131
7. REFERENCES.....	131

Capítulo 4: Conclusões gerais

CONCLUSÕES GERAIS.....	138
Utilização do gradiente térmico.....	138
Padrões de atividade.....	139
Uso dos Habitats.....	140
Coocorrência e competição entre as espécies.....	142

Lista de Figuras

Capítulo 1: Introdução geral

Fig. 1. Fotografias <i>Pecari tajacu</i> , <i>Tayassu pecari</i> e <i>Catagonus wagneri</i>	2
Fig. 2. Distribuição geográfica histórica das espécies.....	5
Fig. 3. Registros fotográficos de <i>Pecari tajacu</i> na RPPN SESC Pantanal.....	12
Fig. 4. Registros fotográficos de <i>Tayassu pecari</i> na RPPN SESC Pantanal.....	15
Fig. 5. Modelo Numérico do Terreno da região do Pantanal.....	17
Fig. 6. Rios meândricos no Pantanal.....	19
Fig.7. Planície fluvial do rio Cuiabá.....	20
Fig. 8. Lagoa elíptica da planície de inundação do rio Cuiabá.....	21
Fig. 9. Lagos ferradura na planície de inundação do rio São Lourenço.....	22
Fig. 10. Corixos, cursos d'água que ligam baías aos rios do pantanal.....	23
Fig. 11. Vista aérea de cordilheiras e vazantes na RPPN SESC Pantanal.....	24
Fig. 12. Tipos de vazantes no Landizal e Pirizal.....	25
Fig. 13. Vista aérea de um campo com murundus.....	26
Fig. 14. Precipitação total média anual no Pantanal e entorno.....	28
Fig. 15. Precipitação total média no trimestre de verão no Pantanal e entorno.....	29
Fig. 16. Perfil higratérmico diário e semanal na estação seca no Pantanal.....	31
Fig. 17. Temperatura e evaporação médias mensais em Cuiabá.....	32
Fig. 18. Registros de armadilhas fotográficas nos períodos úmido e seco.....	33
Fig. 19. Precipitação mensal entre 2010 e 2012 em Porto Cercado.....	35
Fig. 20. Perfil higratérmico diário e semanal na estação chuvosa no Pantanal.....	36
Fig. 21. Variação média anual da área alagada e da precipitação no Pantanal.....	38
Fig. 22. Mapa de uso e cobertura do solo da RPPN SESC Pantanal.....	42
Fig. 23. Perfil esquemático do gradiente oeste-leste da RPPN SESC Pantanal.....	47
Fig. 24. Perfil esquemático da fisionomia de vegetação arbustiva.....	48
Fig. 25. Mosaico fotográfico da vegetação arbustiva.....	49
Fig. 26 Perfil esquemático da fisionomia da formação Cambarazal.....	50
Fig. 27. Mosaico fotográfico da fisionomia Cambarazal.....	51
Fig. 28. Perfil esquemático da fisionomia Mata Seca.....	52
Fig. 29. Mosaico fotográfico da fisionomia Mata Seca.....	53
Fig. 30. Perfil esquemático da fisionomia Tabocal.....	54
Fig. 31. Mosaico fotográfico da fisionomia Tabocal.....	55

Fig. 31. Perfil esquemático da fisionomia Mata com Acuri.....	56
Fig. 33. Mosaico fotográfico da fisionomia Mata com Acuri.....	57
Fig. 32. Perfil esquemático da fisionomia Mata Densa.....	58
Fig. 35. Mosaico fotográfico da fisionomia Mata Densa.....	59
Fig. 33. Perfil esquemático da fisionomia Campo com Murundus.....	60
Fig. 37. Mosaico fotográfico da fisionomia Campos com Murundus.....	61
Fig. 34. Vazão média mensal histórica dos rios Cuiabá e São Lourenço.....	63
Fig. 35. Principais corpos hídricos da RPPN SESC Pantanal.....	64
Fig. 40. Distribuições original e exótica de <i>Sus scrofa</i>	66
Fig. 41. Registros de <i>Sus scrofa</i> na região de estudo.....	68
Fig. 4236. Registros de <i>Sus scrofa</i> na região de estudo.....	69

Capítulo 2: Implications of climatic seasonality on activity patterns and resource use by sympatric peccaries in northern Pantanal.

Fig. 1. Monthly rainfall in study area between 2010 and 2012.....	88
Fig. 2. Activity patterns of peccaries during the wet and dry season.....	90
Fig. 3. Percentage of hourly activity of collared and of white-lipped peccaries.....	91
Fig. 4. Hurlbert's niche overlap for temperature and habitat classes.....	93
S1. Photographic record of negative interference.....	109

Capítulo 3: Could cattle and feral hogs lead to increase interference competition between sympatric peccaries in the Brazilian Pantanal?

Fig. 1. Study region in northern Pantanal.....	117
Fig. 2. Activity patterns of species in both areas.....	124

Lista de Tabelas

Capítulo 1: Introdução geral

Tabela 1. Dieta de <i>Tayassu pecari</i> e <i>Pecari tajacu</i> no sul do Pantanal.....	9
Tabela 2. Tamanho dos bandos e das áreas de vida de <i>Pecari tajacu</i>	11
Tabela 3. Tamanho da área de vida e características de queixadas <i>Tayassu pecari</i>	13
Tabela 4. Sistemas de instabilidade no Centro-Oeste do Brasil.....	27

Capítulo 2: Implications of climatic seasonality on activity patterns and resource use by sympatric peccaries in northern Pantanal.

Table 1. Habitat categories and its intensity of flooding during the wet period.....	85
Table 2. Average values of meteorological parameters in the wet and dry seasons.....	88
Table 3. Temperatures of records collared and white-lipped peccaries.....	91

Capítulo 3: Could cattle and feral hogs lead to increase interference competition between sympatric peccaries in the Brazilian Pantanal?

Table 1. Variables and their units used as habitat structure metrics	119
Table 2. Number of records and occurrence rates of species in both areas.....	121
Table 3. Co-occurrences of species in the sampling units.....	122
Table 4. Events co-occurrence among species in the same sample units.....	123
Table 5. Lengths of eigenvalues of DCCA's.....	123
Table 6. Variation Partitioning models.....	125

1. Introdução aos taiassuídeos

1.1 Origem e evolução

Tayassuidae é uma família de mamíferos artiodáctilos (Ordem Artiodactyla) considerada por alguns autores como originária do Sudeste Asiático, tendo migrado para América do Norte durante o final do Eoceno (cerca de 36 a 38 milhões de anos atrás) (Ducrocq 1994). A origem asiática tem sido questionada, no entanto, pois o reconhecimento dos "taiassuídeos" do Velho Mundo e do Novo Mundo não é baseado em sinapomorfias (Harris & Li-Ping 2007). A colonização da América do Sul pelos taiassuídeos ocorreu durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano (*The Great American Biotic Interchange*), por volta de três milhões de anos passados, após a formação do Istmo do Panamá. Fósseis, encontrados na Argentina e datados entre 2,8 e 2,5 milhões de anos, indicam que taiassuídeos estavam entre os primeiros grupos de mamíferos da América do Norte que colonizaram a América do Sul através do Istmo do Panamá (Marshall 1988). As três espécies reconhecidas são distribuídas em três gêneros restritos às Américas (Donkin 1985, SOWLS 1997): caititus (*Pecari tajacu* Linnaeus, 1758), queixadas (*Tayassu pecari* Link, 1795) e o tagua ou *chancho quimilero* (nome popular em espanhol) (*Catagonus wagneri* Rusconi, 1930) (Figura 1).

Os caititus divergiram de um ancestral comum (que mais tarde daria origem também às outras duas espécies) entre o início do Mioceno e o final do Plioceno (entre 7,4 a 3,2 milhões de anos atrás), antes da colonização da América do Sul (Theimer & Keim 1998). A separação entre *T. pecari* e *C. wagneri* teria ocorrido entre 1,7 e 2,3 milhões de anos passados, quando estes, provavelmente, já se encontravam na América do Sul (Theimer & Keim 1998, Gongora & Moran 2005). A divisão da família Tayassuidae nos três gêneros atuais, considerando dados morfológicos, foi inicialmente sustentada por estudos moleculares (Theimer & Keim 1998). Contudo, estudos recentes propõem a manutenção do gênero *Pecari* e a fusão dos gêneros *Catagonus* e *Tayassu* (Gongora & Moran 2005).

Caititu (Pecari tajacu)



Queixada (Tayassu pecari)



Tagua (Catagonus wagneri)



Figura 137. Caititus (*Pecari tajacu*) e queixadas (*Tayassu pecari*) registrados na RPPN SESC Pantanal. Fotografias do tagua ou chancho quimilero (*Catagonus wagneri*) obtidas em zoológicos e disponíveis em http://en.wikipedia.org/wiki/Chacoan_peccary.

Análises de DNA mitocondrial revelaram dois clados dentro de *P. tajacu* (Gongora *et al.* 2006). A linhagem principal refere-se às populações das Américas do Norte e Central (denominada “*angulatus*”). Uma segunda linhagem ocorre na América do Sul (denominada “*tajacu*”), com uma zona híbrida na Colômbia. As diferenças genéticas entre estas duas linhagens são tão ou mais evidentes do que aquelas que separam *P. tajacu* de *C. wagneri* e *T. pecari*, o que justificaria a divisão dos caititus em duas espécies distintas (Gongora *et al.* 2006). Um estudo recentemente, tendo como base dados morfológicos, cromáticos e cromossômicos reconhecem três espécies de caititus (*Pecari tajacu* (Linnaeus, 1758), para a América do Sul, *Pecari angulatus* (Cope, 1889) para o Texas e México, e *Pecari crassus* (Merrian, 1901) para a América Central, do México (Puebla e Yucatán) até o Panamá (Groves & Grubb 2011).

Em 2007, foi descrita uma nova espécie de taiassuídeo (*Pecari maximus*) cuja ocorrência estaria restrita à região entre os rios Tapajós e Madeira, no interior da Amazônia (Roosmalen *et al.* 2007). Segundo os autores, esta nova espécie teria divergido de *P. tajacu* entre 1 e 1,2 milhão de anos. Uma revisão questionou a existência desta nova espécie e concluiu que não há diferenças significativas entre os exemplares apresentados por Roosmalen *et al.* (2007) e os demais caititus da América do Sul. Os autores consideraram os dados morfológicos e ecológicos de Roosmalen e colaboradores como deficientes e inconclusivos (Gongora *et al.* 2011). Groves & Grubb (2011) consideram que mais estudos são necessários no tema. A União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN) não reconhece *P. maximus* como uma espécie válida.

1.2 Distribuições geográficas e estado de conservação

Caititus possuem uma das maiores distribuições geográficas entre os ungulados na natureza (Sowls 1997). Originalmente a espécie ocorria no sudoeste dos Estados Unidos (Arizona, Novo México e Texas), grande parte do México e da América Central, em todo território brasileiro, nas Guianas e Suriname, Gran Chaco (Paraguai, Bolívia e norte da Argentina), e na região costeira da Colômbia, Equador e Peru, além dos llanos e várzeas da Venezuela (Figura 2) (Gongora *et al.* 2013). No limite norte da sua distribuição habita regiões semiáridas arbustivas e vales de canyons, onde encontra abrigo em cavernas contra temperaturas extremas (Eddy 1961). No passado, chegou a habitar o extremo leste do Arkansas, contudo a caça e degradação do habitat extinguiram as populações locais há mais de 150 anos (Donkin 1985). Historicamente, as populações nos Estados Unidos sofreram com

a intensa pressão de caça. Na região andina o limite de ocorrência da espécie se dá entre 1000 e 1500 metros de altitude (Gongora *et al.* 2013). No ano de 1992, somente no Texas, estima-se que cerca de 20 mil caïtutus foram abatidos (Sowls 1997). Contudo, estudos recentes registram uma expansão da espécie no sul dos Estados Unidos (Albertad *et al.* 2004). Na Argentina, a espécie está extinta nas porções leste e sul da sua distribuição original. Populações na Província de Misiones encontram-se isoladas em relação às demais do país (Gongora *et al.* 2013). No Uruguai, a espécie foi extinta em tempos históricos (González 2001, D'Elía 2004). No Brasil, a espécie já foi extinta na região do pampa e é considerada ameaçada de extinção em seis Estados (Rio Grande do Sul, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais e Espírito Santo), embora não conste na lista nacional de espécies ameaçadas (Machado *et al.* 2008). A espécie foi considerada Quase Ameaçada na região da Mata Atlântica e na categoria Menos Preocupante no Pantanal, Amazônia, Cerrado e na Caatinga (Desbiez *et al.* 2012). Ao longo de toda a sua distribuição geográfica, as duas principais ameaças à sobrevivência de caïtutus são a alta pressão de caça (para consumo da carne e comercialização das peles) e a perda e degradação dos seus habitats naturais (Sowls 1997, Gongora *et al.* 2013).

Queixadas apresentam uma menor distribuição geográfica em relação aos caïtutus, ocorrendo do sul do México até o norte da Argentina e o extremo sul do Brasil (Figura 2) (Donkin 1985, Sowls 1997, Keuroghlian *et al.* 2013). Estima-se que ao longo dos últimos 100 anos esta espécie tenha se extinguido em 21% de sua área de ocorrência original e que tenha uma baixa probabilidade de sobrevivência em longo prazo em 48% de sua distribuição atual (Altrichter *et al.* 2012a). Queixadas parecem ainda mais suscetíveis à pressão de caça e à perda e degradação de habitat do que os caïtutus, em razão da maior área de vida necessária para os bandos e pela coesão que mantém a agregação dos indivíduos, resultando em maior exposição a caçadores (Peres 1996, Cullen Jr. *et al.* 2000, Keuroghlian *et al.* 2004). A extração dos seus recursos alimentares por humanos e a pecuária também são fatores associados ao declínio da espécie (Altrichter *et al.* 2012a). Por essas razões a espécie, que em 2008 era classificada como Quase Ameaçada, atualmente é considerada Vulnerável na lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção da IUCN (Keuroghlian *et al.* 2013). Entre os países que registram os maiores declínios das populações estão Argentina, Paraguai, Colômbia, Venezuela e México (Altrichter *et al.* 2012a). No Brasil, a espécie foi classificada como Criticamente em Perigo na região Sul e Nordeste e como Em Perigo na região Sudeste (Machado *et al.* 2008, Altrichter *et al.* 2012a).

Caititu (*Pecari tajacu*)

Status na lista vermelha da IUCN: Quase Ameaçada

Status no Brasil (Desbiez *et al.*, 2012): Menos Preocupante

Amazônia: Menos preocupante

Caatinga: Menos preocupante

Cerrado: Menos preocupante

Mata Atlântica: Quase Ameaçada

Pantanal: Menos preocupante

Principais características*:

Peso: 11-35 kg

Comprimento total: 78,8-104 cm

Altura dos ombros: 0,40-50 cm

Cauda: 1-10 cm

Orelha: 2-9 cm

Pé: 16-25 cm

Distribuição geográfica



Fonte: <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=41777>

Queixada (*Tayassu pecari*)

Status na lista vermelha da IUCN: Vulnerável

Status no Brasil (Keuroghlian *et al.*, 2012): Vulnerável

Amazônia: Menos preocupante

Caatinga: Vulnerável

Cerrado: Em perigo

Mata Atlântica: Criticamente em perigo

Pantanal: Quase Ameaçada

Principais características*:

Peso: 25-40 kg

Comprimento total: 90,5-125 cm

Altura dos ombros: 0,42-60 cm

Cauda: 1-10 cm

Orelha: 2-7 cm

Pé: 16-25 cm

Distribuição geográfica



Fonte: <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=41778>

Tagua (*Catagonus wagneri*)

Status na lista vermelha da IUCN: ameaçada de extinção

Status no Brasil: não ocorre no Brasil

Principais características*:

Peso: 29-40 kg

Comprimento total: 95,7-117 cm

Altura dos ombros: 0,52-69 cm

Cauda: 2-10 cm

Orelha: 10-12 cm

Pé: 20-25 cm

Distribuição geográfica



Fonte: <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=4015>

Figura 2. Distribuição geográfica histórica, status de conservação e principais características de *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari* e *Catagonus wagneri*. *Fonte dos dados: Solws (1997). Fonte dos mapas: <http://www.iucnredlist.org/>.

Adicionalmente, a espécie foi considerada Criticamente Ameaçada na região da Mata Atlântica, como Em Perigo no Cerrado, Quase Ameaçada no Pantanal, como Vulnerável na Caatinga e como Menos Preocupante na Amazônia (Keuroghlian *et al.* 2012)

C. wagneri é uma espécie endêmica da região do Chaco argentino, boliviano e paraguaio (Figura 2) (Taber *et al.* 1994, SOWLS 1997, Altrichter *et al.* 2013). Em 1991, a população no Paraguai foi estimada em cerca de cinco mil indivíduos (Taber 1991). O maciço desmatamento de seu habitat natural nas últimas décadas para cultivo de soja e pastagens para o gado é considerado a maior ameaça para esta espécie (Mayer & Brandt 1981, Altrichter *et al.* 2013). Em 1986, *C. wagneri* era classificada como Vulnerável. Hoje se encontra na categoria Em Perigo de Extinção, segundo a lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção da IUCN.

1.3 Adaptações e tolerâncias ambientais

Poucos mamíferos terrestres apresentam distribuição por regiões com tanta variabilidade climática e de habitats como os caititus (SOWLS 1997). Contudo, a ampla distribuição latitudinal (34°N até 32°S) desta espécie, contrasta com sua estreita zona termoneutra (TNZ- faixa de temperatura onde os animais mantêm sua taxa metabólica basal sem acarretar perda de água ou aumento da taxa metabólica), que varia entre 25°C (temperatura mínima crítica) e 35°C (temperatura máxima crítica) (Zervanos 1975). Segundo Zervanos (1975), a estreita TNZ e a temperatura mínima crítica de 25°C reflete a origem tropical da espécie, com sua distribuição atual restrita a regiões tropicais e temperadas quentes. Caititus apresentam diversas adaptações a climas quentes, como a alta condutância térmica e baixo isolamento térmico em razão da baixa densidade da pelagem e da ausência de uma camada significativa de gordura subcutânea. Estas características favorecem a dissipação de calor por convecção e evaporação em detrimento da conservação (Zervanos & Hadley 1973, Zervanos 1975). Adicionalmente, durante o verão os caititus reduzem a densidade sua pelagem e alteram a sua coloração para tons mais claros pela redução da quantidade de cerdas grossas e escuras. Esta mudança favorece o aumento da reflectância e a diminuição da absorção de radiação de ondas curtas, aquelas que contêm mais energia (Zervanos & Hadley 1973). Durante o inverno, o baixo isolamento térmico é compensado por um aumento da densidade da pelagem e pela elevação da taxa metabólica basal que resulta na produção de calor, embora aumente a sua demanda calórica (Zervanos 1975). Outra adaptação às altas temperaturas ambientais é a tolerância da variação da temperatura interna do corpo. Caititus

suportam um aumento de até 3°C da temperatura interna (37,5-40,9°C), criando uma reserva de calor que é posteriormente perdida durante a noite (Zervanos & Hadley 1973, Zervanos 1975).

Embora possua glândulas sudoríparas, esta espécie utiliza a respiração arquejante (*panting*) como principal canal de resfriamento evaporativo (Zervanos & Hadley 1973, Zervanos 1975). A respiração arquejante lhes permite elevar a temperatura da pele acima da temperatura do ar circundante, atingindo mais de 49°C, criando um gradiente térmico do animal para o meio que evita um aporte adicional de calor (Zervanos & Hadley 1973, Oke 1978, Cain *et al.* 2006). Com uma temperatura ambiental de 40°C, a taxa de perda de água pelo resfriamento evaporativo chega a 49 ml/h e a taxa respiratória aumenta de 20 para 150 arquejadas por minuto (Zervanos & Hadley 1973, Zervanos 1975). Durante o verão, a perda de água pelo resfriamento evaporativo representa 72,4% do total de água perdida por um caititu hidratado e até 92% em um animal desidratado. Por essa razão, taiassuídeos também possuem uma série de adaptações fisiológicas e comportamentais para manter um balanço hídrico favorável mesmo com baixo consumo de água líquida. Foi demonstrado que as estruturas renais são flexíveis em resposta à variação ambiental e que taiassuídeos de habitats áridos e semi-áridos possuem valores mais elevados de espessura medular relativa (EMR) e de área medular relativa (AMR) do que aqueles das regiões úmidas (Zervanos 2002). EMR e AMR são índices morfológicos da capacidade dos rins em aumentar a concentração de urina (Zervanos 2002, Cain *et al.* 2006), sendo que caititus que se desenvolvem durante períodos de intensa estiagem apresentam valores de EMR superiores aos da mesma região, que crescem durante anos mais úmidos (Gabor *et al.* 1997).

Adicionalmente às adaptações fisiológicas os taiassuídeos apresentam características comportamentais que favorecem a sobrevivência em diversos tipos de habitats. Caititus são reconhecidos pela habilidade de maximizar o aproveitamento das particularidades microclimáticas dos seus habitats (Sowls 1997). Relatos da utilização de locais com densa vegetação, cavernas, fendas e cavidades no solo como abrigo térmico são comuns na literatura (Eddy 1961, Bigler 1974, Sowls 1997). Variações nos padrões de atividade, nas preferências de habitats e dimensões das áreas de vida em função de estacionalidade climática, também são descritos para as espécies (Eddy 1961, Zervanos & Hadley 1973, Bigler 1974, Bissonette 1978, Bodmer 1990, Taber *et al.* 1994, Sowls 1997, Jácomo 2004). Além disso, assim como porcos domésticos, as três espécies de taiassuídeos chafurdam na

lama e na areia (Figura 3C) (Kiltie 1982, Sowls 1997). Este comportamento (*wallowing behavior*) geralmente está associado à termorregulação e ao combate à desidratação (Graves 1984, Gabor *et al.* 1997, Dexter 1998, Fonseca & Correia 2008). Em regiões com baixa disponibilidade de água o consumo de plantas suculentas, que podem conter até 75% de água em seu conteúdo, é uma prática comum por taiassuídeos. No Texas e no Novo México, um caititu adulto chega a consumir diariamente 1,5 kg cactáceas (ex. *Opuntia engelmanni* e *Echinocereus triglochidiatus*) para suprir sua demanda hídrica, o que adicionalmente lhe proporciona cerca de 830 calorias (Zervanos & Hadley 1973, Zervanos & Day 1977, Sowls 1997). Olmos (1993) relatou o consumo de duas espécies de plantas suculentas *Ipomoea* sp. e *Portulaca* sp. na caatinga, embora as considere como itens secundários na dieta da espécie na região. No Pantanal, foi constatado o consumo de bromélias (*Bromelia balansae*) por queixadas e caititus. No Chaco paraguaio, *C. wagneri* e *P. tajacu* consomem diversos gêneros de cactáceas durante todo o ano (Taber *et al.* 1994). Dados relacionados com a dieta de *C. wagneri* no período de inverno, tanto via observações visuais quanto considerando conteúdos estomacais e fezes, evidenciam que a espécie consome quase exclusivamente cactos de várias espécies (espinhos foram constatados em todas as amostras analisadas), folhas e raízes de bromélias e frutos de acácias.

1.4 Dieta e força de oclusão mandibular

Taiassuídeos são onívoros, embora itens vegetais prevaleçam em sua dieta (Donkin 1985, Sowls 1997). Estima-se que taiassuídeos consumam frutos e sementes de mais de 212 espécies de plantas pertencentes a 53 famílias ao longo de sua distribuição (Beck 2005). Adicionalmente, na região neotropical já foram registradas 46 espécies de palmeiras cujos frutos são consumidos por taiassuídeos, mostrando a íntima relação com estas plantas (Beck 2006). No entanto, caititus e queixadas não são bons dispersores de palmeiras e chegam a predação 70% das sementes das espécies consumidas. Contudo, existem diversos exemplos de interações positivas entre estes organismos descritos na literatura (Beck 2006). Taiassuídeos são primariamente frugívoros e em regiões semiáridas aumentam o consumo de folhas, raízes e de tubérculos (Kiltie 1981, Donkin 1985, Olmos 1993, Barreto *et al.* 1997a, Sowls 1997, Altrichter *et al.* 2001, Keuroghlian & Eaton 2008a). Adicionalmente, consomem alimentos de origem animal como ovos de aves e répteis, além de predação invertebrados, anfíbios, peixes, aves, répteis e pequenos mamíferos (Kiltie 1981, Bodmer 1990, Olmos 1993, Sowls 1997,

Fragoso 1999, Altrichter *et al.* 2001). Em cativeiro, estima-se que um caititu pesando 20 kg requer cerca de 800 Kcal/dia no verão e 920 Kcal/dia no inverno (Zervanos & Hadley 1973).

No Pantanal, caititus e queixadas apresentam alta sobreposição na composição da dieta e os frutos da palmeira acuri (*Scheelea phalerata*) são importantes para as duas espécies. Fibras de frutos de acuri (tanto maduros quanto imaturos) são encontradas nas amostras fecais dos taiassuídeos ao longo de todo ano (Desbiez *et al.* 2009b). Na região, a estação chuvosa é considerada como um período de maior disponibilidade de frutos, e as amostras fecais dos taiassuídeos apresentam maior riqueza dos mesmos. Em contrapartida, o período de estiagem é considerado de escassez de frutos tanto em termos de quantidade quanto de variedade (Desbiez *et al.* 2009b, Keuroghlian *et al.* 2009b). Nesse período aumenta a proporção de outros itens na dieta de caititus e de queixadas (Tabela 1).

Tabela 1. Frequência de itens alimentares na dieta de queixadas (*Tayassu pecari*) e caititus (*Pecari tajacu*) ao longo de todo ano e nos períodos úmido e seco no sul do Pantanal. Fonte: Desbiez *et al.* (2009).

Itens	Queixadas			Caititus		
	Total	Período seco	Período úmido	Total	Período seco	Período úmido
Invertebrados	0,1	0,1	0	0,4	0,2	0,9
Folhas	13	21,1	12,2	9,5	21	1,1
Fibras	14	20,5	9,9	35,3	37,6	28
Raízes	20,2	30,8	9,7	19,1	17,6	16,7
Frutos	48,4	21,2	65,4	28,3	14,1	49,3
Não identificados	4,5	6,4	2,8	7,4	9,6	4

No sul do Pantanal, um estudo de longa duração catalogou o consumo de frutos de mais de 65 espécies de plantas na estação úmida e apenas 32 na estação seca por queixadas (Keuroghlian *et al.* 2009b). Quatro entre os dez frutos mais consumidos por *T. pecari* são de palmeiras; acuri (*Scheelea phalerata*) o mais consumido, bocaiúva (*Acrocomia aculeata*) o segundo, tucum (*Bactris glaucescens*) o quarto e de carandá (*Copernicia alba*) o oitavo (Keuroghlian *et al.* 2009b). As quatro espécies de palmeiras ocorrem na área de estudo do presente trabalho (RPPN SESC Pantanal). Dessas, apenas o carandá é registrado em baixa frequência, sendo praticamente restrito ao sul da região estudada. As demais são abundantes e possuem ampla distribuição na região. Adicionalmente, foi demonstrado que queixadas e caititus estão entre os animais que mais praticam geofagia no Pantanal e na Amazônia (Figuras 3D e 4E), provavelmente para suplementação mineral na dieta e/ou para a

neutralização de compostos secundários das plantas que ingerem pela argila (Coelho 2006, Tobler *et al.* 2009).

Em razão das grandes semelhanças biológicas e ecológicas entre caititus e queixadas, foi sugerido que a força de oclusão mandibular poderia ser um fator importante para a partição de recursos e diferenciação de nicho entre as duas espécies (Kiltie 1982, Sicuro & Oliveira 2002, Desbiez & Keuroghlian 2009). Neste contexto, queixadas possuem a habilidade de forragear alimentos mais duros do que os caititus, que por sua vez, são mais generalistas, com alta capacidade de mudar sua dieta conforme a demanda de recursos (Kiltie 1982, Sicuro & Oliveira, 2002). Queixadas foram registrados consumindo algumas sementes de palmeiras e raízes que não foram observadas em conteúdos estomacais de caititus (Olmos 1993, Barreto *et al.* 1997b, Fragoso 1999, Keuroghlian & Eaton 2008a). Fragoso (1999) concluiu que somente queixadas podem consumir os endocarpos da palmeira *Attalea maripa* entre os taiassuídeos na Amazônia. Na Mata Atlântica em São Paulo, foi observado que somente queixadas, entre todos os ungulados, foram capazes de consumir frutos de *Euterpe edulis* (Keuroghlian & Eaton 2008a). Na caatinga, queixadas parecem possuir uma dieta baseada em plantas abundantes e no alto consumo de fibras de raízes e tubérculos (Olmos 1993). Caititus não parecem capazes de cavar na mesma profundidade que queixadas para acessar estes recursos. Por essa razão, adotam uma estratégia generalista consumindo sementes, raízes e tubérculos na mesma proporção (Olmos 1993).

1.5 Características dos bandos, áreas de vida e interações sociais

Muitos trabalhos têm descrito as principais características dos bandos de caititus ao longo de sua distribuição. Em geral, esses são estáveis e apresentam forte coesão (Sowls 1997) e raramente são compostos por mais de 30 indivíduos ou possuem área de vida superior a 1.000 hectares (Tabela 2). As mudanças mais comuns no tamanho dos bandos ocorrem por nascimentos e mortes, embora ocasionalmente alguns animais se retirem ou novos sejam integrados (Sowls 1997). Caititus atingem a idade reprodutiva entre 12 e 20 meses de idade e não costumam formar casais (Donkin 1985, Sowls 1997). A gestação dura entre 140 e 150 dias, a ninhada geralmente não ultrapassa dois filhotes e o período de amamentação dura em torno de quatro a seis semanas (Donkin 1985, Sowls 1997). Bigler (1974) observou que os bandos geralmente são compostos por 67% de indivíduos adultos e 33% de juvenis (com menos de 21 meses de idade). Ao contrário de porcos ferais (*Sus scrofa*), que mantêm seus filhotes em ninhos durante as primeiras semanas de vida, caititus

recém nascidos acompanham o bando desde o primeiro dia de vida, seguindo suas mães ao longo do primeiro ano (Donkin 1985, SOWLS 1997, Gabor *et al.* 2001).

Tabela 2. Tamanho médio dos bandos e das áreas de vida de caititus (*Pecari tajacu*) em diferentes regiões de sua distribuição geográfica.

Autor (ano)	Local	Número de indivíduos	Área de vida
Day (1985)*	Arizona	13,1	313-323 ha
Bissonete (1982)*	Texas	14,4	216 ha
Bigler (1974)	Arizona	3 a 18	264-808 ha
Fragoso (1999)	Roraima	12 a 34	1010-1170 ha
Táber (1994)	Paraguai	6,7	685 ha
Judas e Henry (1999)	Guiana Francesa	5 a 11	157- 243 ha
Keuroghlian <i>et al.</i> (2004)	São Paulo	8,8	123-305 ha

*Citações retiradas do capítulo 11 de Javelinas and other peccaries (SOWLS 1997).

Os bandos de caititus não possuem hierarquia social ou outra forma de liderança. Os membros seguem uns aos outros em fila única durante os deslocamentos e utilizam odores e vocalizações como forma de comunicação (SOWLS 1997). Os integrantes interagem constantemente uns com os outros e costumam se esfregar, utilizando suas glândulas odoríferas na linha dorsal (15 cm da base da cauda) para fixar seu cheiro nos demais membros, principalmente antes de iniciar deslocamentos (Figura 3) (SOWLS 1997).

Bandos de caititus costumam marcar seus territórios esfregando-se em diferentes objetos como rochas e troncos de árvores. Ao contrário dos queixadas, costumam defender seus territórios de outros bandos (SOWLS 1997, FRAGOSO 1999). Contudo, estudos demonstram que a área de vida de um bando de caititus pode ser englobada e partilhada, quando a espécie ocorre em simpatria com as outras duas espécies de taiassuídeos (Taber *et al.* 1994, FRAGOSO 1999, Keuroghlian *et al.* 2004). Caititus costumam se dividir em subgrupos para forrageio durante o dia, mas reagrupam-se durante o período de descanso, dormindo uns próximos aos outros principalmente durante as noites frias (SOWLS 1997).

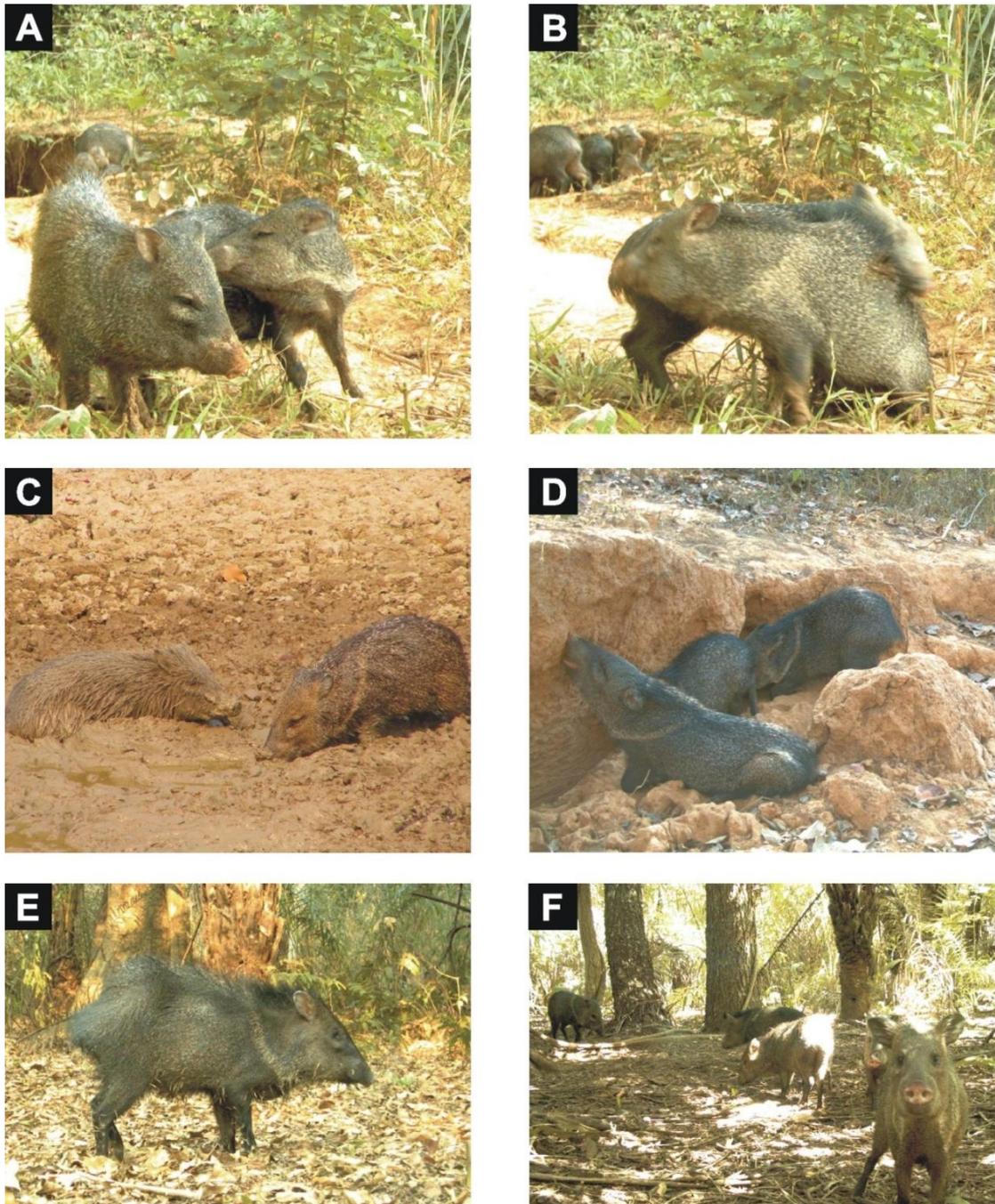


Figura 38. Registros fotográficos de caititus (*Pecaritiajagu*) na RPPN SESC Pantanal. A) e B) Membros do bando interagem se cheirando e se esfregando. C) Caititus chafurdando na lama. D) Caititus praticando geofagia em barreira. E) Caititu com espinhos da palmeira tucum (*Bactris* sp.). F) Bando de caititus forrageando em Mata com Acuri.

Queixadas formam grupos mais numerosos entre os taiassuídeos e podem ultrapassar centenas de indivíduos. Entretanto, a alta pressão de caça e baixa disponibilidade de alimentos são fatores associados à redução do tamanho dos bandos (Sowls 1997, Keuroghlian *et al.* 2013). No entanto, em áreas extremamente fragmentadas a formação de subgrupos foi

considerada como uma possível estratégia para manutenção da população (Keuroghlian et al. 2004). A contagem precisa do tamanho dos bandos na natureza é uma tarefa difícil e medições exatas são raras (Kiltie & Terborgh 1983). Fragoso (1998) monitorou um bando com 130 e outro com 53 indivíduos na ilha de Maracá (RR). No Parque Nacional das Emas (GO) e na área circundante, foram monitorados 13 bandos de queixadas que variaram entre 15 e 135 indivíduos (média de 74,6 queixadas) (Jácomo et al. 2013). Através da observação de 532 indivíduos, Jácomo (2004) relatou uma proporção de 47% de fêmeas adultas e subadultas, 13% de fêmeas jovens, 28% de machos adultos e subadultos e 12% de machos jovens. Na Amazônia peruana foram registrados bandos de 30 a 138 queixadas, com uma proporção de indivíduos juvenis inferior a 20% (Kiltie & Terborgh 1983). A formação dos bandos numerosos é considerada como uma forma mais eficiente de exploração dos habitats, fornecendo maior proteção contra ataque de predadores. Até o momento poucos estudos monitoraram bandos e calcularam a área de vida de queixadas (Tabela 3).

Tabela 3. Tamanho da área de vida e principais características dos bandos de queixadas (*Tayassu pecari*) em diversas regiões de sua área de distribuição geográfica.

Autor (ano)	Local	Área de vida	Principais características
Carrillo <i>et al.</i> (2002)	Costa Rica	3.200-3.700 ha	Encontraram variações estacionais no tamanho da área de vida. Bandos reduzem deslocamentos quando a disponibilidade de frutos é maior.
Fragoso (1998)	Roraima	2.180-10.960 ha	Encontrou variações estacionais no tamanho da área de vida e considerou que as dimensões da área de vida é proporcional ao tamanho dos bandos.
Reyna-Hurtado <i>et al.</i> (2009)	México	2.320-12.180 ha	Consideraram que o tamanho da área de vida na estação seca era restringida pela distância dos corpos d'água. Durante o período úmido, queixadas aumentavam seus deslocamentos.
Jácomo <i>et al.</i> (2013)	Goiás	1.020-18.900 ha	Registraram variações estacionais no tamanho da área de vida e não encontraram correlação com o tamanho dos bandos.
Keuroghlian <i>et al.</i> (2004)	São Paulo	781-2.390 ha	Encontraram divisão do bando em subgrupos para possibilitar a viabilidade da população em fragmentos menores do que 2000 hectares.

Fragoso (1998) sugeriu que o tamanho da área de vida dos queixadas é proporcional ao tamanho dos bandos. Contudo, isso não foi constatado em outros estudos (Altrichter *et al.* 2002, Jácomo *et al.* 2013). Por outro lado foi observado que fatores tais como a escassez/disponibilidade de água durante períodos de estiagem ou alagamentos nas estações

chuvosas podem levar ao aumento ou redução da área de vida dependendo da região (Bodmer 1990, Fragoso 1998, Jácomo 2004, Reyna-Hurtado *et al.* 2009, Reyna-Hurtado *et al.* 2012). Outro fator importante associado à preferência de habitat e ao tamanho da área de vida desta espécie é a variação estacional da disponibilidade de frutos e outros alimentos (Altrichter *et al.* 2001, Altrichter *et al.* 2002, Carrillo *et al.* 2002, Jácomo 2004, Keuroghlian *et al.* 2009b). Em geral, queixadas dedicam 34% do seu tempo à alimentação, 33% ao deslocamento, 28% ao descanso e 5,6% a interações sociais e outras atividades (Altrichter *et al.* 2002). Contudo, durante os períodos de escassez de frutos, os queixadas aumentam o tempo gasto com deslocamentos em busca de alimentos. Em contrapartida, durante os meses mais secos, dedicam mais tempo ao descanso do que a outras atividades, além de percorrerem longas distâncias para acessar água e lama (Altrichter *et al.* 2002).

Ao contrário dos caititus, queixadas não defendem uma área de vida tão extensa. Por essa razão, ocorre a sobreposição e partição da área entre diferentes grupos (Kiltie & Terborgh 1983). Fragoso (1998) relatou que a área de vida de um bando mais numeroso se sobrepôs inteiramente à área de vida de um bando menor na ilha de Maracá (RR). A sobreposição das áreas também pode ser incrementada ou reduzida em função da estacionalidade climática e disponibilidade de alimento (Keuroghlian *et al.* 2004, Reyna-Hurtado *et al.* 2009, Jácomo *et al.* 2013). Devido à coesão dos bandos, os indivíduos interagem constantemente, comunicando-se por cheiro e principalmente por vocalização (Sowls 1997, Fragoso 1998). Assim como caititus, queixadas se comunicam via odores e se esfregam frequentemente, além de dormirem muito próximos uns aos outros (Figura 4). A comunicação sonora não se restringe a alertas contra ameaças, variando significativamente com a prática de diferentes atividades, sendo que a vocalização em queixadas é considerada mais alta e com repertório mais elaborado do que as dos caititus (Sowls 1997). Enfrentamentos são comuns entre integrantes de um mesmo bando e são mais frequentes durante o período reprodutivo do que por disputa de alimento (Altrichter *et al.* 2002).



Figura 39. Registros fotográficos de queixadas (*Tayassu pecari*) na RPPN SESC Pantanal. A) Queixadas descansando na sombra nas proximidades de um tanque (bebedouro artificial para o gado). B) Membros de um bando de queixadas interagindo. C) Um dos quatro indivíduos de coloração mais clara (parte esquerda da foto) que integram um grande bando do sul da RPPN. D) Queixadas eriçados reagindo ao perceberem a armadilha fotográfica. E) Registro de 34 indivíduos de um bando de queixadas praticando geofagia no Barreiro dos Morcegos, situado no sul da Reserva. F) Queixadas forrageando em área com solo úmido, que anteriormente encontrava-se alagado.

2. Introdução ao Pantanal

2.1 Geologia e geomorfologia

O Pantanal, com uma área estimada em cerca de 140.000 km², é uma depressão tectônica ainda ativa e que se encontra próxima ao centro geodésico da América do Sul (Assine & Soares 2004, Junk *et al.* 2006). Estima-se que o início da subsidência desta bacia tenha ocorrido durante o final do Oligoceno com a migração do escudo brasileiro para oeste e com o soerguimento da porção central dos Andes. A principal fase desta subsidência está, provavelmente, relacionada com o último pulso de compressão do Andes acerca de 2,5 milhões de anos (Ussami *et al.* 1999).

Nesta depressão tectônica formou-se uma bacia sedimentar detrítica quaternária em que a altitude varia entre 60 e 200 metros (altitude média de 119 metros) em relação ao nível do mar (Figura 5) (Weber *et al.* 2004). A bacia é preenchida a milhares de anos pela erosão/deposição e empilhamento por subsidência dos sedimentos provenientes dos planaltos adjacentes. Entre as principais formações de relevo no entorno do Pantanal destacam-se: o platô das serras residuais do Alto Paraguai e a Chapada dos Parecis (norte-noroeste), o platô do Planalto da Bacia do Paraná (nordeste-leste), as serras da Bodoquena e de São Domingos (sul-sudoeste), o Maciço do Urucum, a serra do Amolar e as serranias de Santiago e Sunsas na Bolívia (oeste) (Brandão *et al.* 2008, Mercante *et al.* 2011, Alho & Sabino 2012). Estudos geofísicos e sondagens demonstraram que a espessura dos sedimentos que formam a bacia tenha até 550 metros de profundidade (Assine & Soares 2004). Contudo, apenas as camadas mais superficiais têm origem quaternária, sendo a maior parte desses acumulados nas camadas mais profundas, provenientes da formação do Pediplano Cuiabano (superfície aplainada que antecedeu a formação do Pantanal) (Ab`Saber 2006).

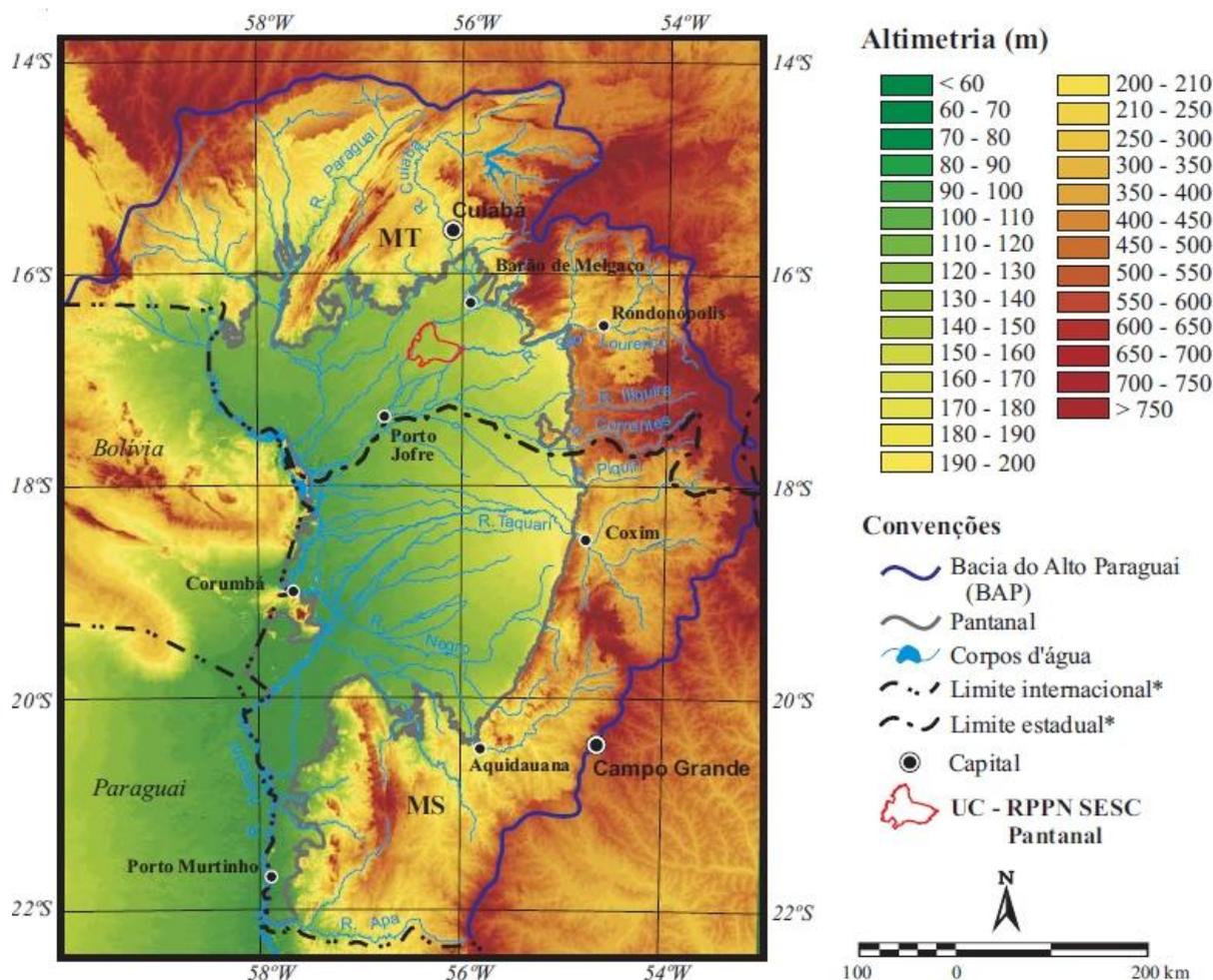


Figura 40. Modelo Numérico do Terreno (MNT) da região do Pantanal. Limites deslocados para Sul para melhor visualização da hidrografia. A linha azul externa demarca os limites da Bacia do Alto rio Paraguai. Fonte: Cordeiro (2004).

O Pantanal passou por diversas mudanças climáticas ao longo de sua formação. Climas secos propiciaram fases agressivas de erosão dos Planaltos circundantes, com a remoção de solos elaborados durante períodos úmidos (Ab`Saber 2006). A deposição de sedimentos na região foi predominantemente fluvial através de leques aluviais e drenagens anastomosadas, complementados por agrupamentos de lagos. Durante o lento processo de deposição de sedimentos na Bacia do Pantanal, ocorreu um período de cessão da subsidência, originando uma fase de estabilidade relativa da superfície rasa de uma grande planície de inundação regional. Estas novas condições favoreceram um intenso processo de lixiviação do solo que resultou na formação de camadas de solos ricos em laterita (solos avermelhados ricos em hidróxido de ferro e/ou alumínio). Em algumas sub-regiões do Pantanal existem crostas cimentadas de laterita, indicando a existência de um paleoclima quente e úmido ao longo da sua formação (Assine & Soares 2004, Ab`Saber 2006, Beirigo *et al.* 2011).

Ao longo do Pleistoceno terminal (entre 23 e 13 mil anos atrás) se formaram grandes leques aluviais em praticamente todo o Pantanal. Destes, o principal é o “macroleque” do Taquari, com área estimada em 50.000 km² (cerca de 250 km de diâmetro; aproximadamente 37% da área do Pantanal). Este é considerado o leque aluvial mais extenso do mundo e ainda pode ser facilmente visualizado em imagens de satélites atuais (Riccomini *et al.* 2000, Assine 2005, Mercante *et al.* 2011). No final do Pleistoceno, a maior parte dos sedimentos era transportada pelos rios sazonais que carregavam grandes massas de areia (silicatos). Ao encontrarem a rasa bacia detrítica do Pantanal despejavam os sedimentos, resultando em uma configuração que se assemelhava a um leque (leques aluviais). A maior parte dessas massas de areia, acumulou-se nos diques marginais das atuais planícies meândricas (Ab`Saber 2006). O período onde se formaram os grandes leques aluviais no Pantanal marca o último grande evento de glaciação na Terra, onde o clima vigente na região central da América do Sul tornou-se extremamente seco (Iriando 1993). Estima-se que, em média, a temperatura no Pantanal alcançou entre três e quatro graus abaixo da atual e que a precipitação em algumas localidades da bacia era inferior a 300 mm (Ab`Saber 2006). Durante este período ocorreu forte retração das formações vegetais higrófilas no Brasil central (Salgado-Labouriau *et al.* 1997).

Embora restem incertezas em relação às mudanças e a magnitude da variação paleoclimática ocorrida entre o fim do Pleistoceno e o início do Holoceno, acredita-se que o clima da região tenha se tornado progressivamente mais úmido (Bezerra & Mozeto 2008). Com isso, estabeleceu-se o Pantanal moderno, o sistema de drenagem foi reorganizado e muitos canais intermitentes tornaram-se rios perenes (Stevaux 1994, Assine & Soares 2004). Formaram-se as planícies meândricas e as grandes extensões alagáveis. A combinação entre o clima mais úmido e o transporte via rios meândricos modificou a tipologia dos sedimentos transportados para materiais cada vez mais finos (Ab`Saber 2006, Bezerra & Mozeto 2008). O nível do lençol freático subiu e as cavidades previamente produzidas por erosão eólica tornaram-se lagoas com fluxo subterrâneo. Com aumento do escoamento superficial lagoas foram sendo progressivamente conectadas e passaram a integrar o sistema de drenagem aluvial (Assine & Soares 2004). A paisagem no Pantanal permanece em constante evolução. Eventos como rompimentos de diques marginais modificam os cursos dos grandes rios da região, resultando em alterações para todas as feições geomorfológicas adjacentes. Adicionalmente, os processos de sedimentação ainda são atuantes na bacia e ocorrem de

maneira concomitante a processos pedogenéticos, principalmente em áreas como as planícies fluviais (Assine & Soares 2004, Beirigo *et al.* 2011, Mercante *et al.* 2011).

2.2 Hidrografia e feições geomorfológicas do Pantanal atual

2.2.1 Rios meândricos: são os principais agentes transformadores da paisagem no Pantanal, influenciando direta e indiretamente todas as feições geomorfológicas, além da dinâmica e estrutura dos ecossistemas e comunidades da região (Figura 6). A bacia do Pantanal é formada pelos rios que compõe a margem esquerda da Bacia do Alto Paraguai, sendo os principais (sentido norte para sul): Paraguai, Bento Gomes, Cuiabá, São Lourenço-Itiquira, Taquari, Negro, Aquidauana-Miranda, Nabileque e Apa (Alho & Sabino 2012).

O rio Paraguai possui cerca de 2.600 km de extensão, nasce no platô da Chapada dos Parecis (MT) e deságua no rio Paraná. Assim como seus principais afluentes, ele se forma em regiões de planaltos onde a declividade do terreno é acentuada e os índices pluviométricos além de elevados são concentrados ao longo do verão austral. Estes fatores propiciam uma rápida drenagem da água da região das cabeceiras em direção do Pantanal. Quando alcançam o interior da planície, onde declividade do terreno é baixa, a capacidade de vazão dos rios diminui e, conseqüentemente, ocorre o extravasamento quando o nível da água ultrapassa a altura dos diques marginais. Contudo, a cada inundação o rio deposita uma grande quantidade de sedimentos nas margens, proporcionando o crescimento vertical destes diques e a formação de solos com pouco desenvolvimento pedogenético, como por exemplo, Cambissolos Flúvicos, Neossolos Flúvicos e Neossolos Quartzarênicos (Hamilton *et al.* 1996, Riccomini *et al.* 2000, Beirigo *et al.* 2011, Alho & Sabino 2012).

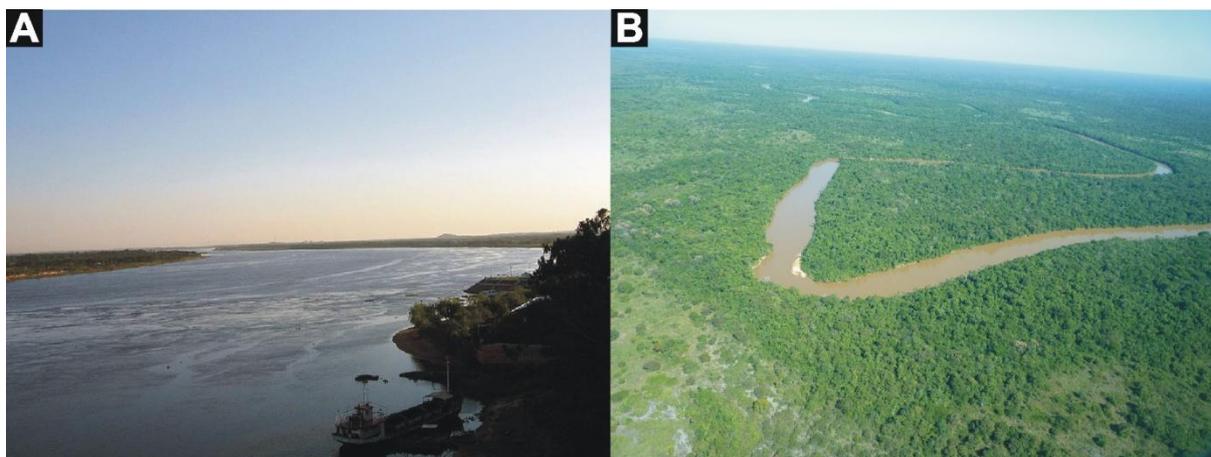


Figura 41. Rios meândricos principais agentes transformadores da paisagem no Pantanal. A) Rio Paraguai na altura da cidade de Assunção (fonte: http://pt.wikipedia.org/wiki/Rio_Paraguai). B) Rio São Lourenço na divisa leste da RPPN SESC Pantanal. Margem esquerda da foto Fazenda Santa Lucia. Lado direito RPPN SESC Pantanal.

2.2.2 Planícies Fluviais: são áreas planas adjacentes aos rios e por essa razão muito suscetíveis ao processo de inundação (Figura 7). Durante o período úmido, com o extravasamento dos rios estas áreas permanecem submersas em profundidades consideráveis (2 a 5m). Em razão disto, a vegetação herbáceas e/ou arbustiva predomina nas planícies de inundação e as formações arbóreas são restritas às elevações de terreno como os diques marginais. O processo anual de avanço e recuo das águas nessas planícies resulta em um contínuo processo de deposição de sedimentos no solo (Ab`Saber 2006, Fernandes *et al.* 2010, Beirigo *et al.* 2011, Mercante *et al.* 2011).

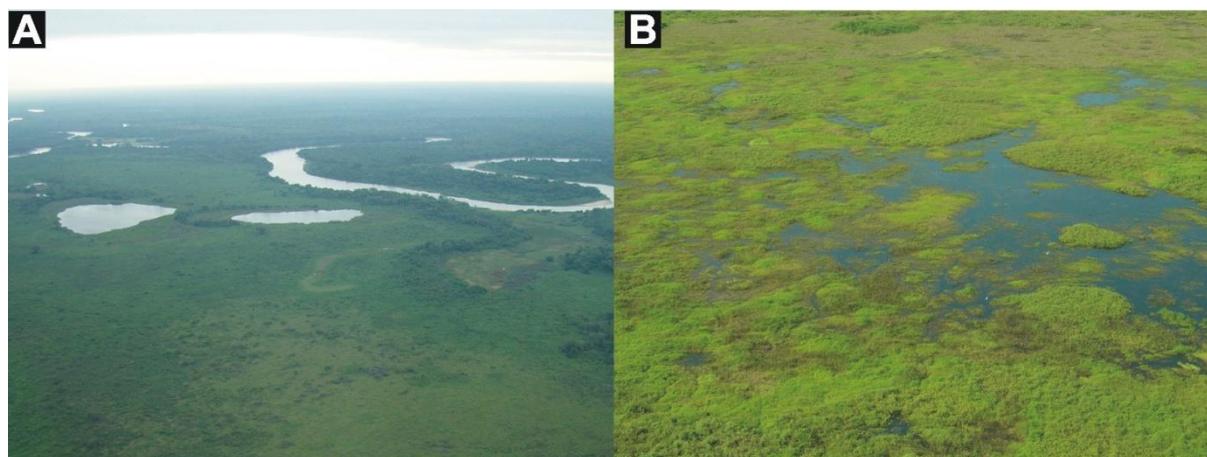


Figura 7. Planície fluvial do rio Cuiabá. A) Durante o período seco com lagoas desconectadas com o rio, B) Durante o período úmido quando o solo encontra-se completamente alagado.

2.2.3 Baías: O termo “baía” é utilizado popularmente na região para designar corpos d’água lênticos que variam quanto a sua natureza, tamanho e processo de formação (Ab`Saber 2006). No Pantanal existem raros exemplos de grandes lagoas que se formaram em sopés ou reentrâncias de serranias. Na região da divisa do Brasil com a Bolívia, a Baía Vermelha, por exemplo, que se formou em um antigo domo esvaziado da serra do Bonfim (Ab`Saber 2006). Ao norte da região de estudo há duas grandes lagoas (baías), Siá Mariana e Chacororé, cuja origem pode estar nas imbricações dos leques aluviais dos rios Bento Gomes/Cuiabá e do rio São Lourenço, no entremeio do Morro da Bocaiúva e a Serra do Mimoso.

Um segundo tipo corpo d’água denominado regionalmente como “baía” são as lagoas semicirculares e elípticas de porte médio e que normalmente encontram-se nas depressões das várzeas e planícies de inundação dos grandes rios (Figura 8). Estas lagoas normalmente apresentam grande variação estacional em extensão e volume de água. Durante os pulsos de inundação normalmente ocorre conexão com os rios em razão do extravasamento destes

(onde muitas vezes os dois corpos d'água se tornam indistinguíveis) ou através de cursos d'água como os corixos. Durante o período seco esta conexão é interrompida, perdem volume e em alguns casos chegam a secar temporariamente (Costa & Telmer 2006, Junk *et al.* 2006, Loverde-Oliveira *et al.* 2007, Alho & Sabino 2012).



Figura 42. Pequena lagoa elíptica da planície de inundação do rio Cuiabá durante o auge do período seco. As aves aproveitam o represamento dos peixes e o baixa profundidade.

Um terceiro tipo são as lagoas em forma de ferradura (*oxbow lakes*). Estas lagoas no passado constituíam o leito principal de rios que ao longo do tempo modificaram seus cursos. Um meandro pode ser abandonado gradualmente por atalho de corredeira, quando o canal passa a ocupar antigos locais de sedimentação e o fluxo diminui paulatinamente. Com a deposição de sedimentos nas margens do novo canal, diques marginais são formados e acabam isolando o leito antigo e abandonado (Figura 9). Embora durante o período úmido possa restabelecer-se uma conexão temporária com o rio, a tendência do meandro abandonado é transformar-se em um ambiente lântico, perdendo profundidade e área através de sucessivo processo de assoreamento (Riccomini *et al.* 2000, Ab`Saber 2006, Mercante *et al.* 2011).

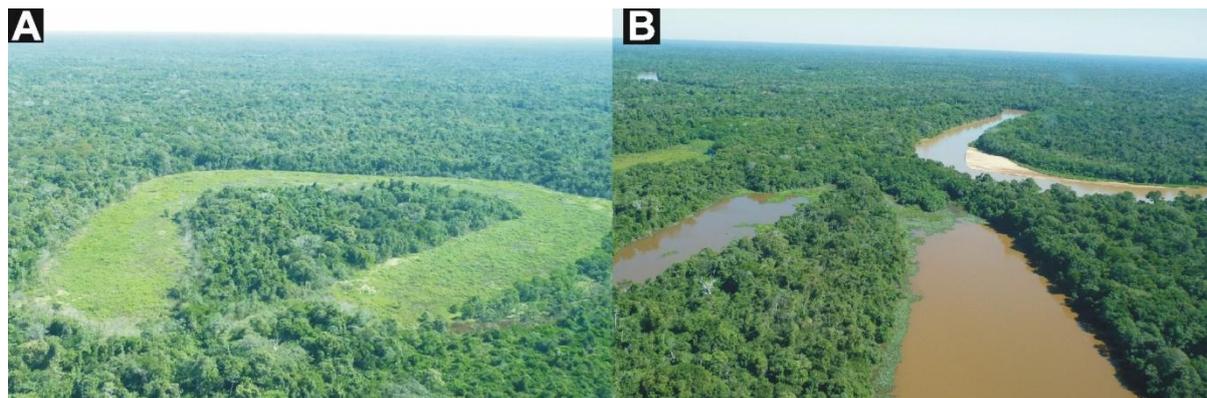


Figura 943. Lagos ferradura (*oxbow lakes*) na planície de inundação do rio São Lourenço. A) Lago ferradura já completamente assoreado. B) Meandro recentemente abandonado pelo rio São Lourenço.

2.2.4 Salinas: são lagoas de água salgada (alcalinas) que normalmente são isoladas por elevações no terreno (cordilheiras) e desta forma não tem sua área invadida pelos pulsos de inundação. Suas margens costumam conter camadas de carbonato de cálcio e conchas de moluscos. Embora sejam relativamente bem estudadas não se conhece inteiramente sua origem (Assine & Soares 2004, Costa & Telmer 2006). As salinas são corpos d'água típicas do sul do Pantanal, região de Nhecolândia (Mato Grosso do Sul) e não há registro de ocorrência destas para região de estudo.

2.2.5 Corixos: são canais d'água, perenes ou intermitentes, que geralmente conectam as lagoas entre si e/ou ao rio principal (Figura 10). Estes canais geralmente apresentam uma pequena calha onde a água se acumula e atinge profundidade considerável durante o pico das cheias. Os grandes corixos (“corixões”) chegam a formar pequenos diques marginais, onde ocorrem matas ciliares compostas por espécies arbóreas com grande tolerância ao alagamento, como por exemplo, a pimenteira (*Licania parvifolia*; Chrysobalanaceae), marmelada-olho-de-boi (*Alibertia edulis*; Rubiaceae) e o sarã-de-leite (*Sapium obovatum*; Euphorbiaceae). Durante o auge da estiagem constituem uma importante fonte recursos para fauna, como água e alimento (peixes e invertebrados no solo). Tradicionalmente os corixos são utilizados por pequenas embarcações (barcos e canoas) como canais para deslocamentos pelo interior da bacia durante o período úmido e para pesca tradicional nos períodos de avanço e recuo das águas das enchentes (Nunes da Cunha & Junk 2004, Ab`Saber 2006, Mercante *et al.* 2011).



Figura 10. Corixos, cursos d'água que ligam baías aos rios do pantanal. A) Corixão com mata ciliar que se conecta ao rio Cuiabá durante o período úmido. B) Leito do corixo Tarumã, um dos maiores da RPPN SESC Pantanal, em período seco durante o auge da estiagem. Neste período é utilizado como sítio de alimentação por ungulados como caaititus.

2.2.6 Cordilheiras: são ligeiras elevações no terreno em forma de cordões geralmente, cobertos pelas florestas estacionais (Figura 11A). A origem das “cordilheiras” (nomenclatura popularmente disseminada em todo o Pantanal), provavelmente, está associada a paleodiques (arenosos ou argilosos) que historicamente desempenharam um papel importante na confinção das grandes áreas úmidas e que propiciaram o avanço das espécies arbóreas até o interior da planície. Embora não apresente grande diferença de altitude em relação às demais porções do terreno (entre 1 e 2 metros), mesmo durante o auge do pulso de inundação as cordilheiras raramente são inundadas, tornando-se importantes refúgios para a fauna terrestre durante este período. Quando apresentam formas relativamente circulares as cordilheiras são conhecidas regionalmente como “capões”. Historicamente estas áreas também foram de vital importância para pecuária extensiva, principal atividade econômica desenvolvida no Pantanal, pois se constituíam refúgios para onde os rebanhos eram conduzidos durante as grandes enchentes (Nunes da Cunha & Junk 2004, Ab`Saber 2006, Junk *et al.* 2006, Beirigo *et al.* 2011, Mercante *et al.* 2011).

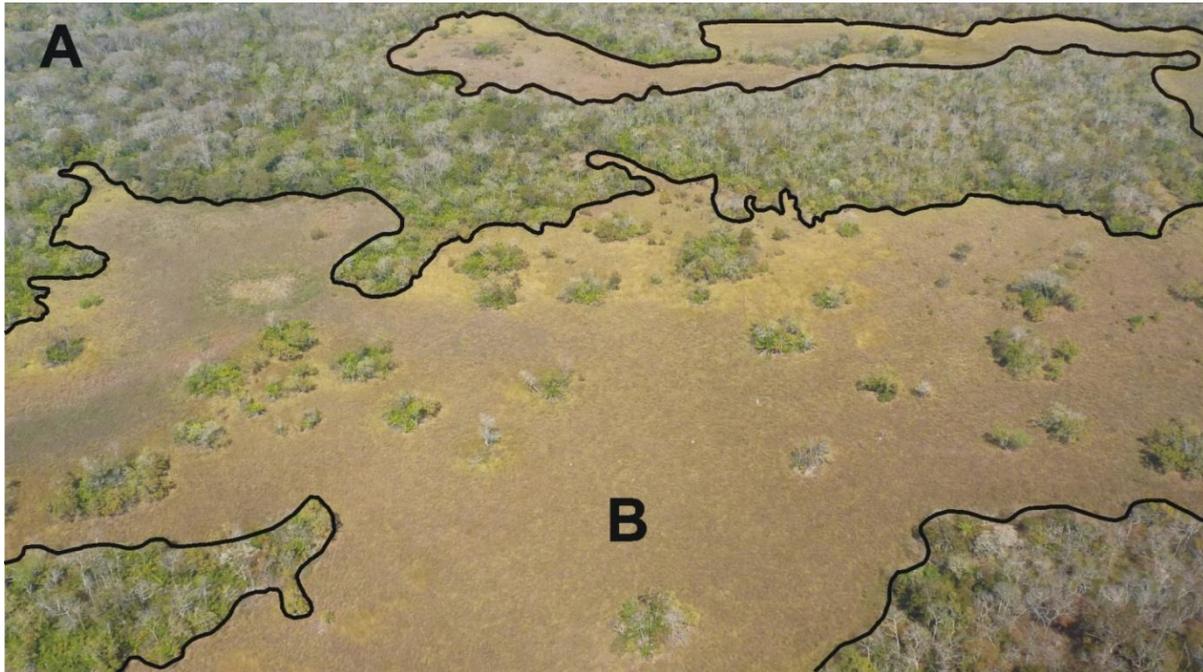


Figura 1144. Vista aérea da porção leste da RPPN SESC Pantanal. A) Cordilheiras- reentrâncias de elevações no terreno e cobertas com florestas estacionais. B) Vazantes- porções baixas do terreno cobertas por vegetação herbácea que são alagáveis durante o período úmido.

2.2.7 Vazantes: são vastas e alongadas depressões no terreno onde se encontram campos herbáceos que sofrem inundações estacionais (Figura 11B). Durante os períodos de avanço e de recuo das águas as vazantes funcionam como escoadouros e eventualmente podem conectar corpos d'água (processo semelhante aos corixos, embora não formem um canal e não sejam tão profundas). Ao longo do ano estas áreas estão sujeitas a uma grande variação do lençol freático, que pode causar oscilações nas condições de oxirredução dos solos. Nas porções mais baixas do terreno o afloramento do lençol freático pode ser perene, ocorrendo formações vegetais típicas de brejos, como por exemplo, os “pirizais” (formação herbácea dominada pelo piri, *Cyperus giganteus*; Cyperaceae) (Figura 12B) e o “algodoeiro” (formação arbustiva dominada por algodão, *Hibiscus furcellatus*; Malvaceae). Nas áreas de vazante ainda podem ocorrer formações arbóreas como “landizal” (Figura 12A), com grande densidade de uma árvore conhecida como “landi” ou “pururuca” (*Calophyllum brasiliense*; Calophyllaceae). Outras espécies que ocorrem nestas áreas são a pimenteira (*Licania parvifolia*) e a pimenteirinha (*Erythroxylum anguifugum*; Erythroxylaceae) (Nunes da Cunha et al. 2007, Brandão et al. 2008, Fernandes et al. 2010, Beirigo et al. 2011, Mercante et al. 2011).

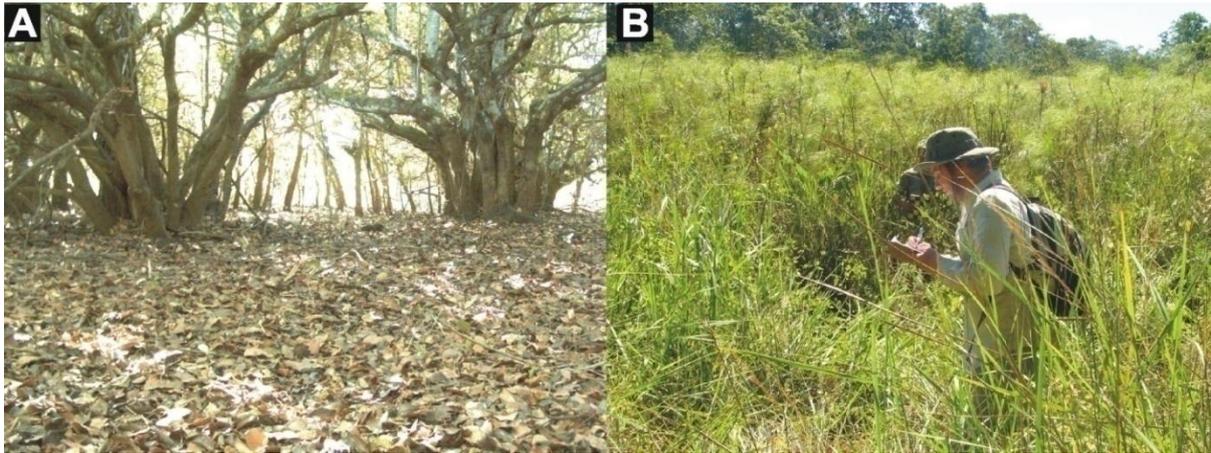


Figura 12. Exemplos de vazantes no Pantanal. A) Landizal- vazante florestada com solo seco durante o período de estiagem. B) Pirizal- formação aberta que ocorre em áreas baixas do terreno, onde o lençol freático aflora ao longo de todo o ano.

2.2.8 Murundus: são pequenas elevações no terreno com áreas reduzidas (geralmente inferiores a um hectare) em formato convexo (Figura 13). Estas elevações densamente arborizadas (1-1,5m) permanecem com solo seco durante o período úmido, e contrastam com a matriz herbácea alagada. Este fator é determinante para a manutenção da alta densidade de árvores, palmeiras e bromélias em toda a área elevada, sendo refúgios para a fauna durante os alagamentos. A origem destas elevações está principalmente relacionada à atividade de térmitas, com formação e posterior degradação de ninhos em muitas gerações das colônias de cupins (Oliveira-Filho 1992b, a, Ponce & Cunha 1993). Tradicionalmente os murundus são considerados formações vegetais e não como feições geomorfológicas, como propõem Beirigo *et al.* (2011).



Figura 13. Vista aérea de um campo com murundus na região central da RPPN SESC Pantanal.

2.3 Climatologia

O Pantanal é influenciado, direta e indiretamente, por eventos naturais e antrópicos que ultrapassam seus limites. Algumas das razões da dinâmica hidrológica e geomorfológica do Pantanal encontram-se nos planaltos adjacentes. Algumas dessas, para o clima da região, transcendem os limites do continente sul-americano. Se por um lado a grande extensão da área da bacia do Alto Paraguai propicia ampla variação de fatores geográficos, como relevo e latitude, que garantem uma diversificação térmica entre as localidades, por outro, as massas de ar atuantes garantem uma homogeneidade em toda a região (Nimer 1979).

O regime de chuvas na região é determinado pela circulação atmosférica e não sofre influência significativa de outros fatores como relevo, por exemplo. Por essa razão, a variação e a distribuição anual do volume de chuvas é simples. Existe um gradiente decrescente do norte do Estado do Mato Grosso, onde a precipitação alcança 2700 mm (domínio amazônico), em direção ao sul (Pantanal), onde a precipitação anual em algumas sub-regiões é inferior a 1000 mm. Considerando a bacia do Alto Paraguai os maiores índices de precipitação são registrados nos planaltos e os mais baixos no sul do Pantanal (Nimer 1979, ANA 2005, Hasenack *et al.* 2010, Gonçalves *et al.* 2011). No interior do Pantanal todas as sub-regiões são caracterizadas por um clima quente com invernos secos e verões chuvosos.

Aproximadamente 70 a 80% do total de chuvas anuais na área da Bacia ocorre entre novembro e março (Figuras 14 e 15) (Nunes da Cunha & Junk 2004, ANA 2005, Hasenack *et al.* 2010). Entretanto, Hamilton *et al.* (1996) chamam atenção para uma variabilidade interanual no Pantanal, com alternância de ciclos de anos chuvosos ou secos.

2.3.1 Período Seco: a estiagem de inverno resulta principalmente da atuação permanente da Massa Equatorial Atlântica neste período. Esta massa de ar contém uma camada superior quente e seca que estabelece uma inversão térmica com as camadas inferiores, impedindo o fluxo vertical do vapor d'água por convecção e a formação de nuvens (Nimer 1979). Dentre as principais correntes perturbadoras que propiciam instabilidade na região (Tabela 4), apenas os sistemas frontais gerados pelas frentes polares atuam com força neste período. Contudo, mesmo nos invernos mais úmidos, a frequência de passagem destas frentes não é superior a uma vez por semana. A baixa frequência das frentes é decorrente da raridade de anticiclones com força suficiente para vencer a resistência imposta pela zona de baixa pressão do Chaco. Os meses que precedem e sucedem o trimestre de inverno, maio e setembro, também costumam ser muito secos (Nimer 1979, INMET 1992).

Tabela 4. Principais sistemas geradores de instabilidade meteorológica atuantes na região Centro-Oeste do Brasil e suas principais características. Fonte: Nimer (1979).

Correntes perturbadoras	Estação do ano (direção)	Características principais
Linhas de instabilidades tropicais	Primavera/Verão (oeste)	São formadas no continente pelas ondulações geradas a partir do contato da frente polar com o ar quente dos trópicos. Caracterizam-se como alongadas depressões barométricas com grande mobilidade onde o ar em convergência provoca chuvas e trovoadas.
Convergência Intertropical	Verão/Outono (norte)	Faixa móvel de baixa pressão formada pela convergência dos ventos alísios. Acompanhando o movimento aparente do Sol, ela invade a América do Sul durante o verão austral. Sua penetração no continente é máxima entre março e abril (quando situa-se no norte do Mato Grosso), resultado da maior gradiente térmico entre os Hemisférios Norte e Sul.
Frente Polar Atlântica	Outono/Inverno (sul)	Gerada a partir da invasão do anticiclone polar na região. Resulta em chuvas frontais e pós-frontais. São mais frequentes no final do outono e durante o inverno, quando o anticiclone polar atua com vigor no sul do continente e consegue vencer a resistência imposta pelo centro de baixa pressão do Chaco (que se encontra enfraquecido nesta época do ano).

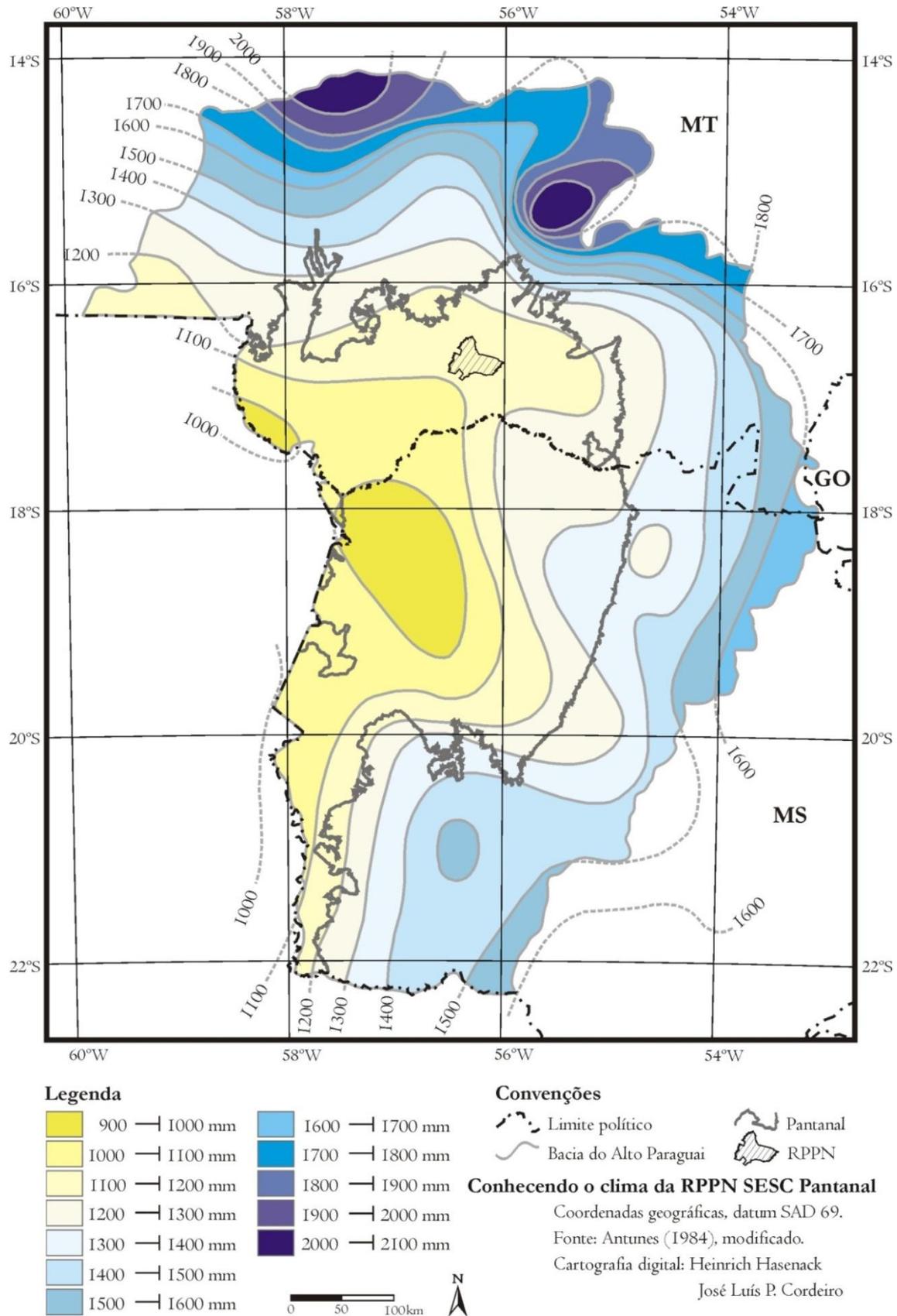


Figura 14. Precipitação total média anual na região do Pantanal e entorno (Hasenack *et al.* 2010). Na porção superior do mapa está demarcada a RPPN SESC Pantanal.

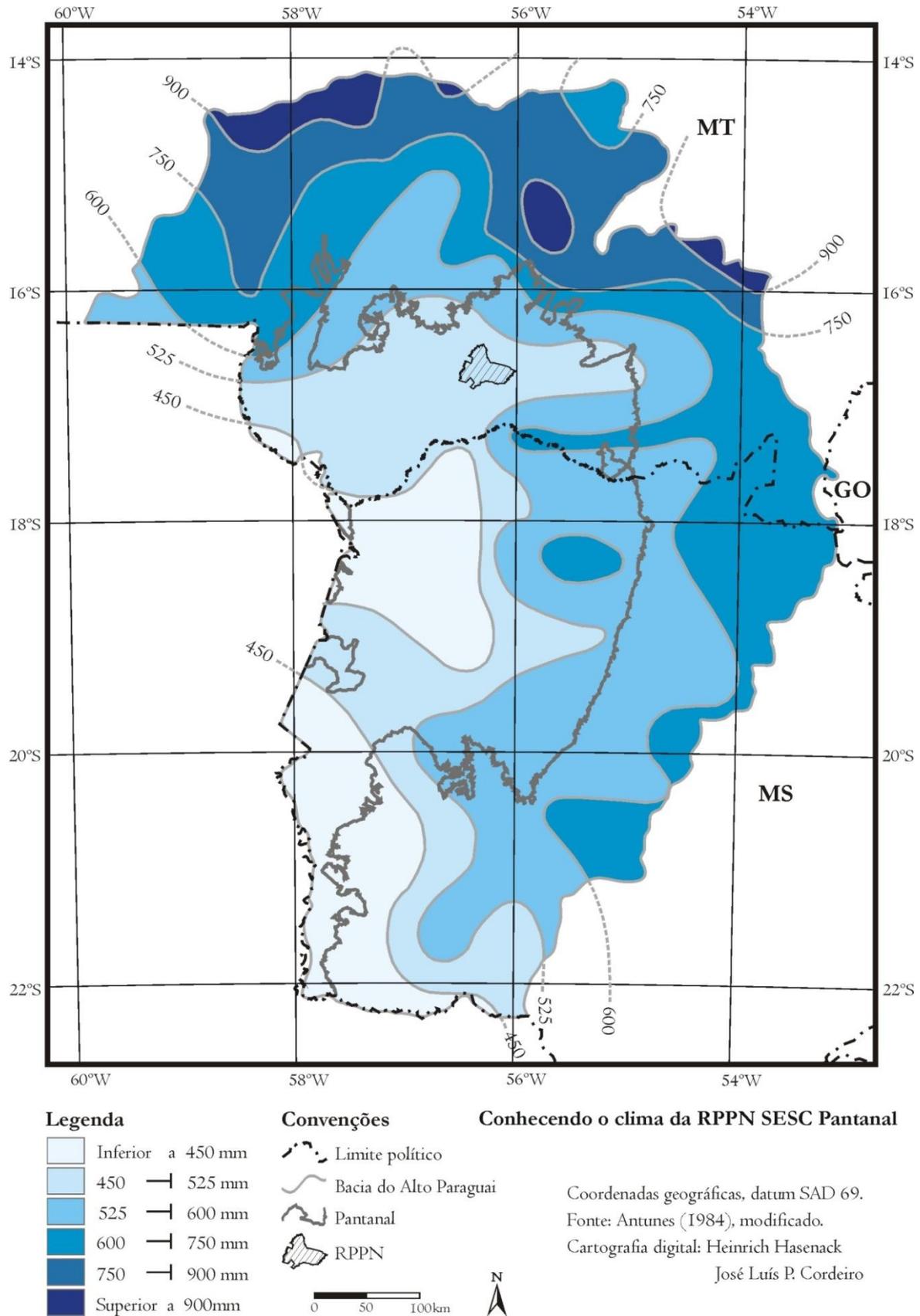


Figura 45. Precipitação total média no trimestre dezembro, janeiro e fevereiro na região do Pantanal e entorno (Hasenack *et al.* 2010). Na porção superior do mapa está demarcada a RPPN SESC Pantanal.

Durante o período de estiagem, a passagem das frentes polares são os únicos eventos que quebram o padrão de dias com grande amplitude térmica e sem nebulosidade. Normalmente, a passagem das frentes com ventos fortes e chuvas frontais é logo substituída por uma garoa fina, intensa nebulosidade e baixa amplitude térmica diária (situação pós-frontal). Nos dias que sucedem a passagem da frente, o céu torna-se limpo em razão da intensa radiação noturna e ocorre um forte rebaixamento da temperatura (Nimer 1979, Hasenack *et al.* 2010). A passagem de frentes polares nem sempre resulta em temperaturas muito baixas, mas quando o anticiclone encontra-se muito fortalecido pode provocar fortes quedas de temperatura (regionalmente conhecidas como “friagens”). No norte do Pantanal friagens intensas não são muito frequentes (em média de 2 a 3 eventos por ano), mas podem provocar temperaturas entre 0-5°C. Com a sucessão dos dias ocorre o retorno da estabilidade e um gradual aumento da temperatura diária (Figuras 16B e 16D).

Em decorrência da subsidência gerada pela massa de ar atuante na região, predominam dias calmos sem vento ou nebulosidade. Adicionalmente, a continentalidade e a baixa umidade do ar durante o período seco, propiciam uma elevada amplitude térmica diária (Figura 16A) (Nimer, 1979). Nestas situações as temperaturas mínimas diárias costumam ser registradas antes do nascer do Sol (05h e 30min.). O aquecimento durante o período da manhã ocorre rapidamente e é acompanhado pela forte redução da umidade relativa do ar. Por volta de 9 horas da manhã a temperatura encontra-se normalmente acima dos 30°C e a umidade relativa abaixo de 50%. Em geral as temperaturas máximas (superior a 40°C) e a umidade relativa mínima diária (inferior a 30%) são registradas entre as 13 e 15h (Figuras 16B e 16C). Com o ocaso do Sol as temperaturas caem rapidamente e a umidade do ar torna a subir. Por volta da meia-noite a umidade já se encontra acima dos 90% e a temperatura do ar mantém uma lenta redução (Hofmann *et al.* 2010). Em noites com temperaturas abaixo de 15°C é comum a formação de orvalho.

Na região de estudo, norte do Pantanal, o mês de setembro e a primeira quinzena de outubro podem ser considerados como o auge do período seco (exceto em anos atípicos). Nesse período, os rios e as grandes baías atingem seus níveis mais baixos e alguns corixos, baías e tanques (açudes) chegam a secar completamente. Com o equinócio de primavera austral (22-23 setembro) o Sol progressivamente alcança maior angulação, resultando em maior carga de energia nas superfícies, aumento dos fluxos de calor (latente, sensível e no solo), temperaturas diurnas elevadas e umidade relativa do ar abaixo de 20% durante longos

períodos do dia. Neste período, são registrados os índices mais elevados de evaporação, médias mais elevadas das temperaturas máximas e temperaturas máximas absolutas (INMET 1992).

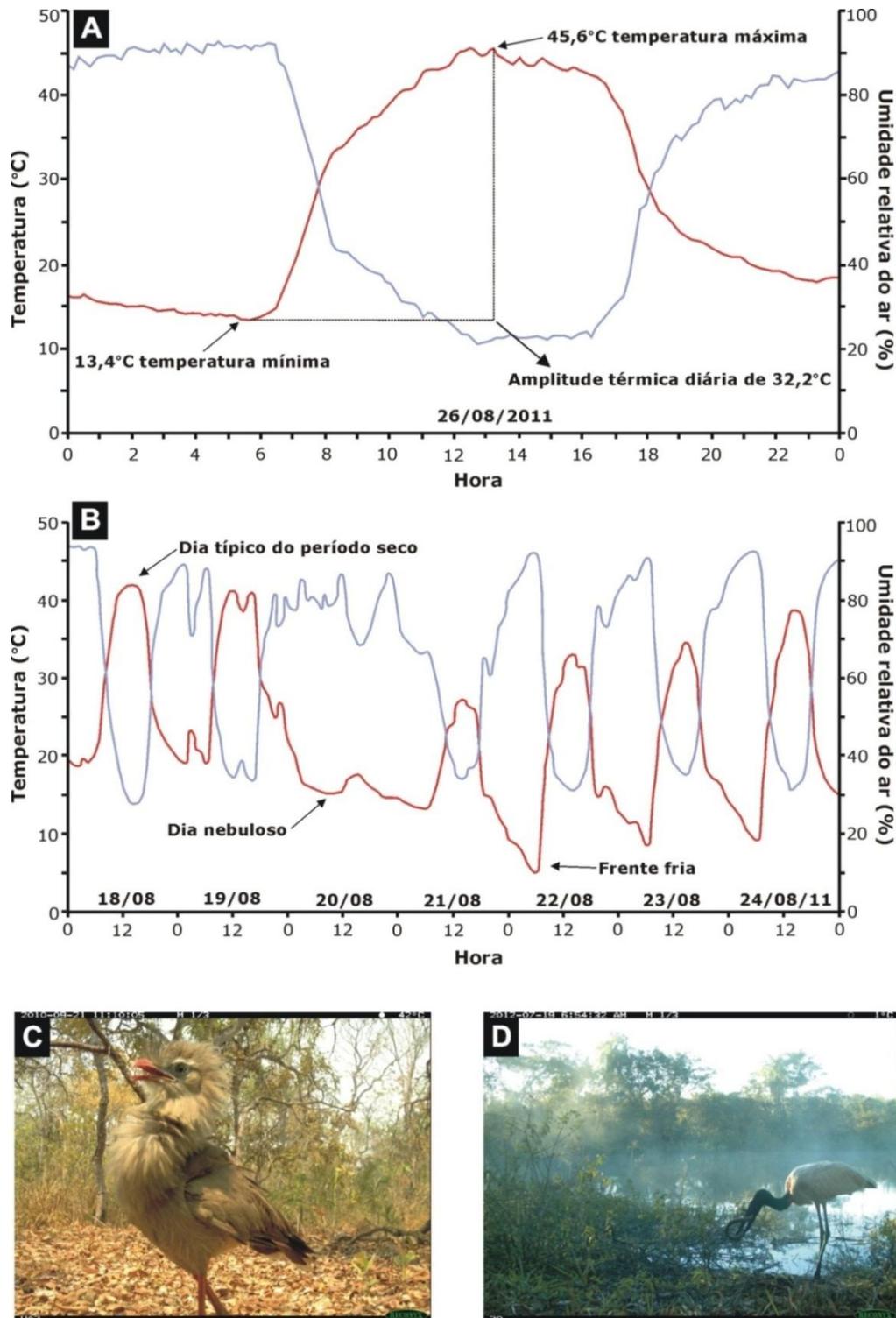


Figura 1646. A) Perfil higrotérmico de um dia típico (26/08/2011) de estação seca no Pantanal. B) Perfil higrotérmico entre 18/08 e 24/08/2011 na RPPN SESC Pantanal. C) Seriema (*Cariama cristata*) registrada a uma temperatura de 42°C às 11h 10min em 21/09/2010 (registro na parte superior da foto). D) Tuiuiú (*Jabiru mycteria*) registrado em um dia de friagem a uma temperatura de 1°C às 6h 50min em 19/07/2012.

A demanda evaporativa no Pantanal é elevada. Estima-se que até 60% das águas do período alagado sejam perdidas por evaporação (Figura 17) (Gonçalves *et al.* 2011). Nesta situação a vegetação encontra-se muito ressecada e as árvores caducifólias ficam completamente desprovidas de folhas (Figura 18).

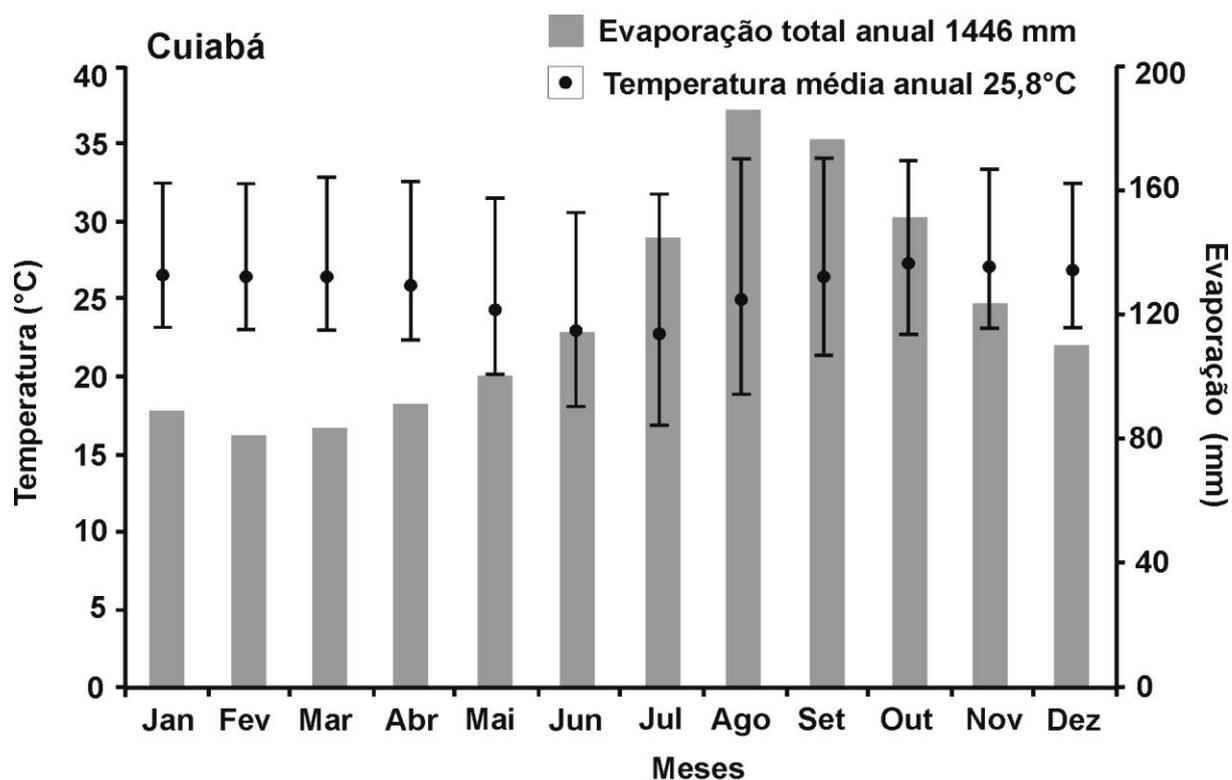


Figura 1747. Temperatura média mensal representada pelos pontos pretos. Temperaturas médias máximas e temperaturas médias mínimas representadas pelos extremos das barras verticais. Evaporação total mensal representada pelas colunas em cinza. Evaporação total anual e temperatura média anual são expressas na parte superior da figura. Dados se referem ao período normal (1961-90) registrados na estação meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia em Cuiabá- MT (INMET 1992).

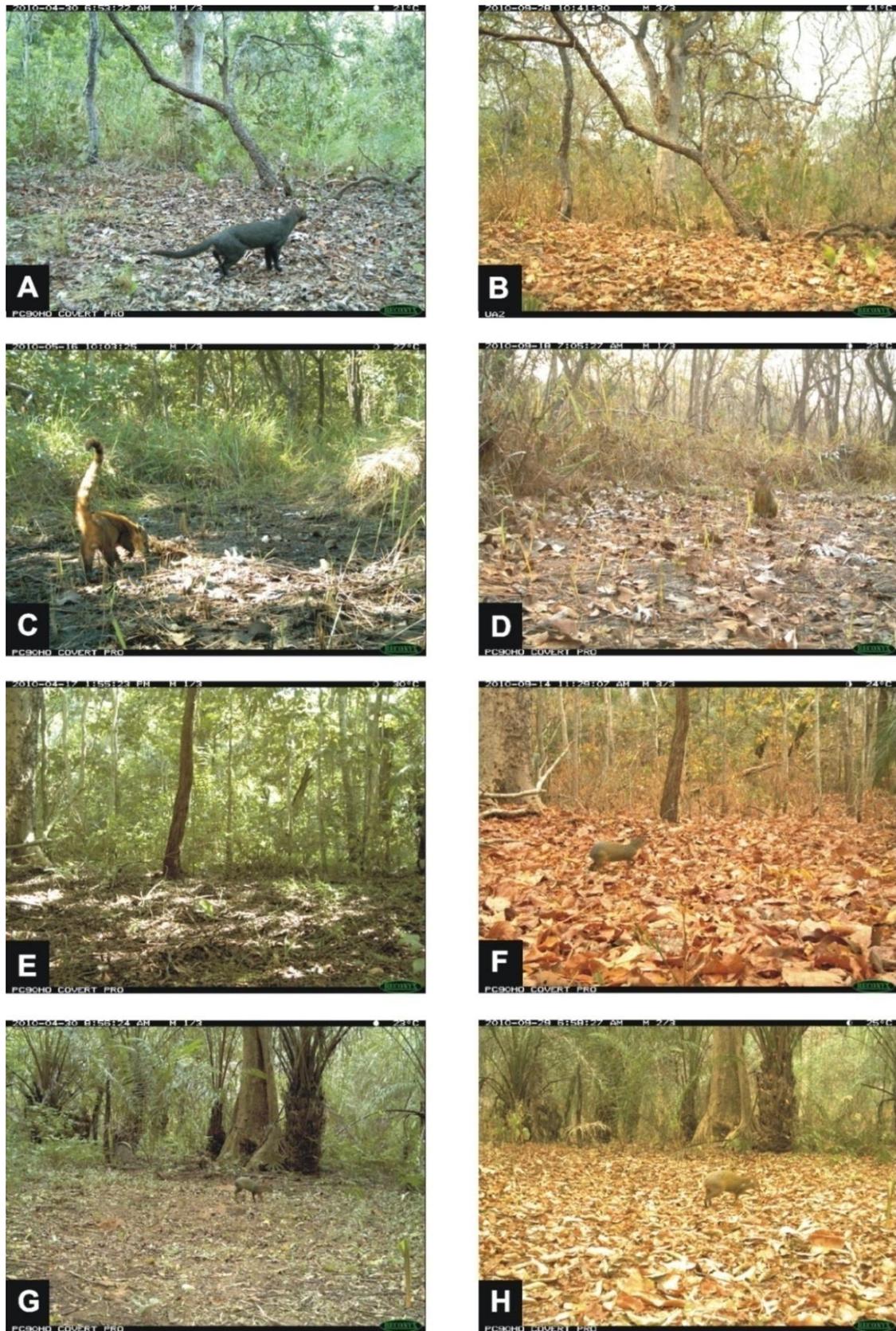


Figura 18. Registros de armadilhas fotográficas instaladas nos mesmos locais nos períodos úmido (fotografias posicionadas do lado esquerdo da figura) e seco (lado direito). A grande quantidade de folhas no solo evidencia a severa estiagem na região. Fotografias A e B representam UA08, C e D representam UA43, E e F representam UA15 e G e H representam UA32 (UA = Unidades Amostrais).

2.3.2 Período Úmido: O último decêndio de outubro e o início mês de novembro marcam o início do período chuvoso na região, que se estende até o mês de abril (ANA 2005, Junk *et al.* 2006). Durante este período a região passa a ser ocupada pela Massa Equatorial Continental. Essa massa de ar favorece o processo convectivo e a distribuição homogênea da umidade nas camadas de ar, resultando em um cenário de instabilidade. A partir de dezembro, a região passa a ser regularmente invadida por ventos de oeste/noroeste trazidos pelas linhas de instabilidade tropicais, e com isso as chuvas se intensificam em todo o Pantanal. As linhas de instabilidade tropicais (correntes perturbadoras de oeste) podem ser consideradas o principal sistema perturbador atuante em toda a Região Centro-Oeste do Brasil, pois além de serem as mais frequentes e previsíveis, são as que costumam gerar maior precipitação. Contudo, a atuação das linhas de instabilidade tropicais na Região Centro-Oeste do Brasil decresce nos sentidos leste, sul e sudeste (Nimer 1979).

Ao longo do verão austral, o norte da Região Centro-Oeste é invadido pela Zona de Convergência Intertropical, resultando em um aumento da instabilidade nos limites setentrionais da Bacia do Alto Paraguai. Com intenso aquecimento das camadas de ar junto ao solo e a evaporação da água, formam-se células convectivas que transportam livremente o vapor d'água para camadas superiores da atmosfera. Este processo resulta na formação de nuvens com grande desenvolvimento vertical e que propiciam intensas precipitações. Essas chuvas raramente não atingem diretamente a região sul do Pantanal (Nimer 1979), embora parte das águas seja trazida pela rede de drenagem e contribua para o processo de inundação.

No verão as chuvas frontais resultantes da invasão da Frente Polar são praticamente inexistentes no Pantanal. Ao atingirem o centro do continente elas se deparam com o a região de baixa pressão do Chaco que, nesta época, está extremamente fortalecida. Com isso, as frentes se dissipam ou retornam para sul como frentes quentes vindas do norte (atingindo todo o sul do Brasil). A ausência das chuvas frontais (sul) e das chuvas geradas pela convergência intertropical (norte), e a frequência mais baixa das linhas de instabilidade tropicais (oeste) ajudam a entender os baixos índices de precipitação verificados no sul Pantanal.

Entre os anos de coleta de dados (2010 a 2012), o ano de 2011 teve precipitação igual ou superior à média histórica na região de estudo. Os anos de 2010 e 2012 foram secos, com 184 e 257 mm inferiores à média histórica anual (Figura 19). Ao longo da amostragem não houve registro de precipitação nos meses de junho, julho, agosto e setembro, além do mês de

maio em 2011. Embora 2012 tenha sido o ano mais seco do período de estudo, o mês de maio foi atipicamente úmido. A precipitação acima do normal em maio de 2012 também foi registrada em Cuiabá e Barão de Melgaço, localidades situadas a montante da Reserva, por onde também passa o rio Cuiabá. Com isso o nível das águas voltou a subir, amenizando a estiagem e mantendo áreas alagadas até o início de julho na RPPN.

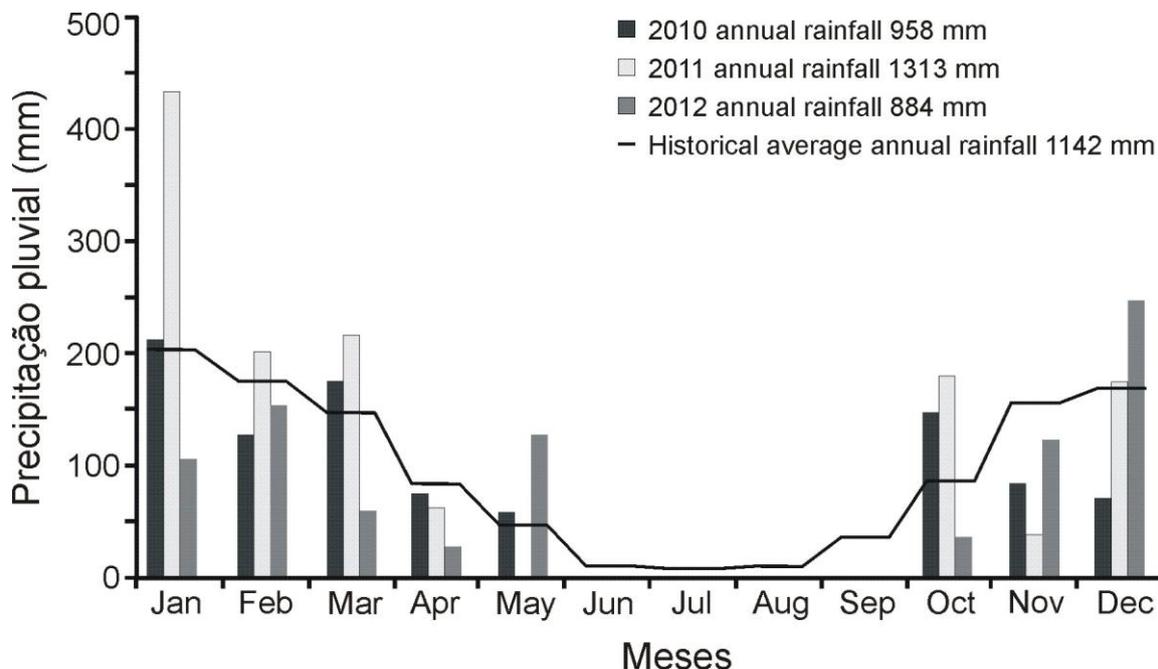


Figura 1948. Precipitação mensal entre 2010 e 2012 em Porto Cercado (Poconé-MT), área adjacente à RPPN SESC Pantanal. Barras escuras representam o ano de 2010, barras claras representam o ano de 2011 e barras em cinza escuro representam o ano de 2012. A linha contínua preta representa a média mensal da série histórica. A precipitação total acumulada em cada ano e a média anual histórica são apresentadas na parte superior do gráfico.

Embora as médias mensais de temperatura do verão sejam mais altas do que as do período seco, isto ocorre não por um aumento das temperaturas diurnas, mas sim pela redução do resfriamento noturno (Figura 20A). A intensa nebulosidade e grande quantidade de vapor d'água na atmosfera reduzem a perda de calor por radiação de ondas longas, tornando as noites abafadas. A grande quantidade de água na superfície e a elevada evapotranspiração também contribuem para o aumento do calor noturno e para a manutenção de índices elevados de umidade relativa do ar. Com isso, a amplitude térmica diária durante o período chuvoso costuma ser inferior à do período seco. O bloqueio da radiação solar direta pela nebulosidade ajuda a reduzir as máximas diárias (Figura 20B) (Hofmann *et al.* 2010, Sanches *et al.* 2011).

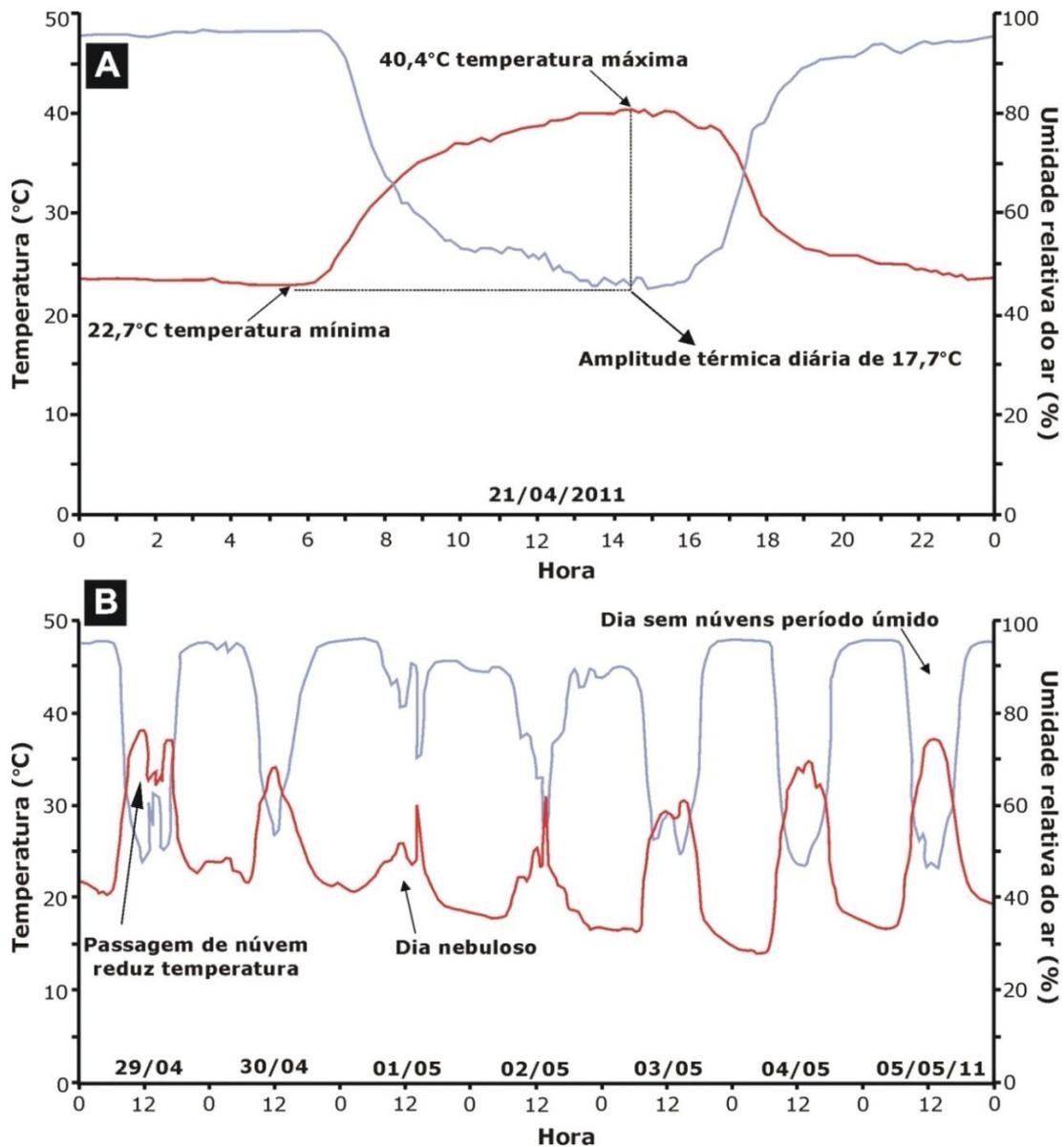


Figura 20. A) Perfil higrotérmico de um dia típico (21/04/2011) de estação chuvosa no Pantanal. B) Perfil higrotérmico entre 29/04 e 05/05/2011 na RPPN SESC Pantanal. C) Garça-branca-pequena (*Egretta thula*), registrada em uma área alagada a uma temperatura de 28°C as 12h e 30min em 07/05/2011. D) Onça-pintada (*Pantera onca*) em um barranco seco do Riozinho a uma temperatura de 31°C as 15h e 10min em 17/04/2011 (registros na parte superior das fotos).

2.3.3 Tipo Climático: a região se caracteriza por um clima tropical, com pronunciada estiagem no inverno e temperaturas elevadas durante todo o ano, denominada “Aw” na classificação climática de Köppen. A temperatura média do mês mais frio é superior a 18°C (“A” na notação de Köppen), caracterizando uma zona climática tropical úmida, ocupada pela categoria vegetacional das megatermas, com vegetação tropical adaptada a umidade do ar e temperatura elevadas. A precipitação total anual situa-se entre 1000 e 1500 mm (“w” na notação de Köppen), com o total mensal médio do mês mais seco inferior a 40 mm. A classe “Aw” é reconhecida como clima típico de savana em razão da ocorrência em toda extensão dominada por esta classe de vegetação na África. “Aw” é o tipo climático predominante em todo o Cerrado brasileiro e na região do norte da Austrália, onde a fisionomia da vegetação é semelhante aquela encontrada nas savanas africanas (Strahler 1994, Hasenack *et al.* 2010).

2.3.4 Pulsos de inundação: os pulsos anuais de inundação no Pantanal ocorrem em parte pela precipitação pluvial concentrada nos meses de verão no interior da Bacia e principalmente pelo transbordamento dos rios meândricos provenientes dos planaltos adjacentes (Junk *et al.* 2006). Fatores como a vazão limitada dos rios, retardo na drenagem da precipitação e efeito de remanso pela capacidade limitada de escoamento da enchente pela rede de drenagem (ex. rios secundários e corixos), são importantes para os padrões de inundação (Hamilton *et al.* 1996).

Um dos fatores determinantes no processo de inundação é a baixa declividade do terreno, com um gradiente de 2 cm/km no sentido norte-sul e 5-25 cm/km no sentido leste-oeste, que reduz a velocidade dos rios ao avançarem no interior do Pantanal. Estima-se que as águas demorem entre três e quatro meses para atravessar toda a extensão da bacia. A baixa declividade também faz com que os principais rios controlem o nível dos seus tributários nas zonas de confluências. O pico de vazão de alguns afluentes tende a ocorrer mais cedo do que do canal principal. À medida que os rios aumentam seus níveis acabam represando os afluentes diminuindo a correnteza ou até mesmo invertendo o seu fluxo temporariamente, como ocorre no rio Paraguai na região de Nabileque extremo sul do Pantanal (Hamilton *et al.* 1996, Silva & Abdon 1998).

A variação anual da área total alagada no Pantanal oscila entre 11.000 e 110.000 km², com pico máximo ocorrendo nos meses de março e abril. Os valores mínimos ocorrem em outubro e novembro (Figura 21). Estima-se que entre 90 a 95% da área total do Pantanal está sujeita a inundações entre 4 e 9 meses por ano, e que mesmo nos anos mais secos, dois terços

do Pantanal ainda estejam sujeitos a alagamentos em pelo menos um mês do ano (Hamilton *et al.* 1996, Silva & Abdon 1998). A extensão e profundidade das águas variam regionalmente, com algumas áreas podendo permanecer submersas por mais de seis meses. Em anos excepcionalmente úmidos, como 1988 e 1995, o alagamento provocado pelo transbordamento do rio Paraguai atingiu cerca de 20 km de largura (Gonçalves *et al.* 2011).

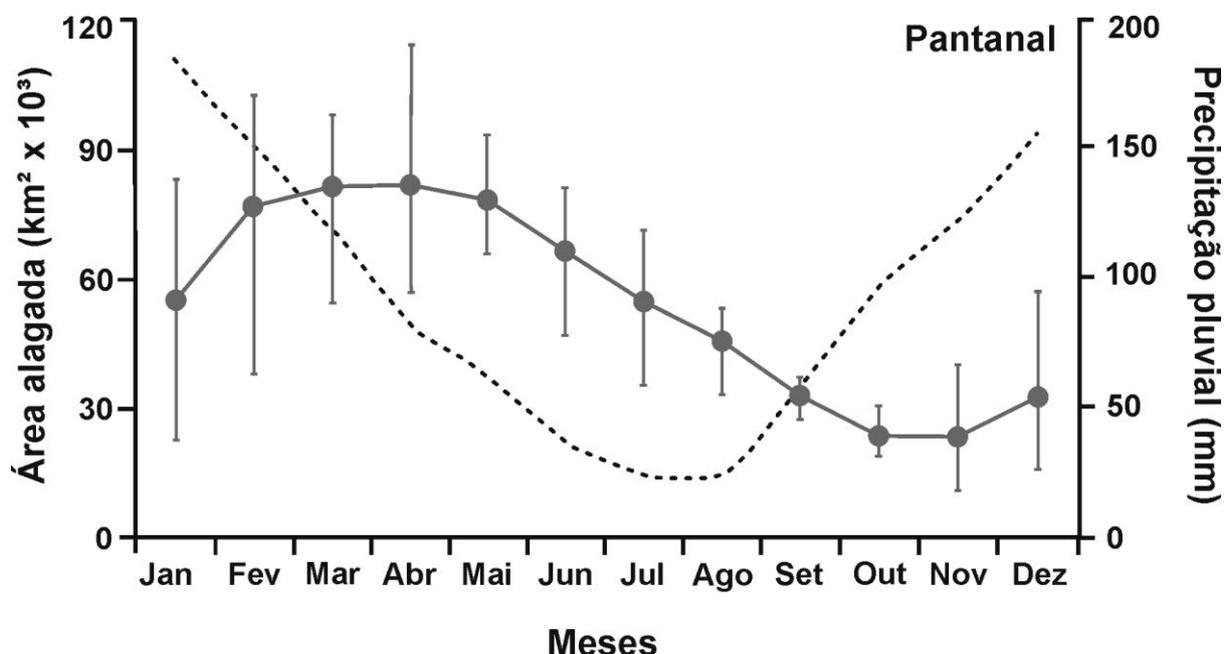


Figura 21. Variação média anual da área alagada no Pantanal (linha e pontos em cinza) e valores máximos e mínimos representados por barras verticais. Precipitação anual representada pela linha preta tracejada. Adaptado de Hamilton *et al.* (2002).

O ciclo anual de inundação é geralmente mais regular na porção norte do que no extremo sul do Pantanal. Nesta região o pulso apresenta um padrão unimodal de enchimento. O pico de inundação tende a ocorrer no mês de março, cerca de 2-3 meses após o mês mais chuvoso. Já em Porto Murtinho, extremo sul do Pantanal, o pico do alagamento ocorre entre junho e julho, cerca de seis meses após o mês mais chuvoso, quando o norte do Pantanal já enfrenta estiagem (Hamilton *et al.* 1996, Gonçalves *et al.* 2011). Este retardo ocorre em razão da baixa velocidade de escoamento das águas pela rede de drenagem que demoram a chegar ao extremo sul da Bacia. Com isso as sub-regiões do sul Pantanal acabam enchendo gradualmente. Em muitos anos não apresentam um pico de enchimento, ou apresentam padrão bimodal com dois picos em um mesmo ano (Hamilton *et al.* 1996). Regionalmente o auge do alagamento (janeiro-abril) é conhecido como “cheia”, sendo sucedido pelos períodos de “vazante” (maio-junho), “seca” (julho-outubro) e “enchente” (novembro-dezembro) (Gonçalves *et al.* 2011).

2.4 Diversidade biológica

O termo “Pantanal” transmite, em um primeiro momento, a ideia errônea de uma área homogênea onde predominam os pântanos, brejos e áreas permanentemente alagadas ou com pelo menos muita umidade (Scremin-Dias *et al.* 2011). Entretanto, esta é uma região que apresenta grande diversidade de habitats, paisagens e espécies. Muitas causas têm sido sugeridas para explicar a grande diversidade biológica existente no Pantanal. Uma das razões mais notórias para a elevada heterogeneidade é a convergência de quatro províncias biogeográficas Cerrado, Amazônica, Chaquenha e Atlântica na área da bacia do Alto Paraguai (Silva *et al.* 2000, Cordeiro 2004, Pott & Pott 2004, Ab`Saber 2006, Pott *et al.* 2011). Pott e Pott (2004) apresentam exemplos destas quatro províncias na flora atual do Pantanal; Cerrado (*Caryocar brasiliense*; Caryocaraceae, e *Curatella americana*; Dilleniaceae), Amazônica (*Licania parvifolia* e *Vochysia divergens*; Vochysiaceae), Chaquenha (*Aporosella chacoensis*; Euphorbiaceae, e *Bulnesia sarmientoi*; Zygophyllaceae) e Atlântica (*Rheedia brasiliensis*; Clusiaceae, e *Salacia elliptica*; Celastraceae). Contudo, vários autores consideram que dentre estas, o cerrado é aquela que exerce maior influência na vegetação e a classe de cobertura vegetal com maior representatividade (Adámoli 1999, Cordeiro 2004, Pott *et al.* 2011). Em algumas sub-regiões da porção leste do Pantanal (Aquidauana, Barão de Melgaço e Paiguás) a proporção de cobertura de cerrado pode ultrapassar 70% (Silva *et al.* 2000, Cordeiro 2004, Pott *et al.* 2011).

Outro fator muito importante para a alta diversidade de espécies e paisagens é a grande riqueza de unidades geomorfológicas em pequena escala que, em combinação com os pulsos de inundação, criam estacionalmente uma grande diversidade de habitats (Nunes da Cunha & Junk 2004). Se por um lado as feições geomorfológicas como as cordilheiras e os diques marginais permitem ampla distribuição das espécies arbóreas na planície, por outro, as vazantes e corixos possibilitam a dispersão estacional de plantas aquáticas em locais muito distantes dos grandes rios. A variação anual da intensidade dos pulsos de inundação gera um cenário de imprevisibilidade quanto à duração do período e da profundidade em que cada área permanecerá alagada. Estima-se que apenas 5% das espécies arbóreas do pantanal ocupem exclusivamente áreas com prolongado alagamento, 30% sejam restritas a áreas permanentemente secas e que as 65% restantes apresentem ampla distribuição ao longo do gradiente (Junk *et al.* 2006, Nunes da Cunha *et al.* 2007). Os diferentes cenários resultantes destas combinações podem conduzir as comunidades a oscilações extremas de estresse hídrico, seja pela falta ou pelo excesso de água. Estas condições têm propiciado a ocorrência

de várias formações compostas por pioneiras monodominantes (quando uma única espécie representa mais de 50% dos indivíduos) (Arieira & Nunes da Cunha 2006). A grande diversidade de habitats que incluem desde ambientes permanentemente alagados, periodicamente alagados a permanentemente secos é a base ecológica para a diversidade de espécies (Junk *et al.* 2006, Scremin-Dias *et al.* 2011).

Vários autores consideram que a composição e a diversidade de espécies do Pantanal atual são fortemente influenciadas por condições paleoclimáticas. Ao longo do Pleistoceno a região central do Brasil tornou-se extremamente seca. Formações higrófilas como buritizais “veredas” deram lugar a formações esparsas (Salgado-Labouriau *et al.* 1997) e com a expansão das caatingas que permanecem até hoje em algumas vertentes de serranias (Ab`Saber 2006). Na região do Pantanal, durante este período, organismos adaptados às condições úmidas foram extintos ou permaneceram confinados em refúgios ao longo do baixo Paraguai e em redutos úmidos do Cerrado e Amazônia (Junk *et al.* 2006). Com isso, a vegetação xerófila penetrou em toda a região. Posteriormente, com o aumento da umidade do clima durante o Holoceno, ocorreu a recolonização da vegetação tropical no interior da Bacia. Pelo leste as espécies de cerrado que estiveram abrigadas em refúgios nas chapadas utilizaram o leque do Taquari e colinas no leste e sudeste da planície como rota principal. Pelo norte, entraram elementos periamazônicos, comportando padrões de florestas tropicais semidecíduas e grandes palmares adaptados às condições climáticas e hidrológicas do atual setor setentrional do Pantanal. Pelo sul e sudoeste entraram componentes florísticos da região do Chaco Oriental (Chiquitania) (Ab`Saber 2006). Embora tenham perdido grande parte de sua área de distribuição na bacia durante o Holoceno, os organismos adaptados às condições secas atualmente se mantêm refugiados nas áreas altas que não sofrem alagamento (Junk *et al.* 2006).

As oscilações paleoclimáticas recentes, associadas ao clima atual e os pulsos de inundação, também ajudam a explicar o baixo número de espécies endêmicas descritas no Pantanal. O Holoceno (com aproximadamente 11 mil anos), com variações de um clima extremamente seco para um clima mais úmido com pronunciado alagamento, parece ter sido um período de tempo muito curto para gerar endemismos no Pantanal. O transporte, ativo e passivo, de espécies e propágulos através das correntes de água durante os pulsos de inundação propicia um permanente fluxo gênico na área e dificulta a especiação por segregação espacial das populações (Junk *et al.* 2006). A flora é um exemplo claro da

combinação de alta diversidade e baixo endemismo; estima-se que o Pantanal contenha mais de duas mil espécies de plantas e apenas sete espécies endêmicas (Pott *et al.* 2011). Inventários da fauna de mamíferos do Pantanal são praticamente inexistentes e endemismos são escassos. Apenas uma espécie de mamífero (*Urosciurus urucumus*, Sciuridae) é considerada endêmica e está associado às florestas estacionais (Carmignotto *et al.* 2012)

Assim como para espécies, a diversidade de paisagens na planície é moldada pela combinação resultante da estacionalidade climática, dos pulsos de inundação e as diferentes unidades geomorfológicas que interferem diretamente na dinâmica das comunidades de plantas (Scremin-Dias *et al.* 2011). Através de levantamento aéreo, Silva *et al.* (2000) identificaram 16 classes de vegetação no Pantanal. Utilizando uma classificação mais refinada, Cunha *et al.* (2007) caracterizaram dentro de três tipos florísticos (savana, florestal e arbustivo) 19 unidades de vegetação lenhosa. Com interpretação de imagens de satélite, Cordeiro (2004) encontrou 18 classes de vegetação dentro de nove domínios fisionômicos somente para área da RPPN SESC Pantanal e áreas adjacentes.

2.5 Reserva do Patrimônio Natural SESC Pantanal

A Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) SESC Pantanal é uma unidade de conservação localizada no município de Barão de Melgaço, sul do Estado do Mato Grosso, nordeste do Pantanal. A Reserva ocupa uma área de 1.076 km². Os limites geográficos são: ao norte -16°28'31'', ao leste: -56°00'06'', ao sul -16°51'50'', e ao oeste -56°30'56'' (Figura 22). Segundo a classificação proposta pelo Projeto Radambrasil, a área da RPPN encontra-se em duas diferentes sub-regiões do Pantanal. A porção oeste, faixa sob influência dos alagamentos do rio Cuiabá, está inserida na sub-região Paiaguás, onde predominam vastas planícies fluvio-lacustres sob depósitos aluviais do Rio Paraguai e Cuiabá. A porção central e leste da Reserva fazem parte da sub-região Itiquira (Cuiabá-São Lourenço), com áreas mais elevadas onde predominam florestas semidecíduas e formações de cerrado (BRASIL 1982, Cordeiro 2004).

As altitudes na RPPN variam de 110 a 120 metros na porção oeste (Paiaguás) e entre 120 e 140 metros a porção central e leste (Itiquira) (Weber *et al.* 2004). Com isto, cria-se um gradiente decrescente de inundação, no sentido oeste-leste, determinante para as variações encontradas na paisagem e na dinâmica das comunidades (Cordeiro 2004, Oliveira *et al.* 2013).

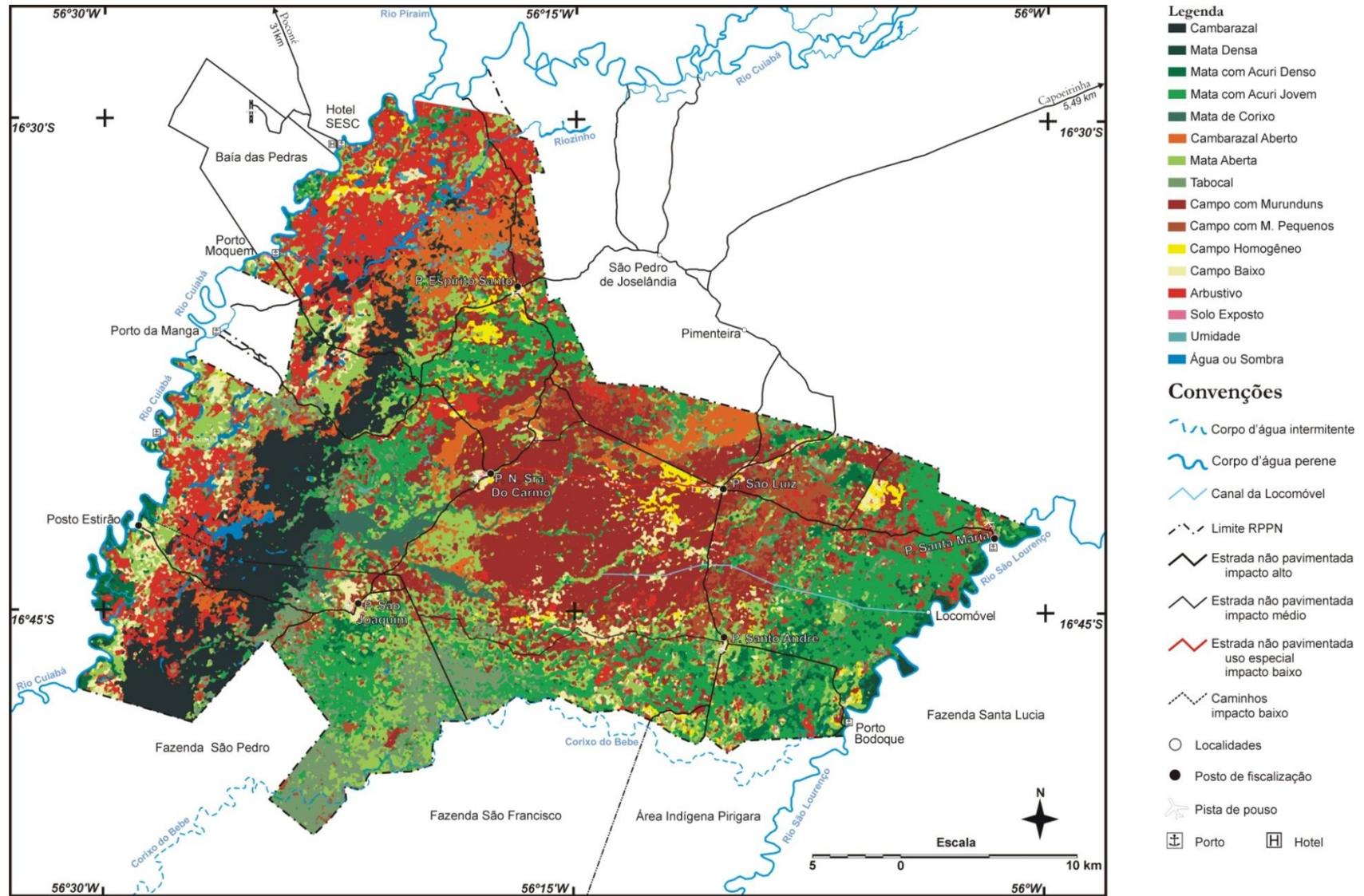


Figura22. Mapa de uso e cobertura do solo da RPPN SESC Pantanal. Adaptado de Cordeiro (2004).

A região de Paiaguás, hoje dominada por uma densa cobertura arbustiva, no passado formava grandes extensões de pastagens para onde o gado era conduzido durante os períodos de estiagem. Os antigos moradores das fazendas que antecederam a criação da Reserva se referem a esta região como “Pantanal”. Já a porção do Itiquira é denominada “Cerrado”. Esta era a região onde os rebanhos permaneciam durante os períodos de alagamento. Atualmente, com a retirada do gado e combate aos incêndios antrópicos, a paisagem da Reserva passa por transformações, como por exemplo, o avanço dos Cambarazais sob antigas áreas de campo e pastagens, adensamento da vegetação herbácea dos campos e expansão de florestas com palmeiras sobre áreas antigamente ocupadas por pastagens implantadas em áreas originalmente de florestas (Nunes da Cunha & Junk 2004, Oliveira *et al.* 2013).

2.5.1 Criação da Reserva: no passado, a área da RPPN SESC Pantanal, era formada por grandes e médias propriedades que tinham na pecuária extensiva sua principal atividade econômica. Ao longo da década de 1980, na maior parte destas propriedades, foi implantada a pecuária semi-extensiva com introdução de pastagens exóticas e com a criação de tanques (açudes) artificiais para dessedentação do gado. No final desta década, uma grave crise do setor pecuário resultou em um forte decréscimo da produção regional e ao abandono da atividade em algumas das fazendas que viriam a se tornar a RPPN (Brandão *et al.* 2008).

Em 1996 o Serviço Social do Comércio (SESC) adquiriu as primeiras fazendas na região. Em 1998, com a compra da antiga Fazenda São Joaquim do Quilombo, a soma das áreas adquiridas chegou a um total de 106.308,00 hectares. O reconhecimento destas áreas como RPPN, uma das categorias previstas no Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC: Lei nº 9.985, de 18 de julho de 2000), se deu através das Portarias IBAMA n. 071/97-N de 04/07/1997 e 151-N de 09/11/1998 (Brandão *et al.* 2008). No ano de 2002, a RPPN SESC Pantanal foi reconhecida como sítio da Convenção de RAMSAR (nº1270) para a conservação de ambientes aquáticos de importância internacional. Em 2008, o SESC lançou seu Plano de Manejo, optando por uma forma de manejo semelhante a um Parque Nacional. Sete das sedes das antigas fazendas foram transformadas em postos de fiscalização e pontos de apoio para atividades científicas (Espírito Santo, São Luiz, Santo André, Santa Maria, São Joaquim e Estirão). Atualmente trabalham na Reserva dezenas de funcionários entre gerentes, guardas-parque, auxiliares, brigadistas e operadores de máquinas.

2.5.2 Divisa norte: o norte da RPPN divisa com um conjunto de pequenos e dispersos povoados de comunidades tradicionais do Pantanal. Entre os principais povoados encontram-se São Pedro de Joselândia, Pimenteira, Colônia Santa Izabel, Retiro São Bento, Lagoa do Algodão e Capoeirinha. Estes povoados formam o distrito de Joselândia, que compõe parte do município de Barão de Melgaço (MT). Nestas comunidades a população é pequena (cerca de 2.500 habitantes) e a principal atividade econômica é a criação bovina. Tradicionalmente, durante o período de alagamento o gado é confinado em pequenas propriedades localizadas nas áreas mais altas da região (antigas áreas de florestas estacionais convertidas em pastagens (nativas e/ou exóticas) e que atualmente se encontram cercadas. Durante o período seco as criações são conduzidas para áreas mais baixas (próximas às margens do rio Cuiabá), conhecidas como “sesmarias”, onde não há cercas e o uso da terra é comum entre as famílias.

Outras atividades como as pequenas lavouras de subsistência, apicultura e criação de porcos e galinhas são realizadas de maneira rudimentar. Contudo, a caça e a pesca para subsistência ainda são praticadas e representam parte considerável da dieta das famílias mais pobres. As moradias tradicionais, construídas a partir de materiais extraídos localmente (barro, madeira e palha de acuri), recentemente vêm dando lugar a casas de alvenaria. A chegada da rede elétrica na última década possibilitou a aquisição de eletrodomésticos. Contudo, o acesso da população aos demais serviços básicos como educação, saúde, abastecimento de água e saneamento básico é precário ou inexistente em muitas áreas. O acesso à região por via terrestre é restrito aos meses do período seco. Durante o período das cheias os barcos, canoas, carros de boi, burros e cavalos continuam sendo os principais meios de transporte.

2.5.3 Divisa leste: o leste da RPPN SESC Pantanal divisa com o rio São Lourenço e a fazenda Santa Lucia em sua margem oposta. A fazenda Santa Lucia caracteriza-se por ser uma grande propriedade típica do Pantanal e muito semelhante às antigas fazendas que deram origem a atual RPPN. Originalmente a área de fazenda era superior a 300 mil hectares, composta por uma sede e diversas subedes (denominadas retiros), onde os peões e capatazes e suas famílias residiam. A fazenda foi recentemente subdividida entre os herdeiros. Contudo, todas as margens que fazem divisa com a Reserva permanecem sob uma mesma administração.

O retiro Cerrado Grande é a localidade mais próxima da RPPN. Localiza-se a cerca de 15 quilômetros em linha reta do Posto Santa Maria (direção sudeste) e 12 quilômetros a

noroeste da sede da fazenda. Em 2012, estimava-se que mais de três mil cabeças de gado encontravam-se no Cerrado Grande e seu entorno. A criação semi-extensiva utiliza piquetes e invernadas com pastagens nativas e exóticas, grandes tanques de dessedentação para o gado e locais para suplementação mineral. Parte do gado não é capturada nos processos de vacinação e permanece solto ao longo do ano nas áreas externas aos piquetes. Relatos de antigos trabalhadores registram que no passado, centenas de porcos transportados em caminhões foram soltos na fazenda. Em 2011 e 2012 registramos grande densidade de porcos-monteiros (*Sus scrofa*) em diversos estágios de feralização na região.

2.5.4 Divisa sul: As áreas que fazem limite com a RPPN na sua divisa sul caracterizam-se por baixíssima densidade humana e atividade antrópica. Localizada a sudeste da RPPN encontra-se a Terra Indígena Perigara da etnia dos índios Bororo. Criada em 1991, a Área possui uma superfície de 10.740 hectares e uma população inferior a 90 índios (fonte: censo demográfico de 2010). Os Bororo mantêm em sua rotina a atividade de caça e a utilização do fogo como forma de manejo de sua área. Desde a criação da RPPN pelo menos dois incêndios de grande proporções, em 1999 e em 2005, tiveram origem na Terra Indígena Perigara (Brandão *et al.* 2008).

A fazenda São Francisco possui uma área de 24.900 hectares, apresentando a maior extensão de divisa com os limites ao sul da RPPN. Através de recentes imagens de satélite e de visitação à sede da fazenda em 2011 constatamos a existência de pouco gado, redução das pastagens nos últimos 10 anos e a ocorrência de florestas que representam grandes extensões das mesmas unidades identificadas para a RPPN. Outra grande propriedade que faz divisa ao sul da RPPN é a fazenda São Pedro. Na área, com cerca de 12.000 hectares, atualmente não há registro de qualquer atividade econômica; em amostragem no ano de 2011 observamos que não há residentes ou criação de animais. A antiga sede e demais edificações encontram-se em estágio avançado de deterioração. Não há cercas ou pastagens formadas. A estrada precária que atravessa a fazenda é utilizada por outros fazendeiros para transporte de gado para um pequeno porto às margens do rio Cuiabá.

2.5.5 Dívida oeste: O limite oeste da RPPN SESC Pantanal se estende por mais de 70 quilômetros de divisa com o rio Cuiabá, constituindo-se no mais extenso limite da Reserva. Na margem oposta situa-se o município de Poconé. Na porção noroeste encontra-se o Hotel SESC Porto Cercado. Adquirido pelo SESC em 1998 o hotel passou por grandes reformas e recebe cerca de 20 mil turistas anualmente. O SESC ainda possui na margem direita do rio Cuiabá uma área de aproximadamente quatro mil hectares denominada Baía das Pedras. Na região foi construído um moderno aeródromo e são desenvolvidas atividades turísticas. Nas áreas adjacentes ao hotel encontram-se pequenos portos públicos e particulares onde permanecem atracadas dezenas de embarcações diariamente. O recente asfaltamento da MT-370 e a melhoria das pontes sobre os rios e corixos ao longo da rodovia facilitaram o acesso à região. Nos últimos cinco anos foram criadas pequenas pousadas e pesqueiros na margem oeste do rio Cuiabá que recebem turistas ao longo de todo o ano. Como consequência aumentou a ocorrência de pesca ilegal nos corixos e baías no interior da RPPN. Na porção sudoeste da divisa predominam médias e grandes propriedades com baixíssima densidade populacional.

2.5.6 Vegetação: Em razão da sua localização próxima à borda nordeste do Pantanal, a flora da RPPN apresenta maior influência das províncias Amazônica e principalmente do Cerrado, embora elementos da Província Chaquenha (dos bosques chiquitanos com matas estacionais) e Atlântica (nas matas ciliares não alagáveis) também possam ser encontrados na região (Brandão *et al.* 2008). Cordeiro (2004) identificou quatro grandes grupos fisionômicos para a Reserva: matas alagáveis e zonas abertas alagáveis nas áreas baixas e sob influência dos alagamentos do rio Cuiabá que compõe a região de Paiaguás e cerrados e florestas semidecíduais não alagáveis do centro, leste e sul da RPPN que formam a região de Itiquira.

No oeste da Reserva, as grandes extensões arbustivas predominam na paisagem e são intercaladas apenas pelas matas ciliares que ocorrem nas dezenas de baías e corixos que acompanham o curso do rio Cuiabá. As regiões de encontro desta formação com os cambarazais apresentam mudanças abruptas. A transição para o leste da RPPN é acompanhada por uma tênue elevação do terreno (Figura 23). Em consequência, formações florestais semidecíduais intercaladas com campos e brejos predominam na paisagem. A região central é marcada por uma grande área de campos com murundus com fisionomia de cerrado. Com a retirada do gado, a altura e a densidade da matriz herbácea aumentou. Atualmente essa área vem passando por um processo de colonização de cambarás (*Vochysia divergens*) (Nunes da Cunha & Junk 2004, Arieira & Nunes da Cunha 2006).

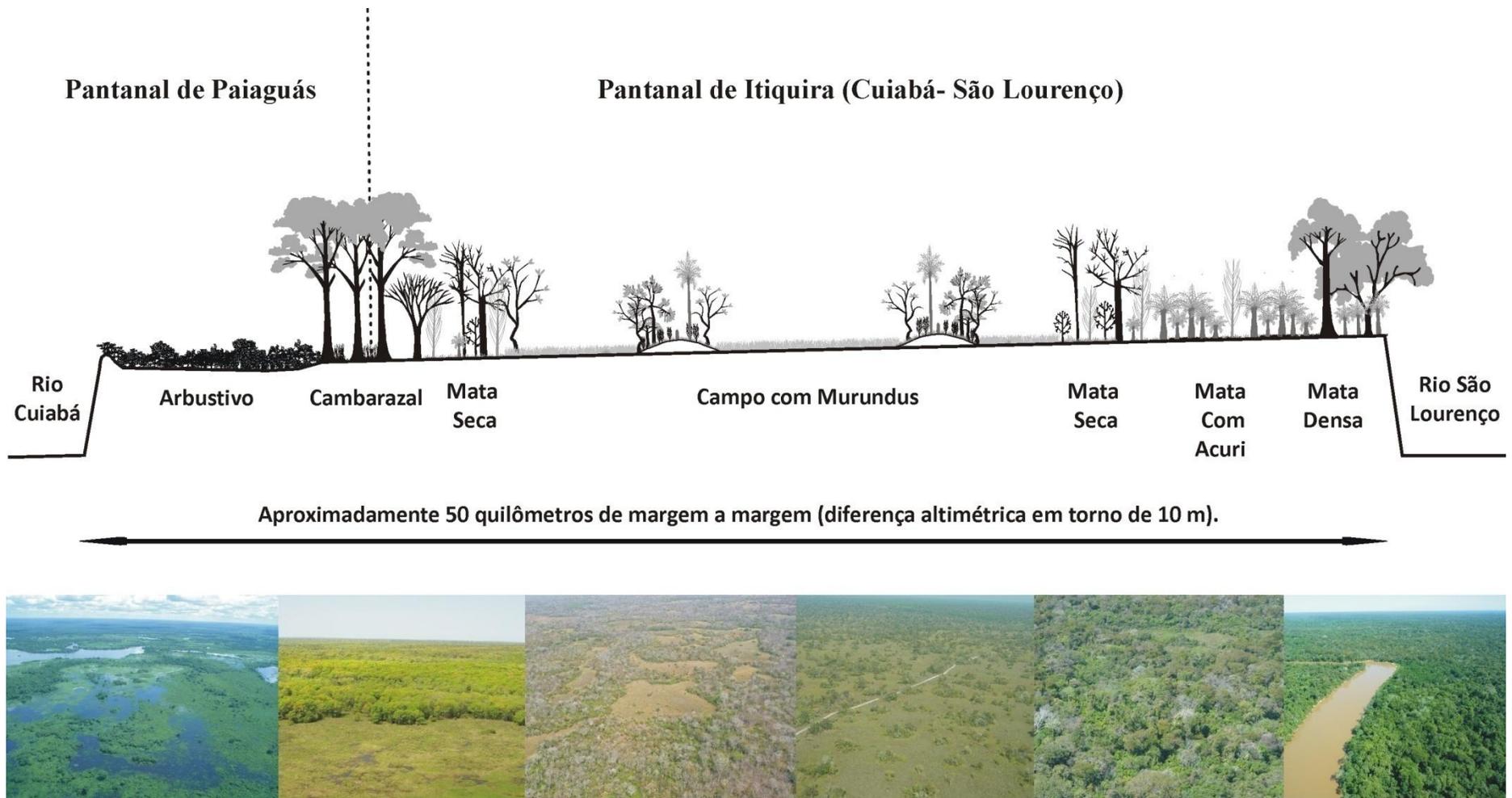


Figura 2349. Perfil esquemático de distribuição da vegetação no gradiente oeste-leste da RPPN SESC Pantanal.

No sul da Reserva encontram-se extensas áreas de tabocais e cordilheiras florestadas intercaladas com vazantes e pirizais. No leste, as florestas estacionais semidecíduais, matas com acuri (florestas semidecíduas) e as matas densas nas margens do rio São Lourenço compõem um extenso bloco florestal, eventualmente intercalado por brejos, onde o alagamento é baixo ou inexistente.

2.5.7. Zonas arbustivas: Na planície de inundação do rio Cuiabá ocorre uma formação herbácea/arbustiva densa denominada localmente de “bamburro”. Antes do processo de implantação da RPPN e nos primeiros anos já sem a presença do gado ocorriam extensas formações herbáceas nativas como capim-sapé (*Imperata brasiliensis*, Poaceae), capim-mimoso (*Axonopus purpusii*, Poaceae) e capim-arroz (*Oryza latifolia*, Poaceae). Ao longo do tempo as formações herbáceas foram progressivamente substituídas por arbustos que dominaram amplamente a planície de inundação, formando uma fisionomia semi-aberta, com poucos indivíduos arbóreos e um estrato denso entre dois e quatro metros de altura (Figura 24 e 25). Entre as principais espécies encontra-se o algodoeiro (*Hibiscus furcellatus*), a canjiqueira (*Byrsonima orbygniana*, Malpighiaceae), pombeiro (*Combretum lanceolatum*, Combretaceae) e os pateiros (*Couepia uiti*, Chrysobalanaceae) (Cordeiro 2004, Nunes da Cunha & Junk 2004, Arieira & Nunes da Cunha 2006, Brandão *et al.* 2008). Os intensos alagamentos, altíssima densidade de plantas e a grande quantidade de espinhos tornam essa região quase inacessível para humanos durante boa parte do ano. Nesta região, as extensões arbóreas se restringem as elevações de terreno que geralmente estão associadas aos diques marginais de corpos d’água, como o Rio Cuiabá, os corixos e baías.



Figura 24. Perfil esquemático oeste-leste da fisionomia de vegetação arbustiva na RPPN SESC Pantanal.

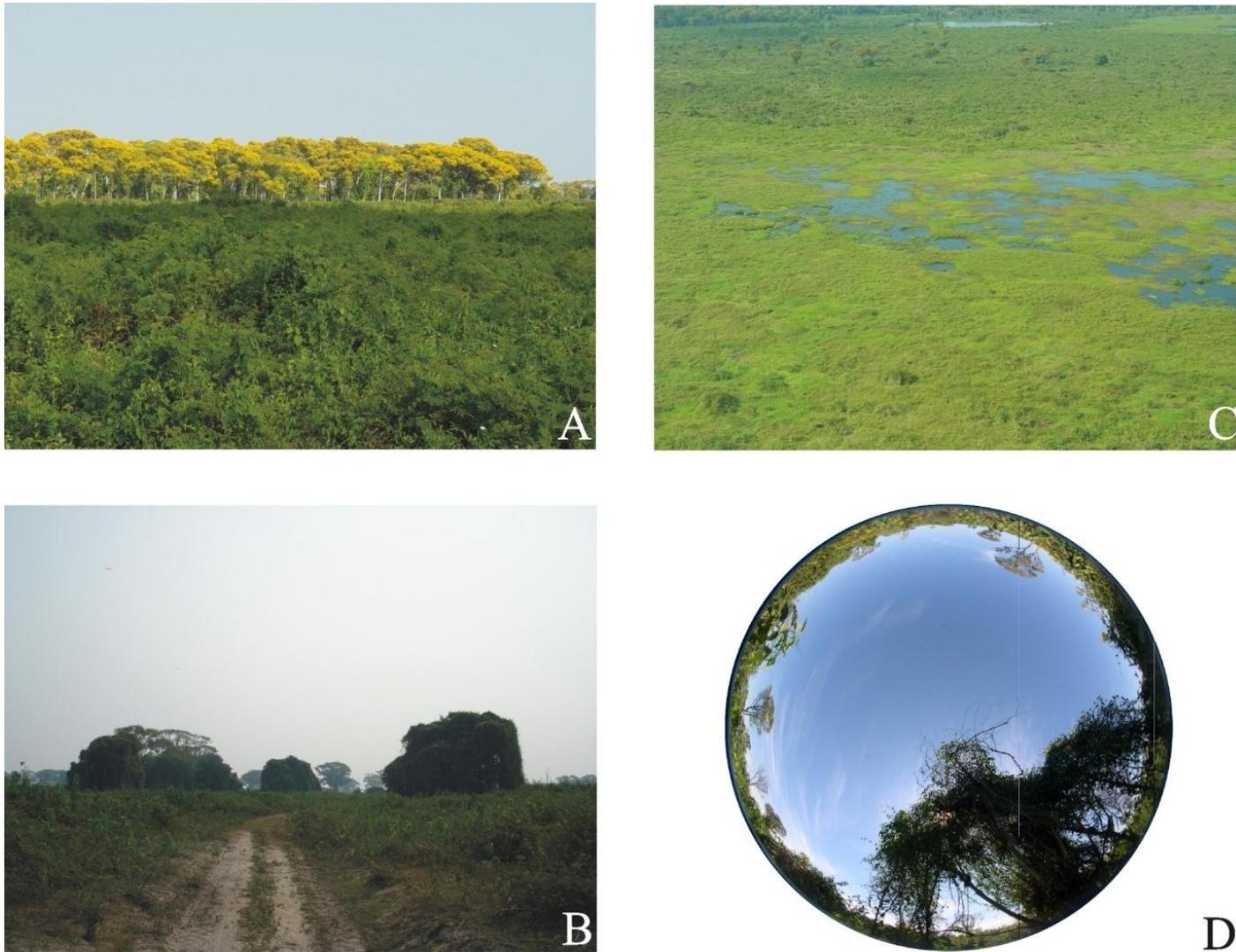


Figura 2550. Fisionomia de vegetação arbustiva no oeste da RPPN SESC Pantanal. A) Vegetação arbustiva com cambarazal ao fundo. B) Vegetação arbustiva durante a estiagem. C) Vista aérea da vegetação arbustiva ainda alagada no período de vazante. D) Fotografia hemisférica da vegetação arbustiva.

2.5.8 Cambarazal: formação monodominante, densamente florestada e alaga da estacionalmente. O cambará (*Vochysia divergens*), uma espécie pioneira, altamente tolerante aos alagamentos e a altos índices de radiação solar. Estudos sugerem que a sucessão de anos úmidos nas últimas décadas tem favorecido a espécie que vêm se expandindo rapidamente sob as áreas de campo e pastagens no norte do Pantanal e na RPPN (Nunes da Cunha & Junk 2004, Nunes da Cunha *et al.* 2007). Atualmente o cambarazal é uma das formações mais representativas na região, formando uma faixa contínua (com cerca de 2,5 km de largura e aproximadamente 40 km de comprimento) que atravessa toda a Reserva no sentido norte-sul, principalmente na sua porção oeste. O dossel é geralmente contínuo, ultrapassa 20 m de altura (em alguns locais ultrapassando 35 m) e apresenta um sub-bosque formado por pimenteira (*Licania parvifolia*), marmelo (*Alibertia edulis*) e tucum (*Bactris* sp., *Arecaceae*) (Figura 26A). Contudo, em áreas onde há um maior espaçamento entre os cambarás formam-se adensamentos compostos por uma espécie de ciperácea conhecida como capim-navalha (*Leersia hexandra*, *Poaceae*) (Figura 26B). Em áreas com histórico recente de incêndios ou densamente sombreadas o sub-bosque pode estar praticamente desprovido de árvores, plântulas e gramíneas (Figuras 26C e 27C) (Brandão *et al.* 2008, Hofmann *et al.* 2010).

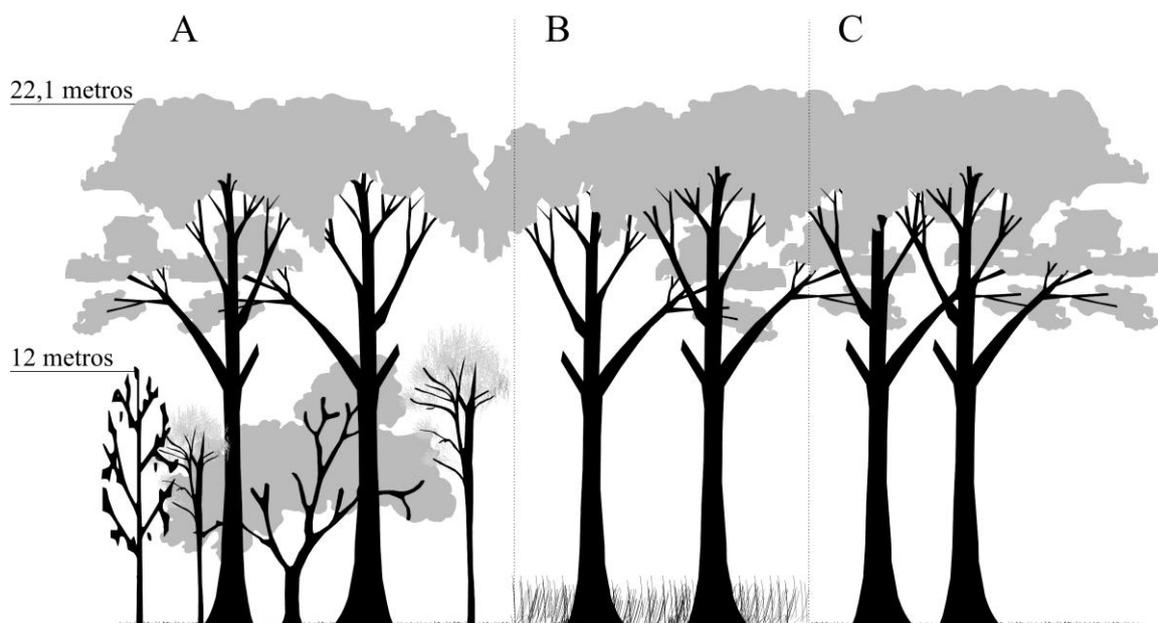


Figura 26.51 Perfil esquemático da fisionomia da formação Cambarazal. A) Cambarazal com sub-bosque composto por outras espécies. B) Cambarazal com sub-bosque dominado por capim-navalha. C) Cambarazal com sub-bosque sem a presença de gramíneas ou plântulas.



Figura 27. 52 Fisionomia de cambarazais na RPPN SESC Pantanal. A) Vista aérea do dossel de Cambarazal florido. B) Sub-bosque de Cambarazal dominado por capim-navalha. C) Cambarazal com sub-bosque ralo; o guarda-parque indica o nível alcançado pelas águas no verão de 2007. D) Fotografia hemisférica do Cambarazal.

2.5.9 Mata Seca: fisionomia florestal das porções mais elevadas do terreno e composta por espécies de árvores caducifólias com baixa tolerância aos alagamentos e que podem ser encontradas em várias regiões do Brasil. Entre as principais espécies que compõe as matas secas estão o angico (*Anadenanthera colubrina*, Fabaceae), piúva-roxa (*Tabebuia impetiginosa*, Bignoniaceae), cedro (*Cedrela fissilis*, Meliaceae), manduvi (*Sterculia apetala*, Malvaceae), aroeira (*Myracrodruon urundeuva*, Anacardiaceae), ximbuva (*Enterolobium contortisiliquum*, Fabaceae) e louro (*Cordia glabrata*, Boraginaceae). O dossel atinge cerca de 20 metros de altura é bastante sombreado durante o período úmido, mas se torna quase desprovido de folhas durante a estiagem (Figuras 28 e 29). O sub-bosque é esparso e composto por plântulas que não chegam a formar um estrato e contínuo. Adicionalmente, é comum a alta densidade de gravatás (*Bromelia balansae*, Bromeliaceae) no solo. Na RPPN as matas secas parecem ocorrer nas transições dos campos com murundus com outras formações (Nunes da Cunha *et al.* 2007, Hofmann *et al.* 2010).



Figura 28. Perfil esquemático da fisionomia Mata Seca na RPPN SESC Pantanal.

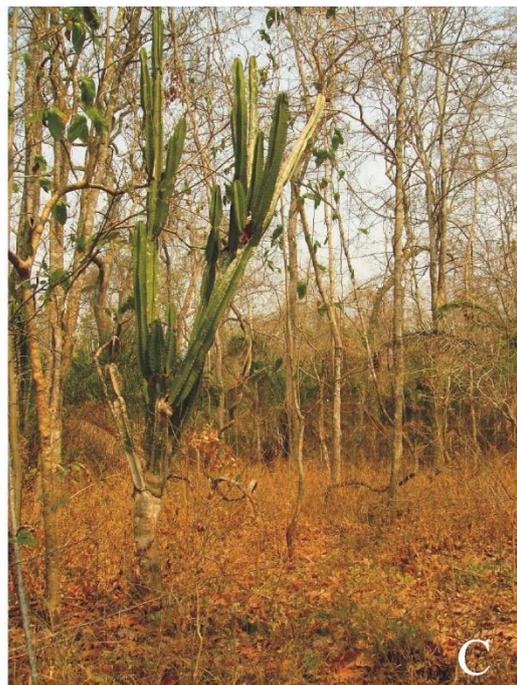


Figura 29. Fisionomia Mata Seca na RPPN SESC Pantanal. A) Vista aérea da mata seca na porção sul da RPPN. B) Sub-bosque densamente coberto por gravatás. C) Perspectiva do sub-bosque durante o auge da estiagem. D) Fotografia hemisférica da mata seca.

2.5.10 Tabocal: fisionomia florestal semidecídua com sub-bosque dominado por taquaras “tabocas” (*Guadua* sp., Poaceae). Ocorre principalmente em uma faixa extensa a partir do sul do Posto São Joaquim em direção às fazendas da divisa sul da RPPN. As tabocas também são registradas em outras formações da região, mas com densidades mais baixas. Esta formação é claramente uma variação local das matas secas, com uma composição de espécies similar, mas com maior espaçamento entre as árvores. Em consequência há grande incidência de radiação solar no solo, proporcionando temperaturas extremamente elevadas e baixa umidade do ar no sub-bosque. Os tabocais são notáveis pela grande quantidade de indivíduos de angico (*Anadenanthera colubrina*), aroeira (*Myracrodruon urundeuva*) e cedro (*Cedrella fissilis*), árvores de alto valor econômico. O sub-bosque apresenta baixa riqueza e densidade de plântulas de dicotiledôneas. As tabocas chegam a representar mais de 90% dos indivíduos dentro das áreas amostradas, fato que justifica a sua inclusão como uma classe de cobertura diferenciada das Matas Secas (Figuras 30 e 31) (Cordeiro 2004, Brandão *et al.* 2008, Hofmann *et al.* 2010).



Figura 30. Perfil esquemático da fisionomia Tabocal na RPPN SESC Pantanal.

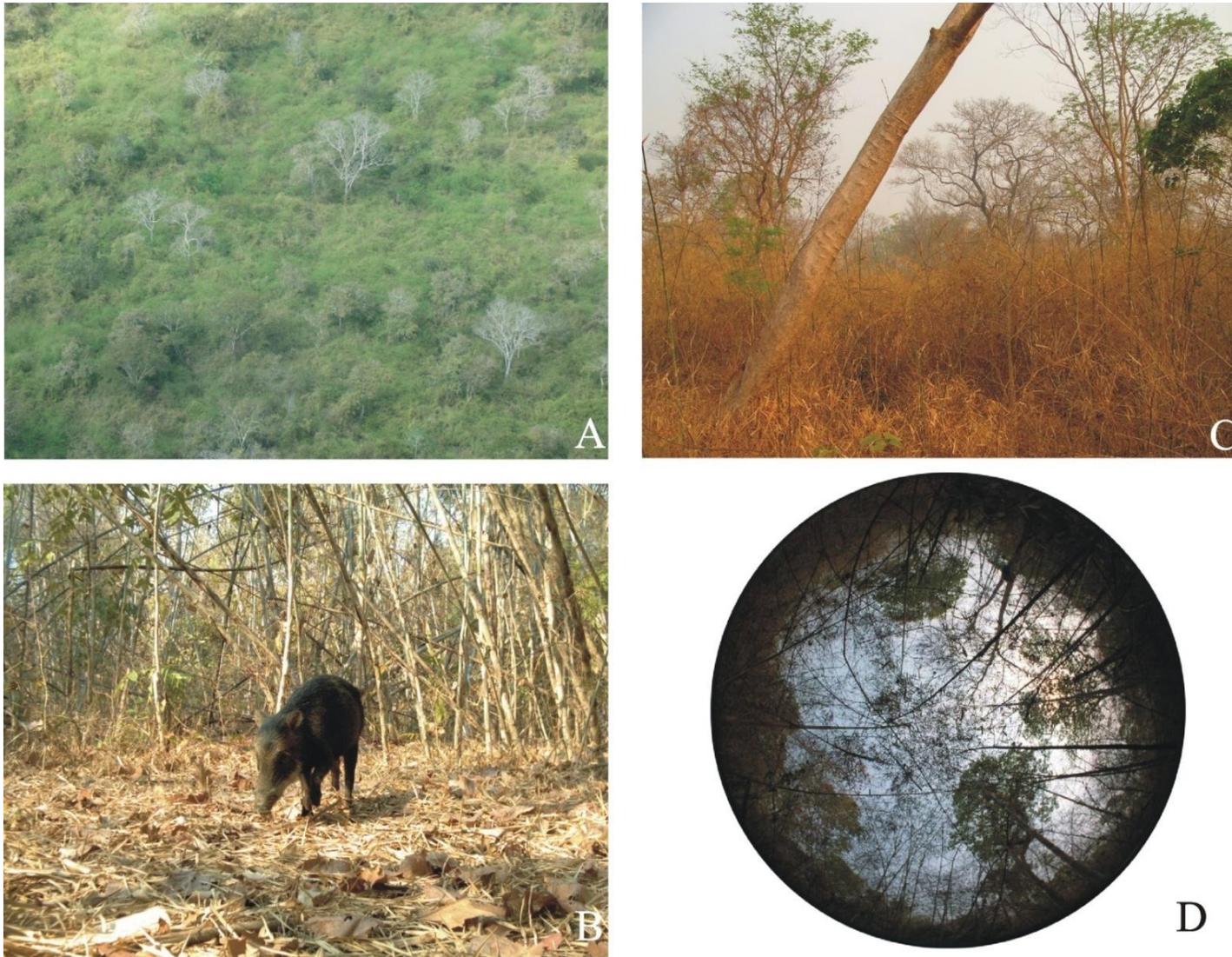


Figura 31. Fisionomia Tabocal na RPPN SESC Pantanal. A) Vista aérea do Tabocal no final do período úmido com as tabocas ainda verdes. B) Sub-bosque do Tabocal em um dos raros registros de queixadas nesse habitat. C) Tabocal durante o auge da estiagem. D) Fotografia hemisférica do tabocal.

2.5.11 Mata com Acuri: fisionomia florestal semidecídua com sub-bosque dominado pela palmeira “acuri” (*Scheelea phalerata*, *Arecaceae*). O acuri é uma espécie com baixa associação com zonas alagadas, tendo sua ocorrência mais concentrada nos terraços aluviais do rio São Lourenço, em cordilheiras e em áreas menos alagáveis da região. Regionalmente esta fisionomia é conhecida como acurizal, pois os indivíduos de *S. phalerata* chegam a representar entre 80 a 90% das plantas no sub-bosque (Figuras 32B e 33B). Assim como os tabocais, essa formação também é uma variação local da classe Mata Seca. Contudo, a grande densidade desta palmeira no sub-bosque forma um segundo estrato de cobertura abaixo do dossel formado por árvores emergentes, proporcionando grande sombreamento do solo. A densa cobertura foliar gera grande estabilidade térmica no sub-bosque, mas pode impedir a colonização de plântulas, bromélias e gramíneas. A grande disponibilidade de recursos para a fauna é outro fator que contribui para a classificação dos acurizais como uma formação vegetal diferenciada nos mapeamentos da vegetação da Reserva. Contudo, é possível que as grandes densidades de acuris (acurizais) sejam resultado de atividades antrópicas (Nunes da Cunha et al. 2007). De fato, o acuri ocorre no interior de outras formações vegetais da reserva, embora em baixa densidade (Figura 32C).

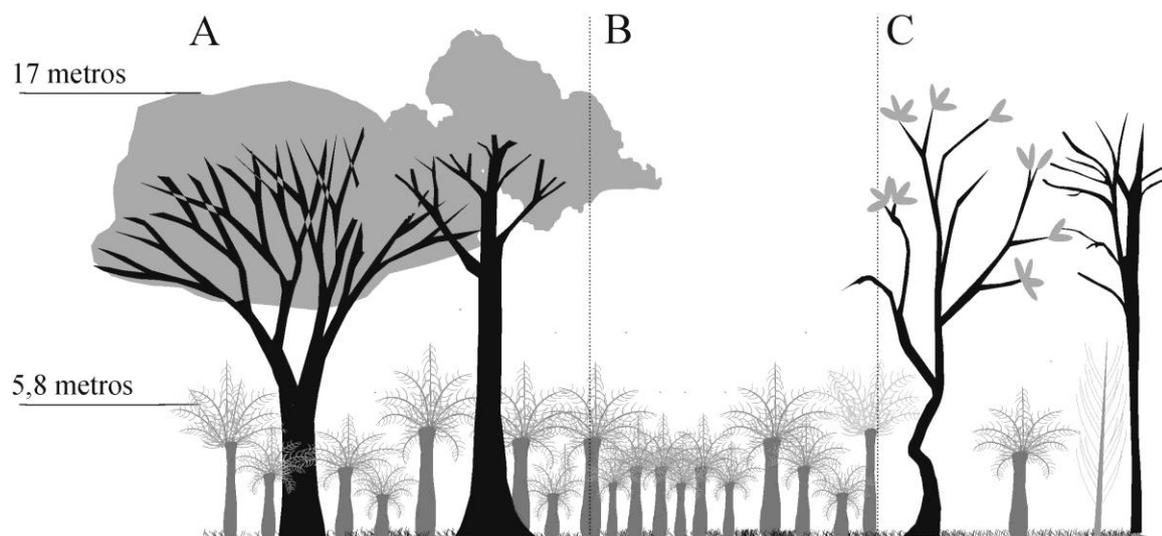


Figura 32. Perfil esquemático da fisionomia Mata com Acuri na RPPN SESC Pantanal. A) Mata com Acuri com indivíduos de outras espécies compondo o dossel e acuri predominando no sub-bosque. B) Mata com Acuri onde os indivíduos de acuri representam 90% das plantas do local. C) Mata com Acuri na transição com outros tipos florestais, com redução gradual dos indivíduos desta espécie.



Figura 33. Fisionomia Mata com Acuri na RPPN SESC Pantanal. A) Vista aérea da Mata com Acuri. B) Mata com Acuri onde os indivíduos de acuri representam 90% ou mais das plantas do local. C) Sub-bosque de uma Mata com Acuri. D) Fotografia hemisférica de Mata com Acuri.

2.5.12. Mata Densa: formação densamente florestada que ocorre na forma de mata ciliar não alagável às margens do rio São Lourenço (Figuras 34B e 35A), onde é praticamente contínua. Ocorre também às margens do rio Cuiabá, onde é pouco extensa e frequentemente interrompida por outras formações. Muitas das manchas isoladas ao longo do rio Cuiabá estão associadas a antigos aterros de moradias humanas. Por essa razão possuem diversas espécies frutíferas exóticas em seu interior, como por exemplo, as mangueiras (*Mangifera indica*, Anacardiaceae). O dossel emergente é formado por diversas espécies (caducifólias e perenes) e apresenta grande variação de altura e de continuidade. Mais de uma espécie de figueira (*Ficus* sp., Moraceae), novateiro (*Triplaris americana*, Polygonaceae), embaúba (*Cecropia pachystachya*, Urticaceae), ximbuva (*Enterolobium contortisiliquum*), estão entre os principais elementos arbóreos que compõe esta formação. O sub-bosque pode conter altas densidades de acuri (*Scheelea phalerata*) (Figura 34A). O tucum (*Bactris glaucencens*) é outra palmeira que apresenta faixas contínuas (entre 10 e 30 metros de largura) e com altíssima densidade no sub-bosque (Figura 35B) (Cordeiro 2004, Brandão *et al.* 2008, Hofmann *et al.* 2010).

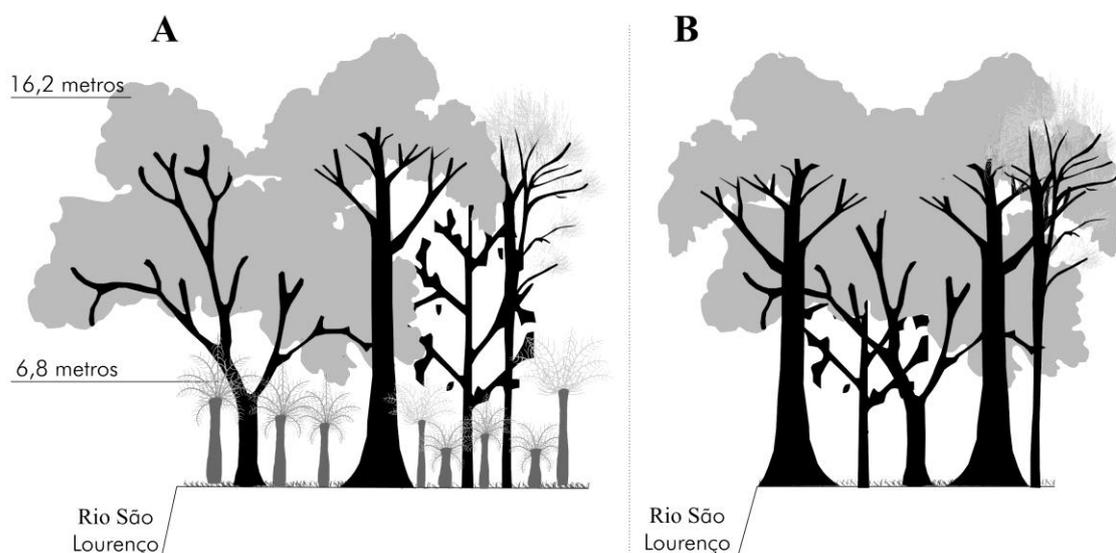


Figura 34. Perfil esquemático da fisionomia Mata Densa na RPPN SESC Pantanal. A) Mata Densa com sub-bosque dominado por acuri. B) Mata Densa sem a presença de acuri no sub-bosque.



Figura 35. Fisionomia Mata com Densa na RPPN SESC Pantanal. A) Vista aérea da Mata Densa ao longo do rio São Lourenço. B) Caititu registrado na Mata Densa com grande densidade de tucum ao fundo. C) Sub-bosque de Mata com Densa sem acuri. D) Fotografia hemisférica da Mata Densa.

2.5.13 Campo com Murundus: Formação savânica com matriz herbácea e elementos arbóreos agregados em elevações do terreno (murundus), cuja origem está associada a antigas colônias de cupins e que atingem densidade superior a 100 ha^{-1} (Figuras 36 e 37B). Enquanto o solo elevado dos murundus permanece seco durante o período úmido, o seu entorno encontra-se encharcado com uma lâmina d'água que varia entre 5 e 50 centímetros. A composição florística desta fisionomia é fortemente influenciada pela Província do Cerrado. Entre as principais espécies arbóreas que compõe esta formação estão à lixeira (*Curatella americana*, Dilleniaceae), timbó (*Magonia pubescens*, Sapindaceae), jenipapo (*Genipa americana*, Rubiaceae), paratudo (*Tabebuia aurea*, Bignoniaceae), cumbaru (*Dipteryx alata*, Fabaceae) e jatobá (*Hymenaea coubaril*, Fabaceae). No solo dos murundus geralmente ocorre alta densidade de gravatás (*Bromelia balansae*) e/ou da palmeira uriri (*Allagoptera* sp., Arecaceae). Outra palmeira que ocorre nas elevações, embora em baixa densidade, é a bocaiúva (*Acrocomia aculeata*). Esta formação ocupa o setor central da RPPN (Cordeiro 2004, Nunes da Cunha et al. 2007, Brandão et al. 2008, Hofmann et al. 2010).

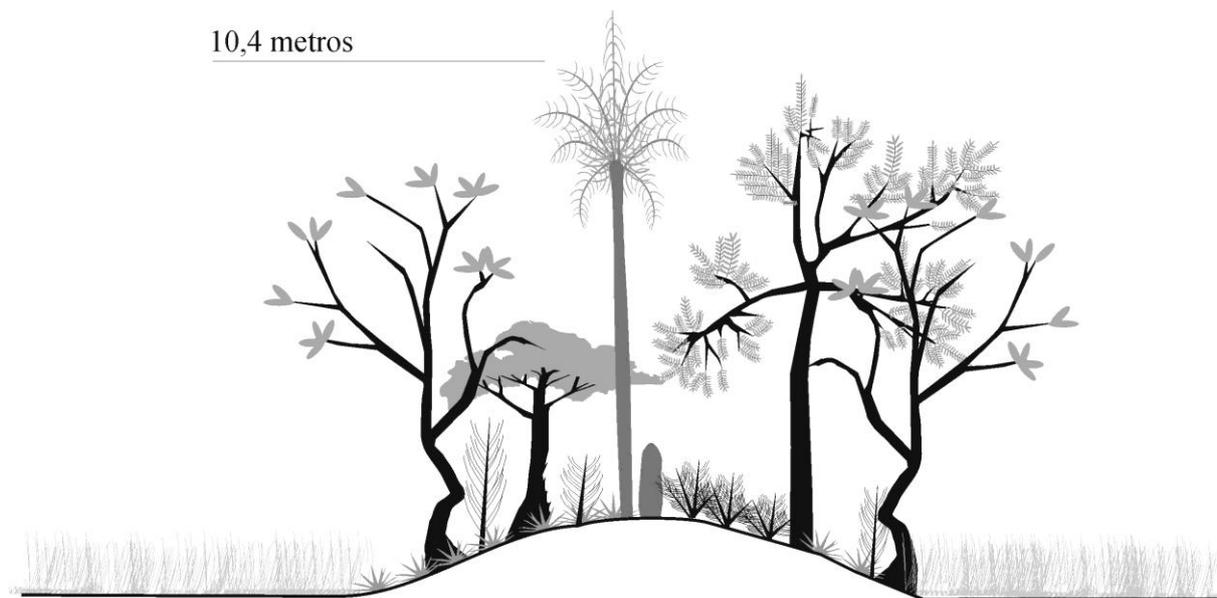


Figura 36. Perfil esquemático da fisionomia Campo com Murundus na RPPN SESC Pantanal.

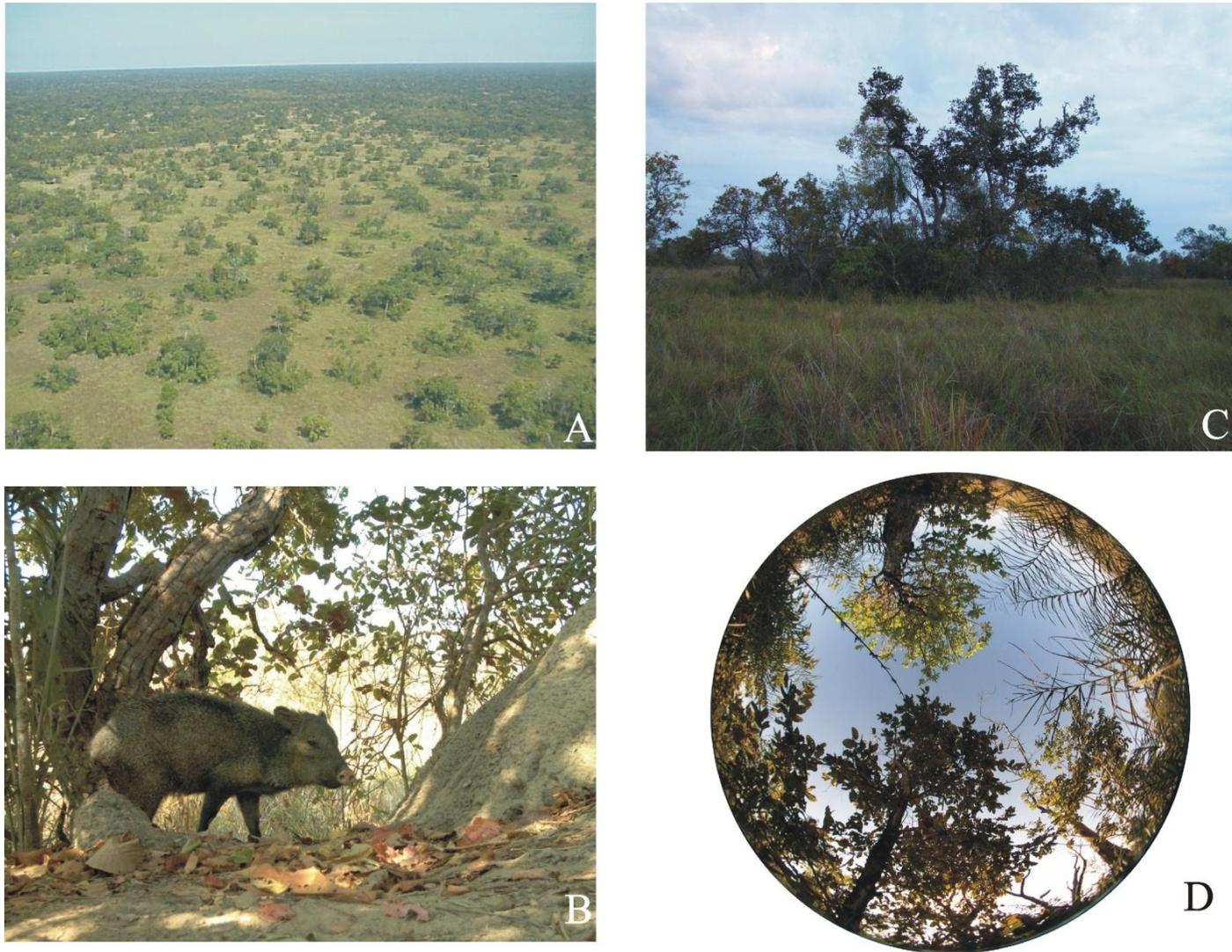


Figura 37. Fisionomia Campo com Murundus na RPPN SESC Pantanal. A) Vista aérea de uma região com Campo com Murundus. B) Caititu registrado no interior de um murundu próximo a um cupinzeiro (parcialmente na parte direita da fotografia) central do capão. Murundu envolto por uma matriz herbácea de campo nativo. D) Fotografia hemisférica no centro do Murundu.

2.5.14 Corpos d'água: a RPPN SESC Pantanal é delimitada por dois dos grandes rios do Pantanal, São Lourenço a leste (Figuras 38A e 39B) e Cuiabá a oeste (Figura 38D). O rio São Lourenço nasce em uma região de planalto, no município de Rio Verde (MT) e tem como um dos seus principais afluentes o rio Vermelho. Após um extenso percurso no interior do Pantanal ele deságua no rio Cuiabá, próximo ao Porto Jofre, bastante ao sul da RPPN. O rio Cuiabá nasce no município de Rosário Oeste e apresenta uma extensão de mais de 800 km antes de desaguar no rio Paraguai. Estes dois rios são navegáveis durante todo o ano e, ao longo de séculos, tiveram um importante papel no transporte de pessoas e no escoamento de riquezas. A vazão do rio Cuiabá é significativamente superior à do rio São Lourenço, além de apresentar maior variabilidade estacional do nível de suas águas (Figura 38).

O mais extenso corpo d'água no interior da RPPN é o “Riozinho” ou Baía da Fatura, como também é conhecido pelos moradores da região. O Riozinho é um longo canal que no passado compôs o leito principal do rio Cuiabá. Atualmente, encontra-se em acelerado processo de assoreamento em razão de valas (canais antrópicos) que despejam sedimentos em seu canal. Com isso, apresenta grande variação estacional no nível das águas, atingindo profundidades acima de 5 metros no pico da cheia e chegando a secar completamente em alguns pontos durante a seca (Figura 39C).

As baías se concentram na porção oeste da RPPN e durante o período úmido conectam-se temporariamente com o rio Cuiabá. Entre as principais baías da RPPN destacam-se a baía do Pito (ou dos Espíritos) (Figura 39E), Embauval e Pau Secá (Figura 39F). O maior corixo da região era o do Bebe. Este foi represado por antigos fazendeiros no passado. Atualmente seu leito encontra-se completamente seco, acumulando pouca água nos períodos úmidos, embora ainda se destaque na paisagem. Os principais corixos da região são o Tarumã, Jiló, Santa Rosa e o do Quati. A RPPN ainda possui tanques (pequenos corpos d'água artificiais utilizados para dessedentação do gado), herança das antigas fazendas. Até o momento, foram identificados mais de 50 tanques na área. Contudo, ainda pode haver muitos outros a serem localizados.

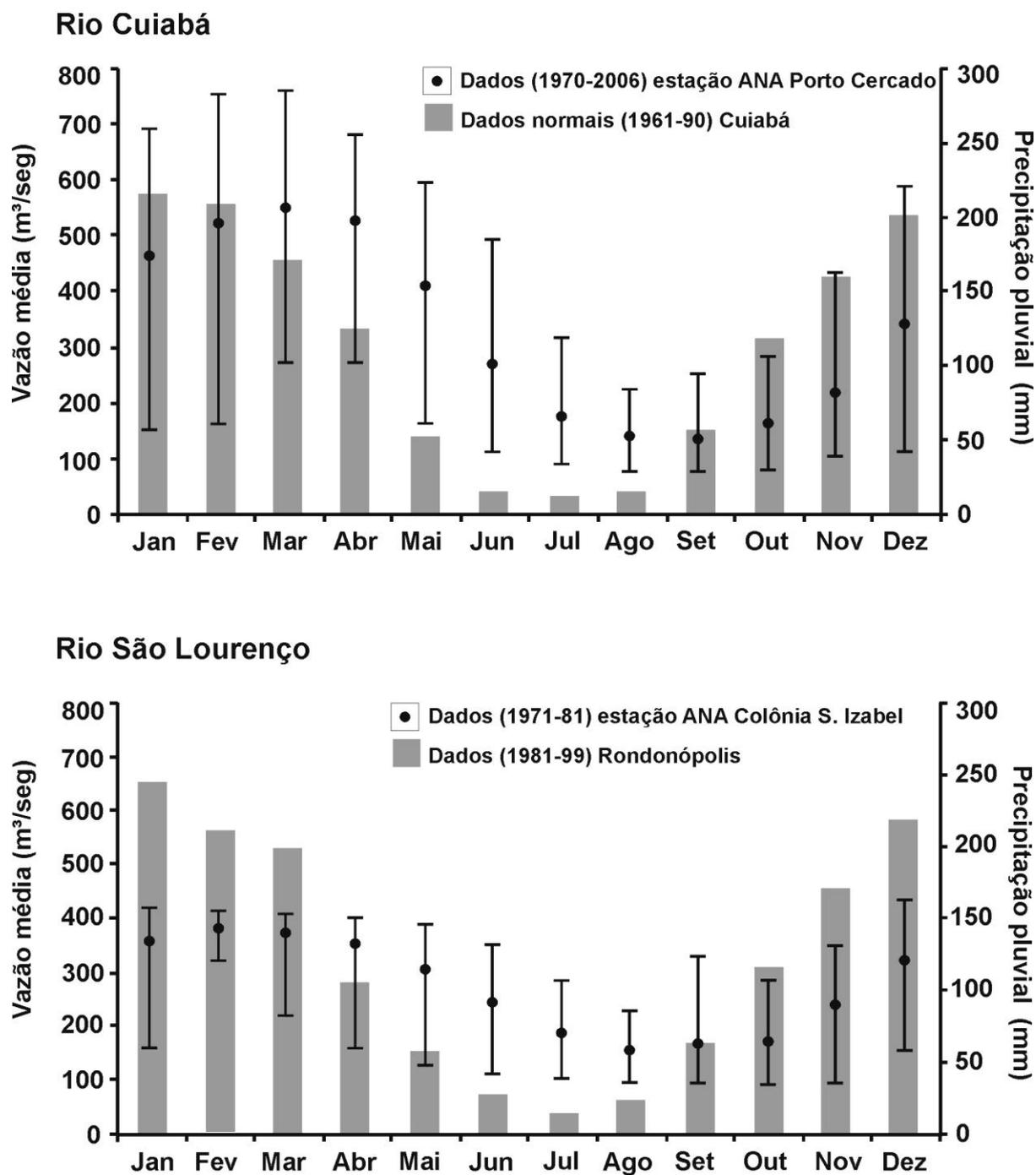


Figura 38. Vazão média mensal histórica dos rios Cuiabá e São Lourenço representadas pelos pontos pretos. Vazões máximas e mínimas representadas pelos extremos da amplitude das barras verticais. A precipitação mensal é representada pelas colunas em cinza. Dados de precipitação de Cuiabá se referem ao período normal (1961-90) registrados pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET 1992). Dados de precipitação de Rondonópolis disponíveis em(Oliveira *et al.* 2007). Dados de vazão disponíveis em <http://hidroweb.ana.gov.br/>.

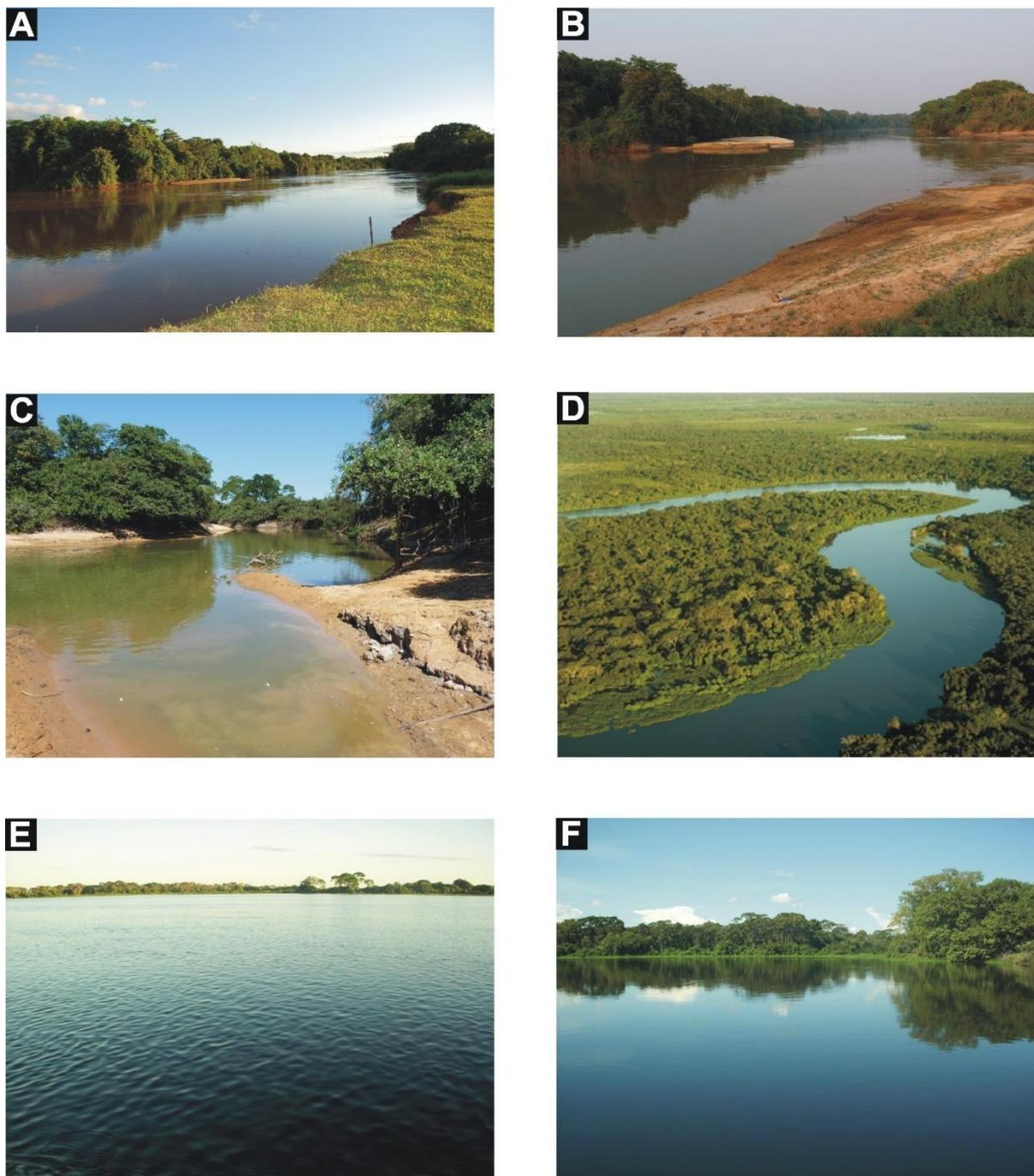


Figura 39. Principais corpos hídricos da RPPN SESC Pantanal. A) Rio São Lourenço em frente ao Posto Santa Maria durante o período auge da cheia em 2010. B) Rio São Lourenço em frente ao Posto Santa Maria durante o período seco em 2010. C) Riozinho durante o período seco de 2010. D) Meandro do rio Cuiabá. E) Baía do Pito em abril de 2011. F) Baía do Pau Secá em abril de 2011.

3. Introdução de porcos na região

Os efeitos da introdução proposital ou ocasional de espécies exóticas pelo homem é um dos temas mais atuais em estudos ecológicos. Têm sido atribuídos às espécies exóticas graves problemas ambientais, como extinção de espécies nativas e modificações dos processos ecológicos nas mais diversas escalas espaciais. Os problemas agravam-se à medida que as populações destas espécies são “naturalizadas”, ou seja, quando tem suas taxas populacionais mantidas ou aumentadas independentemente das ações humanas (Davis 2003, Guverevitch & Padilha 2004, Sax *et al.* 2007). A introdução de ungulados exóticos é particularmente problemática pelo papel desses animais no funcionamento do ecossistema (Vitousek *et al.* 1996). Os porcos (*Sus scrofa*) são atualmente os ungulados exóticos mais disseminados no mundo e estão presentes em todos os continentes com exceção da Antártica (Figura 40) (Barrios-Garcia & Ballari 2012). Esta espécie apresenta uma das taxas reprodutivas mais elevadas entre ungulados, além de um grande tamanho corporal (machos adultos podem ultrapassar 200kg) e uma estratégia generalista quanto à dieta e uso da paisagem (Garbor e Hellgren 2000). Diversos problemas ambientais têm sido associados direta ou indiretamente à presença e atividade de porcos nas regiões onde foram introduzidos. Entre eles estão a redução da abundância e diversidade de plantas nativas, favorecimento e dispersão de plantas exóticas, alterações na ciclagem de nutrientes, aumento da erosão do solo podendo resultar em degradação das bacias hidrográficas, além da predação de ovos de elementos da fauna (Ilse & Hellgren 1995, Gabor & Hellgren 2000, Nogueira-Filho *et al.* 2009, Barrios-Garcia & Ballari 2012). Estas razões levaram *S. scrofa* a ser incluído na lista das 100 piores espécies exóticas do mundo (Lowe *et al.* 2000).

Ao longo das últimas duas décadas tem sido avaliada a possível competição por recursos entre porcos exóticos e taiassuídeos americanos. A ausência de coevolução e o fato dessas espécies exercerem funções semelhantes em um mesmo nível trófico são fatores que levaram à especulação sobre uma provável sobreposição e competição entre as mesmas (Ilse & Hellgren 1995). Efeitos negativos resultantes da simpatria com porcos, como redução da densidade e no tamanho dos bandos e aumento da área de vida, já foram relatados para *caititus* (Gabor & Hellgren 2000). Contudo, a sobreposição de nicho nas dimensões avaliadas até o momento foi menor do que esperado a priori (Ilse & Hellgren 1995, Gabor *et al.* 2001, Desbiez *et al.* 2009b).

Ilse e Hellgren (1995) sugeriram que a baixa disponibilidade de água e altas temperaturas propiciariam vantagens competitivas dos caititus em relação aos porcos no sul dos Estados Unidos. Os porcos possuem baixa tolerância a altas temperaturas (Baber & Coblenz 1986, Dexter 1998, Collin *et al.* 2001), além de uma pequena capacidade de concentrar urina (Gabor *et al.* 1997). Por estas razões, porcos são dependente de reservatórios de água líquida para termorregulação (Baber & Coblenz 1986, Ilse & Hellgren 1995, Gabor & Hellgren 2000). Contudo, alterações antrópicas associadas à agricultura e à pecuária (ex. irrigação, desmatamento, controle de arbustos em áreas abertas, construção de açudes) favorecerem os porcos e podem resultar em um aumento da competição com taiassuídeos (Gabor *et al.* 2001).

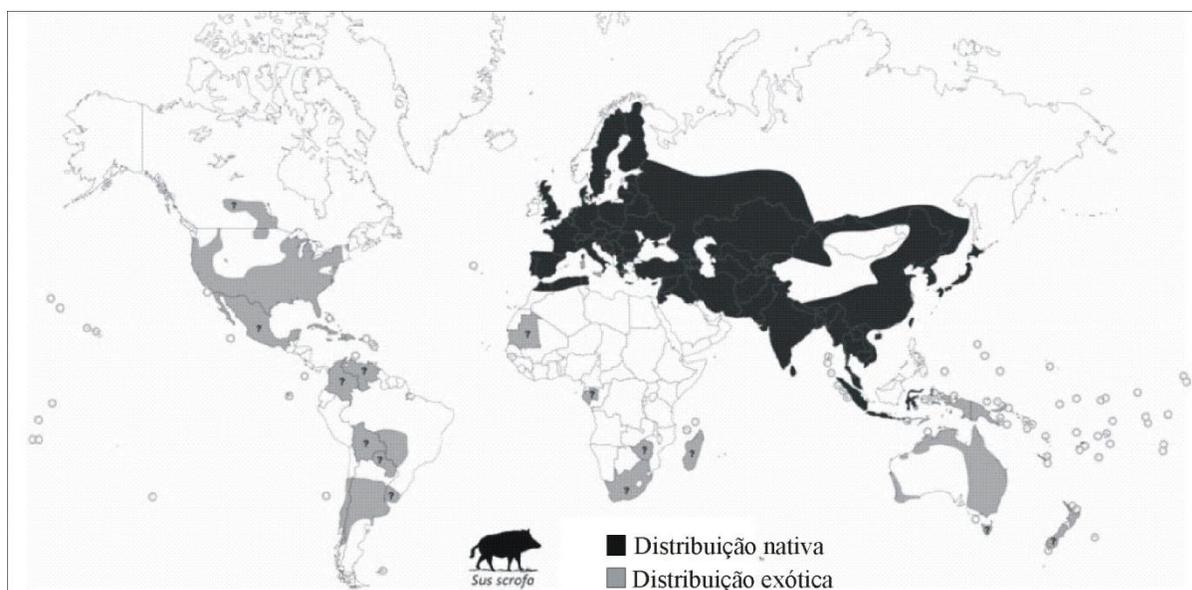


Figura 40. Distribuição original de *Sus scrofa* (área demarcada pela cor preta). Distribuição em regiões continentais (áreas demarcadas pela cor cinza) e em ilhas (representada pelos pontos) onde a espécie foi introduzida pelo homem. Pontos de interrogação representam regiões de ocorrência com distribuição desconhecida. Fonte do mapa: Barrios-Garcia e Ballari (2012).

No Pantanal a introdução de porcos domésticos ocorreu na segunda metade do século XVIII através da criação rudimentar (Alho & Lacher 1991). Especula-se que com a destruição e abandono de fazendas no Pantanal durante a Guerra do Paraguai (1864-1870), animais soltos se reproduziram livremente na natureza e formaram as primeiras populações ferais (Junk *et al.* 2006, Desbiez *et al.* 2011). Em 2000, a população selvagem foi estimada em 10.000 indivíduos distribuídos em todo o Pantanal, embora mais frequente nas regiões Aquidauana/Rio Negro e Nhecolândia (Mourão *et al.* 2002). No Pantanal, a forma feral de *S. scrofa* é conhecida

popularmente como porco-monteiro e ocorre principalmente junto às baias e em habitats estacionalmente alagados (Alho *et al.* 2011). No sul do Pantanal foram encontradas fortes associações dessa espécie com habitats próximos a corpos d'água como baias e salinas, com baixa ocorrência nas matas ciliares do Rio Negro (Keuroghlian *et al.* 2009a). Na região de Nhecolândia a espécie foi associada às áreas abertas das planícies de inundação (Desbiez & Keuroghlian 2009). Desbiez *et al.* (2009) avaliaram a dieta desta espécie, e registraram uma maior proporção de frutos durante o período úmido (principalmente de Acuri) e de raízes e folhas durante o período seco. Contudo, os autores ponderam que a análise de amostras fecais subestimou a proporção de proteína animal na dieta e afirmaram se tratar de um item muito importante (principalmente durante o período de estiagem). Esse item é constituído principalmente por minhocas e carcaças de gado. Adicionalmente, consideraram que o consumo de frutos por porcos não afetaria o *fitness* dos taiassuídeos e que a sobreposição no uso de habitats indicaria um particionamento por competição interespecífica ou por consequência das diferenças uso de recursos (Desbiez & Keuroghlian 2009). Oliveira-Santos *et al.* (2011) compararam a atividade de porcos-monteiros e taiassuídeos, e não encontraram evidências de interações competitivas entre as espécies. Adicionalmente, sugeriram uma possível associação positiva entre porcos e queixadas.

Durante a criação da RPPN SESC Pantanal os porcos ferais eram comuns na área. Os primeiros levantamentos na região descreviam a espécie como comum e com distribuição significativamente mais ampla do que a dos taiassuídeos. Adicionalmente, identificaram o mosaico aberto do núcleo central da RPPN como a região onde os porcos estavam estabelecidos e os queixadas virtualmente ausentes na área. Consideraram os campos com murundus como habitat preferido da espécie (Oliveira *et al.* 2001). Os porcos-monteiros foram considerados um problema ambiental pelo Plano de Manejo da RPPN, que estabeleceu o monitoramento desta espécie como uma prioridade na região (Brandão *et al.* 2008). Durante o desenvolvimento do presente trabalho apenas dois indivíduos foram registrados pelo sistema de amostragem com câmeras entre 2010 e 2012 no norte da RPPN (Figura 41G). Relatos dos guardas-parque acentuam a forte redução da espécie ao longo da última década. Em contrapartida, grande densidade de porcos, nos mais diversos estágios de feralização, foi registrada na Fazenda Santa Lucia (margem esquerda do Rio São Lourenço) (Figuras 41 e 42).

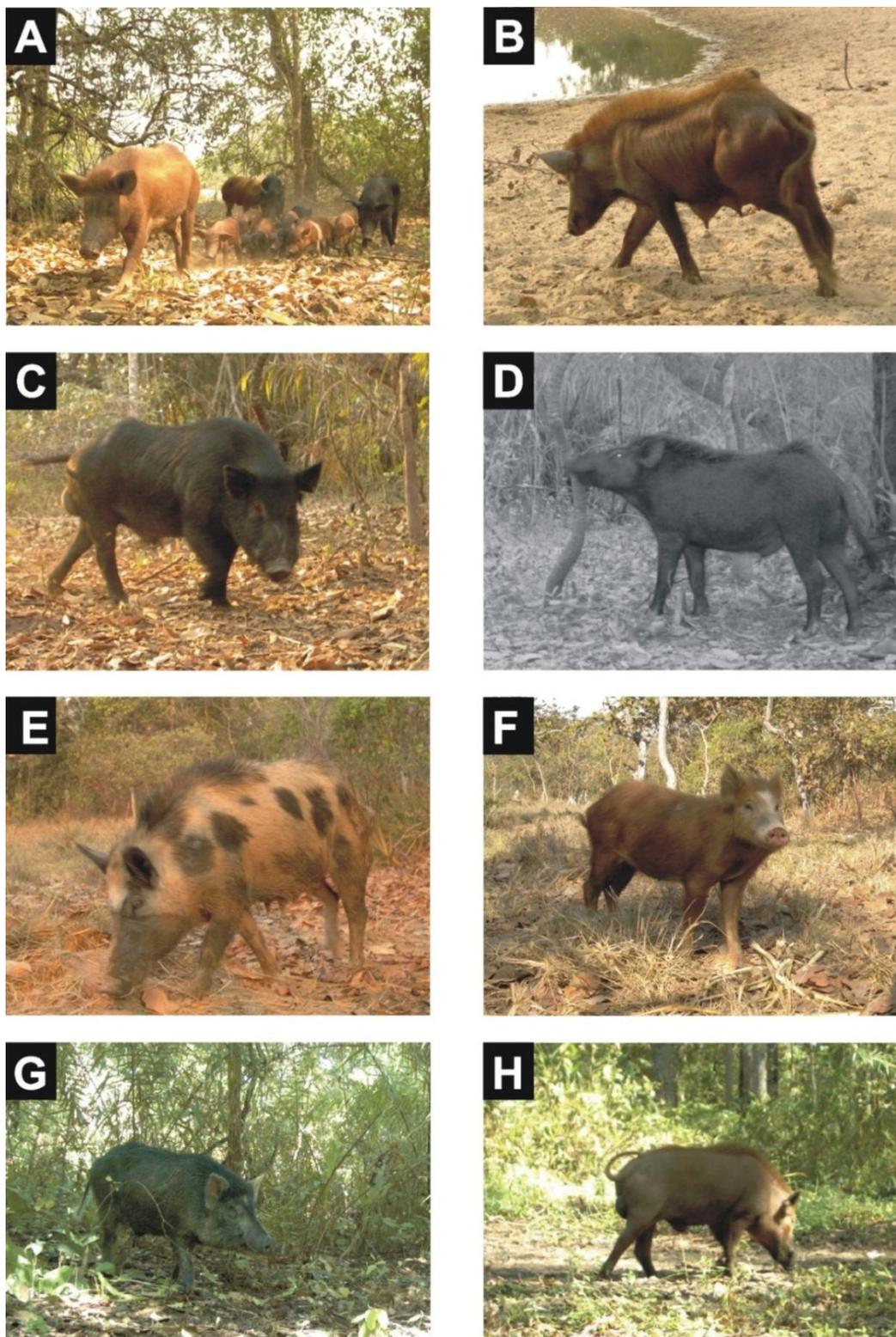


Figura 41. Registros de *Sus scrofa* na região de estudo. A) Vara formada por 12 jovens e quatro adultos. B) Fêmea lactante em um tanque. C), D) e E) Indivíduos em estágio avançado de feralização. F) Indivíduo na forma doméstica. G) Um dos únicos registros de porco-monteiro na RPPN. H) Macho em estágio avançado de feralização.

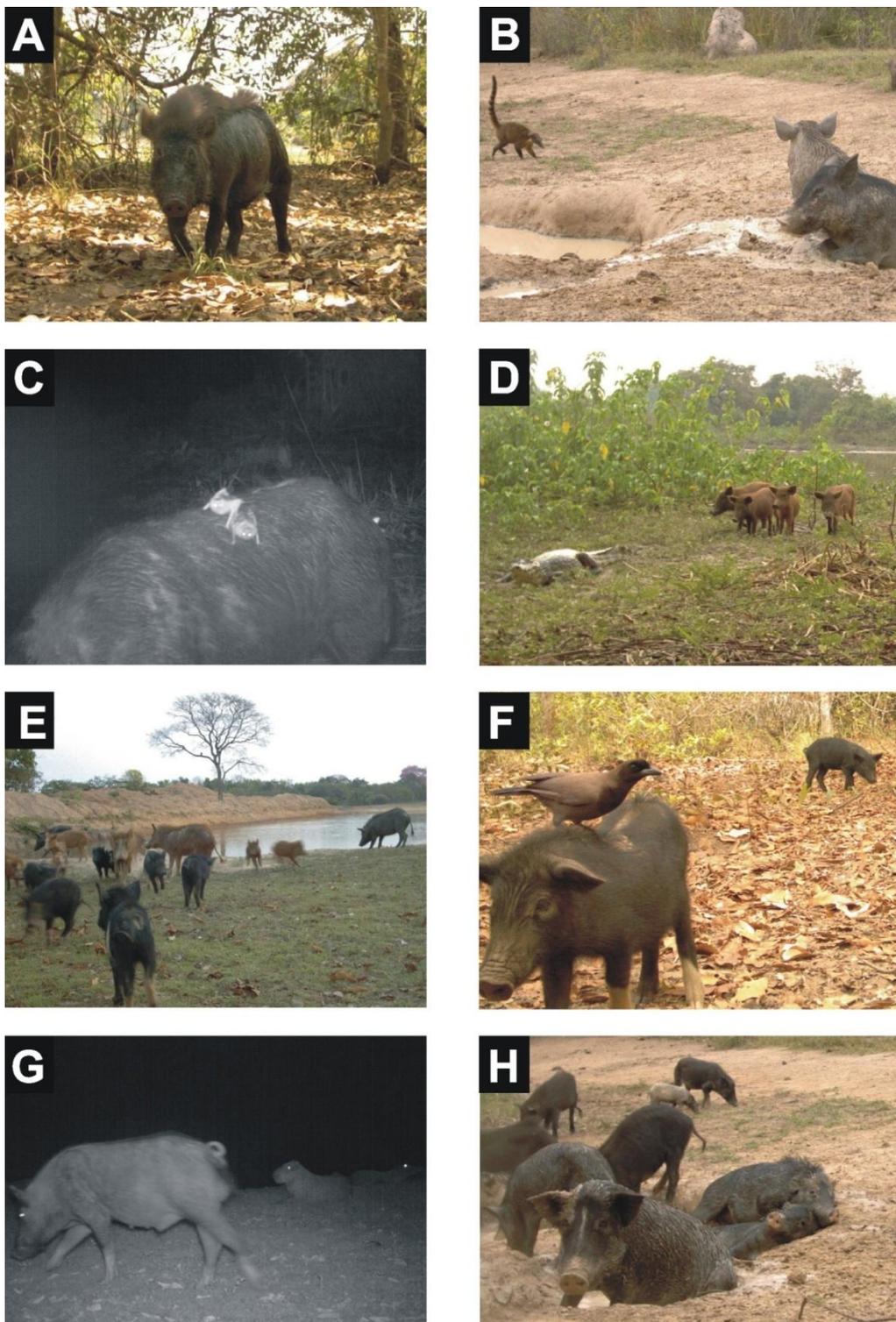


Figura 4253. Registros de *Sus scrofa* na região de estudo. A) Macho adulto em estágio avançado de feralização. B) Quati (*Nasua nasua*) e porcos-monteiros. C) Três morcegos hematófagos (*Desmodus rotundus*) atacandoum porco-monteiro. D) Porcos e jacaré (*Caiman crocodilus*). E) Vara com 17 indivíduos em um tanque. F) Gralha (*Cyanocorax cyanomelas*) e porco. G) Porco-monteiro e capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) e jacaré às margens de um tanque. H) Porcos chafurdando na lama na margem de um tanque.

4. Referências bibliográficas

- AB`SABER, A. N. 2006. O Pantanal Mato-Grossense e a teoria dos refúgios e redutos. Brasil: paisagens de exceção, pp. 11-74. Ateliê Editorial, São Paulo.
- ADÁMOLI, J. 1999. Los humedales del Chaco y del Pantanal. Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica, pp. 85-93 MAB-UNESCO-Universidad de Buenos Aires.
- ALBERTAD, S., C. A. RAMOTNIKB, and C. G. SCHMITTC. 2004. Collared Peccary range expansion in northwestern New Mexico. *Southwestern Naturalist* 49: 524-528.
- ALHO, C. J. R., and T. E. LACHER. 1991. Mammalian conservation in the Pantanal of Brazil. *In* M. e. S. Mares (Ed.). *Latin American mammalogy, history, biology, and conservation*. University of Oklahoma Press.
- ALHO, C. J. R., S. MAMEDE, K. BITENCOURT, and M. BENITES. 2011. Introduced species in the Pantanal: implications for conservation. *Brazilian Journal of Biology* 71: 321-325.
- ALHO, C. J. R., and J. SABINO. 2012. Seasonal Pantanal flood pulse: implications for biodiversity conservation - a review. *Oecologia Australis* 16: 958-978.
- ALTRICHTER, M., E. CARRILLO, J. SAENZ, and T. K. FULLER. 2001. White-lipped peccary (*Tayassu pecari*, Artiodactyla: Tayassuidae) diet and fruit availability in a Costa Rican rain forest. *Rev Biol Trop* 49: 1183-1192.
- ALTRICHTER, M., C. DREWS, J. C. SAENZ, and E. CARRILLO. 2002. Time budget of the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) in a Costa Rican Rain Forest. *Biotropica* 34: 136-143.
- ALTRICHTER, M., A. TABER, H. BECK, R. REYNA-HURTADO, L. LIZARRAGA, A. KEUROGHLIAN, and E. W. SANDERSON. 2012. Range-wide declines of a key Neotropical ecosystem architect, the Near Threatened white-lipped peccary *Tayassu pecari*. *Oryx* 46: 87-98.
- ALTRICHTER, M., A. TABER, A. NOSS, and L. MAFFEI. 2013. *Catagonus wagneri*. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN.
- ANA. 2005. Strategic action program for the integrated management of the Pantanal and the Upper Paraguay River Basin. ANA/GEF/PNUMA/OEA., Brasília.
- ARIEIRA, J., and C. NUNES DA CUNHA. 2006. Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal Norte, MT, Brasil. *Acta bot. bras.* 20: 569-580
- ASSINE, M. L. 2005. River avulsions on the Taquari megafan, Pantanal wetland, Brazil. *Geomorphology* 70: 357-371.
- ASSINE, M. L., and P. C. SOARES. 2004. Quaternary of the Pantanal, west-central Brazil. *Quaternary International* 114: 23-34.
- BABER, D. W., and B. E. COBLENTZ. 1986. Density, Home Range, Habitat Use, and Reproduction in Feral Pigs on Santa Catalina Island. *Journal of Mammalogy* 67: 512-525
- BARRETO, G. R., O. E. HERNANDEZ, and J. OJASTI. 1997a. Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology* 241: 279-284.
- BARRETO, G. R., O. E. HERNANDEZ, and J. OJASTI. 1997b. Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology* 241.
- BARRIOS-GARCIA, M. N., and S. A. BALLARI. 2012. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review. *Biological Invasions* 14: 2283-2300.
- BECK, H. 2005. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. *In* P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme and S. B. Vander (Eds.). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment.*, pp. 77-115. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- BECK, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy* 87: 519-530.
- BEIRIGO, R. M., P. V. TORRADO, J. L. STAPE, E. G. COUTO, and G. R. P. ANDRADE. 2011. Solos da Reserva Particular do Patrimônio Natural SESC Pantanal. SESC, Departamento Nacional, Rio de Janeiro

- BEZERRA, M. A. O., and A. A. MOZETO. 2008. Deposição de carbono orgânico na planície de inundação do rio Paraguai durante o Holoceno Médio. *Oecologia Brasiliensis* 12: 155-171.
- BIGLER, W. J. 1974. Seasonal Movements and Activity Patterns of Collared Peccary. *Journal of Mammalogy* 55: 851-855.
- BISSONETTE, J. A. 1978. The Influence of Extremes of Temperature on Activity Patterns of Peccaries. *The Southwestern Naturalist* 23: 339-346.
- BODMER, R. E. 1990. Responses of Ungulates to Seasonal Inundations in the Amazon Floodplain. *Journal of Tropical Ecology* 6: 191-201.
- BRANDÃO, L. G., P. T. Z. ANTAS, L. F. B. OLIVEIRA, M. T. J. PÁDUA, N. C. PEREIRA, and W. W. VALUTKY. 2008. Plano de Manejo da Reserva Particular de Patrimônio Natural do SESC Pantanal. SESC, Departamento Nacional Rio de Janeiro.
- BRASIL. 1982. Folha SD. 21 Cuiabá: Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Ministério das Minas e Energia. Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil.
- CAIN, J. W., P. R. KRAUSMAN, S. S. ROSENSTOCK, and J. C. TURNER. 2006. Mechanisms of thermoregulation and water balance in desert ungulates. *Wildlife Society Bulletin* 34: 570-581.
- CARMIGNOTTO, A. P., M. DE VIVO, and A. LANGGUTH. 2012. Mammal of the Cerrado and Caatinga. Distribution patterns of the Tropical Open Biomes of Central South America. *In* B. D. Patterson and L. P. Costa (Eds.). *Distribution patterns of the Tropical Open Biomes of Central South America.*, pp. 307-350. The University of Chicago Press, Chicago.
- CARRILLO, E., J. C. SAENZ, and T. K. FULLER. 2002. Movements and activities of white-lipped peccaries in corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation* 108: 317-324.
- COELHO, I. P. 2006. Relações entre barreiros e a fauna de vertebrados no nordeste do Pantanal, Brasil. PhD Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- COLLIN, A., J. VAN MILGEN, S. DUBOIS, and J. NOBLET. 2001. Effect of high temperature and feeding level on energy utilization in piglets. *Journal of Animal Science* 79: 1849-1857.
- CORDEIRO, J. L. P. 2004. Estrutura e heterogeneidade da paisagem de uma unidade de conservação no nordeste do Pantanal (RPPN SESC Pantanal), Mato Grosso, Brasil : efeitos sobre a distribuição e densidade de antas (*Tapirus terrestris*) e de cervos-do-pantanal (*Blastocerus dichotomus*). PhD Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- COSTA, M. P. F., and K. H. TELMER. 2006. Utilizing SAR imagery and aquatic vegetation to map fresh and brackish lakes in the Brazilian Pantanal wetland. *Remote Sensing of Environment* 105: 204-213.
- CULLEN JR., L., R. E. BODMER, and C. V. PADUA. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* 95: 49-56.
- D'ELÍA, G. 2004. Acerca de la mastozoología uruguaya. *Mastozoología neotropical* 11: 3-6.
- DAVIS, M. A. 2003. Does competition from new species threaten long-term residents with extinction? *Bioscience* 53: 481-489.
- DESBIEZ, A. L. J., and A. KEUROGHLIAN. 2009. Can bite force be used as a basis for niche separation between native peccaries and introduced feral pigs in the Brazilian Pantanal? *Mammalia* 73: 369-372.
- DESBIEZ, A. L. J., A. KEUROGHLIAN, B. M. BEISIEGEL, E. P. MEDICI, A. GATTI, A. R. M. PONTES, ... &, and L. B. DE ALMEIDA. 2012. Avaliação do risco de extinção do cateto Pecari tajacu Linnaeus, 1758, no Brasil. *Brasil. Biodiversidade Brasileira* 1: 74-83.
- DESBIEZ, A. L. J., A. KEUROGHLIAN, U. PIOVEZAN, and R. E. BODMER. 2011. Invasive species and bushmeat hunting contributing to wildlife conservation: the case of feral pigs in a Neotropical wetland. *Oryx* 45: 78-83.

- DESBIEZ, A. L. J., S. A. SANTOS, A. KEUROGHLIAN, and R. E. BODMER. 2009. Niche Partitioning among White-Lipped Peccaries (*Tayassu Pecari*), Collared Peccaries (*Pecari Tajacu*), and Feral Pigs (*Sus Scrofa*). *Journal of Mammalogy* 90: 119-128.
- DEXTER, N. 1998. The influence of pasture distribution and temperature on habitat selection by feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 25: 547-559.
- DONKIN, R. A. 1985. The Peccary - with Observations on the Introduction of Pigs to the New-World. *Transactions of the American Philosophical Society* 75: 1-143.
- DUCROCQ, S. 1994. Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the artiodactyl family Tayassuidae. *Palaeontology* 37: 765-779
- EDDY, T. A. 1961. Foods and Feeding Patterns of the Collared Peccary in Southern Arizona. *The Journal of Wildlife Management* 25: 248-257.
- FERNANDES, I. M., C. A. SIGNOR, and J. PENHA. 2010. Biodiversidade no Pantanal de Poconé. *Centro de Pesquisa do Pantanal, Cuiabá*.
- FONSECA, C., and F. CORREIA. 2008. O javali. *Mirandela*.
- FRAGOSO, J. M. V. 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. *Biotropica* 30: 458-469.
- FRAGOSO, J. M. V. 1999. Perception of scale and resource partitioning by peccaries: Behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy* 80: 993-1003.
- GABOR, T. M., and E. C. HELLGREN. 2000. Variation in peccary populations: landscape composition or competition by an invader? *Ecology* 81: 2509-2524.
- GABOR, T. M., E. C. HELLGREN, and N. J. SILVY. 1997. Renal morphology of sympatric suiforms: Implications for competition. *Journal of Mammalogy* 78: 1089-1095.
- GABOR, T. M., E. C. HELLGREN, and N. J. SILVY. 2001. Multi-scale habitat partitioning in sympatric suiforms. *Journal of Wildlife Management* 65: 99-110.
- GONÇALVES, H. C., M. A. MERCANTE, and E. T. SANTOS. 2011. Hydrological cycle. *Brazilian Journal of Biology* 71: 241-253.
- GONGORA, J., C. BIONDO, J. D. COOPER, A. TABER, A. KEUROGHLIAN, M. ALTRICHTER, and S. GONZÁLEZ. 2011. Revisiting the species status of *Pecari maximus* van Roosmalen et al., 2007 (Mammalia) from the Brazilian Amazon. *Bonn zoological Bulletin* 60: 95-101.
- GONGORA, J., S. MORALES, J. E. BERNAL, and C. MORAN. 2006. Phylogenetic divisions among Collared peccaries (*Pecari tajacu*) detected using mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 1-11.
- GONGORA, J., and C. MORAN. 2005. Nuclear and mitochondrial evolutionary analyses of Collared, White-lipped, and Chacoan peccaries (Tayassuidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 181-189.
- GONGORA, J., R. REYNA-HURTADO, H. BECK, A. TABER, M. ALTRICHTER, and A. KEUROGHLIAN. 2013. *Pecari tajacu*. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN.
- GONZÁLEZ, E. M. 2001. *Guia de campo de los mamíferos de Uruguay*. Sociedade Uruguaya para la Conservación de la Naturaleza, Montevideo.
- GRAVES, H. B. 1984. Behavior and ecology of wild and feral swine (*Sus scrofa*). *Journal of Animal Science* 58: 482-492.
- GROVES, C., and P. GRUBB. 2011. *Ungulate taxonomy*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- GUVEREVITCH, J., and D. K. PADILHA. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *TRENDS in Ecology and Evolution* 19: 470-474.
- HAMILTON, S. K., S. J. SIPPEL, and J. M. MELACK. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv Fur Hydrobiologie* 137: 1-23.
- HARRIS, J. M., and L. LI-PING. 2007. Superfamily Suidea. In D. R. Protero and S. E. Voss (Eds.). *The evolution of artiodactyls*, pp. 130-150. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- HASENACK, H., J. L. P. CORDEIRO, and G. S. HOFMANN. 2010. Macroclima, o clima regional, e Mesoclima, o clima local. O clima na Reserva do Patrimônio Natural SESC Pantanal, pp. 62-85. Sesc, Departamento Nacional, Rio de Janeiro.
- HOFMANN, G. S., L. F. B. OLIVEIRA, and H. HASENACK. 2010. Microclima e a estrutura de formações vegetais. O clima na Reserva Particular do Patrimônio Natural SESC Pantanal, pp. 12-59. SESC, Departamento Nacional, Rio de Janeiro.
- ILSE, L. M., and E. C. HELLGREN. 1995. Resource Partitioning in Sympatric Populations of Collared Peccaries and Feral Hogs in Southern Texas. *Journal of Mammalogy* 76: 784-799.
- INMET. 1992. Normais climatológicas (1961-90). Instituto Nacional de Meteorologia, Ministério da Agricultura, Brasília.
- IRONDO, M. 1993. Geomorphology and late Quaternary of the Chaco. *Geomorphology* 7: 289-303
- JÁCOMO, A. T. A. 2004. Ecologia manejo e conservação do queixada *Tayassu pecari* no Parque Nacional das Emas e em propriedades rurais de seu entorno. PhD Dissertation. Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- JÁCOMO, A. T. A., M. M. FURTADO, C. K. KASHIVAKURA, J. MARINHO-FILHO, R. SOLLMANN, N. M. TÔRRES, and L. SILVEIRA. 2013. White-lipped peccary home-range size in a protected area and farmland in the central Brazilian grasslands. *Journal of Mammalogy* 94: 137-145.
- JUNK, W. J., C. NUNES DA CUNHA, K. M. WANTZEN, P. PETERMANN, C. STRUSSMANN, M. I. MARQUES, and J. ADIS. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.
- KEUROGHIAN, A., A. DESBIEZ, R. REYNA-HURTADO, M. ALTRICHTER, H. BECK, A. TABER, and J. M. V. FRAGOSO. 2013. *Tayassu pecari*. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN.
- KEUROGHIAN, A., A. L. J. DESBIEZ, B. M. BEISIEGEL, E. P. MEDICI, A. GATTI, A. R. M. PONTES, ... , and L. B. & DE ALMEIDA. 2012. Avaliação do risco de extinção do queixada *Tayassu pecari* Link, 1795, no Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 1: 84-102.
- KEUROGHIAN, A., and D. P. EATON. 2008. Fruit availability and peccary frugivory in an isolated Atlantic forest fragment: Effects on peccary ranging behavior and habitat use. *Biotropica* 40: 62-70.
- KEUROGHIAN, A., D. P. EATON, and A. L. J. DESBIEZ. 2009a. Habitat use by Peccaries and Feral Pigs of the Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Suiform Soundings* 8: 9-17.
- KEUROGHIAN, A., D. P. EATON, and A. L. J. DESBIEZ. 2009b. The response of a landscape species, white-lipped peccaries, to seasonal resource fluctuations in a tropical wetland, the Brazilian pantanal. *Journal of Biodiversity and Conservation* 1: 87-97.
- KEUROGHIAN, A., D. P. EATON, and W. S. LONGLAND. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation* 120: 411-425.
- KILTIE, R. A. 1981. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 13: 234-236.
- KILTIE, R. A. 1982. Bite Force as a Basis for Niche Differentiation between Rain-Forest Peccaries (*Tayassu-Tajacu* and *Tayassu-Pecari*). *Biotropica* 14: 188-195.
- KILTIE, R. A., and J. TERBORGH. 1983. Observations on the Behavior of Rain Forest Peccaries in Perú: Why do White-lipped Peccaries Form Herds? *Zeitschrift für Tierpsychologie* 62: 241-255.
- LOVERDE-OLIVEIRA, S. M., V. L. M. HUSZAR, and I. FANTIN-CRUZ. 2007. Implications of the flood pulse on morphometry of a Pantanal lake (Mato Grosso state, Central Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensis* 19(4) : 253-261.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS, and M. DE POORTER. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group, World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand.

- MACHADO, A. B. M., G. M. DRUMMOND, and A. P. PAGLIA. 2008. Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. MMA, Brasília.
- MARSHALL, L. G. 1988. Land Mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76: 380-388.
- MAYER, J. J., and P. N. BRANDT. 1981. Identity, distribution, and natural history of the peccaries, Tayassuidae. In M. A. M. H. H. Genoways (Ed.). *Mammalian Biology in South America*, pp. 433-455. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville.
- MERCANTE, M. A., S. C. RODRIGUES, and J. L. S. ROSS. 2011. Geomorphology and habitat diversity in the Pantanal. *Brazilian Journal of Biology* 71: 233-240.
- MOURÃO, G. M., M. E. COUTINHO, R. A. MAURO, T. W.M., and W. MAGNUSSON. 2002. Levantamentos aéreos de espécies introduzidas no Pantanal: porcos ferais (porco monteiro), gado bovino e búfalos. *Embrapa Pantanal Research Paper* 28: 1-22.
- NIMER, E. 1979. *Climatologia do Brasil*. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- NOGUEIRA-FILHO, S. L. G., S. S. C. NOGUEIRA, and J. M. V. FRAGOSO. 2009. Ecological impacts of feral pigs in the Hawaiian Islands. *Biodiversity and Conservation* 8 3677-3683
- NUNES DA CUNHA, C., and W. J. JUNK. 2004. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. *Applied Vegetation Science* 7: 103-110.
- NUNES DA CUNHA, C., W. J. JUNK, and H. F. LEITÃO-FILHO. 2007. Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. *Amazoniana* XIX: 159-184.
- OKE, T. R. 1978. *Boundary Layer Climates*. Methuen & Co. Ltd, London, UK.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. 1992a. Floodplain Murundus of Central Brazil - Evidence for the Termite-Origin Hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 8: 1-19.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. 1992b. The Vegetation of Brazilian Murundus - the Island-Effect on the Plant Community. *Journal of Tropical Ecology* 8: 465-486.
- OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R., R. M. DORAZIO, W. M. TOMAS, G. MOURAO, and F. A. S. FERNANDEZ. 2011. No evidence of interference competition among the invasive feral pig and two native peccary species in a Neotropical wetland. *Journal of Tropical Ecology* 27: 557-561.
- OLIVEIRA, J. R. T., V. L. M. SANDANIELO, C. R. PADOVANI, and F. F. ARAGON. 2007. Variabilidade pluviométrica decendial para a região sudeste do Estado de Mato Grosso. I Simpósio de Recursos Hídricos do Norte e Centro-Oeste, pp. 1-12. Associação Brasileira de Recursos Hídricos, Cuaibá.
- OLIVEIRA, L. F. B., J. L. P. CORDEIRO, and H. HASENACK. 2013. Padrões e tendências regionais em uma paisagem antropizada no norte do Pantanal: uma perspectiva espaço-temporal. In C. A. Peres, J. Barlow, T. A. Gardner and I. C. G. Vieira (Eds.). *Conservação da biodiversidade em paisagens florestais antropizadas do Brasil*, pp. 231-262. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.
- OLMOS, F. 1993. Diet of Sympatric Brazilian Caatinga Peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Journal of Tropical Ecology* 9: 255-258.
- PERES, C. A. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation* 77: 115-123.
- PONCE, V. M., and C. N. CUNHA. 1993. Vegetated Earthmounds in Tropical Savannas of Central Brazil - a Synthesis - with Special Reference to the Pantanal-Do-Mato-Grosso. *Journal of Biogeography* 20: 219-225.
- POTT, A., A. K. M. OLIVEIRA, G. A. DAMASCENO, and J. S. V. SILVA. 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71: 265-273.
- POTT, A., and V. J. POTT. 2004. Features and conservation of the Brazilian Pantanal wetland. *Wetlands Ecology and Management* 12: 547-552.

- REYNA-HURTADO, R., C. A. CHAPMAN, S. CALME, and E. J. PEDERSEN. 2012. Searching in heterogeneous and limiting environments: foraging strategies of white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*). *Journal of Mammalogy* 93: 124-133.
- REYNA-HURTADO, R., E. ROJAS-FLORES, and G. W. TANNER. 2009. Home Range and Habitat Preferences of White-Lipped Peccaries (*Tayassu Pecari*) in Calakmul, Campeche, Mexico. *Journal of Mammalogy* 90: 1199-1209.
- RICCOMINI, C., P. C. F. GIANNINI, and F. MANCINI. 2000. Rios e Processos Aluviais. In W. Teixeira, M. C. M. Toledo, T. R. Fairchild and F. Taioli (Eds.). *Decifrando a Terra*, p. 568. Oficina de Textos, São Paulo.
- ROOSMALEN, M. G. M., L. FRENZ, W. F. VAN HOOFT, H. H. DE IONGH, and H. LEIRS. 2007. A new species of living peccary (Mammalia: Tayassuidae) from the Brazilian Amazon. *Bonner zoologische Beiträge* 55: 105-112.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L., V. CASSETI, K. R. FERRAZ-VICENTINI, L. MARTIN, F. SOUBIÈS, K. SUGUIO, and B. TURCO. 1997. Late Quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 215-226.
- SANCHES, L., G. L. VOURLITIS, M. D. ALVES, O. B. PINTO, and J. D. NOGUEIRA. 2011. Seasonal Patterns of Evapotranspiration for a *Vochysia divergens* Forest in the Brazilian Pantanal. *Wetlands* 31: 1215-1225.
- SAX, D. F., J. J. STACHOWICZ, J. H. BROWN, J. F. BRUNO., M. N. DAWSON., G. S.D., R. K. GROSBERG, A. HASTINGS, R. D. HOLT, M. M. MAYFIELD, M. I. O'CONNOR, and R. W.R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution* 22: 465-471.
- SCREMIN-DIAS, E., A. P. LORENZ-LEMKE, and A. K. M. OLIVEIRA. 2011. The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 71: 275-282.
- SICURO, F. L., and L. F. B. OLIVEIRA. 2002. Coexistence of peccaries and feral hogs in the Brazilian pantanal wetland: An ecomorphological view. *Journal of Mammalogy* 83: 207-217.
- SILVA, J. S. V., and M. M. ABDON. 1998. Delimitação do pantanal brasileiro e suas sub-regiões *Revista Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- SILVA, M. D., R. MAURO, G. MOURAO, and M. COUTINHO. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 143-152.
- SOWLS, L. K. 1997. *Javelinas and Other Pecaries: their biology, management, and use*. Texas A&M University Press College Station, Tucson, USA.
- STEVANUX, J. C. 1994. The upper Parana river (Brazil): geomorphology, sedimentology and paleoclimatology. *Quaternary International* 21: 143-161.
- STRAHLER, A. N. 1994. *Geografia Física*. Omega, Barcelona.
- TABER, A. B. 1991. The status and conservation of the Chacoan peccary in Paraguay. *Oryx* 25: 47-155.
- TABER, A. B., C. P. DONCASTER, N. N. NERIS, and F. COLMAN. 1994. Ranging Behavior and Activity Patterns of 2 Sympatric Peccaries, *Catagonus-Wagneri* and *Tayassu-Tajacu*, in the Paraguayan Chaco. *Mammalia* 58: 61-71.
- THEIMER, T. C., and P. KEIM. 1998. Phylogenetic Relationships of Peccaries Based on Mitochondrial Cytochrome b DNA Sequences. *Journal of Mammalogy* 79: 566-572.
- TOBLER, M. W., S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, and G. POWELL. 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 25: 261-270.
- USSAMI, N., S. SHIRAIWA, and J. M. L. DOMINGUEZ. 1999. Basement reactivation in a sub-Andean foreland flexural bulge: the Pantanal wetland. *Tectonics* 18: 25-39.
- VITOUSEK, P. M., C. M. D'ANTONIO, L. L. LOOP, and R. WESTBROOKS. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.
- WEBER, E., H. HASENACK, and C. J. S. FERREIRA. 2004. Adaptação do modelo digital de elevação do SRTM para o sistema de referência oficial brasileiro e recorte por unidade da federação. UFRGS Centro de Ecologia, Porto Alegre.

- ZERVANOS, S. M. 1975. Seasonal effects of temperature on the respiratory metabolism of the collared peccary (*Tayassu tajacu*). *Comp Biochem Physiol A Comp Physiol* 50: 365-371.
- ZERVANOS, S. M. 2002. Renal structural adaptations among three species of peccary. *Southwestern Naturalist* 47: 527-531.
- ZERVANOS, S. M., and G. I. DAY. 1977. Water and Energy-Requirements of Captive and Free-Living Collared Peccaries. *Journal of Wildlife Management* 41: 527-532.
- ZERVANOS, S. M., and N. F. HADLEY. 1973. Adaptational Biology and Energy Relationships of Collared Peccary (*Tayassu-Tajacu*). *Ecology* 54: 759-774.

Capítulo 2

Implications of climatic seasonality on activity patterns and resource use by sympatric peccaries in northern Pantanal

Implications of climatic seasonality on activity patterns and resource use by sympatric peccaries in northern Pantanal

G.S. Hofmann^{A*}, I.P. Coelho^A, V.A.G. Bastazini^A, J. L. P. Cordeiro^B e L.F.B. Oliveira^C

*Correponding author

^A Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Caixa Postal 15007, CEP: 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

^B Fundação Oswaldo Cruz, Campus Fiocruz da Mata Atlântica, Estrada Rodrigues Caldas 3400, CEP: 22713-375. Rio de Janeiro, RJ, Brazil

^C Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, CEP: 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Gabriel Selbach Hofmann: hofmann.gabriel@gmail.com Tel: +55 51 33086909. Fax: +55 51 33087626 P.O. Box 15007

Igor Pfeifer Coelho: djkare@gmail.com

Vinicius Augusto Galvão Bastazini: bastazini.vinicius@gmail.com

José Luís Passos Cordeiro: zeluis@fiocruz.br

Luiz Flamarion Barbosa de Oliveira: lfbolive@mn.ufrj.br

Abstract

Our study evaluated the effects of climate seasonality from a thermal and water availability perspective on the activity patterns and resource use of *Pecari tajacu* and *Tayassu pecari* during wet and dry seasons in the northeastern Brazilian Pantanal. We used camera traps and temperature sensors to record species activity patterns in relation to temperature, established five habitat categories based on flooding intensity and local vegetation characteristics, assessed the activity patterns of each species in dry and wet periods and in artificial water bodies using circular statistical metrics and calculated niche amplitude and overlap on three axes (temperature, time and habitat) in both periods. The two species shared a strong resemblance in resource use and in their responses to seasonal variations in the tested gradients. The activity patterns of both species exhibited significant correlation with air temperature on all the evaluated measures, and both species strongly reduced their activity when the air temperature exceeded 35°C. High temperatures associated with low water availability were most likely responsible for the changes in species activity patterns, which resulted in an increased temporal overlap in habitat use throughout the dry season. However, the peccaries avoided intensively flooded habitats; therefore, the habitat gradient overlap was greater during the wet period. Our results show that an increase in niche overlap on the environmental gradient as a result of climatic seasonality may be partially compensated by a reduction in other niche dimensions. In this case, temporal partitioning appears to be an important, viable mechanism to reduce competition by potentially competing species.

Keywords: *Pecari tajacu*; *Tayassu pecari*; temperature; thermal niche; time partitioning; wetlands.

1. Introduction

The environmental temperature varies in time and space on a scale of climate change ranging from a few hours to millennia and from a few square centimeters to continents. Organisms are therefore continually challenged to regulate and maintain functionality regarding thermal changes (Johnston & Bennett 1996). The effects of temperature on species activity pattern and geographical distribution were discussed in early animal studies (Chapman 1928). Recent studies have shown the effects of temperature on the distribution, reproduction, behavior and activity of ungulate mammals (Natori & Porter 2007, Aublet *et al.* 2009, van Beest *et al.* 2012), although the effects of temperature have traditionally been associated with issues involving ectothermic organisms (Huey & Hertz 1984).

The spatial distribution of the collared peccary (*Pecari tajacu*) ranges from the southeastern United States to southern Brazil and northern Argentina. This species occurs in sympatry with other Tayassuidae species, such as the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*). The white-lipped peccary occurs from southern Mexico to the southern limit of its distribution in South America (Donkin 1985, Sowls 1997, Altrichter *et al.* 2012b). These species inhabit rainforests, such as the Amazon and Atlantic forests, savanna areas, such as the Cerrado, and semiarid regions, such as the Caatinga and Chaco of Paraguay and Argentina (Sowls 1997). Life in arid and semiarid environments is a challenge to mammals because of the wide temperature ranges and associated water shortages. The collared peccary (17-35 kg) and the white-lipped peccary (25-40 kg) do not display the behavioral strategies commonly used by mammals to address these challenges in arid environments, such as digging holes and burying themselves and are too small to tolerate direct sun exposure (Zervanos & Hadley 1973, Cain *et al.* 2006). For these reasons, the collared peccary has been considered a model organism to study physiological and behavioral adaptations in arid environments over the past four decades (Zervanos & Hadley 1973, Zervanos 1975, Zervanos & Day 1977, Gabor *et al.* 1997, Sowls 1997).

Collared peccaries have many physiological characteristics that prevent dehydration, such as their ability to reduce water loss through evaporation and urination, and are capable of doubling their urine osmotic concentration (Zervanos & Hadley 1973). Studies using metabolic chambers demonstrated that this species has a narrow thermoneutral zone (TNZ, temperature range over which the animals maintain their basal metabolic rate without causing additional

water loss) that ranges from 25°C (lower critical temperature) to 35°C (upper critical temperature). This narrow TNZ reflects the tropical origin of this species and the restriction of its current distribution to tropical and warm temperate regions (Zervanos 1975). The ability to remain within the TNZ and the consequences of straying from the zone must be understood to estimate the energy and water exchanges between animals and their environment (Porter & Kearney 2009). Laboratory and field observations have shown that collared peccaries significantly increase their heart and respiratory rates at high temperatures, which may lead to high water loss rates (up to 49 ml/h). Despite possessing sweat glands, collared peccaries pant as their main means of evaporative cooling (Zervanos & Hadley 1973, Zervanos 1975). Panting instead of sweating enables an organism to raise its body and skin temperatures above the air temperature. Thus, a thermal gradient from the animal to the environment is established, and extra heat gain is avoided (Zervanos & Hadley 1973, Oke 1978). The considerable physiologic knowledge available for collared peccaries contrasts with the scant information available for white-lipped peccaries, which also live in environments with climatic seasonality and wide daily temperature variation.

Over the past three decades, several authors have suggested that temperature is not a simple set of stresses that organisms must confront. These authors consider the thermal environment to be a continuous resource in which competition and niche partitioning may occur (Magnuson *et al.* 1979, Mushinsky *et al.* 1980, Huey & Hertz 1984, Tracy & Christian 1986, Angilletta Jr 2009). Thus, time, space and space-time are aggregated units within which any species may explore a thermal resource, and these units can be used to compare organisms with morphological, physiological and behavioral differences (Tracy & Christian 1986). Although the concepts concerning thermal niches were originally developed for ectothermic organisms, these ideas were eventually applied to endothermic organisms. The niche defined by climate and thermal conditions has also been considered in competing-species relationships (Ilse & Hellgren 1995, Porter & Kearney 2009, Priddis *et al.* 2009).

Although certain studies have evaluated niche overlap for white-lipped and collared peccaries and the co-occurrence of these species in the Pantanal (Desbiez, 2009, Desbiez, 2009; Keuroghlian, 2009; Oliveira-Santos, 2009; Oliveira-Santos, 2011), the competitive relationships between these species are not yet clear. Because of its greater body size and more numerous

herds, the white-lipped peccary can be considered the dominant species in a possible interference competition with the collared peccary (Oliveira-Santos *et al.* 2011). We conducted our study in one of the driest regions of the Brazilian Pantanal, where heavy flooding during the summer months contrasts with a pronounced dry season during the rest of the year. Throughout the sampling period, the study area was free of feral hogs (*Sus scrofa*), an exotic species spread throughout most of the Pantanal (Desbiez *et al.* 2009b, Desbiez *et al.* 2011). *Sus scrofa* is considered ecologically equivalent to the peccaries, and the presence of *S. scrofa* could bias the evaluation of the competitive relationship between the white-lipped and collared peccary (Gabor & Hellgren 2000), although there is no evidence of competition by interference (Oliveira-Santos *et al.* 2011).

From a thermal and water availability perspective, we aimed to evaluate the responses of white-lipped and collared peccaries to environmental variation due to climatic seasonality and the possible changes in niche overlap between these species along temporal, spatial and thermal axes. Our hypothesis was that environmental conditions may lead to a greater overlap of the evaluated niche dimensions in the dry season (high temperatures associated with water shortage) than in the wet season, when water availability does not limit the distribution and activity of these animals.

2.Methods

2.1 Study area

The Brazilian Pantanal is a sedimentary basin of Quaternary origin located in an active tectonic depression. This depression is near the South American geodesic center along the left margin of the Paraguay River and has an estimated area of 140,000 km² (Assine & Soares 2004). The present study was conducted at the SESC (Social Service of Commerce) Private Reserve of Natural Heritage (RPPN SESC Pantanal), the largest private reserve in Brazil (107,000 hectares), acknowledged as a site of the Ramsar Convention. This area is located in the municipality of Barão de Melgaço in the southern region of the state of Mato Grosso (16°45'S and 56°15'W) and is located in two subregions of the northern Pantanal, i.e., Paiaguás, to the west, and Itiquira, to the east (BRASIL 1982). Following the Köppen climate classification, the climate type is

“Aw”, typical of savanna, with an average annual temperature of 26.5°C and average annual precipitation of 1200 mm. Floods occur from December to May throughout the Pantanal because of the considerable rainfall accumulated during the summer months and, especially, because of the overflowing of the meandering rivers that carry water and sediment from the adjacent uplands (Junk *et al.* 2006). During the rest of the year, a pronounced dry season (June to October) occurs. The regional landscape is heterogeneous, and local vegetation is substantially influenced by the flooding regimes (Nunes da Cunha *et al.* 2007). The summer flooding is more intense in the western part of the study area (Paiaguás), where riparian forests along perennial and intermittent rivers and extensive scrublands areas and *Vochysia* forests (monospecific forests of *Vochysia divergens*) prevail. The eastern region (Itiquira), where the floods are less pronounced, contains “murundus” fields (fields with rounded earthmounds, the murundus, covered by woody vegetation), cerrado areas, seasonal dry forests, *Scheelea* forests (semideciduous forests where the understory is dominated by the “acuri” palm tree, *Scheelea phalerata*) and bamboo forest (forest physiognomy with an emergent tree stratum and sparse understory dominated by bamboo *Guadua* sp.). Further details regarding the vegetation types of the region are found in the literature (Oliveira-Filho 1992 a, b, Ponce & Cunha 1993, Cordeiro 2004, Nunes da Cunha & Junk 2004, Arieira & Nunes da Cunha 2006, Nunes da Cunha *et al.* 2007, Brandão *et al.* 2008, Oliveira *et al.* 2013).

2.2 Peccary data

We used Reconyx camera traps (model PC90; high output; Reconyx®, Inc.; Holmen, WI; USA) to obtain peccary records during the wet (March to July) and dry (July to October) periods of 2010 and 2011. We programmed the traps to operate in their normal mode of motion sensitivity and photographic range (three consecutive photographs at 1-second intervals without interruption between events). Baits were not used. The camera trap installation sites were established by drawing the direction and distance to be crossed. A maximum distance of 2km from access routes (rivers, roads and trails) and a minimum distance of 600 m between sites were used. A total of 200 sampling units (118 during the wet period and 82 during the dry period) were evaluated for 15 to 26 consecutive days. We monitored 15 water catchments for eight consecutive weeks during July and August 2012 to assess whether a series of dry days increases

the use of water bodies. The water catchments monitored for this purpose were artificial water bodies created by former farm owners for livestock watering.

Each series of photographs taken of the same species for a maximum interval of 15 min at each camera trap site was considered an independent record. We chose this interval, which is shorter than those commonly used in studies with camera traps (Gomez *et al.* 2005), because of the wide air temperature variation during the day and the rapid thermal fluctuations observed during early morning and late afternoon, when both species are most active. The sampling yielded a total of 261 records for the collared peccary (115 in the wet period and 146 in the dry period) and 185 for the white-lipped peccary (109 in the wet period and 76 in the dry period). In all, 44 records of collared peccaries and only nine of white-lipped peccaries were collected at the water catchments.

2.3 Microclimatic data

The Reconyx, PC90 camera trap has an air temperature sensor (1°C resolution) and adds this information to each photographic record. We used a temperature sensor with a resolution of 0.3°C (Sensirion SHT11, Alphatech, São Paulo, SP, Brazil) attached to a data logger (recording data every minute) to validate the data obtained by the camera traps. Both types of sensor were located at the same site and height in different field contexts (grassland, shrub and forest sites). The correlation between the temperatures recorded by the two methods was greater than 0.9 ($P < 0.01$) in all situations. Therefore, we used only the camera trap temperature data for further analysis. We located one temperature and humidity sensors at a height of 1.5 m in an open field (near the center of the study area) free from obstruction to describe the thermal and air humidity variations occurring throughout the wet and dry periods. The data recorded by this sensor was later used to describe each sampling period condition and incorporated in the niche overlap calculation. Additionally, we used data from a weather station near the reserve as a control for the rainfall variations in the region.

2.4 Habitat data

Several maps of vegetation cover were generated by the interpretation and classification of LANDSAT 5 TM (orbit/site226/071 and 226/072) satellite images, which have resulted in the identification of more than 14 vegetation classes in the sampling area (Cordeiro, 2004; Oliveira,

2013). Buffers with a radius of 250 m were generated from one of these maps (images from 09/02/2007) and the geographic coordinates of each camera trap. The vegetation class proportions were calculated on the Spatial Analyst module of the ArcGIS 9 software (McCoy & Johnston 2002). The camera traps were also used to evaluate the consistency between the vegetation classes interpreted from the satellite images and the vegetation found in the field. Later, the 14 original mapped vegetation classes were grouped into five habitat macroclasses (shrub, seasonally flooded forest, savanna, mixed vegetation and seasonally dry forest). The grouping criteria were the structure, composition and physiognomy of each vegetation class and the flooding intensity that these habitats experienced during the wet period (Table 1). The sampling units located in edge or transition areas or that had great class heterogeneity inside the buffer were considered mixed vegetation. The criteria used to determine the inclusion of each vegetation type in one of five categories was based on previous descriptions (Nunes da Cunha *et al.* 2007) and our experience gained in over 10 years of research in the area of study.

Table 1. Habitat categories and its intensity of flooding during the wet period. Proportions of habitat classes in the study area (calculated from map of vegetation cover) and proportions of sampled habitats (by sampling units) in wet and dry seasons. * Class defined by sampling units that were in edge areas, transition zones or that presented heterogeneity of classes in their surroundings.

Class (acronyms)	Depth flooding	Total Area in Reserve (%)	Sample Unit in wet Season (%)	Sample Unit in Dry Season (%)
Scrubland (Scr)	Deep flooded	13,8	10,2	12,2
Seasonally Flooded Forests (SFF)	Deep flooded	14,1	19,5	17,1
Mixed vegetation (Mix)	Intermediate flooded	class unavailable*	16,1	15,8
Savanna (Sav)	Little flooded	19,9	18,6	17,1
Seasonally Dry Forests (SDF)	Permanently dry	49,7	35,6	37,8

2.5 Activity Pattern Analysis

To assess the activity time patterns of the species, we performed circular statistical tests using the software Oriana 4 (Kovach 2011). The Rayleigh test was used to evaluate the randomness of the distribution of the species activity schedules throughout the day during the wet and dry periods (Zar 2010). Watson's U^2 test was used to compare the activity patterns between the species and

among the various times (Zar 2010). We used the angular-linear correlation test to evaluate the relationship between the activity time of the white-lipped and collared peccaries with the temperature recorded by the camera trap at each time (Zar 2010). The data obtained at the water catchments were subjected to the same aforementioned tests to evaluate the possible differences in catchment use between the species. The peccary activity was also compared at the other sites.

2.6 Niche Breadth and Overlap Analysis

We evaluated the breadth and overlap of the niches of the white-lipped and collared peccaries for three dimensions/resources (temperature, habitat and time) and used the Hurlbert index (Hurlbert 1978) for the two dimensions that varied between the considered periods (temperature and habitat). This method incorporates variations in the availability of each resource state and is calculated by the following equation:

$$B' = \frac{1}{\sum \left(\frac{P_j^2}{a_j} \right)}$$

where B' is Hurlbert's niche breadth, P_j is the proportion of individuals using resource j ($\sum P_j = 1.0$) and a_j is the ratio of resource j to the total resources available ($\sum a_i = 1.0$). The standardized option (scale ranging from zero to one) was used in this study and is calculated by the following equation:

$$B'_A = \frac{B' - a_{\min}}{1 - a_{\min}}$$

where B'_A is Hurlbert's standardized index, B' is Hurlbert's niche breadth and a_{\min} is the smallest observed ratio of single to total resources. Therefore, the maximum value of B'_A is one when each resource state is evenly used by the species (broader possible niche), and the minimum value is zero when all individuals use only one state of the resources (maximum specialization).

The niche overlap was calculated by Hurlbert's index as follows:

$$L = \sum_i^n \left(\frac{P_{ij}P_{ik}}{a_i} \right)$$

where L is the niche overlap extent between species j and species k , P_{ij} is the resource proportion I used by species j , P_{ik} is the resource proportion i used by species k ; a_i is the total sum or the size of the resource i state ($\sum a_i = 1.0$). The value of this index is one when two species use each resource state in proportion to its abundance, zero when the two species share no resources and greater than one when both species use one or more resource states more intensely than the other resources. Thus, for values above one, the species preferences tend to be coincident, and competition may occur (Hurlbert 1978, Krebs 1989).

We determined the availability of each resource state using the data recorded by the sensors installed in the open fields to calculate the overlap along the thermal axis and, after considering all the variation throughout the sampling periods, separated the air temperature records into eight intervals (5-10°C, 10-15°C, 15-20°C, 20-25°C, 25-30°C, 30-35°C, 35-40°C and 40-45°C). We integrated the time over which the temperature was recorded by the temperature sensor (set in the open field) in each considered interval throughout all the sampling periods and calculated the species overlap considering the temperature at the time of each record in both seasons. To estimate the habitat niche overlap and breadth, the resource availability was defined as the proportion of sampling units in each of the five vegetation classes (shrub, seasonally flooded forests, mixed vegetation, savanna and seasonally dry forests) throughout all the wet- and dry-period sampling sites (118 and 82 sites, respectively). The time breadth and overlap were calculated following Pianka's method (Krebs 1989) because there was no variation in the available hours of the day between the two periods.

3. Results

3.1. Climate Patterns

In all three sampling years, only the precipitation in 2011 was equal to or greater than the historical average. The years 2010 (184 mm) and 2012 (257 mm) had rainfall amounts below the historical annual average (Fig. 1). No precipitation was recorded in May, June, July, August or

September of 2011. Despite 2012 being the driest year of the study period, the high monthly rainfall that was recorded in May (128 mm) eased the drought and maintained the flooded areas until early July. During the dry period, the low surface and atmospheric water availability led to an average increase of over 6°C in the daily temperature range relative to the wet period. In the open fields, the control sensors frequently recorded relative humidity values below 30% and temperatures above 40°C (Table 2).

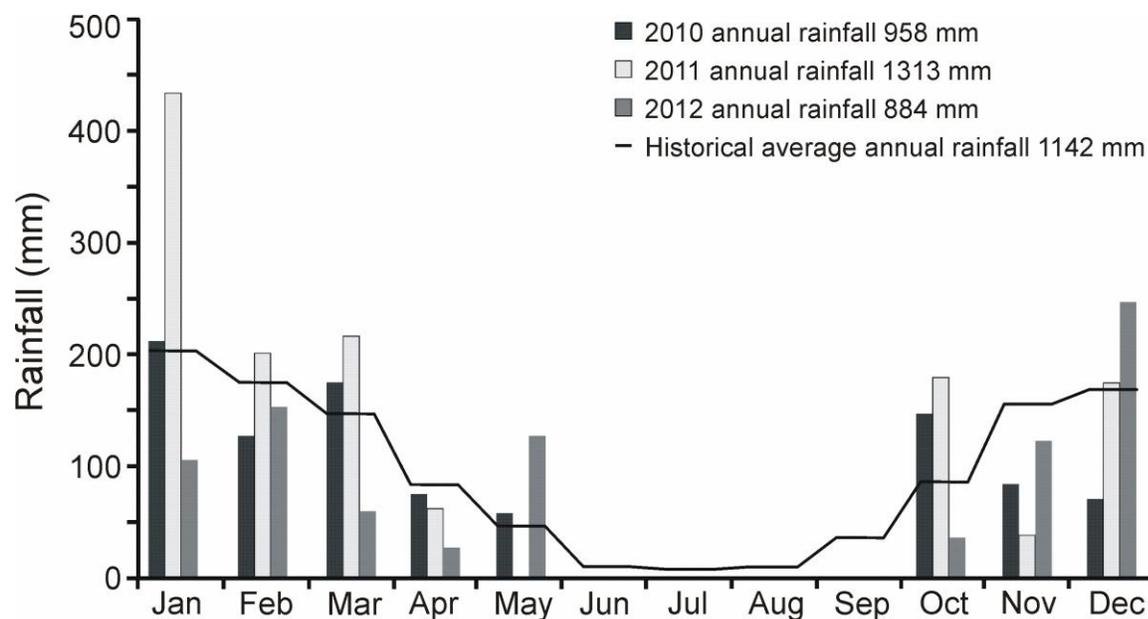


Figure 1. Monthly rainfall in study area between 2010 and 2012. Black line represents the local historical series average of rainfall (period 1969-2012). Total annual rainfall is shown at the top of the figure.

Table 2. Daily average values of meteorological parameters recorded in the wet and dry seasons by controlling sensor installed in the open field: mean temperature (Tmean); maximum temperature (Tmax); minimum temperature (Tmin); average time in which the air temperature was above 35°C (Time >35°C) and 40°C (Time >40°C); average time in which the relative humidity (Rh) remained below 30% (Time <30% Rh).

	TMean (°C)	TMax (C°)	TMin (°C)	Time >35°C (Hours)	Time>40°C (Hours)	Time <30% Rh (Hours)
Wet Season	24.9	37.6	16.8	4.5	0.4	0
Dry Season	25.4	40.9	14.1	6.1	3.4	3.3

3.2 Time Activity Pattern and its Relationship with Temperature

During the wet period, the activity of the collared peccaries was concentrated preferentially in the morning (Rayleigh's uniformity test, $Z = 24.62$, $P < 0.001$; Fig. 2A), whereas the white-lipped peccaries preferred to be active throughout the afternoon ($Z = 19.29$, $P < 0.001$; Fig. 2B). Both species displayed low nocturnal activity. The differences in activity between the species were significant during the wet period ($U^2 = 0.30$, $P < 0.005$). During the dry period, the collared peccaries ($Z = 1.45$, $P = 0.233$; Fig. 2C) and the white-lipped peccaries ($Z = 0.39$, $P = 0.673$; Fig. 2D) both displayed more evenly distributed activity throughout the day without significant concentration times. There were no differences in activity between the species during the dry period ($U^2 = 0.07$, $P > 0.2$). Relative to the wet period, the activity during the dry period increased at night and during the early morning hours and decreased during the hottest hours of the day (between h 10 and 15, Fig. 2C and D). The differences in activity between the wet and dry periods were significant for both the collared ($U^2 = 0.65$, $P < 0.001$) and white-lipped peccaries ($U^2 = 0.5$, $P < 0.001$). We recorded collared peccary activity in 10 of the 15 studied water catchments during the dry period. This species was highly active at the end of the morning ($Z = 3.34$, $P < 0.03$; Fig. 2E), which significantly differs from the patterns recorded in the other study areas during the dry period ($U^2 = 0.25$, $P < 0.02$). However, there was no significant difference between the dry and the wet periods in the activity of collared peccaries ($U^2 = 0.09$, $P = 0.2$). There was also no increase in the frequency of records for collared peccaries in the water catchments during the sequence of days without rainfall. The water catchments were most heavily used during the fourth and fifth weeks of observation. The white-lipped peccaries were recorded only nine times in two of the 15 water catchments sampled. However, this small number of records is insufficient for an in-depth analysis of the activity patterns of the species in these areas.

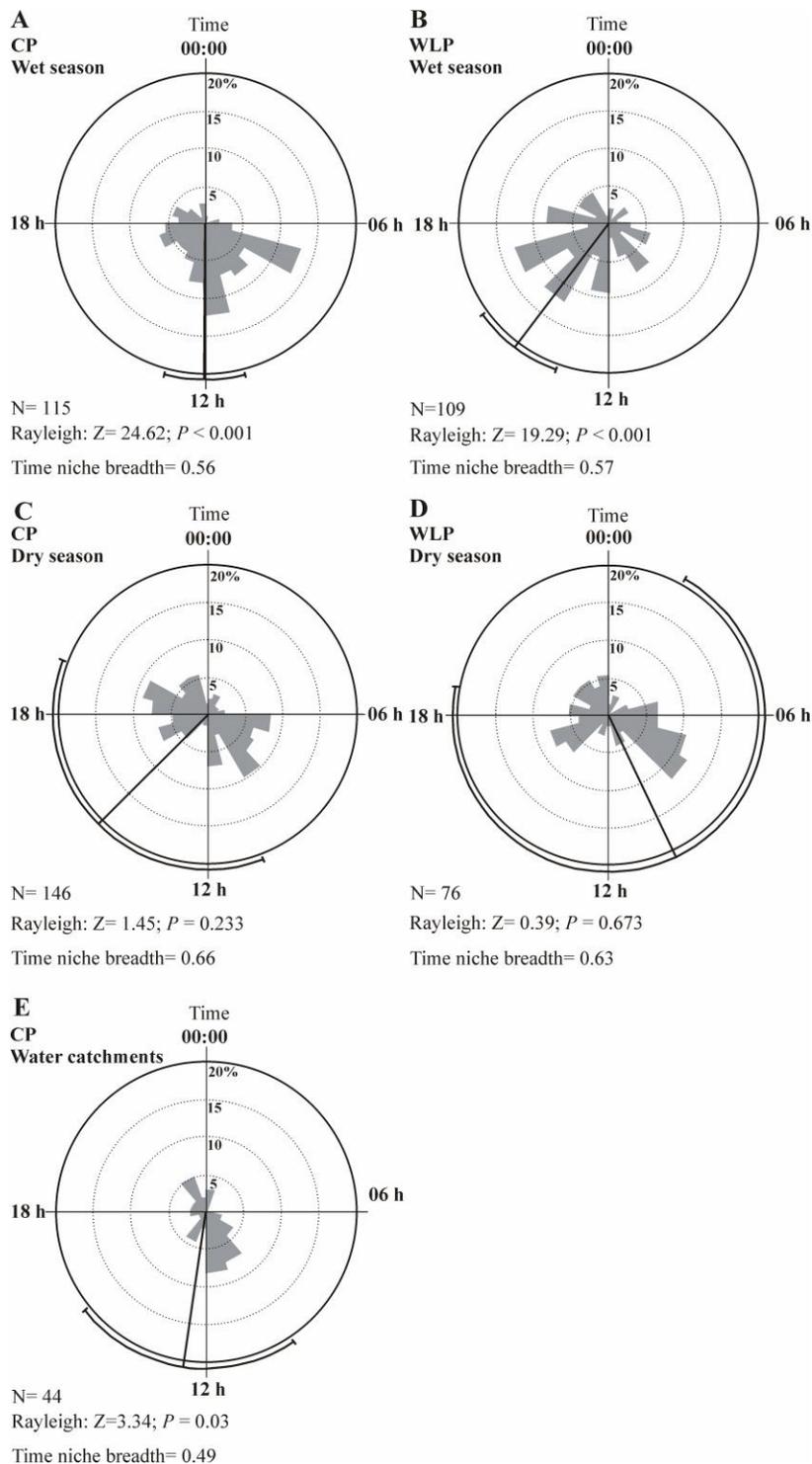


Figure 2. Activity patterns of collared peccaries (CP) during the wet (A) and dry season (C), and white-lipped peccary (WLP) during the wet (B) and dry season (D), between March 2010 and October 2011. Activity patterns of collared peccaries in water catchments (E) between 07/07 and 31/08/2012. The gray area represents the proportion of records (%), expressed by the values of each circle throughout the day. The vector of each graph represents the average circular and confidence interval (95%) in each situation. Number of records (N), the Rayleigh test probability and time niche breadth are showed at the bottom of each graph.

The correlations between time and air temperature varied between 0.54 (collared peccaries during the wet period) and 0.77 (collared peccaries during the dry period) and were significant on all occasions (Table 3). The reduced activity of both species during the warmest hours of the day (between h 10 and 15) during the dry season relative to the wet season was associated with an increased maximum air temperature during this portion of the day. Integrating the time in which the air temperature remains above 35°C throughout the days, we compared the effect of this measure, which was suggested by Zervanos (1975) for collared peccaries in controlled laboratory conditions, with the sampled data (Fig. 3).

Table 3. Temperatures mean, maximum and minimum of records collared peccary (CP) and white-lipped peccary (WLP) in wet and dry seasons, and for collared peccary in water catchments in dry season of 2012. Angular-linear correlations between time and temperature of each record (all correlations were significant; $p < 0.001$).

	Mean temperature (°C)	Minimum temperature (°C)	Maximum temperature (°C)	Angular-Linear Correlation
CP in wet Season	24.2	14	31	0.54
CP in dry Season	22.8	7	36	0.77
WLP in wet Season	25.1	14	33	0.67
WLP in dry Season	23.5	9	40	0.61
CP in water catchments	27.2	14	45	0.75

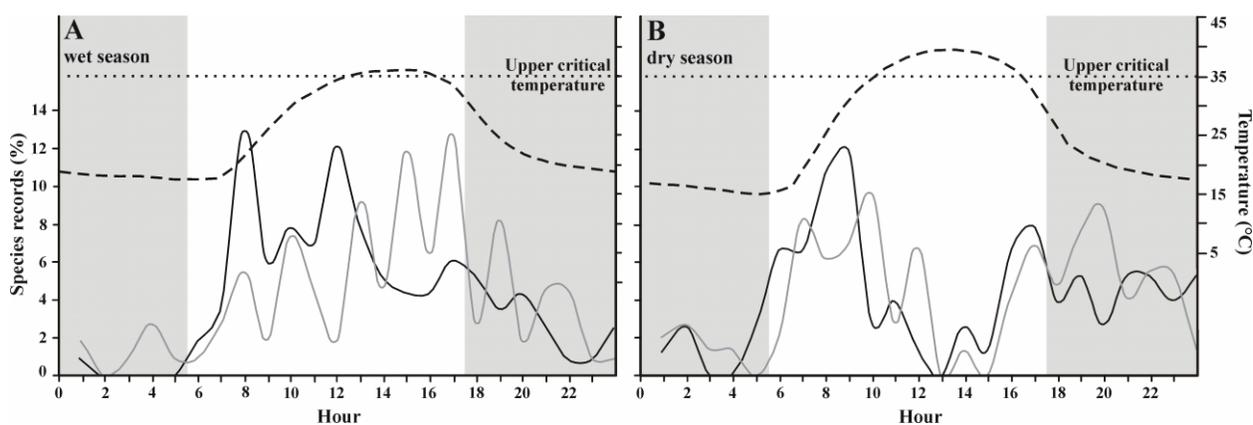


Figure 3. Percentage of hourly activity of collared peccary (black solid line) and of white-lipped peccary (gray solid line) during the wet (A) and dry season (B). Average hourly temperature generated from the data collected by a sensor installed in the open field (dashed line) in each season. Upper critical temperature

(35°C) for peccaries (Zervanos, 1975) represented by the dotted line. Nighttime periods represented with gray background.

3.3 Niche breadth and overlap

Both species were similar in their use of the defined thermal ranges. The niche overlap was considered high (above one) during both periods, which indicates that both peccary species used certain portions of the gradients more intensively than others. This preference results in common resource use (Fig. 4). The highest overlap between species in both periods was observed on the thermal gradient between 20-25 and 25-30°C. However, during the dry period, a significant increase in niche amplitude on the thermal axis and consequently an overlap reduction was recorded (Fig. 4A and B). The habitat gradient demonstrated that the species exhibit restricted activity with lower flooding intensity during the wet season (Fig. 4C). During the dry period, a reduction in the use of the seasonally dry forests and a significant increase in the use of the seasonally flooded forests were recorded (Fig. 4D). Again, a significant increase in the niche breadth of both species during the dry period was associated with a reduction in the degree of niche overlap (Fig. 4D). In the shrub zones, there was no record of peccaries in any of the periods evaluated. The temporal overlap also increased during drought (from 0.74 to 0.82 for Pianka's index, with a value of one indicating maximum overlap), although the niche breadth was increased during the dry period relative to the wet period (Fig. 2).

4. Discussion

The two species were similar regarding their exploitation of the thermal gradient and responses to the seasonal variations, as previously reported for other niche dimensions tested in the Pantanal (Desbiez *et al.* 2009b, Keuroghlian *et al.* 2009a). The peccaries showed extensive overlap and similar niche breadth values in both periods evaluated. Furthermore, the two species exhibited a clear preference for the thermal range between 20 and 30°C and avoided the extreme ends of the gradient. During the dry season, the species expanded their niche breadth and displayed higher activity in the cooler temperature classes (below 20°C). High temperatures and low humidity levels associated with low water availability are restrictive for maintaining daytime activity once evaporative cooling becomes inadequate to avoid thermal stress; thus, the dehydration risk increases (Oke 1978, Cain *et al.* 2006). This situation is most likely the main

reason for the changes in activity patterns found for the collared and white-lipped peccaries in the present study.

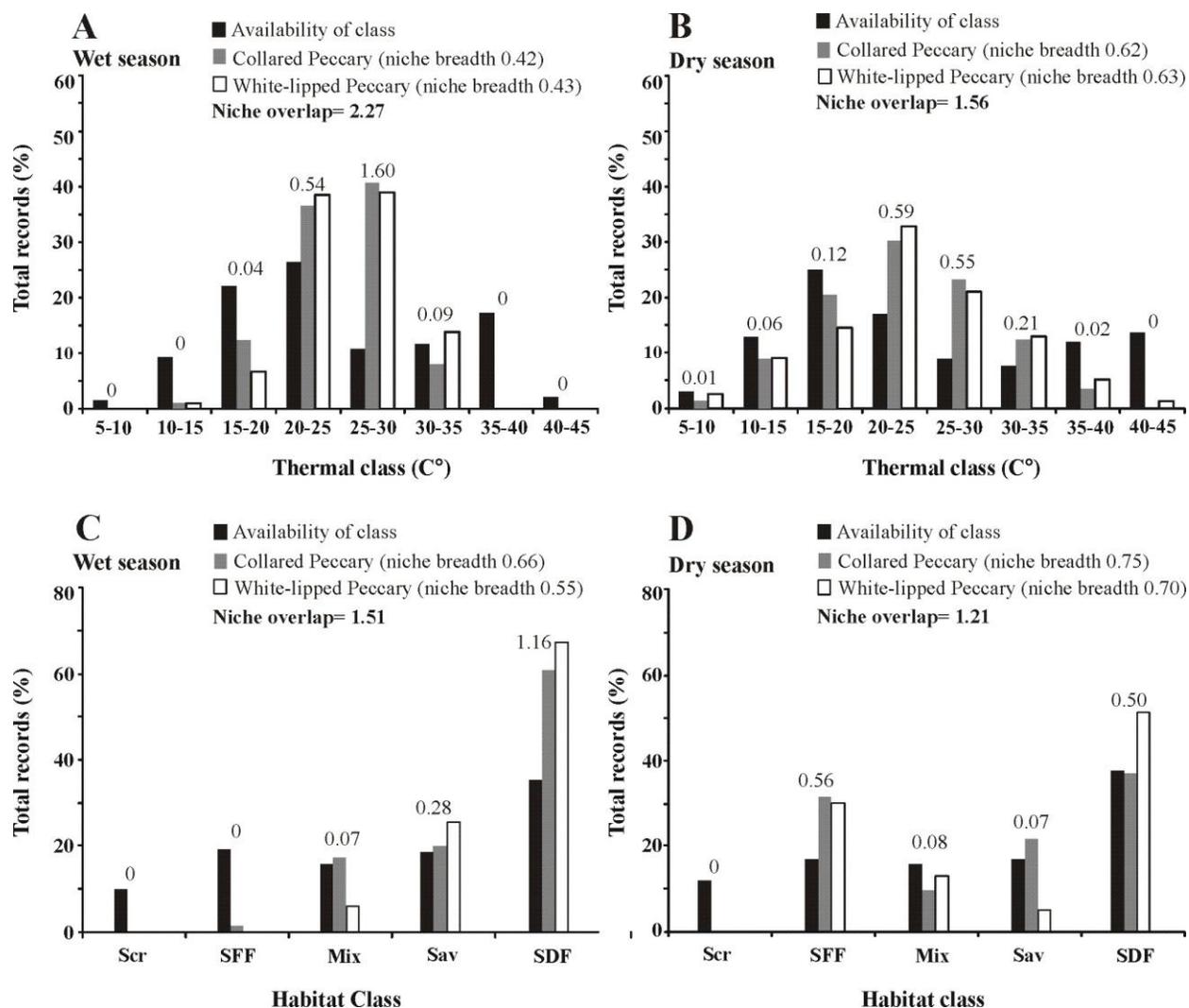


Figure 4. Hurlbert's niche overlap calculated for two dimensions shared by collared peccaries; temperature (A-wet season and B-dry season) and habitat classes (C-term and D-dry season). Black bars represent the percentage of resource available in each class. Gray and white bars represent the percentage of use of collared and white-lipped peccaries in each class, respectively. Values expressed above the bars represent the species overlaps in each class, so that their sum gives the total overlay (showed in top of each graph).

The seasonal activity change found for the collared peccaries is consistent with results obtained in the arid regions of the southwestern United States, where this species tends to increase its crepuscular and nocturnal activity during the summer months (Eddy 1961, Zervanos & Hadley 1973, Bigler 1974, Zervanos & Day 1977, Bissonette 1978, Donkin 1985, Ilse &

Hellgren 1995, SOWLS 1997, Green *et al.* 2001). Eddy (1961) considered collared peccaries to be daytime foragers, with a strong tendency to react to temperature because of their prolonged activity during the day under mild winter temperatures and their restriction of foraging to early morning and late afternoon on hot summer days. The activity pattern of this species in our study was strongly correlated with air temperature during the dry period (Table 3). Similar results were found at the same time of the year on the Paraguayan Chaco (Taber *et al.* 1994). This region is located near the Pantanal and has the same climatic seasonality, although it is significantly drier. In contrast, Gomez *et al.* (2005) reported that 75% of the collared peccary records occurred during the daytime in the Bolivian Amazon, even during the dry period. Thus, in constantly shadowed environments, such as evergreen forests, it is possible to maintain daytime activity. Unlike the results of our study and other studies previously mentioned, Oliveira-Santos (2009) recorded crepuscular-nocturnal activity throughout the year for collared peccaries in the southern Pantanal. Although the author suggests that this activity pattern may be associated with the high, regional temperatures, this explanation is unlikely due to the small climate differences between the southern and northern Pantanal.

During the wet season, we recorded the activity of white-lipped peccaries mainly in the afternoon, with little nocturnal activity. This pattern is similar to that observed in tropical rainforests (Carrillo *et al.* 2002, Gomez *et al.* 2005, Tobler *et al.* 2009) and in the southern Pantanal (Oliveira-Santos 2009). In our study, the white-lipped and collared peccaries also significantly changed their activity pattern during the dry season and increased their nocturnal activity. Although there is no information regarding the effects of high temperatures on the metabolism of white-lipped and collared peccaries, our findings indicated that their activities are correlated with the air temperature. Above 35°C (upper critical maximum for collared peccaries; Zervanos, 1975), both species clearly reduced their activity. This reduction may explain the low activity recorded during the hottest hours of the day (between h 10 and 15) during the dry period, when the air temperature often exceeds this threshold (Fig. 3B). Similar changes in the activity pattern have been observed in the Cerrado. In this region, the species were considered inactive between h 12 and 19 during the drought period, and higher activity was recorded in the morning and during the night (Jácomo 2004). Certain authors suggest that changes in white-lipped

peccary movements during wet and dry periods may be primarily due to water rather than food availability (Reyna-Hurtado *et al.* 2009).

In this scenario, we believed that competition in the water catchments should intensify with the succession of dry days and that competition by interference could alter the usage pattern of collared peccaries in this environment. A similar situation was demonstrated for competition between elephants and other herbivores at water bodies in Africa (Valeix *et al.* 2007). However, the white-lipped peccaries infrequently used these environments in our study. On one of these infrequent occasions, part of a pack spent over two continuous hours sleeping on the shaded banks of one of the sampled water catchments (on 08/16/2012 between 11:24 AM and 13:27 PM). This usage pattern had already been recorded visually and through photographs by members of our research group on other occasions. In contrast, the high frequency of collared peccary activity recorded at the catchments during the hottest hours of the day indicates a possible use of these environments for drinking and thermoregulation in muddy areas (Solws, 1997). Despite the capacity of endotherms to maintain a fixed body temperature in a wide range of thermal environments, the maintenance of this body temperature may come with a significant energy or water cost (Porter & Kearney, 2009). Even with all the mentioned adaptations for survival in arid environments, it is estimated that collared peccaries in nature may lose up to 1.35 liters of water (nearly 10% of their total body water) on a hot summer day (Zervanos & Day 1977). We frequently recorded collared peccaries turning the soil and foraging along the water catchments banks, most likely searching for invertebrate species that comprise part of their diet in the Pantanal (Sicuro & Oliveira 2002, Desbiez *et al.* 2009b). This type of observation suggests additional use of these sites for feeding by collared peccaries.

Collared and white-lipped peccaries clearly avoided areas with intense flooding even though these animals are recognized as good swimmers (Solws, 1997). However, other species of large mammals such as the lowland tapir (*Tapirus terrestris*), red brocket deer (*Mazama americana*) and giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) were recorded in the same areas during the same period. The preference of peccaries for non flooded sites has already been reported in a study in the southern Pantanal (Desbiez *et al.* 2009b). In the Peruvian Amazon, collared peccaries focus their activities in dry areas during periods of flooding, whereas white-lipped peccaries maintain their activities in flooded areas (Bodmer 1990). The significant

increase in niche breadth and the use of seasonally flooded forests during the dry period are other indications from our study of the low flooding tolerance of the peccaries. The intense use of seasonally dry forests may reflect a preference for non-flooded areas and may be associated with the availability of resources, such as fruits, and the presence of mineral licks. This habitat type includes areas with a high palm tree density, especially acuri (*Scheelea phalerata*) and other dicotyledonous species whose fruits are the most consumed items by peccaries during the wet season in the Pantanal (Desbiez & Keuroghlian 2009, Desbiez *et al.* 2009b, Keuroghlian *et al.* 2009b). Furthermore, nearly all mineral licks known in the region are found in seasonally dry forests. This mineral licks distribution is certainly an additional attraction because the peccaries are among the species that are most likely to practice geophagy in the studied area (Coelho 2006).

The increased use of forest habitats rather than open areas by peccaries during the dry period was expected because of the strong association previously shown between the two species and the presence of densely forested areas (Bodmer 1990, Fragoso 1998, Keuroghlian *et al.* 2004, Desbiez *et al.* 2009b, Keuroghlian *et al.* 2009b). However, the peccary activity in seasonally flooded forests during the dry period may reflect the search for resources and thermal comfort. When flood waters retreat from these environments, crustaceans, other invertebrates and fish that are dietary components for both species become available in dammed water bodies and in the soil (Desbiez *et al.* 2009b). Furthermore, the strong shading created by the dense canopy cover maintains the forest understory at lower temperatures than those in open areas. This cooling reduces evaporation and retains soil water or humidity even during the dry months (Hofmann 2009). In contrast, the lack of shrub class records may be partly explained by the extremely high density of thorny shrubs that hinder mobility and do not protect against solar radiation and high daytime temperatures. Other studies have shown that the low peccaries frequency in Pantanal shrub regions may be associated with low fruit availability (Keuroghlian *et al.* 2009b). The use of the grasslands and mixed vegetation followed an expected pattern because of the high availability of fruits during the year and minimal flooding during the wet period.

Competition by interference and overlap found between species in seasonally dry forests during the wet period may be important facts, even if this type of habitat is heavily represented in the studied region. However, it was during the dry season that we recorded behaviors that can be

interpreted as negative interference on collared peccaries (subordinate species) resulting from the activities of white-lipped peccaries (dominant species). For over seven consecutive minutes, a herd of collared peccaries foraged the soil consuming *cumbaru* fruits (*Dipteryx alata*, Fabaceae) in front of one of our camera traps. After displaying agitation, the herd left the area, departing in only one direction. Four minutes later, the same camera recorded the arrival of the first of a band of white-lipped peccaries from the direction opposite that taken by the departing collared peccaries. The white-lipped peccaries began to feed on the same types of fruits that were previously consumed by the collared peccaries (Fig. S1). This behavior of collared peccaries in relation to white-lipped peccaries have been described elsewhere (Keuroghlian *et al.* 2004). We believe this record shows some of the direct effects of interference competition such as avoidance of subordinated and harassment and theft of resources by dominant species (Carothers & Jaksic 1984). The collared peccaries likely used their extremely keen sense of smell (Sowls 1997) and vocalization to avoid an encounter with the white-lipped peccaries. The early detection (by sound or smell) of a dominant species by a subordinate one has been reported as an efficient mechanism to enhance evasive action to avoid unwanted encounters between mammalian species (Dickman 1991, Carver *et al.* 2011).

In this context, the significant difference detected in our study between the species activity patterns may indicate the existence of a time partition as a means to maintain coexistence and minimize the direct effects of interference interactions between the two potentially competing species (Carothers & Jaksic 1984, Kronfeld-Schor & Dayan 2003). Considering time as an independent axis, temporal partitioning as a consequence of competition by interference is expected. This concept has been successfully tested in studies regarding other mammalian species (Valeix *et al.* 2007, Di Bitetti *et al.* 2009, Lucherini *et al.* 2009, Schwartz *et al.* 2010), and its use has been suggested as a means to reduce competition between peccaries (Taber *et al.* 1994). If our results suggest that the high temperatures associated with water shortages during the dry period can inhibit temporal partitioning, then it was demonstrated that the possible increase in competition between species can be minimized by expanding into other niche dimensions. This effect was observed using the different habitat classes. Thus, our results do not fully support our hypothesis that the environmental conditions during the dry period would lead to greater niche overlap between peccaries. High, regional habitat diversity seems to be an

important factor in mitigating competition, which could favor the coexistence of two competing species (Connell 1980, Schmidt *et al.* 2000). Furthermore, it is important to consider that during the evolutionary process, the peccaries coexisted during periods when conditions that promote competition were highly likely. An example is the great drought registered in central Brazil during the last Pleistocene glaciations (Assine & Soares 2004, Junk *et al.* 2006). Therefore, environmental changes associated with current climate seasonality may not be significantly stressful, especially in a protected area where other factors such as human disturbance are minimized.

5. Conclusions

The results partially support our hypothesis. The high temperatures associated with water shortage in dry season accentuated the temporal overlap between the species due to the reduction of daytime activity. However, in this period there was a habitat overlap reduction compared to wet period where peccaries avoided the flooded areas. Both peccaries exhibited a preference for the thermal range between 20 and 30°C and avoided the extreme ends of the gradient. The activity patterns of both species exhibited significant correlation with air temperature and strong reduction of activity when the air temperature exceeded 35°C. This result is important because it confirms in field conditions the upper critical maximum temperature found by Zervanos (1975) for collared peccary in controlled laboratory conditions. Furthermore, our data show the great similarity of the two species in terms of their thermal requirements and expands the little knowledge about the responses of white-lipped peccary to environmental factors. In periods of high spatial overlap the time partitioning appears to be a viable mechanism to reduce competition by peccaries since any other factor limits their activities.

6. Acknowledgements

Thanks to Danton da Silva Junior, for the tireless assistance with the thermometers; to Sandra Maria Hartz, Andreas Kindel and Carlos Benhur Kasperfor reviewing the manuscript; to SESC Pantanal and all staff who contributed to this work. We are especially grateful to SESC managers Leopoldo G. Brandão, Waldir Valutki, Silvia Kataoka and Cristina Cuiabália. G. S. Hofmann, I.

P. Coelho, V. A. G. Bastazini are grateful to CAPES for the scholarship. Work by L.F.B. Oliveira was supported by CNPq fellowship and grant.

7. References

- AB`SÁBER, A. N. 2006. O Pantanal Mato-Grossense e a teoria dos refúgios e redutos. Brasil: paisagens de exceção, pp. 11-74. Ateliê Editorial, São Paulo.
- ADÁMOLI, J. 1999. Los humedales del Chaco y del Pantanal. Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica, pp. 85-93
MAB-UNESCO-Universidad de Buenos Aires.
- ALBERTAD, S., C. A. RAMOTNIKB, and C. G. SCHMITTC. 2004. Collared Peccary range expansion in northwestern New Mexico. *Southwestern Naturalist* 49: 524-528.
- ALHO, C. J. R., and T. E. LACHER. 1991. Mammalian conservation in the Pantanal of Brazil. *In* M. e. S. Mares (Ed.). *Latin American mammalogy, history, biology, and conservation*. University of Oklahoma Press.
- ALHO, C. J. R., T. E. LACHER, and H. C. GONCALVES. 1988. Environmental Degradation in the Pantanal Ecosystem - in Brazil, the Worlds Largest Wetland Is Being Threatened by Human Activities. *Bioscience* 38: 164-171.
- ALHO, C. J. R., S. MAMEDE, K. BITENCOURT, and M. BENITES. 2011. Introduced species in the Pantanal: implications for conservation. *Brazilian Journal of Biology* 71: 321-325.
- ALHO, C. J. R., and J. SABINO. 2012. Seasonal Pantanal flood pulse: implications for biodiversity conservation - a review. *Oecologia Australis* 16: 958-978.
- ALTRICHTER, M., E. CARRILLO, J. SAENZ, and T. K. FULLER. 2001. White-lipped peccary (*Tayassu pecari*, Artiodactyla: Tayassuidae) diet and fruit availability in a Costa Rican rain forest. *Rev Biol Trop* 49: 1183-1192.
- ALTRICHTER, M., C. DREWS, J. C. SAENZ, and E. CARRILLO. 2002. Time budget of the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) in a Costa Rican Rain Forest. *Biotropica* 34: 136-143.
- ALTRICHTER, M., A. TABER, H. BECK, R. REYNA-HURTADO, L. LIZARRAGA, A. KEUROGHLIAN, and E. W. SANDERSON. 2012a. Range-wide declines of a key Neotropical ecosystem architect, the Near Threatened white-lipped peccary *Tayassu pecari*. *Oryx* 46: 87-98.
- ALTRICHTER, M., A. TABER, H. BECK, R. REYNA-HURTADO, L. LIZARRAGA, A. KEUROGHLIAN, and E. W. SANDERSON. 2012b. Range-wide declines of a key Neotropical ecosystem architect, the Near Threatened white-lipped peccary *Tayassu pecari*. *Oryx* 46: 87-97.
- ALTRICHTER, M., A. TABER, A. NOSS, and L. MAFFEI. 2013. *Catagonus wagneri*. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN.
- ANA. 2005. Strategic action program for the integrated management of the Pantanal and the Upper Paraguay River Basin. ANA/GEF/PNUMA/OEA., Brasília.
- ANGILLETTA JR, M. J. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press Inc., New York, USA.
- ARIEIRA, J., and C. NUNES DA CUNHA. 2006. Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal Norte, MT, Brasil. *Acta bot. bras.* 20: 569-580
- ASSINE, M. L. 2005. River avulsions on the Taquari megafan, Pantanal wetland, Brazil. *Geomorphology* 70: 357-371.
- ASSINE, M. L., and P. C. SOARES. 2004. Quaternary of the Pantanal, west-central Brazil. *Quaternary International* 114: 23-34.
- AUBLET, J., M. FESTA-BIANCHET, D. BERGERO, and B. BASSANO. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* 159: 237-247.
- BABER, D. W., and B. E. COBLENTZ. 1986. Density, Home Range, Habitat Use, and Reproduction in Feral Pigs on Santa Catalina Island. *Journal of Mammalogy* 67: 512-525
- BARRETO, G. R., O. E. HERNANDEZ, and J. OJASTI. 1997a. Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology* 241.

- BARRETO, G. R., O. E. HERNANDEZ, and J. OJASTI. 1997b. Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology* 241: 279-284.
- BARRIOS-GARCIA, M. N., and S. A. BALLARI. 2012. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review. *Biological Invasions* 14: 2283-2300.
- BECK, H. 2005. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. *In* P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme and S. B. Vander (Eds.). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment.*, pp. 77–115. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- BECK, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy* 87: 519-530.
- BEIRIGO, R. M., P. V. TORRADO, J. L. STAPE, E. G. COUTO, and G. R. P. ANDRADE. 2011. Solos da Reserva Particular do Patrimônio Natural SESC Pantanal. SESC, Departamento Nacional, Rio de Janeiro
- BEZERRA, M. A. O., and A. A. MOZETO. 2008. Deposição de carbono orgânico na planície de inundação do rio Paraguai durante o Holoceno Médio. *Oecologia Brasiliensis* 12: 155-171.
- BIAS, M. A., and M. L. MORRISON. 2006. Habitat selection of the salt marsh harvest mouse and sympatric rodent species. *Journal of Wildlife Management* 70: 732-742.
- BIEBER, C., and T. RUF. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology*, 42: 1203-1213.
- BIGLER, W. J. 1974. Seasonal Movements and Activity Patterns of Collared Peccary. *Journal of Mammalogy* 55: 851-855.
- BISSONETTE, J. A. 1978. The Influence of Extremes of Temperature on Activity Patterns of Peccaries. *The Southwestern Naturalist* 23: 339-346.
- BLAUSTEIN, A. R. 1980. Behavioral aspects of competition in a three-species rodent guild of coastal southern California. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 247-255
- BLAUSTEIN, A. R. 1981. Population fluctuations and extinctions of small rodents in coastal southern California. *Oecologia* 48: 71-78.
- BODMER, R. E. 1990. Responses of Ungulates to Seasonal Inundations in the Amazon Floodplain. *Journal of Tropical Ecology* 6: 191-201.
- BORCARD, D., F. GILLET, and S. P. LEGENDRE. 2011. *Numerical ecology with R.* Springer Science+ Business Media.
- BRANDÃO, L. G., P. T. Z. ANTAS, L. F. B. OLIVEIRA, M. T. J. PÁDUA, N. C. PEREIRA, and W. W. VALUTKY. 2008. Plano de Manejo da Reserva Particular de Patrimônio Natural do SESC Pantanal. SESC, Departamento Nacional Rio de Janeiro.
- BRASIL. 1982. Folha SD. 21 Cuiabá: Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Ministério das Minas e Energia. Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil.
- CAIN, J. W., P. R. KRAUSMAN, S. S. ROSENSTOCK, and J. C. TURNER. 2006. Mechanisms of thermoregulation and water balance in desert ungulates. *Wildlife Society Bulletin* 34: 570-581.
- CAROTHERS, J. H., and F. M. JAKSIC. 1984. Time as a Niche Difference - the Role of Interference Competition. *Oikos* 42: 403-406.
- CARRILLO, E., J. C. SAENZ, and T. K. FULLER. 2002. Movements and activities of white-lipped peccaries in corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation* 108: 317-324.
- CARVER, B. D., M. L. KENNEDY, A. E. HOUSTON, and S. B. FRANKLIN. 2011. Assessment of temporal partitioning in foraging patterns of syntopic Virginia opossums and raccoons. *Journal of Mammalogy* 92: 134-139.
- CASE, T. J., and M. E. GILPIN. 1974. Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71: 3073-3077.

- CATLING, P. C. 1986. *Rattus-Lutreolus*, Colonizer of Heathland After Fire in the Absence of *Pseudomys* Species. *Wildlife Research* 13: 127-139.
- CHAPMAN, R. N. 1928. Temperature as an Ecological Factor in Animals. *The American Naturalist* 62: 298-310.
- COELHO, I. P. 2006. Relações entre barreiros e a fauna de vertebrados no nordeste do Pantanal, Brasil. PhD Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- COLLIN, A., J. VAN MILGEN, S. DUBOIS, and J. NOBLET. 2001. Effect of high temperature and feeding level on energy utilization in piglets. *Journal of Animal Science* 79: 1849-1857.
- CONNELL, J. H. 1980. Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past. *Oikos* 35: 131-138.
- CORDEIRO, J. L. P. 2004. Estrutura e heterogeneidade da paisagem de uma unidade de conservação no nordeste do Pantanal (RPPN SESC Pantanal), Mato Grosso, Brasil : efeitos sobre a distribuição e densidade de antas (*Tapirus terrestris*) e de cervos-do-pantanal (*Blastocerus dichotomus*). PhD Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- CORDEIRO, J. L. P., L. F. B. OLIVEIRA, and H. HASENACK. 2008. Mudanças na paisagem de uma unidade de conservação no Pantanal de Mato Grosso, Brasil. *Diálogo* 13: 93-115.
- COSTA, M. P. F., and K. H. TELMER. 2006. Utilizing SAR imagery and aquatic vegetation to map fresh and brackish lakes in the Brazilian Pantanal wetland. *Remote Sensing of Environment* 105: 204-213.
- CUEVAS, M. F., R. A. OJEDA, and F. M. JAKSIC. 2013. Multi-scale patterns of habitat use by wild boar in the Monte Desert of Argentina. *Basic and Applied Ecology* 14: 320-328.
- CULLEN JR., L., R. E. BODMER, and C. V. PADUA. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* 95: 49-56.
- D'ELÍA, G. 2004. Acerca de la mastozoología uruguaya. *Mastozoología neotropical* 11: 3-6.
- DARMON, G., C. CALENGE, A. LOISON, J.-M. JULLIEN, D. MAILLARD, and J.-F. LOPEZ. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35: 44-53.
- DAVIS, M. A. 2003. Does competition from new species threaten long-term residents with extinction? *Bioscience* 53: 481-489.
- DESBIEZ, A. L. J., R. E. BODMER, and S. A. SANTOS. 2009a. Wildlife habitat selection and sustainable resources management in a Neotropical wetland. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 1: 011-020.
- DESBIEZ, A. L. J., and A. KEUROGHLIAN. 2009. Can bite force be used as a basis for niche separation between native peccaries and introduced feral pigs in the Brazilian Pantanal? *Mammalia* 73: 369-372.
- DESBIEZ, A. L. J., A. KEUROGHLIAN, B. M. BEISIEGEL, E. P. MEDICI, A. GATTI, A. R. M. PONTES, ... & and L. B. DE ALMEIDA. 2012. Avaliação do risco de extinção do cateto Pecari tajacu Linnaeus, 1758, no Brasil. *Brasil. Biodiversidade Brasileira* 1: 74-83.
- DESBIEZ, A. L. J., A. KEUROGHLIAN, U. PIOVEZAN, and R. E. BODMER. 2011. Invasive species and bushmeat hunting contributing to wildlife conservation: the case of feral pigs in a Neotropical wetland. *Oryx* 45: 78-83.
- DESBIEZ, A. L. J., S. A. SANTOS, A. KEUROGHLIAN, and R. E. BODMER. 2009b. Niche Partitioning among White-Lipped Peccaries (*Tayassu Pecari*), Collared Peccaries (*Pecari Tajacu*), and Feral Pigs (*Sus Scrofa*). *Journal of Mammalogy* 90: 119-128.
- DEXTER, N. 1998. The influence of pasture distribution and temperature on habitat selection by feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 25: 547-559.
- DEXTER, N. 1999. The influence of pasture distribution, temperature and sex on home-range size of feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 26: 755-762.

- DI BITETTI, M. S., Y. E. DI BLANCO, J. A. PEREIRA, A. PAVIOLO, and I. J. PEREZ. 2009. Time Partitioning Favors the Coexistence of Sympatric Crab-Eating Foxes (*Cerdocyon thous*) and Pampas Foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90: 479-490.
- DICKMAN, C. R. 1991. Mechanisms of Competition among Insectivorous Mammals. *Oecologia* 85: 464-471.
- DONKIN, R. A. 1985. The Peccary - with Observations on the Introduction of Pigs to the New-World. *Transactions of the American Philosophical Society* 75: 1-143.
- DUCROCQ, S. 1994. Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the artiodactyl family Tayassuidae. *Palaeontology* 37: 765-779
- EASTMAN, J. R. 2006. Idrisi Andes. Guide to GIS and image processing. Clark Labs, Worcester, USA.
- EDDY, T. A. 1961. Foods and Feeding Patterns of the Collared Peccary in Southern Arizona. *The Journal of Wildlife Management* 25: 248-257.
- FERNANDES, I. M., C. A. SIGNOR, and J. PENHA. 2010. Biodiversidade no Pantanal de Poconé. Centro de Pesquisa do Pantanal, Cuiabá.
- FLETCHER JR, R. J., and R. L. HUTTO. 2008. Partitioning the multi-scale effects of human activity on the occurrence of riparian forest birds. *Landscape Ecology* 23: 727-739.
- FONSECA, C., and F. CORREIA. 2008. O javali. Mirandela.
- FRAGOSO, J. M. V. 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. *Biotropica* 30: 458-469.
- FRAGOSO, J. M. V. 1999. Perception of scale and resource partitioning by peccaries: Behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy* 80: 993-1003.
- FRAZER, G. W., C. D. CANHAM, and K. P. LERTZMAN. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem, Burnaby, USA.
- GABOR, T. M., and E. C. HELLGREN. 2000. Variation in peccary populations: landscape composition or competition by an invader? *Ecology* 81: 2509-2524.
- GABOR, T. M., E. C. HELLGREN, and N. J. SILVY. 1997. Renal morphology of sympatric suiforms: Implications for competition. *Journal of Mammalogy* 78: 1089-1095.
- GABOR, T. M., E. C. HELLGREN, and N. J. SILVY. 2001. Multi-scale habitat partitioning in sympatric suiforms. *Journal of Wildlife Management* 65: 99-110.
- GOMEZ, H., R. B. WALLACE, G. AYALA, and R. TEJADA. 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 91-95.
- GONÇALVES, H. C., M. A. MERCANTE, and E. T. SANTOS. 2011. Hydrological cycle. *Brazilian Journal of Biology* 71: 241-253.
- GONGORA, J., C. BIONDO, J. D. COOPER, A. TABER, A. KEUROGHLIAN, M. ALTRICHTER, and S. GONZÁLEZ. 2011. Revisiting the species status of *Pecari maximus* van Roosmalen et al., 2007 (Mammalia) from the Brazilian Amazon. *Bonn zoological Bulletin* 60: 95-101.
- GONGORA, J., S. MORALES, J. E. BERNAL, and C. MORAN. 2006. Phylogenetic divisions among Collared peccaries (*Pecari tajacu*) detected using mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 1-11.
- GONGORA, J., and C. MORAN. 2005. Nuclear and mitochondrial evolutionary analyses of Collared, White-lipped, and Chacoan peccaries (Tayassuidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 181-189.
- GONGORA, J., R. REYNA-HURTADO, H. BECK, A. TABER, M. ALTRICHTER, and A. KEUROGHLIAN. 2013. *Pecari tajacu*. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN.
- GONZÁLEZ, E. M. 2001. Guía de campo de los mamíferos de Uruguay. Sociedade Uruguaya para la Conservación de la Naturaleza, Montevideo.
- GOTELLI, N. J., and G. L. ENTSMINGER. 2012. EcoSim 7.72. Acquired Intelligence, Inc.

- GRAVES, H. B. 1984. Behavior and ecology of wild and feral swine(*Sus scrofa*). *Journal of Animal Science* 58: 482-492.
- GREEN, M. C., L. A. HARVESON, and L. E. LOOMIS. 2001. Habitat selection by collared peccaries in Trans-Pecos Texas. *Southwestern Naturalist* 46: 246-251.
- GROVES, C., and P. GRUBB. 2011. *Ungulate taxonomy*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- GUVEREVITCH, J., and D. K. PADILHA. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *TRENDS in Ecology and Evolution* 19: 470-474.
- HAMILTON, S. K., S. J. SIPPEL, and J. M. MELACK. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archiv Fur Hydrobiologie* 137: 1-23.
- HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER, and P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis *Palaeontol. Electronica* 4: 1-9.
- HARRIS, J. M., and L. LI-PING. 2007. Superfamily Suidea. *In* D. R. Protero and S. E. Voss (Eds.). *The evolution of artiodactyls*, pp. 130-150. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- HASENACK, H., J. L. P. CORDEIRO, and G. S. HOFMANN. 2010. Macroclima, o clima regional, e Mesoclima, o clima local. O clima na Reserva do Patrimônio Natural SESC Pantanal, pp. 62-85. Sesc, Departamento Nacional, Rio de Janeiro.
- HAYS, R. L., C. SUMMERS, and W. SEITZ. 1981. *Estimating Wildlife Habitat Variables*. U.S.D.I. Fish and Wildlife Service Washington D.C., USA.
- HOFMANN, G. S. 2009. *Relações entre a temperatura do ar e a estrutura de formações vegetais no norte do Pantanal de Mato Grosso*. PhD Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- HOFMANN, G. S., L. F. B. OLIVEIRA, and H. HASENACK. 2010. Microclima e a estrutura de formações vegetais. O clima na Reserva Particular do Patrimônio Natural SESC Pantanal, pp. 12-59. SESC, Departamento Nacional, Rio de Janeiro.
- HONE, J. 2012. *Applied population and community ecology: the case of feral pigs in Australia*. John Wiley & Sons.
- HUEY, R. B., and P. E. HERTZ. 1984. Is a Jack-of-All-Temperatures a Master of None. *Evolution* 38: 441-444.
- HURLBERT, S. H. 1978. Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. *Ecology* 59: 67-77.
- HUTCHESON, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of theoretical Biology* 29: 151-154.
- HUTCHINSON, G. E. 1951. Copepodology for the Onithologist. *Ecology* 32: 571-577.
- HUYNH, T. T. T., A. J. A. AARNINK, M. W. A. VERSTEGEN, W. J. J. GERRITS, M. J. W. HEETKAMP, B. KEMP, and T. T. CANH. 2005. Effects of increasing temperatures on physiological changes in pigs at different relative humidities. *Journal of Animal Science* 83: 1385-1396.
- ILSE, L. M., and E. C. HELLGREN. 1995. Resource Partitioning in Sympatric Populations of Collared Peccaries and Feral Hogs in Southern Texas. *Journal of Mammalogy* 76: 784-799.
- INMET. 1992. *Normais climatológicas (1961-90)*. Instituto Nacional de Meteorologia, Ministério da Agricultura, Brasília.
- IRIONDO, M. 1993. *Geomorphology and late Quaternary of the Chaco*. *Geomorphology* 7 289-303
- JÁCOMO, A. T. A. 2004. *Ecologia manejo e conservação do queixada *Tayassu pecari* no Parque Nacional das Emas e em propriedades rurais de seu entorno*. PhD Dissertation. Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- JÁCOMO, A. T. A., M. M. FURTADO, C. K. KASHIVAKURA, J. MARINHO-FILHO, R. SOLLMANN, N. M. TÔRRES, and L. SILVEIRA. 2013. White-lipped peccary home-range size in a protected area and farmland in the central Brazilian grasslands. *Journal of Mammalogy* 94: 137-145.
- JOHNSTON, I. A., and A. F. BENNETT. 1996. *Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. Cambridge University Press, New York, USA.

- JUNK, W. J., C. NUNES DA CUNHA, K. M. WANTZEN, P. PETERMANN, C. STRUSSMANN, M. I. MARQUES, and J. ADIS. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.
- KEUROGHLIAN, A., A. DESBIEZ, R. REYNA-HURTADO, M. ALTRICHTER, H. BECK, A. TABER, and J. M. V. FRAGOSO. 2013. *Tayassu pecari*. IUCN Red List of Threatened Species. IUCN.
- KEUROGHLIAN, A., A. L. J. DESBIEZ, B. M. BEISIEGEL, E. P. MEDICI, A. GATTI, A. R. M. PONTES, ... , and L. B. & DE ALMEIDA. 2012. Avaliação do risco de extinção do queixada *Tayassu pecari* Link, 1795, no Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 1: 84-102.
- KEUROGHLIAN, A., and D. P. EATON. 2008a. Fruit availability and peccary frugivory in an isolated Atlantic forest fragment: Effects on peccary ranging behavior and habitat use. *Biotropica* 40: 62-70.
- KEUROGHLIAN, A., and D. P. EATON. 2008b. Importance of rare habitats and riparian zones in a tropical forest fragment: preferential use by *Tayassu pecari*, a wide-ranging frugivore. *Journal of Zoology* 275: 283-293.
- KEUROGHLIAN, A., D. P. EATON, and A. L. J. DESBIEZ. 2009a. Habitat use by Peccaries and Feral Pigs of the Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Suiform Soundings* 8: 9-17.
- KEUROGHLIAN, A., D. P. EATON, and A. L. J. DESBIEZ. 2009b. The response of a landscape species, white-lipped peccaries, to seasonal resource fluctuations in a tropical wetland, the Brazilian pantanal. *Journal of Biodiversity and Conservation* 1: 87-97.
- KEUROGHLIAN, A., D. P. EATON, and W. S. LONGLAND. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation* 120: 411-425.
- KILTIE, R. A. 1981. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 13: 234-236.
- KILTIE, R. A. 1982. Bite Force as a Basis for Niche Differentiation between Rain-Forest Peccaries (*Tayassu-Tajacu* and *Tayassu-Pecari*). *Biotropica* 14: 188-195.
- KILTIE, R. A., and J. TERBORGH. 1983. Observations on the Behavior of Rain Forest Peccaries in Perú: Why do White-lipped Peccaries Form Herds? *Zeitschrift für Tierpsychologie* 62: 241-255.
- KOVACH, W. L. 2011. Oriana – Circular Statistics for Windows, ver. 4. Kovach Computing Services, Pentraeth, UK.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, Publishers, New York, USA.
- KRONFELD-SCHOR, N., and T. DAYAN. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 153-181.
- LOVERDE-OLIVEIRA, S. M., V. L. M. HUSZAR, and I. FANTIN-CRUZ. 2007. Implications of the flood pulse on morphometry of a Pantanal lake (Mato Grosso state, Central Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensis* 19(4), : 253-261.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS, and M. DE POORTER. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group, World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand.
- LUCHERINI, M., J. I. REPPUCCI, R. S. WALKER, M. L. VILLALBA, A. WURSTTEN, G. GALLARDO, A. IRIARTE, R. VILLALOBOS, and P. PEROVIC. 2009. Activity Pattern Segregation of Carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* 90: 1404-1409.
- MACHADO, A. B. M., G. M. DRUMMOND, and A. P. PAGLIA. 2008. Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. MMA, Brasília.
- MAGNUSON, J. J., L. B. CROWDER, and P. A. MEDVICK. 1979. Temperature as an Ecological Resource. *American Zoologist* 19: 331-343.
- MARSHALL, L. G. 1988. Land Mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76: 380-388.

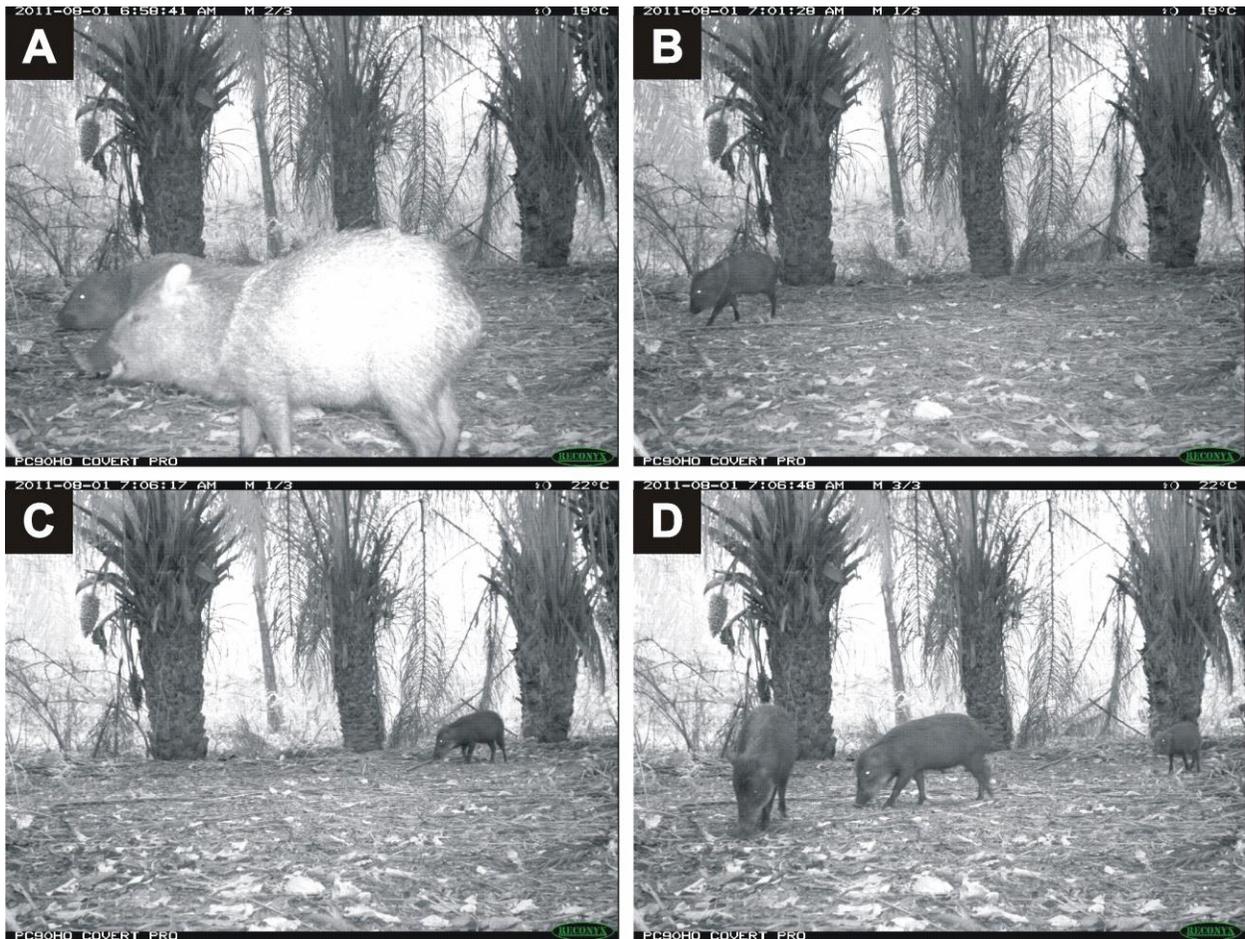
- MAYER, J. J., and P. N. BRANDT. 1981. Identity, distribution, and natural history of the peccaries, Tayassuidae. In M. A. M. H. H. Genoways (Ed.). Mammalian Biology in South America, pp. 433-455. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville.
- MCCOY, J., and K. JOHNSTON. 2002. Using ArcGIS spatial analyst. Esri.
- MERCANTE, M. A., S. C. RODRIGUES, and J. L. S. ROSS. 2011. Geomorphology and habitat diversity in the Pantanal. *Brazilian Journal of Biology* 71: 233-240.
- MITTELBACH, G. G. C. E. S. A. S., MASSACHUSETTS. 400PP. 2012. Community Ecology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MOURÃO, G. M., M. E. COUTINHO, R. A. MAURO, T. W.M., and W. MAGNUSSON. 2002. Levantamentos aéreos de espécies introduzidas no Pantanal: porcos ferais (porco monteiro), gado bovino e búfalos. *Embrapa Pantanal Research Paper* 28: 1-22.
- MUSHINSKY, H. R., J. J. HEBRARD, and M. G. WALLEY. 1980. The Role of Temperature on the Behavioral and Ecological Associations of Sympatric Water Snakes. *Copeia*: 744-754.
- NATORI, Y., and W. P. PORTER. 2007. Model of Japanese serow (*Capricornis crispus*) energetics predicts distribution on Honsu, Japan. *Ecological Applications* 17: 1441-1459.
- NIMER, E. 1979. Climatologia do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- NOGUEIRA-FILHO, S. L. G., S. S. C. NOGUEIRA, and J. M. V. FRAGOSO. 2009. Ecological impacts of feral pigs in the Hawaiian Islands. *Biodiversity and Conservation* 8 3677-3683
- NOGUEIRA-NETO, P. 1973. A criação de animais indígenas vertebrados : peixes, anfíbios, répteis, aves, mamíferos. Tecnapis, São Paulo.
- NUNES DA CUNHA, C., and W. J. JUNK. 2004. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. *Applied Vegetation Science* 7: 103-110.
- NUNES DA CUNHA, C., W. J. JUNK, and H. F. LEITÃO-FILHO. 2007. Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. *Amazoniana* XIX: 159-184.
- OKE, T. R. 1978. Boundary Layer Climates. Methuen & Co. Ltd, London, UK.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. 1992a. Floodplain Murundus of Central Brazil - Evidence for the Termite-Origin Hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 8: 1-19.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. 1992b. The Vegetation of Brazilian Murundus - the Island-Effect on the Plant Community. *Journal of Tropical Ecology* 8: 465-486.
- OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R. 2009. Ecologia e conservação de ungulados florestais em uma área do Pantanal. PhD Dissertation. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande.
- OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R., R. M. DORAZIO, W. M. TOMAS, G. MOURAO, and F. A. S. FERNANDEZ. 2011. No evidence of interference competition among the invasive feral pig and two native peccary species in a Neotropical wetland. *Journal of Tropical Ecology* 27: 557-561.
- OLIVEIRA, J. R. T., V. L. M. SANDANIELO, C. R. PADOVANI, and F. F. ARAGON. 2007. Variabilidade pluviométrica decenal para a região sudeste do Estado de Mato Grosso. I Simpósio de Recursos Hídricos do Norte e Centro-Oeste, pp. 1-12. Associação Brasileira de Recursos Hídricos, Cuaibá.
- OLIVEIRA, L. F. B., J. L. P. CORDEIRO, and M. R. BARROETA. 2001. Segundo Relatório. Esturura e Heterogeneidade da Paisagem da Estância Ecológica do SESC Pantanal: Efeito Sobre a Riqueza e Densidade de Mamíferos Ungulados, p. 38, Rio de Janeiro.
- OLIVEIRA, L. F. B., J. L. P. CORDEIRO, and H. HASENACK. 2013. Padrões e tendências regionais em uma paisagem antropizada no norte do Pantanal: uma perspectiva espaço-temporal. In C. A. Peres, J. Barlow, T. A. Gardner and I. C. G. Vieira (Eds.). Conservação da biodiversidade em paisagens florestais antropizadas do Brasil, pp. 231-262. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.
- OLMOS, F. 1993. Diet of Sympatric Brazilian Caatinga Peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Journal of Tropical Ecology* 9: 255-258.

- PERES, C. A. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. . *Biological Conservation* 77: 115-123.
- PERSSON, L. 1985. Asymmetrical Competition: Are Larger Animals Competitively Superior? *The American Naturalist* 126: 261-266
- PONCE, V. M., and C. N. CUNHA. 1993. Vegetated Earthmounds in Tropical Savannas of Central Brazil - a Synthesis - with Special Reference to the Pantanal-Do-Mato-Grosso. *Journal of Biogeography* 20: 219-225.
- PORTER, W. P., and M. KEARNEY. 2009. Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19666-19672.
- POTT, A., A. K. M. OLIVEIRA, G. A. DAMASCENO, and J. S. V. SILVA. 2011. Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology* 71: 265-273.
- POTT, A., and V. J. POTT. 2004. Features and conservation of the Brazilian Pantanal wetland. *Wetlands Ecology and Management* 12: 547-552.
- PRIDDIS, E., R. RADER, M. BELK, B. SCHAALJE, and S. MERKLEY. 2009. Can separation along the temperature niche axis promote coexistence between native and invasive species? *Diversity and Distributions* 15: 682-691.
- REYNA-HURTADO, R., C. A. CHAPMAN, S. CALME, and E. J. PEDERSEN. 2012. Searching in heterogeneous and limiting environments: foraging strategies of white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*). *Journal of Mammalogy* 93: 124-133.
- REYNA-HURTADO, R., E. ROJAS-FLORES, and G. W. TANNER. 2009. Home Range and Habitat Preferences of White-Lipped Peccaries (*Tayassu Pecari*) in Calakmul, Campeche, Mexico. *Journal of Mammalogy* 90: 1199-1209.
- RICCOMINI, C., P. C. F. GIANNINI, and F. MANCINI. 2000. Rios e Processos Aluviais. *In* W. Teixeira, M. C. M. Toledo, T. R. Fairchild and F. Taioli (Eds.). *Decifrando a Terra*, p. 568. Oficina de Textos, São Paulo.
- ROOSMALEN, M. G. M., L. FRENZ, W. F. VAN HOOFT, H. H. DE IONGH, and H. LEIRS. 2007. A new species of living peccary (Mammalia: Tayassuidae) from the Brazilian Amazon. *Bonner zoologische Beitrage* 55: 105-112.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L., V. CASSETI, K. R. FERRAZ-VICENTINI, L. MARTIN, F. SOUBIÈS, K. SUGUIO, and B. TURCO. 1997. Late Quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 215-226.
- SANCHES, L., G. L. VOURLITIS, M. D. ALVES, O. B. PINTO, and J. D. NOGUEIRA. 2011. Seasonal Patterns of Evapotranspiration for a *Vochysia divergens* Forest in the Brazilian Pantanal. *Wetlands* 31: 1215-1225.
- SAX, D. F., J. J. STACHOWICZ, J. H. BROWN, J. F. BRUNO., M. N. DAWSON., G. S.D., R. K. GROSBURG, A. HASTINGS, R. D. HOLT, M. M. MAYFIELD, M. I. O'CONNOR, and R. W.R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution* 22: 465-471.
- SCHMIDT, K. A., J. M. EARNHARDT, J. S. BROWN, and R. D. HOLT. 2000. Habitat selection under temporal heterogeneity: Exorcizing the ghost of competition past. *Ecology* 81: 2622-2630.
- SCHWARTZ, C. C., S. L. CAIN, S. PODRUZNY, S. CHERRY, and L. FRATTAROLI. 2010. Contrasting Activity Patterns of Sympatric and Allopatric Black and Grizzly Bears. *Journal of Wildlife Management* 74: 1628-1638.
- SCREMIN-DIAS, E., A. P. LORENZ-LEMKE, and A. K. M. OLIVEIRA. 2011. The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology* 71: 275-282.
- SEIDL, A., A. M. R. DAVILA, and R. A. M. S. SILVA. 1999. Estimated financial impact of *Trypanosoma vivax* on the Brazilian pantanal and Bolivian lowlands. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz* 94: 269-272.
- SEIDL, A. F., J. D. V. DE SILVA, and A. S. MORAES. 2001. Cattle ranching and deforestation in the Brazilian Pantanal. *Ecological Economics* 36: 413-425.

- SICURO, F. L., L. F. M. NEVES, and L. F. B. OLIVEIRA. 2011. Sex- and age-related morphofunctional differences in skulls of *Tayassu pecari* and *Pecari tajacu* (Artiodactyla: Tayassuidae). *Journal of Mammalogy* 92: 828-839.
- SICURO, F. L., and L. F. B. OLIVEIRA. 2002. Coexistence of peccaries and feral hogs in the Brazilian pantanal wetland: An ecomorphological view. *Journal of Mammalogy* 83: 207-217.
- SILVA, J. S. V., and M. M. ABDON. 1998. Delimitação do pantanal brasileiro e suas sub-regiões. *Revista Agropecuária Brasileira* 33: 1703-1711.
- SILVA, M. D., R. MAURO, G. MOURAO, and M. COUTINHO. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 143-152.
- SIMBERLOFF, D., and W. BOECKLEN. 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 35: 1206-1228.
- SOWLS, L. K. 1997. *Javelinas and Other Pecaries: their biology, management, and use*. Texas A&M University Press College Station, Tucson, USA.
- STEVAUX, J. C. 1994. The upper Parana river (Brazil): geomorphology, sedimentology and paleoclimatology. *Quaternary International* 21: 143-161.
- STRAHLER, A. N. 1994. *Geografia Física*. Omega, Barcelona.
- TABER, A. B. 1991. The status and conservation of the Chacoan peccary in Paraguay. *Oryx* 25: 47-155.
- TABER, A. B., C. P. DONCASTER, N. N. NERIS, and F. COLMAN. 1994. Ranging Behavior and Activity Patterns of 2 Sympatric Peccaries, *Catagonus Wagneri* and *Tayassu-Tajacu*, in the Paraguayan Chaco. *Mammalia* 58: 61-71.
- TER BRAAK, C., and P. SMILAUER. 2002. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- THEIMER, T. C., and P. KEIM. 1998. Phylogenetic Relationships of Peccaries Based on Mitochondrial Cytochrome b DNA Sequences. *Journal of Mammalogy* 79: 566-572.
- TOBLER, M. W., S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, and G. POWELL. 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 25: 261-270.
- TRACY, C. R., and K. A. CHRISTIAN. 1986. Ecological Relations among Space, Time, and Thermal Niche Axes. *Ecology* 67: 609-615.
- USSAMI, N., S. SHIRAIWA, and J. M. L. DOMINGUEZ. 1999. Basement reactivation in a sub-Andean foreland flexural bulge: the Pantanal wetland. *Tectonics* 18: 25-39.
- VALEIX, M., S. CHAMAILLE-JAMMES, and H. FRITZ. 2007. Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia* 153: 739-748.
- VAN BEEST, F. M., B. VAN MOORTER, and J. M. MILNER. 2012. Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. *Animal Behaviour* 84: 723-735.
- VITOUSEK, P. M., C. M. D'ANTONIO, L. L. LOOP, and R. WESTBROOKS. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.
- WEBER, E., H. HASENACK, and C. J. S. FERREIRA. 2004. Adaptação do modelo digital de elevação do SRTM para o sistema de referência oficial brasileiro e recorte por unidade da federação. UFRGS Centro de Ecologia, Porto Alegre.
- WISZ, M. S., J. POTTIER, W. D. KISSLING, L. PELLISSIER, J. LENOIR, C. F. DAMGAARD, C. F. DORMANN, M. C. FORCHHAMMER, J. A. GRYNES, A. GUIAN, R. K. HEIKKINEN, T. T. HOYE, I. KUHN, M. LUOTO, L. MAIORANO, M. C. NILSSON, S. NORMAND, E. OCKINGER, N. M. SCHMIDT, M. TERMANSEN, A. TIMMERMANN, D. A. WARDLE, P. AASTRUP, and J. C. SVENNING. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15-30.
- ZAR, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice Hall, New Jersey, USA.

- ZERVANOS, S. M. 1975. Seasonal effects of temperature on the respiratory metabolism of the collared peccary (*Tayassu tajacu*). *Comp Biochem Physiol A Comp Physiol* 50: 365-371.
- ZERVANOS, S. M. 2002. Renal structural adaptations among three species of peccary. *Southwestern Naturalist* 47: 527-531.
- ZERVANOS, S. M., and G. I. DAY. 1977. Water and Energy-Requirements of Captive and Free-Living Collared Peccaries. *Journal of Wildlife Management* 41: 527-532.
- ZERVANOS, S. M., and N. F. HADLEY. 1973. Adaptational Biology and Energy Relationships of Collared Peccary (*Tayassu-Tajacu*). *Ecology* 54: 759-774.

8. Supplementary data



S1. Photographic record on August 1, 2011, of an event of negative interference of the activities of white-lipped peccaries (dominant species) on collared peccaries (subordinate species). A) 6:58:41 AM a herd of collared peccaries foraged the soil consuming *cumbaru* fruits (*Dipteryx alata*, Fabaceae) for more than 7 consecutive minutes. B) 07:01:28 AM After displaying agitation, the herd left the area, departing in only one direction (left side of the picture). C) 7:06:17 AM about four minutes later, the same camera recorded the arrival of the first of a band of white-lipped peccaries from the direction opposite that taken by the departing collared peccaries. D) 07:06:48 AM the white-lipped peccaries began to feed on the same types of fruits that were previously consumed by the collared peccaries. The white-lipped herd remains about 10 minutes in front of camera trap. During the remainder of the sampling (12 days) collared peccaries did not return to this sample unit although other ungulates have been recorded eating these fruits.

Capítulo 3

Could cattle and feral hogs lead to increased interference competition between sympatric peccaries in the Brazilian Pantanal?

Could cattle and feral hogs lead to increased interference competition between sympatric peccaries in the Brazilian Pantanal?

G.S. Hofmann^{A*}, I.P. Coelho^A, J. L. P. Cordeiro^B e L.F.B. Oliveira^C

*Corresponding author

^A Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Caixa Postal 15007, CEP: 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

^B Fundação Oswaldo Cruz, Campus Fiocruz da Mata Atlântica, Estrada Rodrigues Caldas 3400, CEP: 22713-375. Rio de Janeiro, RJ, Brazil

^C Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, CEP: 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Gabriel Selbach Hofmann: hofmann.gabriel@gmail.com Tel: +55 51 33086909. Fax: +55 51 33087626 P.O. Box 15007

Igor Pfeifer Coelho: djkare@gmail.com

José Luís Passos Cordeiro: zeluis@fiocruz.br

Luiz Flamarion Barbosa de Oliveira: lfbolive@mn.ufrj.br

Abstract

Pecari tajacu and *Tayassu pecari* are sympatric over most of their historical range and are in the same trophic level. Co-occurrence and temporal partitioning are still poorly considered in sympatric populations of peccaries and the consequences of interactions by interference are almost unknown. We evaluate the potential influence of land use in the Brazilian Pantanal over feral hogs and peccaries and the relationships between them. We compared the patterns of activity and co-occurrence of peccaries in a conservation area (free of pigs) adjacent to a traditional cattle ranch (with high density of pigs) in the northeastern Brazilian Pantanal. We partitioned the effects of potentially competing species considering the vegetation structure (local) and landscape features based on classes of cover on the occurrence of feral hogs and peccaries. The results showed no evidence that the community is structured by competition. However, the occurrence rates and change in activity of collared peccary in the cattle ranch suggest a constrained use of space and a trend to reduce the temporal overlap with feral pigs. This species coexists with the others adjusting its activity as a fugitive species, minimizing interference competition. White-lipped peccaries increased the occurrence rate in the cattle ranch area although resulting in a high rate of co-occurrence with feral hogs. Additionally, there seems to be no avoidance behavior between white-lipped peccaries and pigs. Livestock and feral hogs cause changes in patterns of habitat use, activity patterns in competitive interactions between peccaries. However, these changes did not result in a direct increase of interference competition between them.

Keywords: co-occurrence; interference competition; *Pecari tajacu*; *Sus scrofa*; *Tayassu pecari*; time partitioning.

1. Introduction

Interspecific competition for a long time has been presented in community ecology literature, being a dominant paradigm in explaining species richness and diversity within communities. Models have shown that many of the observed patterns of species distributions or niche relationships appeared to have little to do with the action of interspecific competition (Simberloff & Boecklen 1981). Recent studies incorporating mechanisms of resource competition, including observed patterns and new experimental evidences have shown the significance of interspecific interactions (Mittelbach 2012). Biotic interactions between animals within the same trophic level can affect range limits, geographic diversity patterns and lead to mutual exclusion over large spatial extents of closely related species (Wisz *et al.* 2013). Therefore, understanding under which conditions coexistence occurs when species overlap in space and exploit similar resources is a challenge (Darmon *et al.* 2012). Collared (*Pecari tajacu*) and white-lipped (*Tayassu pecari*) peccaries are highly social animals. They were sympatric over most of their historical range (excluding the extreme north and south of their distributions, where only collared peccaries occur) sharing the same habitat types (Donkin 1985, SOWLS 1997, Fragoso 1999). Both species have similar morphology, physiology and adaptations to environmental conditions (Kiltie & Terborgh 1983, SOWLS 1997, Sicuro & Oliveira 2002, Zervanos 2002). Furthermore, they perform similar functions in the same trophic level as consumption, predation and seed dispersal (Beck, 2006). Both species of peccaries show high levels of dietary overlap in sympatric populations (Kiltie 1981, Barreto *et al.* 1997a, Beck 2006, Keuroghlian & Eaton 2008a, Desbiez & Keuroghlian 2009). These similarities led ecologists to question how *T. pecari* and *P. tajacu* are able to coexist over such a vast area of the Neotropics and what are the bases that allow them to coexist (Kiltie 1982). Thereafter, several mechanisms of niche differentiation and resource partitioning between peccaries have been studied in the last three decades (Kiltie 1981, Kiltie 1982, Kiltie & Terborgh 1983, Olmos 1993, Taber *et al.* 1994, Barreto *et al.* 1997a, SOWLS 1997, Fragoso 1999, Sicuro & Oliveira 2002, Sicuro *et al.* 2011). One of the earliest and most debated hypotheses was the bite force as a basis for niche differentiation between these species (Kiltie 1982, Sicuro & Oliveira 2002, Desbiez & Keuroghlian 2009). Fragoso (1999) considers that differences in the perception of scale could lead to resource partitioning between the two species. However, not all aspects involving the coexistence and interaction between them have been fully explained.

Patterns of co-occurrence and temporal partition are still poorly considered in sympatric populations of peccaries. The effects of interactions by interference are almost unknown. In this context, one theoretical assumption of interference competition assumes that larger animals tend to be superior to smaller ones, illustrating asymmetrical competition (Persson 1985, Valeix *et al.* 2007). Thus, white-lipped peccaries (28-40 kg) are considered a dominant species in case of potential interference competition with collared peccaries (16-25 kg) (Oliveira-Santos *et al.* 2011). Additionally, the herds of white-lipped peccary eventually exceed hundred individuals while collared peccary herds rarely exceed twenty individuals (Donkin 1985, Sowls 1997, Fragoso 1999). Another important assumption of interference competition is that if two species compete for a resource, a likely outcome is agonistic interactions in which the dominant species displaces the subordinate to the poorest places or different periods of activity (Carothers & Jaksic 1984). Reports from various regions consider that collared peccaries avoid contact with white-lipped peccary abandoning feeding sites with the latter's arrival (Sowls 1997, Keuroghlian *et al.* 2004). Agonistic relationships among peccaries are described in the Paraguayan Chaco where collared and chacoan peccaries (*Catagonus wagneri*) use to partitioning time in order to avoid encounters between them and with white-lipped peccaries (Taber *et al.* 1994). Another example of agonistic interactions was described in populations coexisting in fragmented habitats. Range expansions detected in collared peccaries seems to be related to avoidance of white-lipped peccaries and concomitant shifts in diet of interspecific overlap (Keuroghlian *et al.* 2004). The aggressive behavior of the white-lipped peccaries can be considered one of the main reasons for the avoidance of collared peccaries. There are reports that when placed together in the same captivity white-lipped kill collared peccaries (Nogueira-Neto 1973). The violent behavior of this species is not restricted to cases of interspecific competition and reports of fights between members of the same herd or different herds are commons (Sowls 1997, Altrichter *et al.* 2002). In our study area we witness an agonistic interaction between two herds of white-lipped peccaries in a natural lick which resulted in the expulsion of the apparently weakest herd. Currently, the increase of human actions that result in loss and degradation of Neotropic habitats (e.g. deforestation, agriculture, livestock and introduction of exotic species) has been adding new elements in the interactions between peccaries. Therefore, it has become the focus of ecological research (Sicuro & Oliveira 2002, Keuroghlian *et al.* 2004, Desbiez & Keuroghlian 2009, Desbiez *et al.* 2009b, Keuroghlian *et al.* 2009a, Oliveira-Santos *et al.* 2011, Altrichter *et al.* 2012a).

In the Brazilian Pantanal (one of the largest continuous wetlands on the planet covering approximately 140,000 km²) the livestock based on large ranches with low density of cattle on natural pastures has traditionally been the major economic use of the land (Junk *et al.* 2006). Ranchers historically divided their land into sections where they move the cattle according to the rising and falling waters (Alho *et al.* 1988). At the beginning of the 1970s, the Brazilian government established a large development program to stimulate economic productivity of the entire Paraguay River catchment area, including the Pantanal (Junk *et al.* 2006). Since then, the traditional livestock practices are being replaced by more intensive ones (Seidl *et al.* 2001). In 2000 it was estimated that there were 11 million head of cattle in the Brazilian Pantanal and 80% (118,000 km²) of lands are cattle ranches (Seidl *et al.* 1999). It is believed that the introduction of pigs (*Sus scrofa*) in the region is as old as the cattle introduction (around 200 years) and those wild populations exceeding 10,000 individuals are distributed throughout the Pantanal (Mourão *et al.* 2002, Desbiez *et al.* 2011). As reported in other areas of the world, pigs escaped from domestic herds and became feral (Dexter 1998, Bieber & Ruf 2005, Nogueira-Filho *et al.* 2009, Barrios-Garcia & Ballari 2012). Pigs are considered one of the world's worst invasive alien species (Lowe *et al.* 2000). Environmental and economic problems are associated with feral hogs (Barrios-Garcia & Ballari 2012). However, competition with native fauna is one of the least understood components of its invasion ecology (Gabor *et al.* 2001). Recent studies show that resource partitioning appears to be occurring between peccaries and feral hogs in Pantanal (Desbiez *et al.* 2009b). Furthermore, there's no evidence of interference competition among feral hogs and peccaries, even during a period of severe scarcity of water and food (Oliveira-Santos *et al.* 2011). However, the studies do not compare areas with and without pigs and therefore cannot evaluate the shift in the use of resources by peccaries resulting from sympatry with feral pigs. Spatial and temporal manipulations of feral pig populations present the best alternative for understanding and describing the ecological role of this invading ungulate (Gabor & Hellgren 2000), but the different forms of land use provide an opportunity to understand interactions with native species.

The aim of this study is to evaluate the potential influence of livestock (the main form of land use in Pantanal) added to the presence of feral hogs in the relations of interference competition between collared and white-lipped peccaries. We compared the patterns of activity and co-occurrence of peccaries in a conservation area (free of pigs) adjacent to another area with a traditional cattle ranch (with high density of pigs). Additionally, we

partitioned the effects of variation of competing species considering the vegetation structure (local) and landscape features based on classes of cover on the occurrence of feral hogs and peccaries.

2. Methods

2.1. Study area

This study was conducted in the municipality of Barão de Melgaço, state of Mato Grosso, in the northeastern Brazilian Pantanal. The climate in the region is savanna type, "Aw," according to the Köppen's classification. Rainfall is concentrated in the austral summer and severe drought prevails in the rest of the year (Nimer 1979). The region presents a flooding period from December through April, due to the accumulation of local rainfall and flooding of the headwaters of the Upper Paraguay River Basin (Gonçalves *et al.* 2011). Our data were collected in the Private Reserve of Natural Heritage (RPPN) SESC Pantanal, the largest private conservation unit in Brazil (with 1076 km²) and in a traditional private cattle ranch (with about 900 km²). The two areas are adjacent and separated by the São Lourenço River (Fig.1). The protected area was established in 1998, after a long period of extensive cattle raising. Therefore, as other ranches in the region, SESC Pantanal contains anthropogenic elements in the landscape like exotic pastures (e.g. *Brachiaria humidicola*) cultivated in former areas of savanna (e.g. *Cerrado* and Earthmounds) and water catchments (artificial ponds created for watering cattle) (Cordeiro 2004). However, after the removal of cattle in 1999, continuous monitoring of the landscape show a gradual increase in native forests on vegetation units associated with intensive livestock (Nunes da Cunha & Junk 2004, Cordeiro *et al.* 2008, Oliveira *et al.* 2013). Feral hogs gradually disappeared in the reserve. In 1998, the species was abundant in the region and identified as an environmental problem by the reserve management plan (Brandão *et al.* 2008). However, even with intensive sampling through camera traps between 2010 and 2012, only two individuals were recorded in the area. Park rangers report that visual records of feral hogs were extremely rare and the species is seldom recorded. The absence of pigs in the reserve area contrasts with the adjacent cattle ranch where the species is abundant.

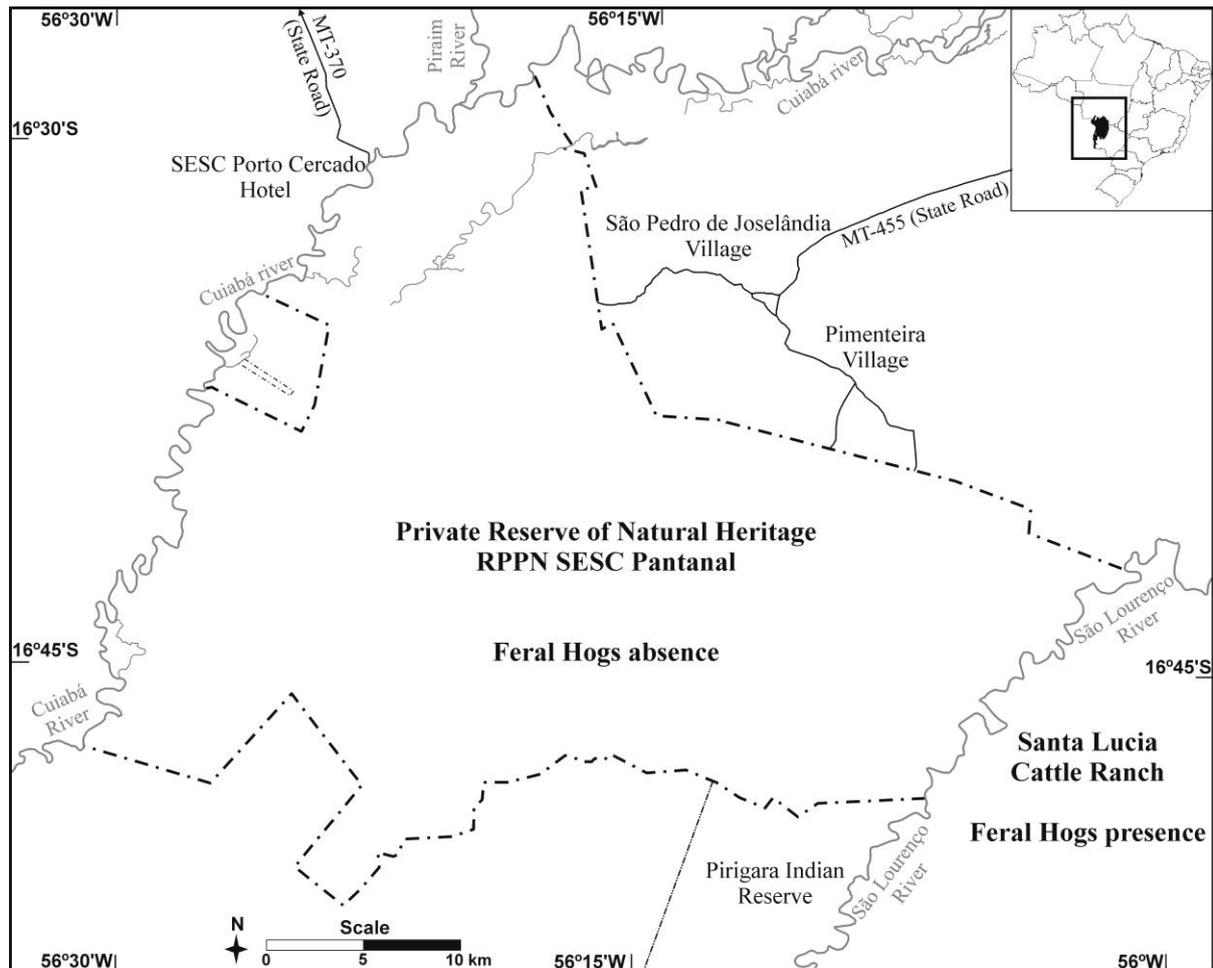


Figure 1. Study region in northern Pantanal where Private Reserve of Natural Wealth RPPN SESC Pantanal is separated from Santa Lucia Cattle Ranch by the São Lourenço River. Location of Pantanal in Brazil is highlighted at the top of the map.

2.2. Peccary and feral hog data

Camera traps Reconyx PC90 High Output (Reconyx®, Inc., Holmen, WI, USA) were used to record peccaries and feral hogs in the reserve (2010 and 2011) and in the cattle ranch (2011). The data were collected between the peak and end of the wet season (March to June). The cameras were programmed to operate on their standard module of motion sensitivity and pictures per trigger (3 pictures, 1 second interval, no quiet period). No bait was used. The installation of camera trap sites was chosen randomly by direction and distance to be traveled (maximum of two kilometers) of roads (rivers, roads and trails) and considering the minimum distance of 600 m between sites. In total, 180 sampling units were established (118 in the reserve and 62 in the cattle ranch). The sampling effort per station varied from 15 to 28 days, totaling 3,862 trap days (2,559 in the reserve and 1,503 in the cattle ranch) and 92,688 hours.

An Index of Use (IU) was calculated, for each species at each site, considering the ratio between the time the species was recorded and the number of days that the camera trap was active. After evaluating different time intervals (15, 30 minutes and 1 hour) as a criterion for independence of the records, we recognized that the longer period resulted in the artificial inflation in the IU. For this reason, we consider as independent records the consecutive shots of the same species at a maximum interval of 15 minutes.

2.3. Occurrence and co-occurrence:

The occurrence of the species in the two areas was evaluated using descriptive statistics. The Shannon and Evenness indices were calculated using the species IU in each sampling unit and possible differences in the diversity of use were evaluated using the *t*-test (Hutcheson 1970) through the software Past (Hammer *et al.* 2001). We tested whether the pattern of co-occurrence between peccaries and feral hogs differ from a random pattern using two presence-absence matrices (one for each area) through the default module co-occurrence of EcoSim 7.72 (Gotelli & Entsminger 2012). The C-scores index was calculated with fixed row sums and fixed column sums (with 5000 iterations). So the program creates random matrices in which the row totals and the column totals are the same as in the observed matrix. This index measures tendency of non-co-occurrence of species. If a community were structured by competition, we would expect the C-score to be large relative to a randomly assembled community (Gotelli & Entsminger 2012). Additionally, we recorded co-occurrences of the species in the same unit at intervals of one, 12 and 24 hours, as an indirect way of verifying possible agonistic interactions between them.

2.4. Patterns of activity

To assess the patterns of activity we conducted tests of circular statistics through the program Oriana 4 (Kovach 2011). The Rayleigh's test (*Z*) for circular uniformity (Zar 2010) was employed to evaluate the randomness of the distribution of the activity schedule of the three species throughout the day in the private reserve and in the cattle ranch. The Watson's U^2 test was employed to compare the patterns of activity between peccaries in absence and in presence of feral hogs, between peccaries and feral hogs (Zar 2010).

2.5. Habitat Structure metrics

At each sampling unit was evaluated the vegetation structure in five plots of 100 m², the first centered on the camera trap and the others at 50 meters distance in the four cardinal

directions. We measured 14 attributes in each square and averaged the values of the five plots to characterize each site. Considering available information on positive interactions between peccaries with palms (Beck 2006) and the negative effects of high density of bamboo on white-lipped peccaries (Keuroghlian & Eaton 2008b), we chose to separate the density and basal area of plants in three distinct forms of life (dicotyledonous trees, palms and bamboos). Additionally, we measured the proportion of available water on the ground (extension in relation to the sampled plot) and average depth in each plot. Details of the variables and methods used in data collection are provided in table 1.

Table 1. Description of environmental variables and their units used as habitat structure metrics.

Variable (unit)	Description
Sky view factor (%)	Proportion of the sky hemisphere obscured by vegetation photographed (with fisheye lens) at the center of each plot (Frazer <i>et al.</i> 1999).
Canopy height (m)	Canopy height estimated using a clinometers.
Dicots density (ind/ha ²)	Number of individual dicotyledonous plants per unit area.
Palm density (ind/ha ²)	Number of individual palm trees per unit area.
Bamboo density (ind/ha ²)	Number of individual bamboo ramets per unit area.
Dicots density (m ² /ha ²)	Area occupied by the cross-section of tree trunks and stems (CBH \geq 5cm) at breast height.
Palm basal area (m ² /ha ²)	Area occupied by the cross-section of palm tree trunks and stems (CBH \geq 5cm) at ground surface height
Bamboo density (m ² /ha ²)	Area occupied by the cross-section of bamboo ramets (CBH \geq 5cm) at breast height
Dicots fruits (%)	Estimated by record of fruit in 5 plots (absence of fruit = 0%; registration in 1 plot = 20%, to record in 5 plots = 100%).
Palm fruits (%)	Estimated by record of fruit in 5 plots (absence of fruit = 0%; registration in 1 plot = 20%, to record in 5 plots = 100%).
Horizontal obstruction at ground level (%)	Average proportion of obstruction of a profile board seen 5 meters away in the four cardinal directions(Hays <i>et al.</i> 1981).
Horizontal obstruction at a height of 50cm (%)	Average proportion of obstruction of a profile board seen 5 meters away in the four cardinal directions(Hays <i>et al.</i> 1981).
Horizontal obstruction at a height of 1m (%)	Average proportion of obstruction of a profile board seen 5 meters away in the four cardinal directions(Hays <i>et al.</i> 1981).
Horizontal obstruction at a height of 1.5m (%)	Average proportion of obstruction of a profile board seen 5 meters away in the four cardinal directions(Hays <i>et al.</i> 1981).

2.6. Landscape metrics

We generated a land cover map based on the classification of satellite images of LANDSAT 5 TM (orbit/point 226/071 and 226/072, 02/09/2007, bands 3, 4 and 5) with a spatial resolution of 30 meters. The image was classified sequentially in a non-supervised and a supervised step. The first one was performed using the ISOCLUST module (through the Isodata algorithm) of the Idrisi Andes software (Eastman 2006). The second one with local descriptions of the landscape using approximately 100 points described in the study area. Seventeen vegetation classes were identified. Buffers with 500 meters radius were generated based on the geographical coordinates of each camera trap site. The proportions of the classes, used as descriptors of the landscape of each sampling unit, were calculated through the module Spatial Analyst software ArcGIS 9 (McCoy & Johnston 2002).

2.7. Variation partitioning

We evaluated the dimensions of the gradients variation in both study areas. We used Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA), considering the three species IU in each sample unit and their respective values of habitat structure and landscape as environmental descriptors. The lengths of the gradients (a measure of the diversity beta along the individual independent gradients (ordination axes)) in both areas is more adequate to describe the observed patterns (Ter Braak & Smilauer 2002). We used the variation partitioning approach to compare the relative dependence on the variables (conditional) and independence (marginal effect) explained by habitat structure and landscape scales in both areas and species. The collinearity between predictor variables was evaluated through the variance inflation factors (VIF) (Borcard *et al.* 2011). Predictive variables with high VIF (above 15) or without variation (e.g. Bamboo density in cattle ranch) were deleted from the analysis. Explanatory variables were previously transformed using a standard normal transformation (Borcard *et al.* 2011), to make descriptors that have been measured in different units comparable for interpreting relative effects of each variable and to improve convergence of models (Fletcher Jr & Hutto 2008). The RDA's were tested for significance via Monte Carlo permutations. All DCCA's and RDA's tests were performed in software Canoco for Windows 4.5 (Ter Braak & Smilauer 2002).

3. Results

3.1. Occurrence and co-occurrence

The number of peccary records was similar in both areas. On the other hand, although not recorded in the reserve, feral hog was the species with the largest number of records. The high number of records was associated with the cattle ranch, even though half of the sample shows the high density of pigs in the region. Sharp reductions in the diversity of use (Shannon index and Evenness) of collared peccaries (table 2) suggest restrictions on the use of the cattle ranch area; eighty percent of the records occurred in just two sample units. On the other hand, white-lipped peccaries increased their occurrence rate in the cattle ranch. Both peccary species showed significant differences in the diversity of use of the mosaic, based on the sampling units ($t= 2.88$; $df= 409.4$; $p=0.004$) and in the cattle ranch ($t= -11.4$; $df= 405.5$; $p=0.001$). Collared peccaries differed significantly from feral hogs on the cattle ranch ($t=11.9$; $df= 327.1$; $p= 0.001$). No significant difference was found between white-lipped peccaries and feral hogs in the area ($t= -1.1$; $df= 375.2$; $p=0.243$).

Table 2. Number of records and occurrence rates for collared peccary (CP), white-lipped peccary (WLP) and feral hog (FH) at SESC Pantanal Private Reserve and in a traditional cattle ranch. Shannon and Evenness indices calculated from species Index of Use (IU) in each sample unit.

Area	Species	Records	Occurrence rate	Shannon index	Evenness index
Reserve	CP	115	33.1%	2.839	0.427
Reserve	WLP	109	22.8%	2.539	0.452
-Reserve	FH	2	1.7%	---	---
Cattle ranch	CP	49	27.4%	1.138	0.183
Cattle ranch	WLP	49	35.4%	2.543	0.578
Cattle ranch	FH	271	50%	2.454	0.388

Peccaries and feral hogs showed no evidence of competition; the occurrence of any species do not inhibit the occurrence of another in both areas (C-score; observed index= 97; mean of simulated indices= 94.4; variance= 2.5; $p= 0.24$; and observed index= 167.3; mean of simulated indices= 167.8; variance= 5.4; $p = 0.52$, SESC private reserve and cattle ranch, respectively). In both areas, co-occurrence rate seems very low (table 3). However, taking into account the sampling units with records of each species the co-occurrence is high (table 3). The lower rates of co-occurrence were observed between the two peccary species in the cattle ranch and the highest among white-lipped peccaries and feral hogs in this same area.

Table 3. Co-occurrences of collared peccary (CP), white-lipped peccary (WLP) and feral hog (FH) in the sampling units (SU) at SESC Pantanal Private Reserve and in the traditional cattle ranch. Global co-occurrence considers all sampling units in each area; SU with CP presence (co-occurrence considering only sampling units with records of collared peccary); SU with WLP presence (co-occurrence considering only sample units with records of white-lipped peccary), SU with FH presence (co-occurrence considering only sample units with records of feral hogs).

Area	Interaction type	Global co-occurrence	SU with CP presence	SU with WLP presence	SU with FR presence
Reserve	CP x WLP	13,6%	41.02%	59.25%	---
Cattle Ranch	CP x WLP	9,7%	35.2%	27.7%	---
Cattle Ranch	CP x FH	12,9%	47.05%	---	25.8%
Cattle Ranch	WLP x FH	22,5%	---	63.3%	45.1%

Events of co-occurrence of peccaries species in the same sample unit at intervals of less than 12 hours are rare in both areas (table 4). In the cattle ranch, events of co-occurrence in intervals of less than 24 hours were more common among peccaries and feral hogs than among native species. Feral hog records preceded by a record of white-lipped peccaries were the most common form of co-occurrence in the same sample units.

Table 4. Events co-occurrence among species in the same sampling unit, considering periods of less than 1, 12 and 24 hours at SESC Pantanal Private Reserve and in the cattle ranch area. Alternation of records between collared peccary (CP), white-lipped peccary (WLP) and feral hogs (FH) are showed in order of succession.

Area	Succession type	Total Records	Co-occurrence in 1h	Co-occurrence in 12h	Co-occurrence in 24h
Reserve	CP preceded by WLP	CP(115)WLP(109)	0	2	2
Reserve	WLP preceded by CP	WLP(109) CP(115)	0	3	3
Cattle Ranch	CP preceded by WLP	CP(49) WLP(49)	0	0	2
Cattle Ranch	WLP preceded by CP	WLP(49) CP(49)	0	0	1
Cattle Ranch	CP preceded by FH	CP(49) FH(271)	1	2	2
Cattle Ranch	FH preceded by CP	FH(271) CP(49)	1	4	3
Cattle Ranch	WLP preceded by FH	WLP(49) FH(271)	0	3	4
Cattle Ranch	FH preceded by WLP	FH(271) WLP(49)	2	4	7

3.3. Patterns of activity

In the private reserve collared peccaries are more active during mornings (Rayleigh's Uniformity Test; $Z = 24.62$, $P < 0.001$; Fig. 2A), while white-lipped peccaries are more active in the afternoons ($Z = 19.29$, $P < 0.001$; Fig. 2B). Both species were less active during the night. The differences regarding the activity in SESC private reserve area were significant (Watson's U^2 test; $U^2 = 0.30$, $P < 0.005$). In cattle ranch, collared peccaries ($Z = 2.147$; $P =$

0.117; Fig. 2C) and white-lipped peccaries ($Z = 1.753$; $P = 0.174$; Fig. 2D) did not restrict their activities during the day and were also active at night. No significant differences were observed between the activity of the species ($U^2 = 0.03$; $P > 0.5$). Both species showed significant difference between the activity in the private reserve and in the cattle ranch (CP, $U^2 = 0.22$; $P < 0.05$ and WLP, $U^2 = 0.20$; $P < 0.05$). Feral pigs concentrated their activities early morning ($U^2 = 6.93$, $P < 0.001$; Fig. 2E) and differed significantly from collared ($U^2 = 1.28$, $P < 0.05$) and white-lipped peccaries ($U^2 = 1.0$, $P < 0.05$).

3.4. Variation partitioning

In both sampled regions abrupt habitat structure variation and landscape structure could be involved in the distribution of the species (gradients shorter than 3.0) (table 5). Landscape changes in the mosaics of the reserve are more abrupt, involving different natural regions of the Pantanal, as already identified by IBGE (1982) and Oliveira *et al.* (2013). On the cattle ranch, the variations are more gradual, partly due to land use.

Table 5. Lengths of eigenvalues of Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) in SESC private reserve and in a traditional cattle ranch. Global eigenvalues are interpreted as a measure of the diversity beta along the individual independent gradients (ordination axes).

Area	Global eigenvalue	Habitat eigenvalue	Landscape eigenvalue
Reserve	2.489	2.067	0.545
Cattle Ranch	2.282	2.179	1.352

Two of five RDA's global models were significant ($P \leq 0.05$; collared peccary in the private reserve and feral hogs in cattle ranch) (table 6). The variation partitioning of collared peccary data in the private reserve showed a greater association with habitat structure than with variation at the broader scales (landscape). However, only palm density was significant (Explained Variation= 3.2%; $P = 0.04$) when the individual contribution was tested. Feral hog in cattle ranch was strongly associated to habitat structure metrics. Canopy height (Explained Variation=6%; $P = 0.005$) and the horizontal vegetation obstruction at ground level (Explained Variation= 6.9%; $P = 0.02$) were of great importance. The IU of white-lipped peccaries was related to feral hogs. The high shared fraction in both models suggests a correlation between the explanatory variables in different dimensions and scales (habitat, landscape and species) (Borcard *et al.* 2011). Both models involving white-lipped peccary were not significant ($P \geq 0.05$).

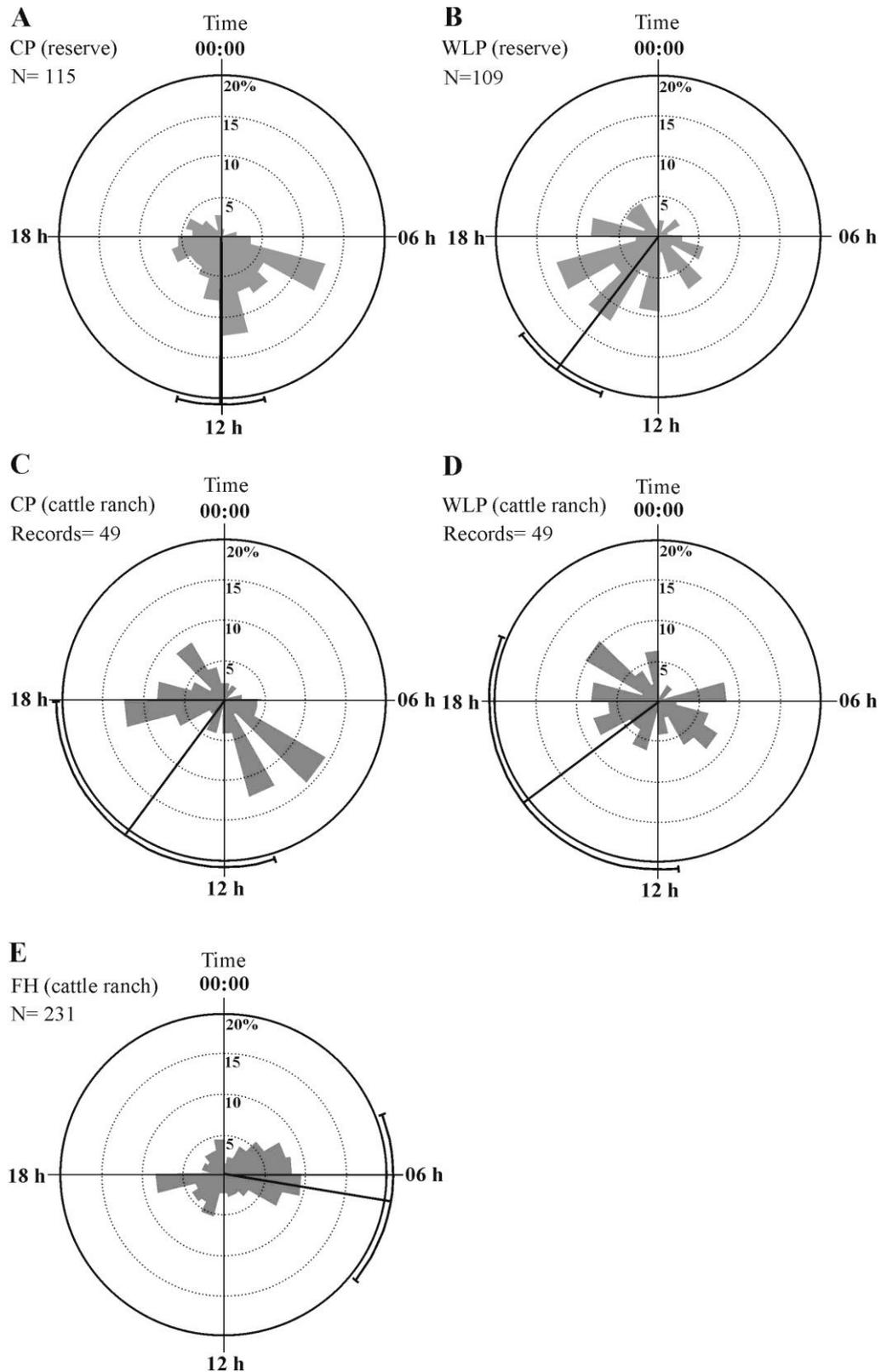


Figure 2. Activity patterns of collared peccary (CP) A and C (in the private reserve and in the traditional cattle ranch, respectively), white-lipped peccary (WLP) B and D (in the private reserve and in the traditional ranch, respectively), and of feral hogs (FH) E in a cattle ranch. The gray area represents the proportion of records (%) expressed by the values of each circle throughout the day. The vector of each graph and the external line represents the average circular and confidence interval (95%) in each situation, respectively.

Table 6. Variation Partitioning models for collared peccary (CP), white-lipped peccary (WLP) and feral hogs (FH) in SESC private reserve and in the traditional cattle ranch. RDA results were separated into global (with all variables) and partial (using sets as variables and co-variables). Explained variation and p-values are results of global models of each species including all the variable sets. The unique variation explained by habitat structure, landscape, shared, CP, WLP, and FH are the result of partial models.

Species (area)	RDA Global		RDA Partial					
	Explained variation	p-value	Habitat	Landscape	Shared	CP	WLP	FH
CP (Reserve)	34.2%	0.02	13.6%	6.7%	13.4%	---	0.5%	0%
WLP (Reserve)	25.8%	0.25	3.6%	7.2%	7%	1%	---	7%
CP (Cattle Ranch)	48.6%	0.23	15.2%	28.2%	3.69%	---	1.3%	0%
WLP (Cattle Ranch)	51.2%	0.13	20.8%	23%	0.4%	5.4%	---	1.6%
FH (Cattle Ranch)	55.8%	0.05	27%	9.9%	13.8%	0.8%	4.3%	---

4. Discussion

4.1. Collared Peccary

Collared peccaries present a reduction in the occurrence rates in the cattle ranch, suggesting a constrained use of space when compared with the observed patterns in the private reserve. However, such pattern raises doubts about the real habitat preference, avoidance behavior or a mix of competitive interactions and landscape preferences, as observed by Gabor and Hellgren (2000) when the species coexist with feral hogs. For instance, in both regions collared peccary has a high rate of occurrence in riparian forests of the São Lourenço River and in patches of forests of cerrado suggesting that sympatry with feral pigs do not alter habitat preferences. However, even in the cattle ranch area pigs and cows rarely are recorded in forests. The pattern of occurrence of collared peccary observed in cattle ranch also appears to be an efficient way to reduce the rates of co-occurrence with white-lipped peccary, taking into account the same rates of records in the private reserve. In southern Pantanal collared peccaries show a similar pattern in cattle ranches, in the presence of feral hogs; the species concentrates its activities in forested areas (Oliveira-Santos 2009), although no evidence has been found of the influence of feral hogs on collared peccaries (Oliveira-Santos *et al.* 2011). On the other hand, there are reports that the collared peccary expands its home range in response to an increase in overlap with white-lipped peccary (Keuroghlian *et al.* 2004) and feral hogs (Gabor & Hellgren 2000). In this context, as a result of competition a subordinated species may be forced to poorer places and an acceptance of suboptimal territories (Case & Gilpin 1974, Carothers & Jaksic 1984). Our data do not indicate that the occurrence of any species inhibits the presence of other, even collared peccaries seem to be less frequent at sites heavily used by the other two species with response near 5.4% to white-lipped peccary IU in

the cattle ranch and 1% in the private reserve. 0.8% of the variation of IU of the species is related do feral hogs in the cattle ranch.

A weak gradient of altitude (about 15 meters (Cordeiro 2004)) characterizes the study region over approximately 55 km, with more intense flooding in the west than in the east, leads to increased spatial overlap of both species of peccaries during the wet season (Hofmann *et al.* unpublished data). Preference of peccaries for habitats with low flood has been observed in southern Pantanal (Desbiez *et al.* 2009b). This clarifies the low global rate of co-occurrence of peccaries when comparing sample units in which they are present in the private reserve. The high co-occurrence in the reserve may have influenced significant temporal partition found between peccaries. Avoidance of temporal overlap is an expected consequence of interference interactions because it minimizes agonistic interactions (Carothers & Jaksic 1984, Kronfeld-Schor & Dayan 2003). On the other hand, we found significant changes in temporal patterns of collared peccaries in the cattle ranch, when compared to the private reserve without feral hogs. The collared peccary is considered a diurnal species, although it is capable of modifying its circadian rhythm due to climatic seasonality (Zervanos & Hadley 1973, Bigler 1974, Bissonette 1978) or to avoid encounters with others peccaries (Taber *et al.* 1994). In this context, the changes may be an attempt to reduce the temporal overlap with pigs that concentrated most of their activity at the sunset and early morning. Although a change in the activity does not enable differentiation from white-lipped peccaries this does not seem to be a major factor since the co-occurrence between them is low in the cattle ranch, highlighting the efficiency of temporal partition as a way to minimize interference.

Variation partitioning showed the association of this species with habitat structure (13.6%) at local scale. Among all metrics only palms density was significant. Such results suggest that the habitat partition by collared peccary occurs at finer-scales of resolution, as suggested by Fragoso (1999) and by other studies that highlight the importance of palms seeds in diet of species (Kiltie 1981, Fragoso 1999, Beck 2006, Desbiez *et al.* 2009b). Besides the riparian forests of the São Lourenço “tucum” palms trees (*Bactris glaucescens* and *Bactris* sp.) form continuous strips with a width of 20-50m on both banks of the river collared peccaries use intensively other habitats with high density of palms, as stands of seasonally dry forests with understory dominated by “acuri” palm tree (*Sheelea phalerata*). Additionally, fruits of this palm were identified as the most important item of the diet of

peccaries and feral hogs in southern Pantanal (Desbiez *et al.* 2009b). Collared peccaries were also recorded consuming fruits of “bocaiúva” palm tree (*Acrocomia aculeata*) in cerrado stands and in “*murundus*” (vegetated mounds) in earthmounds fields (Oliveira-Filho 1992b, Ponce & Cunha 1993). Use of these habitat types had been observed previously (Keuroghlian *et al.* 2009a). The proportions of the classes of cover have been of secondary importance (6.7%) for the collared peccary model. Even with high spatial overlap white-lipped peccary explained less than 1% of the variation of the collared peccary IU.

The results suggest that collared peccar adjust their activity to coexist with the dominant species as a fugitive species (Hutchinson 1951), minimizing interference competition with white-lipped peccary and feral hogs. Collared peccaries reduce their occurrence in heavily used areas due to potential competitors. Use of habitats is intensified where pigs and white-lipped peccaries were rarely recorded. Rodent species have been reported as fugitive species (Blaustein 1980, Blaustein 1981, Catling 1986, Bias & Morrison 2006), using areas that are underutilized by potential competitors. These studies showed that fugitive species may be doomed locally but they may survive globally by a balance between dispersal, competitive, or escape ability (Blaustein 1981). Furthermore, Hutchinson (1951) argues that it is likely that many fugitive species are closely related to their principal competitor, since both occupy similar niches. This seems appropriate to describe the relationship between collared and white-lipped peccaries.

4.2. White-lipped peccary

Unlike the collared peccaries, white-lipped peccaries increased their occurrence rate in the cattle ranch area in a similar manner to that observed in southern Pantanal with presence of cattle and feral hogs (Oliveira-Santos 2009). Differently to what happened in the reserve, in the cattle ranch the species is not closely associated with forested areas, differing from other regions of the Pantanal where the preference for forest occurs when in the presence of feral hogs and cattle (Desbiez *et al.* 2009a, Keuroghlian *et al.* 2009a). In the present work no significant difference was observed in relation to feral hogs, resulting in the highest rate of co-occurrence between the two species. Indeed, white-lipped peccary does not seem to worry about co-occurrence with wild pigs. In more than one occasion we recorded both species sharing water catchment beaches, as already described earlier in southern Pantanal (Sicuro & Oliveira 2002). Oliveira-Santos *et al.* (2011) found that the odds of *T. peccary* occurrence were 10 times higher in the presence of *S. scrofa* than in its absence along dry season in

southern Pantanal. Those authors suggest that pigs could facilitate the occurrence of white-lipped peccary in a way still not understood (Oliveira-Santos *et al.* 2011). We can add one more important element in this discussion. As well as collared peccary, white-lipped peccary significantly modifies its activity pattern when in sympatry with feral hogs. Moreover, the species is active for almost the whole day (Fig. 2D). The observed activity pattern in the private reserve area - active during the afternoon and low nocturnal activity - is similar as described for other regions (Carrillo *et al.* 2002, Gomez *et al.* 2005, Oliveira-Santos 2009, Tobler *et al.* 2009). Furthermore, there are reports of bimodal activity with peaks in the early morning and late afternoon during drought periods (Jácomo 2004). This change is not necessarily due to the presence of pigs. It is important to note that this pattern of activity observed in the reserve is enough to avoid high temporal overlap with feral hogs in the cattle ranch. On several occasions we observed cattle eating fruits important to peccaries (e.g. *Acrocomia aculata*, *Dipterix alata* and mainly *Buchenavia tomentosa*). Therefore, area requirements for white-lipped peccary may be strongly affected by fruit availability (Keuroghlian & Eaton 2008a, Keuroghlian *et al.* 2009b). Additionally, the cameras recorded white-lipped peccaries leaving foraging and resting sites with cattle arrival. The change in the spatial and temporal pattern described above may be an adjustment of both peccaries to the presence of feral pigs (alien competitor), but also a consequence of cattle density.

As the variation partitioning results were not significant it was not possible to compare the species use and the effects of explanatory variables in each area. One possibility is that the buffer area (500 m radius; 78.5 ha) was insufficient to capture the scale of perception of the white-lipped peccary, failing to detect important variations. White-lipped peccary home range varies considerably in response to climate or anthropogenic influence (Fragoso 1998, Keuroghlian *et al.* 2004, Jácomo *et al.* 2013). It is assumed that there must be a high degree of overlap between pigs and peccaries because they are at the same trophic level and not co-evolved (Ilse & Hellgren 1995). However, several studies evaluating niche overlap between peccaries and feral hogs have found lower similarities than expected a priori (Ilse & Hellgren 1995, Gabor *et al.* 2001, Desbiez *et al.* 2009b) or no evidence of interference competition (Oliveira-Santos *et al.* 2011). Moreover, up to now, all the generated data about interactions of these species in Pantanal have a bias, since the studies does not consider the effect of the cattle and other environmental changes, since at least part of the observed patterns can be directly influenced by human activity predominant in the region.

4.3. Feral hogs

The number of records and the high occurrence rate of feral hogs in the cattle ranch show how population of feral hogs is well established in the area. The species has a high rate of co-occurrence with peccaries, and was rarely recorded succeeding the native species in periods shorter than 1 h. Differently of peccaries, *S. scrofa* is considered nocturnal and with crepuscular habits (Ilse & Hellgren 1995, Fonseca & Correia 2008, Oliveira-Santos 2009, Hone 2012). In the study area the species concentrated its activities during late evening and early morning. Such pattern coincides with records of daily minimum temperatures and reveals limitations of activities during the day (Hofmann 2009). Unlike peccaries that tolerate high temperatures this species has remarkably high temperature restriction (Collin *et al.* 2001, Huynh *et al.* 2005). Above 22°C, approximately, clear physiological changes occur in pigs and start heat stress (Huynh *et al.* 2005). In regions with high temperatures the activity pattern and habitat selection by feral hogs are determined by maximizing the currency of food intake and the constraint of minimizing exposure to lethal temperatures (Dexter 1998, Dexter 1999, Cuevas *et al.* 2013). Thus, water bodies are essentials for drinking and wallowing (behavioral thermoregulation) in tropical and arid regions (Baber & Coblenz 1986). However, feral hogs were not recorded in riparian forests of the São Lourenço River although they have been extensively reported nearby in water catchments.

The feral hog model based on variation partitioning in the cattle ranch area showed the effect of habitat features (27%) at local scale. The species showed relationships with the canopy height and horizontal ground level obstruction (e.g. negative correlation), when these variables were individually evaluated, revealing the strong association to open areas intensively used by cattle. In the southern Pantanal, feral hogs are known to use mostly open areas in flood plains near the seasonal or permanent lakes (Desbiez *et al.* 2009b, Keuroghlian *et al.* 2009a). In the private reserve this type of habitat in the flood plain of the Cuiabá River has become densely covered by thorn shrubs after cattle removal (Cordeiro 2004, Nunes da Cunha *et al.* 2007, Oliveira *et al.* 2013). In the cattle ranch, similar areas are intensively used by cattle, keeping a low biomass of grasses and low shrub density (Oliveira *et al.* 2013). However, natural lakes are rare in the São Lourenço River region. The river has high banks covered by approximately 200-1000 meter wide riparian forests. For this reason ranchers built many water catchments in open areas away from the margins. Feral hogs showed a strong reduction of records in sampling units that were inside heavily forested areas. This

results in low co-occurrence with collared peccaries that use riparian forests more intensively. Feral hogs seem to seek shelter from solar radiation and high daytime temperatures within clumps of bushes or in *murundus* (forested mounds). Landscape metrics (9.9%) and IU of white-lipped peccaries (4.3%) have almost the same contribution to the model suggesting positive relationship between these species as found by Oliveira-Santos et al. (2011) in southern Pantanal. Reports of positive interaction of peccaries with native pigs are rare (Barrios-Garcia & Ballari 2012). However, ecological differences may have produced a neutral relationship between these species, explaining the lack of avoidance behavior and leading perception at different scales (e.g. foraging patterns, mobility and size of the home range) (Fragoso 1999). Differentiation of some niche axes can lead to neutral relationship among species, even when co-occurring at high densities, and when overlapping in space (Darmon *et al.* 2012).

Our data do not fully meet the hypothesis that anthropogenic habitat and landscape features (e.g. changes of native vegetation to increase forage for cattle and the creation of artificial water bodies) facilitate the occurrence and abundance of feral pigs and influence the balance of competition with peccaries (Gabor & Hellgren 2000, Desbiez *et al.* 2009b). However, the comparison between feral hogs in both areas allows us to speculate about a strong dependence of this species on environmental changes resulting from livestock activities in the region.

5. Conclusion

The available data do not indicate that the occurrence of any species inhibits the presence of the other. However, the reduction in the occurrence rates and change in the activity observed for the collared peccary in the cattle ranch, when compared with patterns found in the private reserve, suggest a constrained use of space and a trend to reduce the temporal overlap with feral pigs. The collared peccary seems to use the partition in time in order to minimize interference with competitors. This features a fugitive species, *sensu* Hutchinson (1951). Moreover, as in other regions, the collared peccary was positively related to forested areas with a high density of palms. In contrast, white-lipped peccaries increased the occurrence rate in cattle ranch area although resulting in a high rate of co-occurrence with feral hogs. The white-lipped peccary also modified its pattern of activity, remaining active during most of the day when in sympatry with wild pigs. These changes may be more associated to reduced

availability of fruits due to the high density of cattle and feral hogs than to pig agonistic behavior. This information must be confirmed with more data, however. Feral hogs are more active during late evening and early morning (periods that coincide with the cooler hours of the day), showing strong association to open areas intensively used by cattle. Additionally, the species avoided forested areas resulting in low co-occurrence with collared peccaries. Such results show that livestock and feral hogs cause changes in patterns of habitat use, and in competitive interactions between peccaries. However, these changes did not result in a direct increase of interference competition between collared and white-lipped peccaries. Both species seem to adopt different strategies that enable their survival in cattle ranches with the presence of pigs. Nevertheless, it is necessary that these areas have a minimum amount of natural habitats with low human impact (e.g. riparian forests of the São Lourenço River), as is foreseen in the Brazilian law through legal reserves.

6. Acknowledgements

We thank SESC Pantanal and all the staff that made this research possible. Special thanks to SESC Pantanal managers Leopoldo G. Brandão, Waldir Valutki, Silvia Kataoka and Cristina Cuiabália. We are especially grateful to Gustavo Staut of Santa Lucia Cattle Ranch by providing logistical support. G. S. Hofmann and I. P. Coelho are grateful to CAPES for scholarship. Work by L.F.B. Oliveira was supported by CNPq fellowship and grant.

7. References

- ALHO, C. J. R., T. E. LACHER, and H. C. GONCALVES. 1988. Environmental Degradation in the Pantanal Ecosystem - in Brazil, the Worlds Largest Wetland Is Being Threatened by Human Activities. *Bioscience* 38: 164-171.
- ALTRICHTER, M., C. DREWS, J. C. SAENZ, and E. CARRILLO. 2002. Time budget of the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) in a Costa Rican Rain Forest. *Biotropica* 34: 136-143.
- ALTRICHTER, M., A. TABER, H. BECK, R. REYNA-HURTADO, L. LIZARRAGA, A. KEUROGHLIAN, and E. W. SANDERSON. 2012. Range-wide declines of a key Neotropical ecosystem architect, the Near Threatened white-lipped peccary *Tayassu pecari*. *Oryx* 46: 87-98.
- BABER, D. W., and B. E. COBLENTZ. 1986. Density, Home Range, Habitat Use, and Reproduction in Feral Pigs on Santa Catalina Island. *Journal of Mammalogy* 67: 512-525
- BARRETO, G. R., O. E. HERNANDEZ, and J. OJASTI. 1997. Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology* 241.
- BARRIOS-GARCIA, M. N., and S. A. BALLARI. 2012. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review. *Biological Invasions* 14: 2283-2300.

- BECK, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy* 87: 519-530.
- BIAS, M. A., and M. L. MORRISON. 2006. Habitat selection of the salt marsh harvest mouse and sympatric rodent species. *Journal of Wildlife Management* 70: 732-742.
- BIEBER, C., and T. RUF. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology*, 42: 1203-1213.
- BIGLER, W. J. 1974. Seasonal Movements and Activity Patterns of Collared Peccary. *Journal of Mammalogy* 55: 851-855.
- BISSONETTE, J. A. 1978. The Influence of Extremes of Temperature on Activity Patterns of Peccaries. *The Southwestern Naturalist* 23: 339-346.
- BLAUSTEIN, A. R. 1980. Behavioral aspects of competition in a three-species rodent guild of coastal southern California. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 247-255
- BLAUSTEIN, A. R. 1981. Population fluctuations and extinctions of small rodents in coastal southern California. *Oecologia* 48: 71-78.
- BORCARD, D., F. GILLET, and S. P. LEGENDRE. 2011. Numerical ecology with R. Springer Science+ Business Media.
- BRANDÃO, L. G., P. T. Z. ANTAS, L. F. B. OLIVEIRA, M. T. J. PÁDUA, N. C. PEREIRA, and W. W. VALUTKY. 2008. Plano de Manejo da Reserva Particular de Patrimônio Natural do SESC Pantanal. SESC, Departamento Nacional Rio de Janeiro.
- CAROTHERS, J. H., and F. M. JAKSIC. 1984. Time as a Niche Difference - the Role of Interference Competition. *Oikos* 42: 403-406.
- CARRILLO, E., J. C. SAENZ, and T. K. FULLER. 2002. Movements and activities of white-lipped peccaries in corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation* 108: 317-324.
- CASE, T. J., and M. E. GILPIN. 1974. Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71: 3073-3077.
- CATLING, P. C. 1986. *Rattus-Lutreolus*, Colonizer of Heathland After Fire in the Absence of *Pseudomys* Species. *Wildlife Research* 13: 127-139.
- COLLIN, A., J. VAN MILGEN, S. DUBOIS, and J. NOBLET. 2001. Effect of high temperature and feeding level on energy utilization in piglets. *Journal of Animal Science* 79: 1849-1857.
- CORDEIRO, J. L. P. 2004. Estrutura e heterogeneidade da paisagem de uma unidade de conservação no nordeste do Pantanal (RPPN SESC Pantanal), Mato Grosso, Brasil : efeitos sobre a distribuição e densidade de antas (*Tapirus terrestris*) e de cervos-do-pantanal (*Blastocerus dichotomus*). PhD Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- CORDEIRO, J. L. P., L. F. B. OLIVEIRA, and H. HASENACK. 2008. Mudanças na paisagem de uma unidade de conservação no Pantanal de Mato Grosso, Brasil. *Diálogo* 13: 93-115.
- CUEVAS, M. F., R. A. OJEDA, and F. M. JAKSIC. 2013. Multi-scale patterns of habitat use by wild boar in the Monte Desert of Argentina. *Basic and Applied Ecology* 14: 320-328.
- DARMON, G., C. CALENGE, A. LOISON, J.-M. JULLIEN, D. MAILLARD, and J.-F. LOPEZ. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35: 44-53.
- DESBIEZ, A. L. J., R. E. BODMER, and S. A. SANTOS. 2009a. Wildlife habitat selection and sustainable resources management in a Neotropical wetland. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 1: 011-020.
- DESBIEZ, A. L. J., and A. KEUROGHLIAN. 2009. Can bite force be used as a basis for niche separation between native peccaries and introduced feral pigs in the Brazilian Pantanal? *Mammalia* 73: 369-372.

- DESBIEZ, A. L. J., A. KEUROGHLIAN, U. PIOVEZAN, and R. E. BODMER. 2011. Invasive species and bushmeat hunting contributing to wildlife conservation: the case of feral pigs in a Neotropical wetland. *Oryx* 45: 78-83.
- DESBIEZ, A. L. J., S. A. SANTOS, A. KEUROGHLIAN, and R. E. BODMER. 2009b. Niche Partitioning among White-Lipped Peccaries (*Tayassu Pecari*), Collared Peccaries (*Pecari Tajacu*), and Feral Pigs (*Sus Scrofa*). *Journal of Mammalogy* 90: 119-128.
- DEXTER, N. 1998. The influence of pasture distribution and temperature on habitat selection by feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 25: 547-559.
- DEXTER, N. 1999. The influence of pasture distribution, temperature and sex on home-range size of feral pigs in a semi-arid environment. *Wildlife Research* 26: 755-762.
- DONKIN, R. A. 1985. The Peccary - with Observations on the Introduction of Pigs to the New-World. *Transactions of the American Philosophical Society* 75: 1-143.
- EASTMAN, J. R. 2006. *Idrisi Andes. Guide to GIS and image processing.* Clark Labs, Worcester, USA.
- FLETCHER JR, R. J., and R. L. HUTTO. 2008. Partitioning the multi-scale effects of human activity on the occurrence of riparian forest birds. *Landscape Ecology* 23: 727-739.
- FONSECA, C., and F. CORREIA. 2008. *O javali.* Mirandela.
- FRAGOSO, J. M. V. 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. *Biotropica* 30: 458-469.
- FRAGOSO, J. M. V. 1999. Perception of scale and resource partitioning by peccaries: Behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy* 80: 993-1003.
- FRAZER, G. W., C. D. CANHAM, and K. P. LERTZMAN. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs.* Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem, Burnaby, USA.
- GABOR, T. M., and E. C. HELLGREN. 2000. Variation in peccary populations: landscape composition or competition by an invader? *Ecology* 81: 2509-2524.
- GABOR, T. M., E. C. HELLGREN, and N. J. SILVY. 2001. Multi-scale habitat partitioning in sympatric suiforms. *Journal of Wildlife Management* 65: 99-110.
- GOMEZ, H., R. B. WALLACE, G. AYALA, and R. TEJADA. 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 91-95.
- GONÇALVES, H. C., M. A. MERCANTE, and E. T. SANTOS. 2011. Hydrological cycle. *Brazilian Journal of Biology* 71: 241-253.
- GOTELLI, N. J., and G. L. ENTSMINGER. 2012. *EcoSim 7.72.* Acquired Intelligence, Inc.
- HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER, and P. D. RYAN. 2001. *PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis* *Palaeontol. Electronica* 4: 1-9.
- HAYS, R. L., C. SUMMERS, and W. SEITZ. 1981. *Estimating Wildlife Habitat Variables.* U.S.D.I. Fish and Wildlife Service Washington D.C., USA.
- HOFMANN, G. S. 2009. *Relações entre a temperatura do ar e a estrutura de formações vegetais no norte do Pantanal de Mato Grosso.* PhD Dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- HONE, J. 2012. *Applied population and community ecology: the case of feral pigs in Australia.* John Wiley & Sons.
- HUTCHESON, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of theoretical Biology* 29: 151-154.
- HUTCHINSON, G. E. 1951. Copepodology for the Onithologist. *Ecology* 32: 571-577.
- HUYNH, T. T. T., A. J. A. AARNINK, M. W. A. VERSTEGEN, W. J. J. GERRITS, M. J. W. HEETKAMP, B. KEMP, and T. T. CANH. 2005. Effects of increasing temperatures on physiological changes in pigs at different relative humidities. *Journal of Animal Science* 83: 1385-1396.

- ILSE, L. M., and E. C. HELLGREN. 1995. Resource Partitioning in Sympatric Populations of Collared Peccaries and Feral Hogs in Southern Texas. *Journal of Mammalogy* 76: 784-799.
- JÁCOMO, A. T. A. 2004. Ecologia manejo e conservação do queixada *Tayassu pecari* no Parque Nacional das Emas e em propriedades rurais de seu entorno. PhD Dissertation. Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- JÁCOMO, A. T. A., M. M. FURTADO, C. K. KASHIVAKURA, J. MARINHO-FILHO, R. SOLLMANN, N. M. TÔRRES, and L. SILVEIRA. 2013. White-lipped peccary home-range size in a protected area and farmland in the central Brazilian grasslands. *Journal of Mammalogy* 94: 137-145.
- JUNK, W. J., C. NUNES DA CUNHA, K. M. WANTZEN, P. PETERMANN, C. STRUSSMANN, M. I. MARQUES, and J. ADIS. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences* 68: 278-309.
- KEUROGHLIAN, A., and D. P. EATON. 2008a. Fruit availability and peccary frugivory in an isolated Atlantic forest fragment: Effects on peccary ranging behavior and habitat use. *Biotropica* 40: 62-70.
- KEUROGHLIAN, A., and D. P. EATON. 2008b. Importance of rare habitats and riparian zones in a tropical forest fragment: preferential use by *Tayassu pecari*, a wide-ranging frugivore. *Journal of Zoology* 275: 283-293.
- KEUROGHLIAN, A., D. P. EATON, and A. L. J. DESBIEZ. 2009a. Habitat use by Peccaries and Feral Pigs of the Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Suiform Soundings* 8: 9-17.
- KEUROGHLIAN, A., D. P. EATON, and A. L. J. DESBIEZ. 2009b. The response of a landscape species, white-lipped peccaries, to seasonal resource fluctuations in a tropical wetland, the Brazilian pantanal. *Journal of Biodiversity and Conservation* 1: 87-97.
- KEUROGHLIAN, A., D. P. EATON, and W. S. LONGLAND. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation* 120: 411-425.
- KILTIE, R. A. 1981. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 13: 234-236.
- KILTIE, R. A. 1982. Bite Force as a Basis for Niche Differentiation between Rain-Forest Peccaries (*Tayassu-Tajacu* and *Tayassu-Pecari*). *Biotropica* 14: 188-195.
- KILTIE, R. A., and J. TERBORGH. 1983. Observations on the Behavior of Rain Forest Peccaries in Perú: Why do White-lipped Peccaries Form Herds? *Zeitschrift für Tierpsychologie* 62: 241-255.
- KOVACH, W. L. 2011. Oriana – Circular Statistics for Windows, ver. 4. Kovach Computing Services, Pentraeth, UK.
- KRONFELD-SCHOR, N., and T. DAYAN. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 153-181.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS, and M. DE POORTER. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group, World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand.
- MCCOY, J., and K. JOHNSTON. 2002. Using ArcGIS spatial analyst. Esri.
- MITTELBACH, G. G. C. E. S. A. S., MASSACHUSETTS. 400PP. 2012. Community Ecology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MOURÃO, G. M., M. E. COUTINHO, R. A. MAURO, T. W.M., and W. MAGNUSSON. 2002. Levantamentos aéreos de espécies introduzidas no Pantanal: porcos ferais (porco monteiro), gado bovino e búfalos. *Embrapa Pantanal Research Paper* 28: 1-22.
- NIMER, E. 1979. Climatologia do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- NOGUEIRA-FILHO, S. L. G., S. S. C. NOGUEIRA, and J. M. V. FRAGOSO. 2009. Ecological impacts of feral pigs in the Hawaiian Islands. *Biodiversity and Conservation* 8 3677-3683
- NOGUEIRA-NETO, P. 1973. A criação de animais indígenas vertebrados : peixes, anfíbios, répteis, aves, mamíferos. Tecnapis, São Paulo.

- NUNES DA CUNHA, C., and W. J. JUNK. 2004. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. *Applied Vegetation Science* 7: 103-110.
- NUNES DA CUNHA, C., W. J. JUNK, and H. F. LEITÃO-FILHO. 2007. Woody vegetation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: a preliminary typology. *Amazoniana* XIX: 159-184.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. 1992. The Vegetation of Brazilian Murundus - the Island-Effect on the Plant Community. *Journal of Tropical Ecology* 8: 465-486.
- OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R. 2009. Ecologia e conservação de ungulados florestais em uma área do Pantanal. PhD Dissertation. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande.
- OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R., R. M. DORAZIO, W. M. TOMAS, G. MOURAO, and F. A. S. FERNANDEZ. 2011. No evidence of interference competition among the invasive feral pig and two native peccary species in a Neotropical wetland. *Journal of Tropical Ecology* 27: 557-561.
- OLIVEIRA, L. F. B., J. L. P. CORDEIRO, and H. HASENACK. 2013. Padrões e tendências regionais em uma paisagem antropizada no norte do Pantanal: uma perspectiva espaço-temporal. In C. A. Peres, J. Barlow, T. A. Gardner and I. C. G. Vieira (Eds.). *Conservação da biodiversidade em paisagens florestais antropizadas do Brasil*, pp. 231-262. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.
- OLMOS, F. 1993. Diet of Sympatric Brazilian Caatinga Peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Journal of Tropical Ecology* 9: 255-258.
- PERSSON, L. 1985. Asymmetrical Competition: Are Larger Animals Competitively Superior? *The American Naturalist* 126: 261-266
- PONCE, V. M., and C. N. CUNHA. 1993. Vegetated Earthmounds in Tropical Savannas of Central Brazil - a Synthesis - with Special Reference to the Pantanal-Do-Mato-Grosso. *Journal of Biogeography* 20: 219-225.
- SEIDL, A., A. M. R. DAVILA, and R. A. M. S. SILVA. 1999. Estimated financial impact of *Trypanosoma vivax* on the Brazilian pantanal and Bolivian lowlands. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz* 94: 269-272.
- SEIDL, A. F., J. D. V. DE SILVA, and A. S. MORAES. 2001. Cattle ranching and deforestation in the Brazilian Pantanal. *Ecological Economics* 36: 413-425.
- SICURO, F. L., L. F. M. NEVES, and L. F. B. OLIVEIRA. 2011. Sex- and age-related morphofunctional differences in skulls of *Tayassu pecari* and *Pecari tajacu* (Artiodactyla: Tayassuidae). *Journal of Mammalogy* 92: 828-839.
- SICURO, F. L., and L. F. B. OLIVEIRA. 2002. Coexistence of peccaries and feral hogs in the Brazilian pantanal wetland: An ecomorphological view. *Journal of Mammalogy* 83: 207-217.
- SIMBERLOFF, D., and W. BOECKLEN. 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 35: 1206-1228.
- SOWLS, L. K. 1997. *Javelinas and Other Pecaries: their biology, management, and use*. Texas A&M University Press College Station, Tucson, USA.
- TABER, A. B., C. P. DONCASTER, N. N. NERIS, and F. COLMAN. 1994. Ranging Behavior and Activity Patterns of 2 Sympatric Peccaries, *Catagonus-Wagneri* and *Tayassu-Tajacu*, in the Paraguayan Chaco. *Mammalia* 58: 61-71.
- TER BRAAK, C., and P. SMILAUER. 2002. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- TOBLER, M. W., S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, and G. POWELL. 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 25: 261-270.

- VALEIX, M., S. CHAMAILLE-JAMMES, and H. FRITZ. 2007. Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia* 153: 739-748.
- WISZ, M. S., J. POTTIER, W. D. KISSLING, L. PELLISSIER, J. LENOIR, C. F. DAMGAARD, C. F. DORMANN, M. C. FORCHHAMMER, J. A. GRYTNES, A. GUISAN, R. K. HEIKKINEN, T. T. HOYE, I. KUHN, M. LUOTO, L. MAIORANO, M. C. NILSSON, S. NORMAND, E. OCKINGER, N. M. SCHMIDT, M. TERMANSEN, A. TIMMERMANN, D. A. WARDLE, P. AASTRUP, and J. C. SVENNING. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15-30.
- ZAR, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice Hall, New Jersey, USA.
- ZERVANOS, S. M. 2002. Renal structural adaptations among three species of peccary. *Southwestern Naturalist* 47: 527-531.
- ZERVANOS, S. M., and N. F. HADLEY. 1973. Adaptational Biology and Energy Relationships of Collared Peccary (*Tayassu-Tajacu*). *Ecology* 54: 759-774.

Capítulo 4

Conclusões gerais

Conclusões gerais

Utilização do gradiente térmico

Embora a temperatura não seja reconhecida como um recurso, há sugestões no sentido de que essa não seja considerada como um simples conjunto de estresse que os organismos enfrentam, pois o tempo e/ou o espaço em que esses alcançam ótima troca de calor pode ser objeto de competição (Magnusson 1979, Tracy & Christian 1986). Os animais não consomem recursos térmicos, no mesmo sentido que consomem recursos alimentares, mas podem utilizar (ocupar) espaço\temperatura para a exclusão de outra espécie (Magnusson, 1979).

Considerando o conhecimento a respeito das adaptações e tolerância dos caíditos a fatores ambientais foi avaliada a utilização do gradiente térmico pelos taiassuídeos, considerando os períodos úmido e seco no norte do Pantanal. Os resultados demonstraram a grande semelhança das respostas às variações de temperatura e de disponibilidade de água por ambas as espécies. Os padrões de atividade apresentaram-se fortemente correlacionados com a temperatura do ar ao longo dos períodos avaliados. Os registros dos taiassuídeos se concentraram entre 20 e 30°C, uma porção estreita do gradiente disponível. Os resultados são relevantes quando considerado o curto período de tempo em que a temperatura do ar no Pantanal encontra-se nesta faixa térmica. Adicionalmente, as duas espécies evidenciaram uma forte redução das atividades quando a temperatura do ar excedeu 35°C evidenciando, em situação de campo, a temperatura máxima crítica descrita para caíditos em condições controladas (Zervanos, 1975). A baixa atividade de ambas as espécies nas porções extremas do gradiente térmico, abaixo de 15°C e acima de 35°C, reflete a origem tropical dos taiassuídeos, como já sugerido por outros autores (Zervanos, 1975). Embora a manutenção da atividade fora da zona termoneutra seja possível, ela é onerosa entre junho e outubro, pois implica necessariamente no aumento da taxa metabólica e/ou de perda de água durante um período escassez de frutos e de baixa disponibilidade de água no Pantanal. Neste contexto, a redução da atividade nas horas mais quentes do dia e a utilização diferenciada dos habitats, levando em conta as características microclimáticas de cada tipo de vegetação, devem estar envolvidas na minimização do estresse térmico e da desidratação.

Os resultados obtidos contribuem para o aumento do conhecimento das relações de taiassuídeos e a temperatura do ar, sendo os primeiros a avaliar o efeito da variação térmica na atividade de queixadas. Aspecto importante a considerar em futuros trabalhos é testar a

hipótese de que os taiassuídeos levam vantagem na competição com porcos em regiões com altas temperaturas e baixa disponibilidade de água (Ilse e Hellgren, 1995; Gabore Hellgren, 2000). As amostragens na área com pecuária demonstraram que os porcos tendem a restringir suas atividades no período com as temperaturas mais baixas do dia. A espécie, assim como em outras regiões onde foi introduzida, parece ter sua atividade fortemente restringida pelas altas temperaturas, sendo essas condicionantes, certamente, de parte dos padrões de distribuição observados. Os taiassuídeos, por outro lado, ao se manterem ativos em temperatura mais elevadas teriam mais tempo e locais para busca de alimentos do que os porcos, sem que a atividade implique em gasto de energia ou de água. Uma vez que esses padrões sejam confirmados, haveria a comprovação de uma vantagem competitiva em favor das espécies nativas. Contudo, maiores investimentos amostrais e analíticos devem ser feitos nesse sentido.

Padrões de atividade

Durante o período úmido na RPPN SESC Pantanal os taiassuídeos adotaram um padrão unimodal com baixa atividade noturna e forte concentração em apenas um período específico do dia (caititus entre o início e o final da manhã e queixadas ao longo da tarde). Neste período e neste local, onde foi registrada alta sobreposição espacial entre os taiassuídeos nas áreas menos propensas ao alagamento, os padrões temporais de atividades apresentados pelos caititus diferiram significativamente daqueles observados para os queixadas. Em contrapartida, ao longo dos meses de estiagem, as espécies apresentaram um padrão bimodal com concentração de atividades no início da manhã e durante o final da tarde e primeiras horas da noite. Durante o período seco, quando a sobreposição espacial foi menor do que no período úmido, caititus e queixadas não diferiram quanto aos padrões de atividade observados. Na Fazenda Santa Lucia (dados coletados apenas durante o período úmido) os porcos ferais evidenciaram uma forte concentração de atividade durante o fim da madrugada e o início da manhã. Nesta área, caititus e queixadas diferiram significativamente dos padrões observados considerando a mesma época do ano na Reserva. Queixadas permaneceram ativos durante quase todo o dia e caititus apresentaram um padrão bimodal com picos entre 8 e 10 horas da manhã (período em que os porcos ferais já haviam reduzido sua atividade), sendo novamente mais ativos entre 16 e 20 horas.

A partição do tempo entre competidores é considerada um dos principais mecanismos de coexistência em diversas comunidades, apesar de implicar em custos pela redução do

tempo total de atividade (Kronfeld-Schor e Dayan, 2003). Embora sejam considerados animais de hábitos diurnos, caititus e queixadas são capazes de ajustar suas atividades minimizando os efeitos da exposição às altas temperaturas e reduzindo a sobreposição temporal. Mudanças nos padrões de atividade de caititus e queixadas em razão da estacionalidade climática já foram observadas em outras regiões sem considerar, no entanto, mudanças associadas à presença da pecuária e coocorrência com porcos ferais. Uma vez comprovada as relações agonísticas na divisão de recursos (como alimento ou habitat) é previsível que estas espécies utilizem a partição do tempo como forma de reduzir a competição por interferência, como observado amplamente em vertebrados (Carothers e Jaksic, 1984). Por essa razão, os padrões observados na região de estudo são importantes, sendo que pela primeira vez no Pantanal foi possível avaliar os padrões de atividade e de uso do habitat de caititus e queixadas em uma condição de baixíssimo impacto humano, sem o viés gerado pelas alterações provocadas pelo gado e/ou pela simpatria com porcos ferais. Adicionalmente, a amostragem na fazenda possibilitou a comparação destes padrões em situação similar à vigente em mais de 80% da área do Pantanal, onde a pecuária é um fator importante na determinação das características da paisagem; aspecto importante considerando as particularidades da região e possíveis planos de manejo ou estimativas das potenciais interações entre essas espécies em um contexto de longo prazo.

Uso dos habitats

A amostragem na RPPN SESC Pantanal contrastando os diferentes períodos, seco e úmido, permitiu avaliar a ocorrência de caititus e queixadas em diversos habitats contemplando as variações ambientais inerentes às estações do ano. No período úmido, caititus e queixadas evitaram as áreas mais propensas aos alagamentos. Concentraram suas atividades nas regiões mais altas onde predominam formações como Mata com Acuri, Mata Seca e Mata Densa. Nestas formações foram registrados índices elevados de sobreposição entre as duas espécies. Contudo, a utilização desses habitats também esteve certamente associada à disponibilidade de recursos alimentares e à presença de barreiros. Nessas formações mais elevadas ocorrem zonas com alta densidade das palmeiras cujos frutos estão entre os itens mais consumidos por taiassuídeos no Pantanal. Como observado em outras regiões, os caititus se mostraram particularmente associados a áreas com altas densidades de palmeiras. Caititus e queixadas, juntamente com a anta, estão entre os ungulados que mais praticam geofagia na RPPN (Coelho, 2006). Por essas razões a presença de barreiros pode se constituir em um dos fatores

envolvidos na determinação dos padrões de uso do espaço; futuros investimentos devem ser feitos no sentido de quantificação dessas relações, pois esses são regionalmente conhecidos como atrativos para estas espécies ao longo de todo o ano.

Ao longo do período seco, as duas espécies expandiram suas atividades para outros habitats propiciando uma redução na sobreposição das classes avaliadas. O aumento da ocorrência se deu principalmente nas florestas estacionalmente alagáveis que incluem formações como os cambarazais, matas de corixos e as vazantes florestadas (ex. pimenterais e landizais). O uso destes habitats está provavelmente associado à busca por recursos e/ou para abrigo térmico durante as horas mais quentes do dia. Em diversas ocasiões foram registrados caititus e queixadas forrageando em solos úmidos dessas formações. Nessas áreas os taiassuídeos certamente exploram a grande quantidade de invertebrados e outras espécies aquáticas que permanecem no solo após o recuo das águas. Essas áreas possivelmente servem como corredores florestados que possibilitam deslocamentos diurnos em razão da proteção do dossel fechado minimizando a exposição à radiação solar, altas temperaturas e baixos índices de umidade do ar. Essas formações florestais conectam as baías, que geralmente situam-se em zonas de vegetação arbustiva, única classe de habitat onde não foram registrados taiassuídeos nos períodos considerados. Todavia, enquanto queixadas permaneceram fortemente associados a áreas florestais, caititus frequentemente foram registrados no interior de murundus e capões na zona de cerrado. A exploração destas pequenas e médias manchas florestais que ocorrem de maneira dispersa na paisagem pode ser favorecida pela estratégia de forrageamento adotada pela espécie; grupos maiores se subdividem em subgrupos de 1-3 indivíduos durante o dia. Espécies de árvores que frutificam ao longo do período de estiagem (ex. *Acrocomia aculeate*, *Genipa americana*, *Dipteryx alata*, *Hymenaea stigonocarpa* e *Buchenavia tomentosa*) ocorrem com frequência no interior desses capões. Esses muitas vezes contêm, adicionalmente, altas densidades de bromélias no solo e que compõe parte da dieta das duas espécies.

A amostragem na área da fazenda se restringiu ao período úmido e evidenciou que as duas espécies diferem significativamente quanto à utilização dos habitats. Os caititus restringiram sua ocorrência a áreas pouco utilizadas pelo gado e pelos porcos ferais, tais como a faixa de mata densa adjacente ao rio São Lourenço e às manchas de cerrado e murundus isolados. Tal padrão pode ser interpretado como um efeito negativo da forma de uso da terra e da simpatria com porcos. Queixadas, por outro lado, foram registrados em

diversos tipos de habitats, incluindo áreas intensamente utilizadas pelo gado e pelos porcos ferais, tais como campos nativos e pastagens exóticas, adicionalmente aos cambarazais e capões de mata com acuri. Esses padrões diferem daqueles verificados para a Reserva, sugerindo uma resposta à alta densidade de gado e de porcos nesta área. O particionamento do tempo é um mecanismo para reduzir a competição por recurso quando esses são limitantes, são renovados durante o tempo e envolvidos na separação (Kronfeld-Schor e Dayan, 2003). Por essa razão, a expansão do tempo diário e a partição temporal com os porcos, podem não ser suficientes para proporcionar a quantidade de recursos necessários para manter os grupos de queixadas, o que justificaria o aumento no uso de diferentes habitats. Os porcos ferais, que foram registrados em apenas duas ocasiões na área da Reserva, apresentaram uma forte relação com a estrutura dos habitats na área da fazenda. A espécie mostrou uma correlação negativa com variáveis medida em escala local como Altura do Dossel e Obstrução Horizontal da Vegetação. Este resultado explica a baixa utilização de áreas predominantemente florestais com dossel alto e fechado, além da atividade intensa em áreas abertas com altura baixa do extrato herbáceo, resultado do pastejo e do pisoteio do gado nestas áreas. A baixa tolerância dos porcos às altas temperaturas faz com que esses se refugiem no interior de murundus, capões de mata, landizais e sob agregações de arbóreas de pateiro (*Coupeia uiti*) durante o dia. Os porcos também foram frequentemente registrados em tanques onde costumam chafurdar na lama. A ocorrência desta espécie parece estar intimamente relacionada às alterações ambientais resultantes da pecuária semi-extensiva praticada tradicionalmente no Pantanal.

Coocorrência e competição entre as espécies

A diferenciação de nicho em ambientes heterogêneos é considerada como o principal mecanismo de coexistência entre competidores, onde a separação ecológica é usualmente considerada em termos de habitat, alimento e tempo, ou a combinação entre eles (Kronfeld-Schor e Dayan, 2003). As variações nos padrões de coocorrência nos dois períodos avaliados e entre as duas áreas amostradas sugerem, somadas a alta sobreposição de dieta entre taiassuídeos descrita para o sul do Pantanal, a ocorrência de competição por interferência entre caititus e queixadas. Um registro de interação agonística (primeiro manuscrito; capítulo 2) evidencia o abandono de sitio de alimentação por caititus em função da chegada dos queixadas. Isso demonstra interferência negativa exercida por uma espécie dominante sobre uma espécie subordinada. A presença de queixadas reduziu o acesso dos caititus aos frutos de

cumbaru, um recurso alimentar compartilhado durante um período de frutos na região. A separação temporal durante os períodos de alta sobreposição espacial entre as espécies pode ser interpretada como um indicativo da competição por interferência. Em áreas de barreiros da Reserva caititus não utilizam aqueles intensamente frequentados por queixada (Coelho, 2006), indicando diferenças no acesso a um importante recurso.

A simpatria com porcos ferais em áreas utilizadas pelo gado está associada a alterações dos padrões de atividade e uso do habitat pelas duas espécies. Contudo, as alterações dos padrões observadas entre os taiassuídeos não parecem levar a um aumento da competição entre os mesmos. Não foram encontradas evidências de que a presença de qualquer uma das espécies avaliadas resulte na exclusão das demais. Caititus e queixadas apresentam altas taxas de coocorrência nos locais em que foram registrados, embora raramente utilizem o mesmo sitio em um mesmo dia, fato que sugere uma forte partição do tempo como uma estratégia de redução da competição. Estas duas espécies apresentaram respostas distintas em relação à presença de porcos na área da fazenda. Caititus parecem ajustar sua atividade de modo a reduzir a coocorrência espacial e temporal com queixadas e porcos. Ao concentrar atividade em áreas pouco utilizadas pelas outras espécies e evitar os horários em que os porcos estão mais ativos, os caititus minimizam os efeitos gerados pela competição por interferência. Os padrões encontrados para esta espécie são similares àqueles observados para outras espécies de mamíferos consideradas subordinadas e/ou fugitivas. Queixadas, por outro lado, ampliaram os padrões de atividade temporal e de utilização de habitats nas áreas de simpatria com porcos. Isso resultou em alta coocorrência entre estas espécies, sugerindo a ausência de relação agonística entre as mesmas. Embora tenham sido detectadas mudanças nos padrões de uso do tempo e do espaço e de evidências de efeitos negativos da pecuária na coocorrência de porcos, caititus e queixadas, esses fatores não parecem representar uma ameaça direta à viabilidade dessas espécies na região. Outros fatores como alta pressão de caça e/ou a conversão de habitats florestais em pastagens para o gado podem representar uma ameaça maior às populações no Pantanal, adicionados de outros fatores envolvidos nas transformações das paisagens.