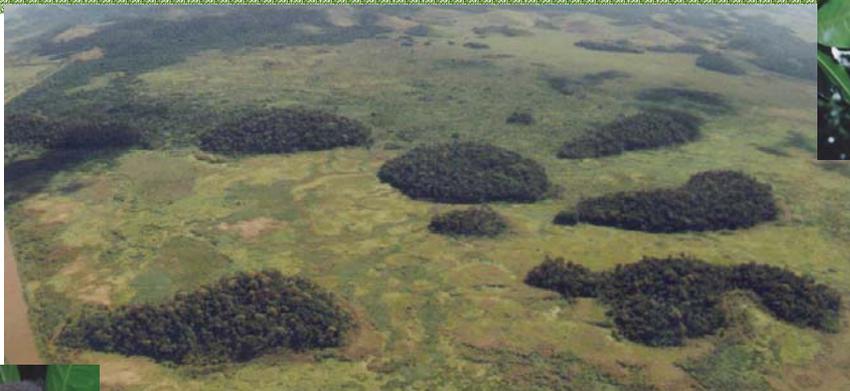




# Universidade Federal do Rio de Janeiro

Instituto de Biologia  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Como pequenas populações persistem em paisagens fragmentadas? Onze anos de estudo de populações do marsupial *Micoureus demerarae* em fragmentos de Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro,



**Camila dos Santos de Barros**

Orientador: Fernando Antonio dos Santos Fernandez

Dissertação apresentada ao programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

2006



# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Como pequenas populações persistem em paisagens fragmentadas? Onze anos de estudo de populações do marsupial *Micoureus demerarae* em fragmentos de Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro, Brasil**

Camila dos Santos de Barros

Orientador: Fernando Antonio dos Santos Fernandez

Dissertação apresentada ao programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

**2006**

BANCA EXAMINADORA:

---

Prof. Dr. Carlos Ruiz-Miranda  
(Universidade Estadual do Norte Fluminense)

---

Prof. Dr. Fernando A. S. Fernandez  
(Universidade Federal do Rio de Janeiro)

---

Prof. Dra. Helena de Godoy Bergallo  
(Universidade Estadual do Rio de Janeiro)

Suplentes:

---

Prof. Dr. Carlos Eduardo Grelle  
(Universidade Federal do Rio de Janeiro)

---

Prof. Dr. Paulo Sérgio D'Andrea  
(Fundação Oswaldo Cruz)

Rio de Janeiro, 31 de agosto de 2006.

## Ficha catalográfica

Barros, C. S.

Como pequenas populações persistem em paisagens fragmentadas? Onze anos de estudo de populações do marsupial *Micoureus demerarae* em fragmentos de Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Ecologia, 2006.

Dissertação: Mestrado em Ecologia

1. Dinâmica populacional
2. Biologia da Conservação
3. Fragmentação
4. Mamíferos
5. Mata Atlântica

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro

II. Título

*"I am a firm believer, that without speculation there is no good and original observation."*

*Charles Darwin em uma carta para Alfred Russel Wallace*

*22 de dezembro de 1857*

Aos meus pais, Edilson e Graça.

## AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, por serem a melhor personificação do que representa um pai e uma mãe. Pela enorme paciência com meu mau humor enquanto escrevia a dissertação. Pela colaboração na digitação de planilhas e confecção de ninhos e outros materiais para pesquisa.

Ao Fernando, por ter me guiado desde o começo de minha graduação, fazendo com que eu descobrisse o amor pela ecologia e pela conservação. Por toda orientação durante a formulação dessa dissertação e de trabalhos anteriores. Por ter tido um dia o sonho de ter este projeto que hoje possibilitou esta dissertação. Por, acima de tudo, ter sido um grande amigo.

Ao povo que é ou já foi do LECP, por terem batalhado arduamente durante a coleta de dados, enfrentando frio, calor, chuva, enchentes, fome, sede, caçadores, mosquitos e tudo mais que só existe naqueles fragmentos que amamos apesar de tudo. A todas essas pessoas por terem contribuído para minha formação.

À Alexandra Pires (Lelê) pela grande amizade e apoio com os quais sempre pude contar. Pelos dados de área atingida pelo fogo coletados após o incêndio de 1997 o que demonstra sua visão a longo prazo. Por me mostrar a estatística circular e brilhantemente ver como seria útil para os dados de reprodução. Por todas as outras inúmeras enriquecedoras dicas em todos os meus trabalhos. Pelas sugestões ao ler a primeira versão desta dissertação. Sem suas idéias essa dissertação seria bem menos interessante!

À Paula Lira (Paulinha) pelas discussões e engrandecedores comentários não só na primeira versão desta dissertação como em todos os trabalhos que já realizei no LECP. Pela amizade essencial para suportar aqueles momentos mais difíceis.

Ao Henrique, por dividir comigo suas idéias singulares e por tentar sempre me trazer para a realidade estatística e não subjetiva. Pelos momentos de enorme descontração proporcionados por essa figura que você é. Pelo companheirismo tanto na vida como nos perrengues de campo. Serei sempre grata ao seu faro nas trilhas!

Ao Markus, um grande amigo como qual tive o enorme prazer de dividir o começo deste trabalho e cujas discussões foram sempre muito produtivas. Lelê, Paulinha, Henrique e Markus nossas conversas enriqueceram imensamente o meu trabalho e a minha pessoa. É

fantástica a enorme disposição em ajudar que esteve sempre presente em vocês!

À Peônia, pela grande amizade e companheirismo desde meus primórdios no LECP.

Ao Renatinho (minha cria!) pela ajuda na análise dos dados e pelo entusiasmo que foi em inúmeros momentos de onde eu tirei forças pra continuar quando surgiam aquelas inevitáveis pedras no meio do caminho.

À Melina pela amizade, companheirismo e pela paciência em ouvir meus desabafos enquanto pegava uma carona. Ao Maron pelo companheirismo e por me socorrer com a estatística. Adriana, Carin e Verônica pelos momentos impagáveis e divertidíssimos das “poderosas” dos corredores. Aninha por ser sempre tão fofa. Bruno, Clarissa e Thiago pela sempre disposição em ajudar. Leandro II super força no campo e por topa qualquer perrengue. Leandro I que mesmo indo e voltando também acompanhou esse trabalho desde o começo. Vocês são as melhores e mais divertidas lembranças do campo, do laboratório e da vida afora...

Fernando, Adriana, Aninha, Bárbara, Bruno, Carin, Carlos, Cecília, Clarissa, Daniel, Ernesto, Fabito, Gilberto, Glauber, Henrique, Leandro I, Leandro II, Leo, Lelê, Maronectes, Marcos, Márcia, Markus, Melina, Natália, Paulinha, Paloma, Pat, Pedro, Peônia, Priscila, Renato, Roberta, Tiago, Vânia e Verônica que conviveram comigo nesses mais de seis anos de LECP, mesmo que alguns por apenas breves períodos. Obrigada pela paciência comigo e pelos ótimos momentos que me proporcionaram.

A todos aqueles que ajudaram nas excursões por pura boa-vontade. A ajuda dessas pessoas foi essencial na realização das excursões.

Aos meus amigos, tanto os de longa data como aqueles que ganhei durante a graduação, aos quais devo meus momentos de descontração estratégicos para sobreviver ao mestrado. Agradecimento especial aqueles do msn que me fizeram companhia durante aquelas intermináveis horas passadas em frente ao computador.

Ao Vinicius, pelo incentivo para a realização deste plano B de dissertação.

Aos professores do PPGE, às secretárias do PPGE (Marcinha e Sueli), à coordenação do PPGE (em especial ao Reinaldo Bozelli e Érica Caramashi) que permitiram um curso de alta qualidade e todos os benefícios logísticos conseguidos através de uma longa série de trabalhos eficientes e muita dedicação.

Aos professores do Instituto de Biologia pela minha formação. Ao departamento de Ecologia e ao Instituto de Biologia pelo apoio logístico.



À pré-banca, Prof. Jean Valentin e Prof Marcos Vinícius Vieira pelas construtivas críticas e sugestões.



À Paula K. Lira e ao Ernesto Viveiros de Castro pelas fotos cedidas.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Insetos (LEI) que nos receberam e aturaram nossa bagunça enquanto o LECP estava em obras.



Ao Programa Mata Atlântica, principalmente ao Jerônimo Boelsums, pelos dados climáticos.

Ao IBAMA, em especial ao IBAMA Poço das Antas, através de Rodrigo Mayerhofer, Rafael e Rodrigo Barcellar. A todos os demais funcionários da ReBio Poço das Antas, em especial à D. Natália e à Valéria, pelo apoio logístico proporcionado.



À Associação-Mico-Leão-Dourado pelo apoio que sempre foi dado ao nosso laboratório, tanto com os projetos como pelo apoio logístico. Agradeço em especial à Denise Rambaldi por seu grande apoio.



À Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, PROBIO-MMA, CNPq e Critical Ecosystem Partnership Funding-Conservação Internacional e FUJB pelo suporte financeiro sem o qual nada disso seria possível.



À CNPq que durante minha graduação me forneceu bolsas de iniciação científica.



À Capes pela bolsa de mestrado. À FAPERJ pela bolsa ALUNO NOTA 10 também no mestrado.



Por fim, aos queridos *Micoureus demerarae* por terem colaborado tanto com este trabalho!



Obrigada!



## RESUMO

Foi realizado um estudo demográfico de longa duração de uma metapopulação do marsupial *Micoureus demerarae* em uma paisagem altamente fragmentada na Mata Atlântica. Os dados foram obtidos de estudo de captura-marcação-recaptura (1995-2005) em um conjunto de oito pequenos (1,2-13,3ha) fragmentos florestais na Reserva Biológica Poço das Antas, no estado do Rio de Janeiro. Três populações, dos fragmentos nomeados A, D e E, tiveram suas demografias estudadas em detalhe, respectivamente de 1995 a 1998, de 1996 a 2001 e de 2000 a 2005. As populações apresentaram tamanhos muito pequenos, raramente ultrapassando 20 indivíduos. As densidades populacionais não diferiram significativamente entre fragmentos, mas foram maiores que as densidades usuais em áreas não fragmentadas. A reprodução foi sazonal, com atividade reprodutiva nos meses da estação úmida (outubro-março). Desvios significativos da razão sexual foram encontrados em todas as populações, em ambas as direções e em períodos diferentes. Nos fragmentos D e E, houve um desvio significativo para fêmeas de 1999 a 2002, quando houve estações úmidas excepcionalmente secas, devido a um evento de La Niña; este resultado é consistente com a hipótese de Trivers & Willard, que liga desvios na razão sexual à condição nutricional dos organismos. A população A aumentou depois que um incêndio que atingiu severamente o fragmento. A população E diminuiu em 2004-2005, coincidente com o aumento das capturas de *Didelphis aurita*; este padrão pode ser devido a uma interação competitiva ou predatória entre as duas espécies. *M. demerarae* pode ser beneficiado em uma paisagem fragmentada por se adaptar bem a habitats alterados pelo efeito de borda, pela alta fecundidade e por suas populações estarem conectadas formando uma metapopulação. Este estudo mostrou que alguns padrões demográficos, como os relacionados a variações no tamanho populacional e razão sexual, só puderam ser percebidos a partir de uma longa série temporal de dados.

## ABSTRACT

A long-term demographic study on a metapopulation of the marsupial *Micoureus demerarae* was carried out in a highly fragmented Atlantic Forest landscape. Data were obtained from a capture-mark-recapture study (1995-2005) in a set of eight small (1.2-13.3ha) forest fragments at Poço das Antas Biological Reserve, Rio de Janeiro state. Three populations, from the fragments named A, D and E, had their demographics studied in detail, respectively from 1995 to 1998, 1996 to 2001 and 2000 to 2005. The populations showed very small sizes, seldom exceeding 20 individuals. Population densities did not differ significantly among fragments, but they were higher than usual densities in non-fragmented areas. Breeding was seasonal, with reproductive activity in the months of the wet season (October-March). Significantly biased sex ratios were found in all populations, in both directions and in different periods. In the fragments D and E, there was a significant bias towards females between 1999 and 2002, when wet seasons were exceptionally dry, due to a La Niña event; this finding is consistent with Trivers & Willard's hypothesis, with links biased sex ratios with the organisms' nutritional condition. Population A increased after a fire severely hit the fragment. Population E shrank in 2004-2005, coincident with the increase in captures of *Didelphis aurita*; this pattern may be due to a competitive or predatory interaction between the two species. *M. demerarae* may be benefited in a fragmented landscape as it is well adapted to habitats disturbed by edge effects, has a high fecundity and its populations are connected forming a metapopulation. This study showed that some demographic patterns, such as the ones related to variations in population sizes and sex ratios, could only be detected from a long time series of data.

## ÍNDICE GERAL

Agradecimentos	i
Resumo	iv
Abstract	v
Índice de tabelas	vii
Índice de figuras	viii
Introdução	1
Objetivos	6
Espécie estudada	7
Material e Métodos	9
Área de estudo	9
Métodos de amostragem	14
Análise de dados	17
Resultados	22
Demografia	25
Relação entre as espécies	31
Reprodução	33
Razão Sexual	37
Discussão	39
Demografia	41
Reprodução	46
Razão Sexual	49
Síntese	53
Conclusões	60
Referências	62
Anexo	70

## ÍNDICE DE TABELAS

Anexo

---

70

Parâmetros demográficos das populações de *Micoureus demerarae* dos fragmentos A, D e E. Tamanho populacional (N), densidade Populacional, taxa de sobrevivência ( $\phi$ ), taxa de recrutamento ( $\beta$ ), frequência de fêmeas reprodutivas e razão sexual (proporção de machos).

## ÍNDICE DE FIGURAS

### **Espécie estudada**

Figura 1	7
<hr/>	
<i>Micoureus demerarae</i> .	
Figura 2	7
<hr/>	
<i>Micoureus demerarae</i> .	

### **Área de estudo**

Figura 3	10
<hr/>	
Reserva Biológica Poço das Antas.	
Figura 4	10
<hr/>	
Ilhas dos Barbados.	
Figura 5	11
<hr/>	
Diagrama ombrotérmico das médias de precipitação mensal de 1995 a 2005 na Reserva Biológica Poço das Antas.	
Figura 6	12
<hr/>	
Diagrama ombrotérmico da Reserva Biológica Poço das Antas de 1995 a 2005.	

### **Métodos de amostragem**

Figura 7	16
<hr/>	
Armadilhas utilizadas no estudo.	

### **Resultados**

Figura 8	22
<hr/>	
Sucesso de capturas de <i>Micoureus demerarae</i> por estratos (chão, sub-bosque e dossel).	
Figura 9	23
<hr/>	
Variação do peso das primeiras capturas como adultos de indivíduos (fêmeas e machos) de <i>Micoureus demerarae</i> nas três populações.	

Figura 10	23
Variação dos pesos entre fêmeas e machos das três populações juntas, considerando as primeiras capturas como adultos.	
Figura 11	24
Distribuição de freqüências de tempos de permanência de indivíduos machos e fêmeas em cada população (A, D e E).	
Figura 12	26
Variação das taxas de recrutamento e perdas e tamanhos populacionais de <i>Micoureus demerarae</i> nos fragmentos A e D.	
Figura 13	27
Área dos fragmentos A e D afetadas no incêndio de 1997.	
Figura 14	28
Variação dos tamanhos populacionais nos fragmentos A e D um ano antes e um ano depois do incêndio ocorrido em agosto de 1997.	
Figura 15	28
Tamanhos populacionais e capturabilidade das populações do fragmento A e D um ano antes e um ano após o incêndio ocorrido em agosto de 1997.	
Figura 16	30
Densidade populacional das populações dos fragmentos A, D e E.	
Figura 17	31
Variação das densidades populacionais nos períodos nos quais havia o monitoramento concomitante de duas populações	
Figura 18	32
Abundância das três espécies mais capturas nos três fragmentos estudados. ( <i>Micoureus demerarae</i> , <i>Didelphis aurita</i> e <i>Philander frenata</i> ).	
Figura 19	33
Histograma circular mostrando a concentração de fêmeas em atividade reprodutiva nos meses da estação úmida.	
Figura 20	34
Proporções de fêmeas de <i>Micoureus demerarae</i> em atividade reprodutiva e a precipitação mensal.	
Figura 21	35
Fêmeas de <i>Micoureus demerarae</i> com filhotes aderidos às tetas, em diferentes estágios de desenvolvimento.	

Figura 22	35
<hr/>	
Proporções de fêmeas reprodutivas de <i>Micoureus demerarae</i> com filhotes aderidos às tetas e com tetas inchadas.	
Figura 23	36
<hr/>	
Estrutura etária das três populações de <i>Micoureus demerarae</i> .	
Figura 24	38
<hr/>	
Razão sexual nas populações dos fragmentos A, D e E respectivamente.	

## INTRODUÇÃO

O processo global de fragmentação de habitats leva à redução da biodiversidade local, que acontece em duas escalas de tempo diferentes: a curto prazo, através da perda da área disponível, e a longo prazo, através dos efeitos da insularização, que pode diminuir ou mesmo eliminar eventuais recolonizações e fluxo gênico entre manchas de habitat (Wilcox, 1980; Shafer, 1990; Pires *et al.*, 2006). Vários estudos têm demonstrado a perda de espécies animais em remanescentes florestais (Lovejoy *et al.*, 1986; Wilcove *et al.*, 1986; Newmark, 1987; Turner, 1996; Bierregaard *et al.*, 2001; Fahrig, 2003). Isso ressalta a relevância de entender de como o processo de fragmentação põe em risco a persistência dessas espécies.

Um ecossistema onde a necessidade de estudar os efeitos da fragmentação é particularmente premente é a Mata Atlântica. De fato, a Mata Atlântica é considerada um dos mais importantes *hotspots* de biodiversidade (Myers *et al.*, 2000), ou seja, uma área com altíssima diversidade e endemismo, mas sujeita a intensa e imediata pressão sobre seus remanescentes florestais. No entanto, na Mata Atlântica o conhecimento sobre indicadores ecológicos avança lentamente em relação à velocidade da degradação (Pinto *et al.*, 2006). O grau de ameaça no qual este bioma se encontra hoje tem uma origem histórica. A Mata Atlântica se localiza na região litorânea, a qual apresenta a maior ocupação humana, o que resultou em um alto grau de desmatamento (Dean, 1996). Da cobertura original de Mata Atlântica restam apenas cerca de 8% (Fundação SOS Mata Atlântica, INPE & ISA, 2002), sendo a maioria dos remanescentes pequenos fragmentos florestais, de apenas dezenas a centenas de hectares.

Após uma paisagem já ter se tornado intensamente fragmentada, como é o caso da Mata Atlântica, um fator de risco que aparece é resultante da alteração de habitat oriunda da alta relação perímetro/área dos remanescentes, o qual promove o aumento no total de bordas

de habitat numa paisagem (ver referências em Pires *et al.* 2006). Conseqüentemente, as populações animais e vegetais presentes nos fragmentos não estão apenas reduzidas e subdivididas, mas também estão expostas às mudanças abióticas e bióticas associadas à borda dos fragmentos, conhecidos como efeitos de borda (Lovejoy *et al.*, 1986; Murcia, 1995; Laurance, 1997). As bordas dos fragmentos estão expostas a condições microclimáticas diferentes daquelas do interior do fragmento, resultado de uma maior penetração da radiação solar e à exposição direta aos ventos quentes e secos que se originam no habitat ao redor. Isso resulta no aumento da temperatura e a diminuição da umidade do ar e do solo, que podem ocorrer até dezenas de metros para o interior dos fragmentos (Saunders *et al.*, 1991; Stevens & Husband, 1998). A maior penetração de luz promove o crescimento de uma vegetação mais densa, característica de áreas perturbadas, rica em lianas e trepadeiras (Saunders *et al.*, 1991; Murcia, 1995; Laurance, 1997; Didham & Lawton, 1999; Gascon *et al.*, 2000; Laurance *et al.*, 2000; Cochrane, 2001; Tabarelli *et al.*, 2004). Ocorre, portanto, uma profunda alteração da estrutura da vegetação das bordas. Em fragmentos de tamanho reduzido, a distância entre as bordas é tão pequena que deixa de existir uma vegetação de interior mais protegida, sendo todo o fragmento sob influência do efeito de borda (Gascon *et al.*, 2000; Tabarelli *et al.*, 2004).

As características microclimáticas das bordas, como maior temperatura e menor umidade, favorecem a penetração de incêndios que ocorrem nos habitats ao redor dos fragmentos (Gascon *et al.*, 2000). Incêndios têm aumentado de intensidade em florestas tropicais, sendo mais severos em áreas fragmentadas justamente pela presença das bordas (Nepstad *et al.*, 1999; Cochrane, 2003). O efeito imediato mais drástico do fogo ocorre na flora, mas a médio prazo os animais que sobreviveram ao fogo irão por sua vez sofrer as conseqüências das alterações na comunidade vegetal (Tabarelli *et al.*, 2004). De fato o que ocorre é uma série de “efeitos em cascata” (Murcia, 1995). O incêndio por si só deixa a

floresta mais suscetível a futuros incêndios, geralmente cada qual de maiores proporções que o anterior (Cochrane, 2003). Na estação de crescimento seguinte ao incêndio, a borda afetada terá sua vegetação herbácea aumentada, estendendo assim a margem da área inflamável para o interior do fragmento (Janzen, 1986). Efeitos negativos na comunidade animal ocorrem a partir de mudanças da estrutura dos fragmentos após a passagem do fogo, seja através da facilitação de a entrada de espécies exóticas (Gascon *et al.*, 2000), seja através das mudanças nas abundâncias das populações, podendo levar a extinções locais (Figueiredo & Fernandez, 2004).

Qualquer alteração na abundância das populações pode representar um efeito drástico devido ao já reduzido tamanho populacional de mamíferos que pequenos remanescentes florestais suportam. A reduzida capacidade de suporte associada a outros fatores pode levar o tamanho das populações a níveis abaixo dos viáveis, atingindo valores críticos de probabilidade de extinção. Populações se tornam mais suscetíveis à extinção simplesmente por causa de seu tamanho reduzido, tornando-se esta uma das principais preocupações da Biologia da Conservação. Caughley & Gunn (1996) identificaram dois paradigmas principais na Biologia da Conservação. Um visa entender o porquê do declínio do tamanho populacional e outro trabalha a questão da persistência de populações pequenas ao longo do tempo. A eliminação de habitat, um processo determinístico, pode excluir imediatamente algumas espécies raras ou que tenham distribuição em manchas. As pequenas populações que passam a existir nos remanescentes podem ser levadas à extinção por variações aleatórias no ambiente, em sua composição genética ou ainda na sua demografia (Gilpin & Soulé, 1986). Os fatores aleatórios têm origem diversa, por exemplo, catástrofes naturais e incêndios representam processos aleatórios de origem ambiental. De origem genética há processos como a deriva gênica, gargalos e endocruzamento podem reduzir o *fitness* da população. Os fatores aleatórios de origem demográfica consistem de variações ao acaso de padrões demográficos

como taxas de sobrevivência, recrutamento, tamanho de prole, estrutura etária e razão sexual, entre outros.

A razão sexual (a proporção de machos e fêmeas na população) é um fator que merece especial atenção, especialmente em populações muito pequenas. Quando os tamanhos populacionais são muito reduzidos, a possibilidade da fixação da razão sexual (todos os indivíduos de uma população ser de um único sexo em uma dada geração) é mais acentuada. Assim como acontece com outros processos de aleatoriedade demográfica, o risco de fixação da razão sexual diminui rapidamente à medida que o tamanho populacional aumenta. Os mecanismos que atuam na determinação da razão sexual são bastante complexos e de difícil interpretação. Fisher (1930) argumentou que qualquer sexo que por um motivo qualquer se tornasse menos abundante na população teria, em média, um sucesso reprodutivo maior, uma vez que um único indivíduo teria acesso a mais parceiros do sexo oposto. Assim, a seleção natural favoreceria qualquer alteração na qual houvesse um aumento na frequência da produção do sexo mais raro, tendendo sempre a restabelecer a razão sexual de 1:1. Porém, em algumas situações os desvios se atingem níveis críticos, o que levou ao surgimento de hipóteses na tentativa de explicar porque ocorrem tais desvios.

Entre as hipóteses propostas para explicar desvios da razão sexual em espécies poligínicas, como no caso da espécie alvo deste estudo, uma hipótese se refere a um mecanismo relacionado ao estado nutricional materno. Em espécies poligínicas, onde um macho tem acesso a várias fêmeas, apenas os machos em melhores condições teriam chances de cópula, sendo estes machos aqueles que receberam um maior investimento materno. Deste modo, aquelas mães que não se encontrassem em boas condições, ou seja, aquelas com menor capacidade de investir na produção do macho capaz de atingir um alto sucesso reprodutivo, investiriam preferencialmente em fêmeas, as quais teriam chances de cópula independente de

sua condição. O investimento em fêmeas aumentaria as chances da mãe ter um maior número de netos em comparação com o que teria caso investisse em machos. Tal estratégia seria favorecida pela seleção natural, pois os genes dos pais que a adotassem estariam mais representados numa terceira geração (Trivers & Willard, 1973). Corroborando a hipótese, o experimento realizado por Austad & Sunquist (1986), na Venezuela, mostrou que fêmeas do marsupial *Didelphis marsupialis*, após receberem suplementação alimentar, apresentaram as razões sexuais de suas proles significativamente desviadas para machos.

Diante do atual cenário de aceleradas mudanças climáticas (Moutinho, 2006), a hipótese de Trivers & Willard, ao tratar da relação entre os desvios da razão sexual e o estado nutricional merece destaque. Por exemplo, os principais recursos alimentares dos marsupiais neotropicais são insetos e frutos (Emmons & Feer, 1997; Carvalho *et al.*, 2000). Esses recursos variam de acordo com o padrão de precipitação, apresentando uma alta disponibilidade no período chuvoso (Bergallo & Magnusson, 1999). Vários estudos apontam a influência de El Niño e La Niña na fauna e na flora (Nepstad *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 1999; Letnic *et al.*, 2005; Moutinho 2006). De fato, a hipótese de Trivers & Willard vem também ganhando cada vez mais importância no manejo de populações naturais sendo inseridas nos protocolos de manejo considerações sobre esta hipótese (Linklater, 2003).

Os estudos demográficos, ao permitirem uma avaliação dos riscos aos quais as populações estão expostas, são importantes ferramentas para a Biologia da Conservação. Estudos de dinâmica populacional de marsupiais neotropicais geralmente acompanham as populações por apenas um a três anos (e.g. Fleming, 1973; Fonseca & Kierulff, 1989; Stallings, 1989; O'Connell, 1989; Fonseca & Robinson, 1990; Bergallo, 1994; Cáceres & Monteiro-Filho, 1997; Atramentowicz, 1986; Quental *et al.*, 2001; Gentile *et al.*, 2004), sendo poucos os que vão até cinco anos (e.g. Cerqueira *et al.*, 1993; Meserve *et al.*, 1995; Gentile *et*

*al.*, 2000). Para compreender como a fragmentação afeta os parâmetros demográficos, é importante que o estudo tenha uma longa duração a fim de que as possíveis conseqüências dos processos descritos acima, todos ocorridos em longo prazo, sejam identificadas. Neste trabalho houve a possibilidade singular de acompanhar durante onze anos uma metapopulação do marsupial *Micoureus demerarae* em uma paisagem fragmentada. Os dados coletados entre 1995 e 1998 foram analisados em Qüental *et al.* (2001), mas aqui uma nova análise com os dados de 1995 a 2005 forneceu a oportunidade de alcançar uma compreensão mais aprofundada dos padrões que regem as populações de pequenos mamíferos em paisagens fragmentadas.

#### OBJETIVOS

A partir da análise demográfica desta metapopulação foram analisadas as características que favoreceram a persistência desta espécie em uma paisagem altamente fragmentada. Para este fim, os objetivos específicos do estudo foram os seguintes:

- ✓ Comparar de variáveis bionômicas das três populações, descrevendo os padrões reprodutivo da espécie nesta paisagem.
- ✓ Estimar parâmetros demográficos das três populações e verificar possíveis correlações desses parâmetros entre si e entre as populações.
- ✓ Analisar a variação no tempo e entre fragmentos dos desvios da razão sexual encontrados em estudos anteriores na área, e interpretar tal variação.
- ✓ Verificar o efeito do incêndio ocorrido durante o estudo nos padrões demográficos.
- ✓ Verificar possíveis relações entre *M. demerarae* e as demais espécies de marsupiais na área de estudo.

## ESPÉCIE ESTUDADA

As cuícas do gênero *Micoureus* (Didelphimorphia) são marsupiais de ampla distribuição, ocorrendo da Colômbia ao norte da Argentina, Paraguai e Brasil (Emmons & Feer, 1997). Estudos recentes indicam que a forma de *Micoureus* que ocorre na Mata Atlântica do sudeste é endêmica desta região sendo, portanto, uma espécie distinta da que ocorre no nordeste e na Amazônia (Costa, 2003), como já indicado por Patton *et al.* (2000). Esta nova espécie é chamada por alguns pesquisadores de *Micoureus travassosi* e por outros de *Micoureus paraguayanus* (Brant, 2003). Como ainda há controvérsias sobre o nome válido desta espécie de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, neste estudo ainda consideramos o nome *Micoureus demerarae* (Thomas, 1905).



**Figura 1:** *Micoureus demerarae* (foto: Camila Barros).



**Figura 2:** *Micoureus demerarae* (foto: Camila Barros).

*Micoureus demerarae* (antes *Marmosa cinerea* e *Micoureus cinereus*) é uma cuíca de médio porte (alcança até 130 gramas). Não possui uma bolsa verdadeira. Trata-se de uma espécie solitária, com hábitos noturnos e arborícolas, freqüentando preferencialmente o sub-bosque de áreas florestais, inclusive de crescimento secundário (Passamani, 1995); porém forrageiam também pelo chão, principalmente nos meses mais secos (Emmons & Feer, 1997). *M. demerarae* ocorre principalmente em vegetação densa, com lianas e palmeiras, sendo assim favorecido por um grau intermediário de perturbação, como aumento de lianas em áreas de borda (Stevens &

Husband, 1998). Sua dieta é composta principalmente de insetos e frutos (Leite *et al.*, 1994; Pinheiro *et al.*, 2002).

*Micoureus demerarae* é uma espécie poligínica com machos sobrepondo suas áreas de vida com as de fêmeas. Na área onde foi realizado o presente estudo - um conjunto de oito fragmentos florestais - as fêmeas possuem áreas de vida menores que as dos machos e são possivelmente territoriais, enquanto os machos sobrepõem amplamente suas áreas de vida (Pires & Fernandez, 1999; Lira, 2005). Nessa mesma área foram detectados 14 movimentos entre os fragmentos, todos realizados por machos adultos (Pires & Fernandez, 1999; Pires *et al.*, 2002). Uma vez que estes movimentos foram ocasionais, este conjunto de populações pode ser classificado como uma metapopulação pela definição de Hanski & Simberloff (1997). Esta seria uma metapopulação atípica devido a peculiaridade de apenas movimentos de machos.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **ÁREA DE ESTUDO**

O estudo foi realizado na Reserva Biológica Poço das Antas (22°31'S; 42°17'W), uma das maiores reservas de Mata Atlântica de baixada do Estado Rio de Janeiro (6.300 ha), criada por decreto em 1974 (figura 3). Os dados utilizados foram coletados em um conjunto de oito fragmentos, chamados de "Ilhas dos Barbados" (nomeados de A a H), localizados na parte sul desta ReBio. As áreas dos fragmentos variaram de aproximadamente 1,2 a 13,3 ha (estimadas a partir da imagem de satélite SPOT de 1999 - Viveiros de Castro, 2002), e as distâncias entre eles variam entre 60 e 1.180 metros (figura 4).



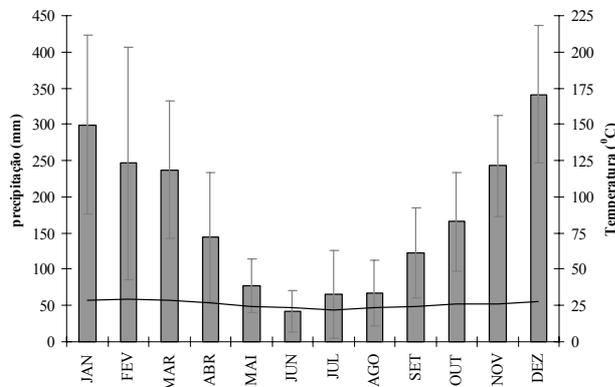
**Figura 3:** Reserva Biológica Poço das Antas, localizada em Silva Jardim, R.J. Indicado dentro da ReBio a localização das Ilhas dos Barbados, onde ocorreu o estudo (figura adaptada do site [www.pocodasantas.com.br](http://www.pocodasantas.com.br)).



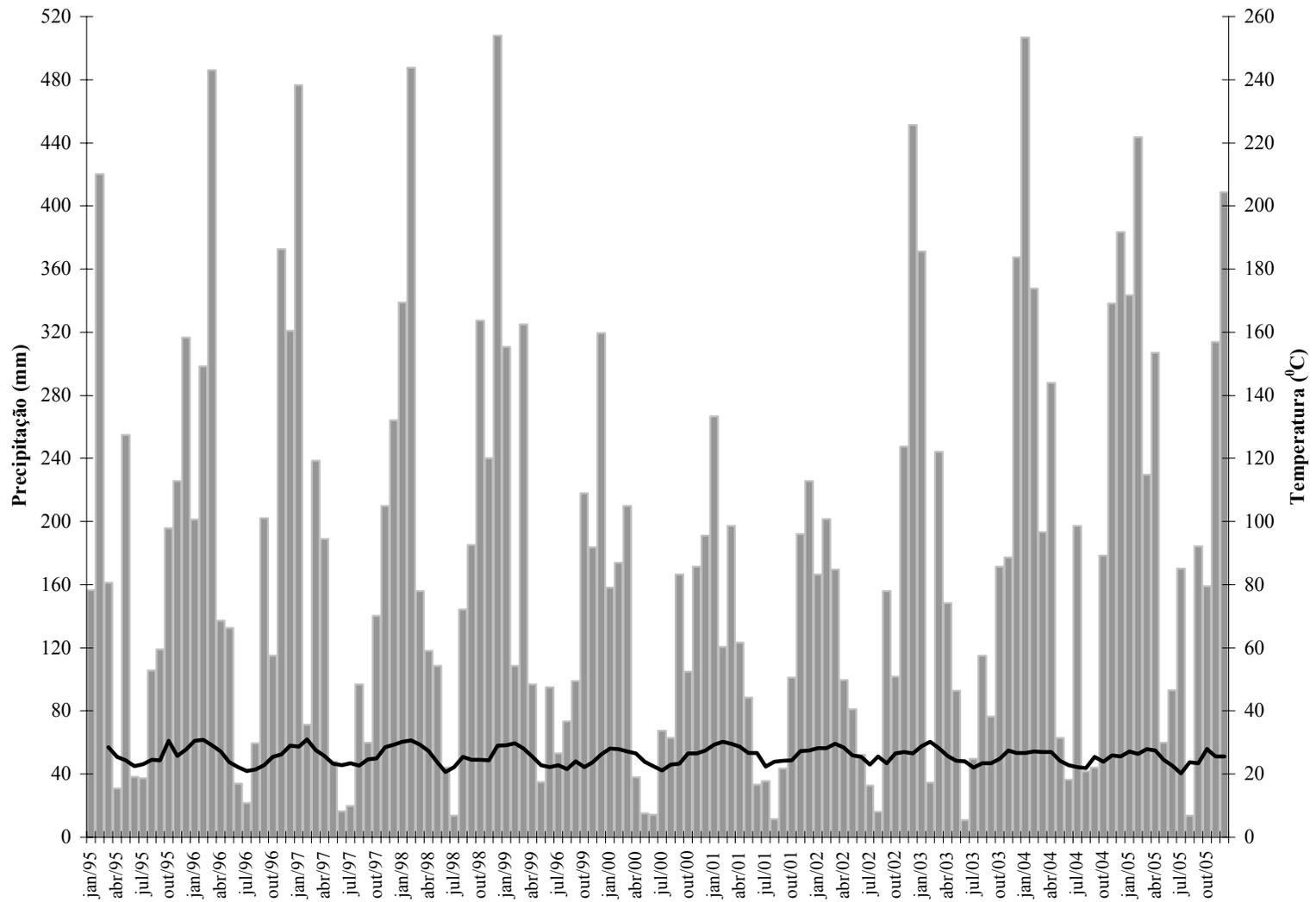
**Figura 4:** Ilhas dos Barbados. Os nomes de cada fragmento, seus respectivos tamanhos (em hectares) e a distância entre eles (em metros) estão indicados na figura. À esquerda o Rio São João. A mata contínua da Reserva Biológica Poço das Antas fica a aproximadamente dois quilômetros das Ilhas dos Barbados para o norte (topo da figura) (Foto: Ernesto B. Viveiros de Castro).

O clima da área é tropical úmido; a temperatura média anual é de 25,7°C. A precipitação anual média da região foi bastante variável no período, tendo média ( $\pm dp$ ) de 2052,61 mm  $\pm$  483,0 (dados fornecidos pelo programa Mata Atlântica do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, coletados na ReBio Poço das Antas).

A precipitação na região apresenta uma sazonalidade moderada: no período considerado no presente estudo, a estação seca na região (meses de abril a setembro) registrou em média apenas 30% da precipitação anual (figura 5). As estações úmidas dos anos de 1999, 2000, 2001 e 2002 foram bem mais secas do que as dos outros (figura 6). Este período mais seco é, provavelmente, resultado de um evento moderado de La Niña no sudeste do Brasil ([www.cpetec.inpe.br/enos/](http://www.cpetec.inpe.br/enos/) - acessado em 15/11/2005; Grimm, 2004).



**Figura 5:** Diagrama ombrotérmico das médias de precipitação mensal de 1995 a 2005 na Reserva Biológica Poço das Antas.



**Figura 6:** Diagrama ombrotérmico da Reserva Biológica Poço das Antas de 1995 a 2005. Dados fornecidos pelo Programa Mata Atlântica/ Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

A vegetação dos fragmentos alcança aproximadamente 20 metros de altura e foi classificada como floresta de morrotes pelo Programa Mata Atlântica (dados não publicados). Nesses fragmentos ocorrem espécies características de estágios avançados de sucessão, como a copaíba (*Copaifera langsdorffii*) e o cambuí-branco (*Pithecellobium pedicellare*) (Oliveira, 2001). A matriz que hoje separa os fragmentos era, até a década de 1970, uma área alagada onde havia macrófitas aquáticas, gramíneas e espécies arbóreas, como *Tabebuia cassinoides* (caxeta ou pau-de-tamanco) e *Calophyllum brasiliensis* (guanandi). Ainda na década de 1970 teve início a construção da Barragem de Juturnaíba no Rio São João, e as conseqüentes alterações do curso deste rio levaram à drenagem da matriz. Hoje a matriz é alagada apenas eventualmente, sendo composta por gramíneas exóticas, tais como sapê (*Imperata brasiliensis*), capim-gordura (*Melinis minutiflora*), capim-colonião (*Panicum maximum*), entremeadas por samambaias (*Pteridium aquilinum*) e esparsas árvores pioneiras (*Trema micrantha* e *Cecropia* sp.). Desta forma, a partir da alteração da matriz com a perda da vegetação de área alagada, os fragmentos se tornaram mais isolados (Viveiros de Castro 2002). Descrições mais detalhadas da vegetação dos fragmentos podem ser obtidas em Pessoa (2003).

As atuais características do solo predominantemente de turfa da matriz, o qual é altamente inflamável quando seco, tornam a área bastante suscetível a incêndios, os quais vêm ocorrendo freqüentemente (1984, 1986, 1990, 1991, 1993, 1997, 2000 e 2002) desde a drenagem. O fogo ajuda a manter a vegetação da matriz em estágios iniciais de sucessão, mantendo o isolamento dos fragmentos e ainda comprometendo a comunidade florística e faunística da área. Durante o estudo, apenas o incêndio de 1997 atingiu de forma significativa os fragmentos. Na época deste evento estavam sendo estudados os fragmentos A e D, tendo sido o fragmento A o mais atingido. Após o fogo, o fragmento A apresentou uma alteração de sua composição florística tendo sua borda completamente tomada por vegetação de estratégia

inicial de sucessão, com espécies como *Trema micrantha*, *Pteridium aquilinum* e *Attalea humilis*, e havendo ainda o surgimento de clareiras formadas por árvores mortas pela ação do fogo (Oliveira, 2001). Outros dois incêndios atingiram as Ilhas dos Barbados (2000 e 2002) durante o estudo, mas nesses dois eventos o fogo queimou apenas uma parte da borda dos fragmentos não atingindo de forma significativa as populações desses locais.

Populações de *Micoureus demerarae* foram encontradas em todos os fragmentos das Ilhas dos Barbados, exceto no menor deles, o fragmento B (Oliveira, 2001). Foram feitos estudos demográficos detalhados em apenas três destes fragmentos - os denominados A (área 6,3 ha), D (8,9 ha) e E (11 ha). O fragmento A é o mais isolado, estando a aproximadamente 280 metros do fragmento mais próximo. O segundo mais isolado é o fragmento D, cujo isolamento não chega à metade do primeiro, sendo de 130 metros para o fragmento C. O fragmento E é o menos isolado, devido à sua posição mais central no arranjo espacial dos fragmentos (ver figura 4). A vegetação dos três fragmentos em estudo foi classificada, com base na densidade da vegetação e na ocorrência de clareiras e espécies tardias, como pouco preservada (A), moderadamente preservada (D) e bem preservada (E) (Oliveira 2001; Viveiros de Castro, 2002).

#### MÉTODOS DE AMOSTRAGEM

Nesta dissertação foram considerados os dados de captura-marcação-recaptura coletados de março de 1995 a setembro de 1998 no fragmento A, de abril de 1996 a novembro de 2001 no D, e de janeiro de 2000 até a novembro de 2005 no E, totalizando onze anos de estudo sobre populações de *Micoureus demerarae* nas Ilhas dos Barbados. As populações do fragmento A e do fragmento D foram amostradas bimestralmente até 1999. A população do fragmento D a partir do ano 2000 passou a ser amostrada trimestralmente assim como a população do fragmento E até 2002. Neste último fragmento, os anos de 2003 e 2004 tiveram

uma pequena variação na periodicidade por problemas logísticos, voltando a ter amostragens bimestrais em 2005. A excursão de março de 2005 não pode ser realizada devido a uma grande enchente ocorrida na área, que impossibilitou a chegada dos pesquisadores na área de estudo. Os meses de coleta estão especificados no anexo.

Em cada fragmento havia uma grade formada por trilhas paralelas a cada 50 metros, com pontos de captura distantes 20 metros entre si. Em cada ponto de captura, dois estratos de vegetação eram amostrados, com uma armadilha no chão e outra presa em árvores a uma altura de cerca de 1,5 metro. No período entre fevereiro de 2000 e junho de 2004, mais um estrato passou a ser amostrado, alternando pontos com armadilhas nas árvores com pontos com armadilhas suspensas em uma plataforma no dossel, a alturas que variaram de 5 a 12 m. As armadilhas utilizadas foram Movarti 181-Z (32,5 x 20 x 20,5 cm) apenas nas primeiras excursões até abril de 1997. Depois disso foram sendo substituídas por Sherman XLF 15 (38 x 10 x 12 cm) e Tomahawk 603 (48,5 x 17 x 17 cm) (figura 7). As grades cobriam todo o fragmento A e D e aproximadamente dois terços da área do fragmento E (aproximadamente 6,25 ha), resultando em 64 pontos de captura no fragmento A, 78 pontos no fragmento D e 69 no fragmento E.



**Figura 7:** Armadilhas utilizadas no estudo. (1), (2) e (3) são armadilhas do Tipo Sherman. (1) presa a árvore armadilhando o sub-bosque, (2) colocada no chão e (3) em uma plataforma para armadilhar o dossel. (4) armadilha tipo Tomahawk, sempre colocada no chão (fotos Camila Barros).

A isca utilizada foi uma pasta composta de banana amassada, aveia, creme de amendoim e bacon picado, colocada sobre uma rodela de aipim. Os indivíduos capturados foram marcados com brincos de alumínio com código único (National Band & Tag Co.), permitindo o reconhecimento individual. Em cada captura foram registrados o sexo, a condição reprodutiva e a idade. Para determinar os estágios reprodutivos da população foi avaliada apenas a condição reprodutiva das fêmeas, uma vez que marsupiais machos adultos apresentam testículos permanentemente escrotais. Foram consideradas reprodutivas aquelas fêmeas que apresentavam tetas inchadas ou que estavam com filhotes aderidos às tetas. Para a estrutura etária foram utilizadas apenas três classes: jovens (indivíduos que apresentam pré-molar decíduo), sub-adultos (pré-molares definitivos e ausência do quarto molar superior) e adultos (pré-molares definitivos e quatro molares funcionais, ou seja, dentição completa), seguindo Rocha (2000).

## ANÁLISE DE DADOS

Para comparação de dados bionômicos entre as populações, foi verificado se os pesos de machos e fêmeas diferiram entre fragmentos estudados através análise de variância (ANOVA, Zar, 1999). Para as análises foram considerados apenas o peso registrado nas primeiras capturas de cada indivíduo como adulto a fim de tornar os dados independentes. Para comparação somente entre sexos, considerando-se todas as populações juntas, foi utilizado o teste t de Student (Zar, 1999). Os dados foram log transformados ( $\log_{10}$ ) a fim de que apresentassem uma distribuição normal e suas variâncias homogêneas (Gotelli & Ellison, 2004). Possíveis diferenças entre os tempos de permanência de indivíduos machos e fêmeas em cada fragmento foi analisada através de uma ANOVA. Os dados foram expressos graficamente em um histograma com a frequência de indivíduos em cada classe de tempo de permanência.

As estimativas de parâmetros populacionais foram obtidas de acordo com o modelo robusto de Pollock (1982), considerando-se a população fechada dentro do período de cada sessão de cinco noites de captura e como aberta entre as sessões. Assim, para a estimativa de tamanho populacional (N) foi utilizado o estimador Nh de Burnham & Overton (1979) para populações fechadas também conhecido pelo nome da técnica estatística que utiliza, Jackknife. Este método é robusto em relação à heterogeneidade de probabilidades de captura de cada indivíduo na população (modelo Mh; Fernandez, 1995), fato bastante comum em populações animais (Seber, 1982). Naquelas sessões onde não foi possível utilizar o estimador Mh devido ao baixo número de capturas, foi utilizado um fator de correção (Gentile & Fernandez, 1999) para outro estimador, o *Minimum Number Known Alive* (MNKA) (Krebs, 1966). Este método considera o tamanho populacional como o número de indivíduos capturados na sessão de amostragem mais aqueles que não foram capturados nesta amostragem, porém foram capturados em amostragens anteriores e posteriores. Há

normalmente a tendência de subestimar o tamanho populacional, já que para ser mais acurado o método requer uma capturabilidade muito alta. Desta forma, visando uma maior acurácia dos dados, a média da razão entre as estimativas de N obtidas pelos dois métodos em todas as excursões em que foi possível obter as duas estimativas foi usada como fator de correção. Esse fator foi usado multiplicando o valor do MNKA daquelas sessões onde Jackknife não foi aplicável.

Entre amostragens sucessivas foram estimadas as taxas de sobrevivência ( $\phi$ ) e recrutamento pelo método de Jolly-Seber (Seber, 1965; Nichols & Pollock, 1983) para populações abertas. Embora o intervalo entre as amostragens seja bimestral ou trimestral, o número de dias entre as excursões nem sempre foi exatamente 60 ou 90 dias, sendo assim foi aplicada uma correção às formulas conforme sugerido por Fernandez (1995), a fim de tornar comparáveis os valores obtidos. Os valores da taxa de sobrevivência foram arredondados para zero ou um quando o valor encontrado era, respectivamente, menor ou maior que esses valores. Também para o recrutamento, valores negativos foram arredondados para zero. A taxa de perdas foi calculada como complemento da sobrevivência ( $1-\phi$ ). Regressões múltiplas foram utilizadas para verificar se a sobrevivência e/ou o recrutamento poderiam explicar o tamanho populacional. Quando necessário os dados foram transformados a partir da extração da raiz quadrada dos valores estimados, a fim de que as variâncias dos resíduos fossem homogêneas (homocedasticidade). Em busca de uma relação entre esses dados que pudesse explicar variações do tamanho populacional, as variáveis independentes - taxa de recrutamento e taxa de perdas - foram testadas por regressão múltipla contra o tamanho populacional, como variável dependente. A fim de tornar os dados comparáveis, foi utilizado um  $\Delta N$  ( $N_t - N_{t+1}$ ) para considerar os efeitos dos Ns anteriores sobre cada N.

Para cada fragmento foi calculada a capturabilidade mensal - probabilidade de capturar indivíduos que estiverem presentes em um dado mês - foi calculada dividindo-se o número

total de capturas em uma excursão pelo número máximo de capturas possíveis, ou seja, o tamanho populacional multiplicado pelo número de noites de captura. Esta taxa foi relacionada, através de uma regressão linear, com o tamanho populacional a fim de se verificar se este era influenciado pela capturabilidade. A capturabilidade também foi comparada entre estações (seca e úmida), através de um teste t, a fim de verificar se a disponibilidade de recursos no meio influenciou a capturabilidade.

Apenas o incêndio ocorrido em agosto de 1997 atingiu severamente os fragmentos. Neste incêndio foi realizada uma estimativa visual da área afetada pelo fogo em cada ponto de captura (Alexandra Pires, dados não publicados). Se o ponto de captura não estava queimado ou se apenas o sub-bosque estava parcialmente queimado, o ponto foi considerado intacto. Se a região do ponto de captura teve seu sub-bosque queimado e seu dossel parcialmente ou totalmente queimado, a área foi considerada afetada pelo fogo. A influência deste incêndio nas populações foi verificada através do teste não paramétrico de Mann-Whitney (Zar, 1999) comparando os tamanhos populacionais de um período anterior e posterior ao incêndio. O período foi escolhido de acordo com o limite imposto pelas amostragens do fragmento A que terminaram em setembro de 1998, havendo apenas sete amostragens após o fogo. Essas sete amostragens foram comparadas com sete anteriores ao incêndio. Para que os dados do fragmento D fossem comparáveis, também foram escolhidas sete amostragens antes e depois. Os dados, portanto, correspondem ao período Julho 1996 a Julho 1997 e Setembro 1997 a Setembro 1998 na população A e Junho 1996 a Junho 1997 e Agosto 1997 a Agosto 1998 na população D. Com o mesmo método utilizado para as comparações de tamanho populacional, foram comparadas as capturabilidades anteriores e posteriores ao fogo a fim de se verificar se possíveis diferenças encontradas no tamanho populacional seriam resultado da influência de variações na capturabilidade.

Para o fragmento E, como a grade de armadilhagem não cobria todo o fragmento, o tamanho populacional foi desconsiderado e foram realizadas comparações apenas considerando a densidade populacional (indivíduos/hectare). Os valores de densidade foram obtidos dividindo-se o tamanho populacional estimado pelo tamanho da grade, que nos fragmentos A e D coincide com a área destes fragmentos (6,3 e 8,9 ha respectivamente) e que no fragmento E apresentou cerca de 6,25 ha. As comparações entre os fragmentos foram feitas utilizando uma ANOVA. Para verificar a sincronia entre a variação das densidades das populações, foram correlacionadas através de uma correlação linear de Pearson (Zar, 1999) as densidades de cada par de populações durante o período em que estas estavam sendo amostradas concomitantemente. Como as excursões eram bimestrais, foram calculadas as médias entre dois meses a fim de se obter um valor intermediário e assim as comparações puderam ser feitas mês a mês.

Para verificar a relação entre a comunidade de marsupiais na área de estudo, foram plotados em um gráfico as abundâncias (estimadas por MNKA) de *M. demerarae* e das duas espécies mais capturadas além desta (*Philander frenata* e *Didelphis aurita*).

Os dados de reprodução não foram analisados separadamente por população visto que não foram encontradas variações entre as populações. Técnicas de estatística circular (usando o programa ORIANA 2.02) foram usadas para descrever a sazonalidade da reprodução. Cada mês do ano corresponde a 30° no histograma circular, sendo o setor 0° a 30° correspondente ao mês de janeiro. Em cada setor é desenhado um vetor cujo tamanho é dado pela frequência do total de eventos reprodutivos registrados durante todo o estudo que ocorreram em um determinado mês do calendário. Desses vetores é calculado um vetor médio,  $r$ , que se localiza na data média dos vetores. O arco desenhado na parte externa deste círculo corresponde ao intervalo de confiança de 95% da estimativa deste valor médio. O tamanho do vetor médio expressa a concentração dos eventos reprodutivos em torno da data média, que pode variar de

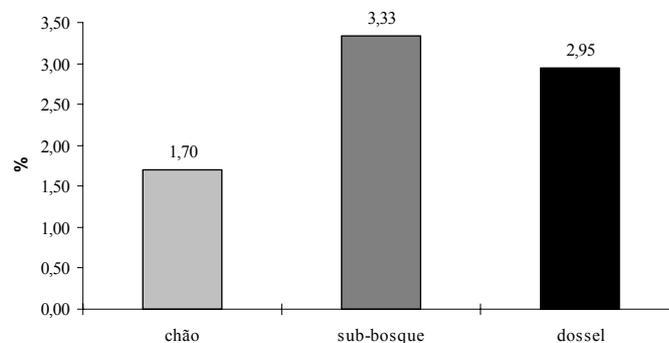
0 a 1, zero indicando ausência de sazonalidade. Para testar se a distribuição dos eventos de atividade reprodutiva registrados é uniforme foi usado o teste de Rayleigh (Zar, 1999). Para verificar se a proporção de fêmeas reprodutivas apresenta alguma correlação com o total de precipitação do mesmo mês, do mês anterior e dois meses antes foram feitas correlações não-paramétricas de Spearman (Zar, 1999). Esses intervalos consideram o tempo necessário para que a precipitação se reflita em disponibilidade de recursos para os animais.

A razão sexual da população também foi analisada para cada amostragem. Para testar a significância dos desvios da razão sexual em cada população, em relação à hipótese nula (1:1), foi utilizado o teste não paramétrico Wilcoxon *signed-ranks* para amostras pareadas (Zar, 1999).

Todos os testes estatísticos foram realizados considerando-se um  $\alpha$  de 5%. A escolha de testes paramétricos ou não paramétricos foi feita de acordo com as premissas de cada teste. Para os testes t, a normalidade dos dados foi verificada pelo teste de Shapiro-Wilks (Zar, 1999) e a homocedasticidade das variâncias pelo teste de Brown-Forsythe (Zar, 1999). Para as regressões, além da normalidade testada pelo teste de Shapiro-Wilks (Zar, 1999), a partir de um gráfico dos resíduos *versus* os valores preditos pelo modelo de regressão foi verificada linearidade da relação e a homocedasticidade das variâncias dos resíduos (Gotelli & Ellison, 2004). Quando os dados não obedeciam às premissas, foram feitas transformações dos dados, realizadas de acordo com Gotelli & Ellison (2004). Apenas quando as transformações não foram possíveis foram utilizados os testes não paramétricos. Algumas vezes, o conjunto de dados era muito pequeno o que tornava os testes de normalidade menos robustos. Nesses casos, por cautela, foi feita a opção pelo teste não paramétrico. Para todos os testes estatísticos foi utilizado o programa STATISTICA, versão 6.0 (Statsoft, Inc 1984-2001).

## RESULTADOS

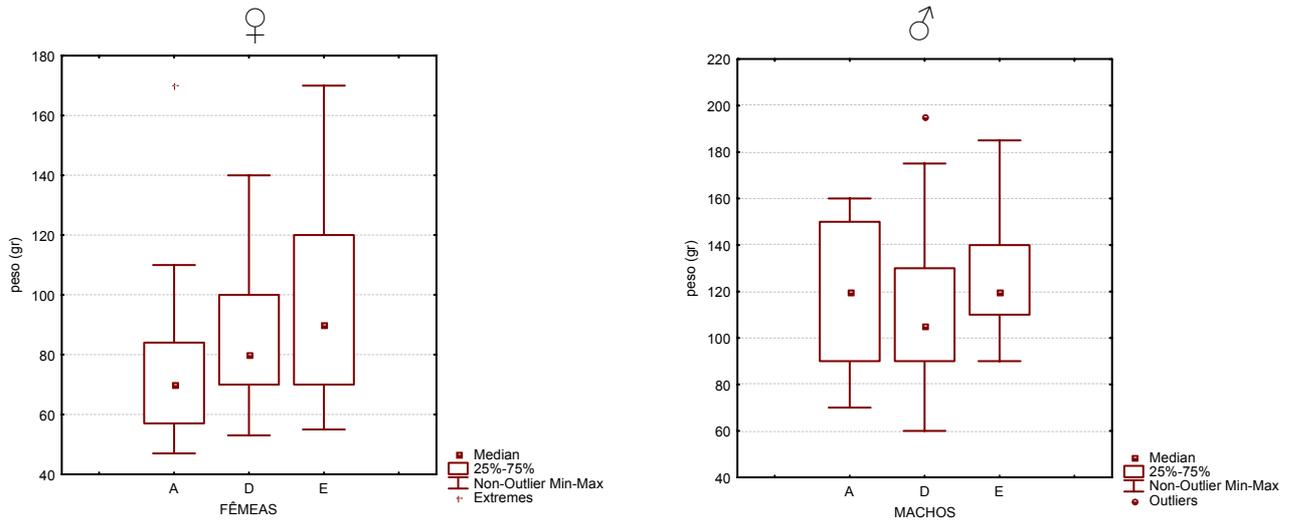
Ao todo foram realizadas 1.165 capturas de 218 indivíduos de *Micoureus demerarae*, sendo 88 machos e 116 fêmeas, com um esforço de 48.080 armadilhas-noite. Dessas capturas, 427 capturas (66 indivíduos, 23 ♂ e 43 ♀) ocorreram no fragmento A, que teve 10.181 armadilhas-noite. O fragmento D teve 508 capturas (88 indivíduos, 41 ♂ e 47 ♀) em 19.982 armadilhas-noite. No fragmento E foram 230 capturas (50 indivíduos, 24 ♂ e 26 ♀) em 17.917 armadilhas-noite. Os sucessos de captura de *Micoureus demerarae* nos fragmentos A, D e E foram respectivamente 4,2%, 2,5% e 1,3%. *M. demerarae* foi significativamente mais capturado nos estratos arbóreos (sub-bosque + dossel) do que no chão ( $\chi^2$  com correção de Yates = 101,58;  $p < 0,0001$ ), não havendo diferença significativa entre sub-bosque e dossel ( $\chi^2$  com correção de Yates = 0,90;  $p = 0,34$ ) (figura 8).



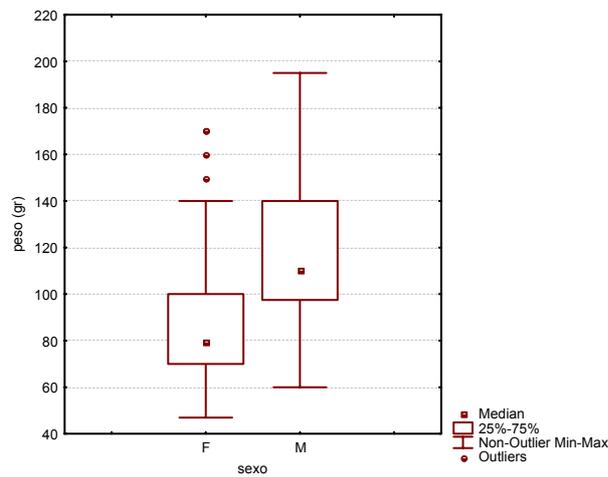
**Figura 8:** Sucesso de capturas de *Micoureus demerarae* por estratos (chão, sub-bosque e dossel) nas três populações estudadas.

O peso de fêmeas adultas variou entre as fêmeas da população A e E (Tukey = 0,008; ANOVA,  $F = 5,15$ ;  $p = 0,007$ ;  $n = 86$ ), já o peso de machos não variou entre as populações ( $F = 1,55$ ,  $p = 0,21$ ,  $n = 68$ ) (figura 9). A diferença entre os sexos, resumindo-se os dados de todas as populações, indicaram que os machos foram significativamente maiores que as

fêmeas (Teste t amostras independentes = - 7,14,  $p < 0,000001$ ,  $n_{\text{♀}} = 86$  e  $n_{\text{♂}} = 68$ ), sendo a média ( $\pm$  dp) de pesos dos machos 118,16 gramas ( $\pm 29,58$ ) e das fêmeas 85,51 gramas ( $\pm 26,98$ ) (figura 10).

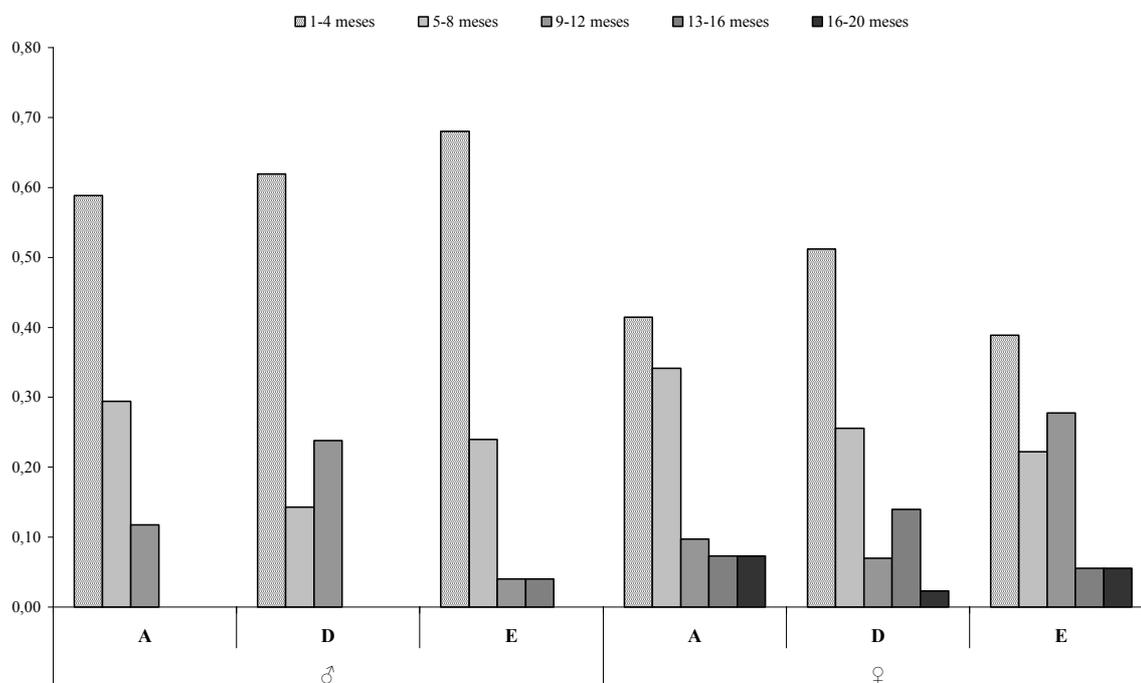


**Figura 9:** Variação do peso (em gramas) das primeiras capturas como adultos de indivíduos (fêmeas e machos) de *Micoureus demerarae* nas três populações.



**Figura 10:** Variação dos pesos (em gramas) entre fêmeas e machos das três populações juntas, considerando as primeiras capturas como adultos.

O tempo de permanência de machos nos fragmentos variou de 1 a 13 meses e o de fêmeas de 1 a 19 meses. Indivíduos machos permaneceram menos tempo em cada população do que fêmeas (figura 11). O tempo de permanência dos machos não variou significativamente entre os fragmentos (ANOVA,  $F = 0,56$ ,  $p = 0,57$ ;  $n = 83$ ), assim como não variou para as fêmeas ( $F = 0,91$ ;  $p = 0,40$ ;  $n = 103$ ). Assim, resumindo-se as populações, o tempo de permanência foi significativamente maior para fêmeas do que para machos (teste  $t$ ,  $t = -3,57$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 186$ ; dados transformados por  $\sqrt{x}$ ). No gráfico pode-se observar que a primeira classe (1-4 meses) é a mais alta para ambos os sexos. Essa classe mais alta é também reflexo da baixa taxa de sobrevivência registrada para essa espécie (anexo), assim como para pequenos mamíferos em geral (e.g. O'Connell, 1989). Adicionalmente, o recrutamento de indivíduos muito jovens foi zero havendo, portanto, uma tendência de se capturar indivíduos mais velhos o que reduziu o tempo de permanência registrado para o indivíduo.

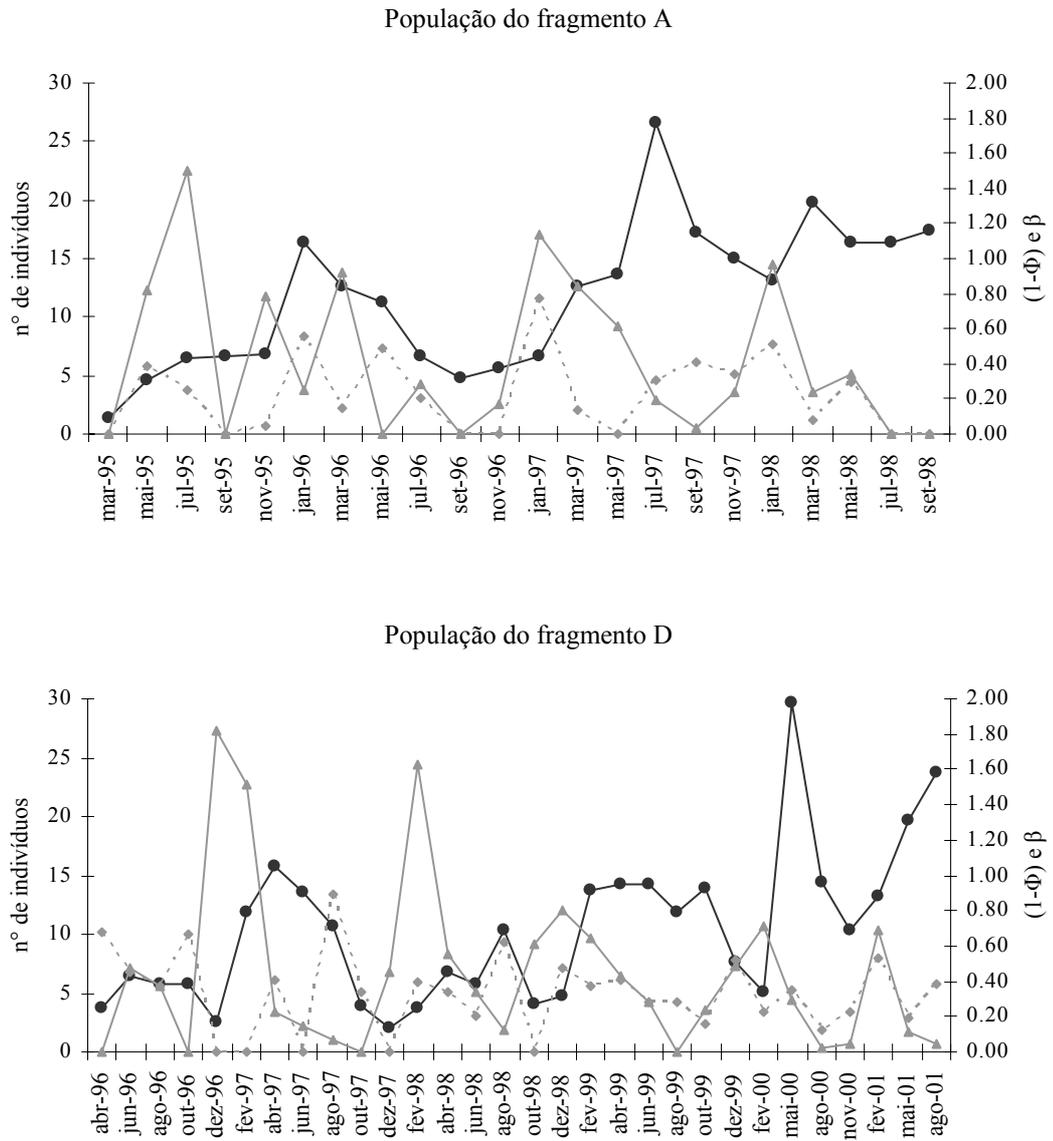


**Figura 11:** Distribuição de frequências de tempos de permanência (correspondente aos intervalos 1-4; 5-8; 9-12; e 16-20 meses) de indivíduos machos e fêmeas em cada população (A, D e E).

## DEMOGRAFIA

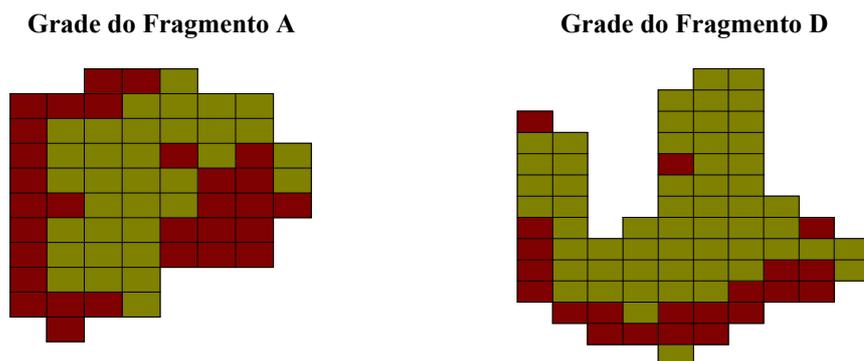
Os tamanhos populacionais estimados para as populações A e D de *Micoureus demerarae* foram em geral muito pequenos, raramente ultrapassando 20 indivíduos, e atingindo menos de cinco indivíduos em várias ocasiões (figura 12; anexo). A população do fragmento A apresentou uma média ( $\pm$  dp) de 11,71 indivíduos ( $\pm$  6,2; máx = 26,62 e mín = 1,33). Até o incêndio ocorrido em agosto de 1997 a média do tamanho populacional era de 9,49 indivíduos ( $\pm$  6,65) e após este evento a média aumentou, atingindo 16,49 indivíduos ( $\pm$  2,0). No fragmento D, a média do tamanho populacional foi de 10,25 indivíduos ( $\pm$  6,56; máx = 29,59 e mín = 2; figura 12).

Os tamanhos populacionais do fragmento A foram influenciados pelo recrutamento, mas não pela perda de indivíduos (regressão múltipla  $R^2 = 0,31$ ;  $F = 3,34$ ,  $p = 0,063$ ;  $n = 15$ ;  $p_{\text{recrutamento}} = 0,03$ ,  $p_{\text{perdas}} = 0,21$ ). O mesmo aconteceu na população D (regressão múltipla  $R^2 = 0,23$ ;  $F = 3,77$ ,  $p = 0,037$ ;  $n = 25$ ;  $p_{\text{recrutamento}} = 0,031$ ,  $p_{\text{perdas}} = 0,42$ ). Na figura 12 pode-se observar que os picos dos tamanhos populacionais foram precedidos por picos no recrutamento, cuja amplitude de variação foi maior do que a amplitude de variação da taxa de perdas. As estimativas de tamanho populacional não foram influenciadas pela capturabilidade na população A nem na população D (regressão simples A:  $R^2 = 0,08$ ;  $F = 1,74$ ;  $p = 0,20$ ;  $n = 20$ ; D:  $R^2 = 0,12$ ;  $F = 4,06$ ;  $p = 0,06$ ;  $n = 29$ , dados transformados por  $\log_{10}(x+1)$ ).



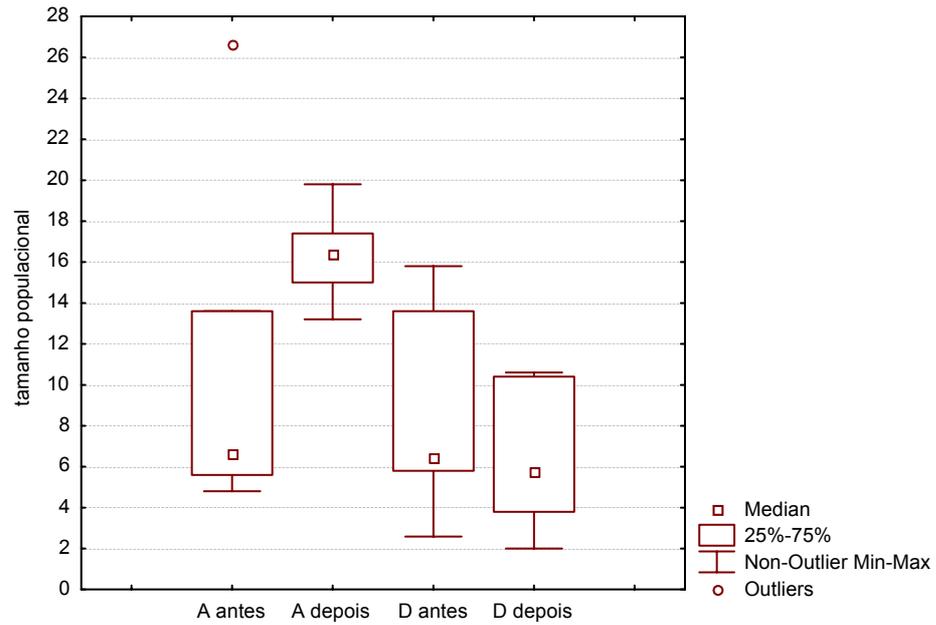
**Figura 12:** Variação dos tamanhos populacionais (linha preta) de *Micoureus demerarae* nos fragmentos A e D. A linha cinza representa o recrutamento ( $\beta$ ) e a linha pontilhada a taxa de perdas ( $1-\phi$ ).

O incêndio que atingiu a área de estudo em agosto de 1997 afetou 47% do fragmento A e apenas 27% do fragmento D (figura 13), estimados a partir da análise visual de cada ponto de captura. Cada ponto de captura foi extrapolado para um retângulo de 20 x 50 metros, de acordo com distâncias entre pontos de captura consecutivos.

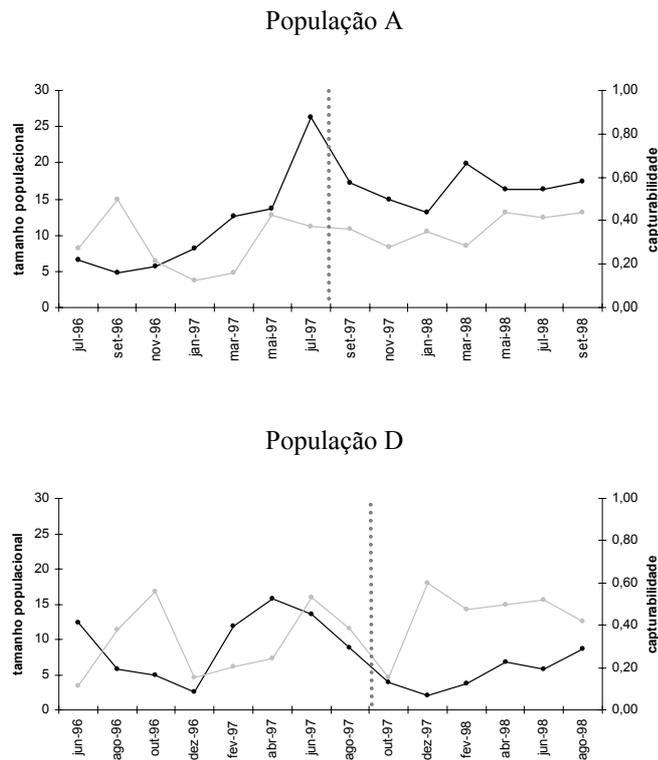


**Figura 13:** Área dos fragmentos A e D afetada no incêndio de 1997. Os blocos verdes indicam a área não afetada e os blocos vermelhos indicam a área afetada

De todos os fatores analisados (estrutura etária, razão sexual, sobrevivência e recrutamento), apenas o tamanho populacional apresentou diferenças entre o período anterior e posterior ao incêndio. O tamanho populacional no fragmento D não apresentou diferenças antes e depois do fogo (Mann-Whitney,  $Z = 1,08$ ;  $p = 0,27$ ), embora seja possível perceber uma queda imediatamente posterior ao incêndio. Este incêndio ocorreu durante a armadilhagem deste fragmento e por isso três animais (dois machos e uma fêmea) morreram por estarem presos nas armadilhas, o que pode ter causado a brusca diminuição do tamanho desta população. No entanto, logo foi recuperada a média de tamanho anterior ao fogo (figura 15). Ao contrário, a população do fragmento A aumentou significativamente após o fogo ( $Z = -2,108$ ;  $p = 0,03$ ) (figuras 14 e 15). Essas diferenças do tamanho das populações não foram influenciadas pela capturabilidade, já que a capturabilidade não variou entre os períodos anterior e posterior ao incêndio em ambos os fragmentos (A:  $Z = 1,08$ ;  $p = 0,28$ ; D:  $Z = -1,14$ ;  $p = 0,17$ ; em todos os testes  $n_{\text{antes}} = 7$  e  $n_{\text{depois}} = 7$ ) (figura 15).

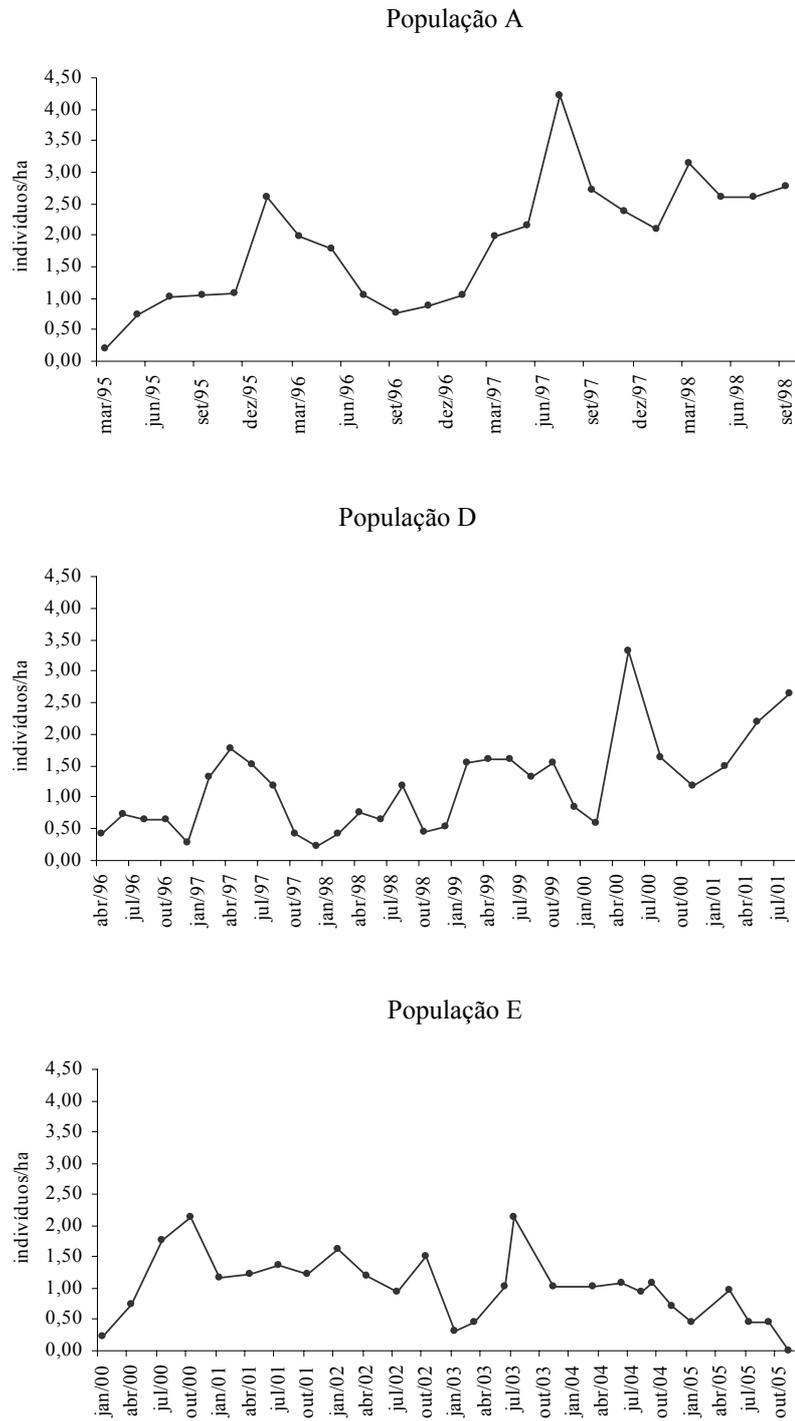


**Figura 14:** Variação dos tamanhos populacionais nos fragmentos A e D um ano antes e um ano depois do incêndio ocorrido em agosto de 1997



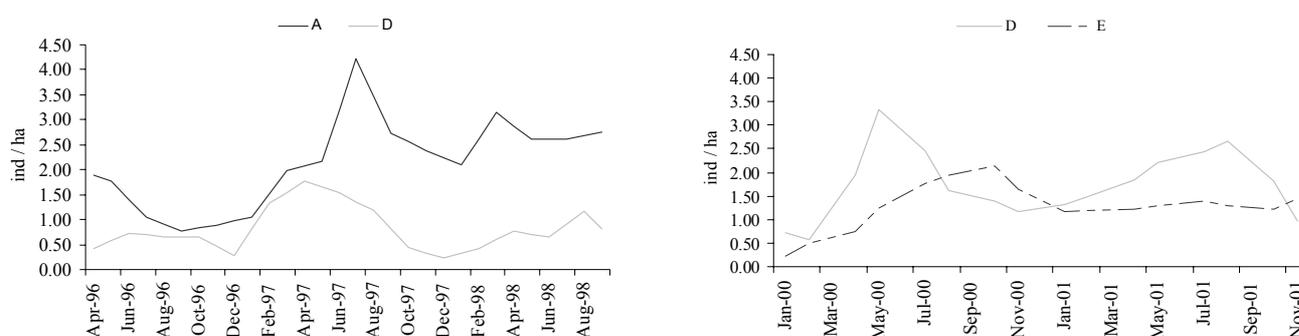
**Figura 15:** Tamanhos populacionais (linha escura) e capturabilidade (linha clara) das populações do fragmento A e D um ano antes e um ano após o incêndio ocorrido em agosto de 1997 (linha pontilhada).

As médias ( $\pm$  dp) das densidades populacionais apresentaram valores próximos nas três populações (A: 1,86 ind/ha ( $\pm$  0,98); D: 1,15 ind/ha ( $\pm$  0,71); E: 1,01 ind/ha ( $\pm$  0,54); dados brutos no anexo). Na população E houve uma tendência de diminuição da densidade no final do estudo, apresentando no último ano a média de 0,47 ind/ha ( $\pm$  0,34), atingindo zero no mês de novembro de 2005 (figura 16). Excluindo-se os dados da população A após agosto de 1997, que não é comparável as outras populações já que apresentou um aumento como resultado da variável incêndio que não atuou de forma significativa nos outros fragmentos, não houve uma diferença significativa entre as densidades das três populações (ANOVA,  $F = 2,30$ ;  $p = 0,11$ ;  $n = 73$ ). A densidade no fragmento E não foi influenciada pela capturabilidade (regressão simples  $R^2 = 0,08$ ;  $F = 0,19$ ;  $p = 0,66$ ;  $n = 26$ ). A capturabilidade também não variou entre as estações seca e úmida em nenhuma das três populações (Teste t, A:  $t = 1,47$ ;  $p = 0,15$ ;  $n_{seca} = 12$ ,  $n_{úmida} = 10$ ; D:  $t = 0,12$ ;  $p = 0,90$ ;  $n_{seca} = 16$ ,  $n_{úmida} = 15$ ; E:  $t = -0,17$ ;  $p = 0,86$ ;  $n_{seca} = 14$ ,  $n_{úmida} = 12$ ).



**Figura 16:** Densidade populacional (indivíduos/hectare) das populações dos fragmentos A, D e E.

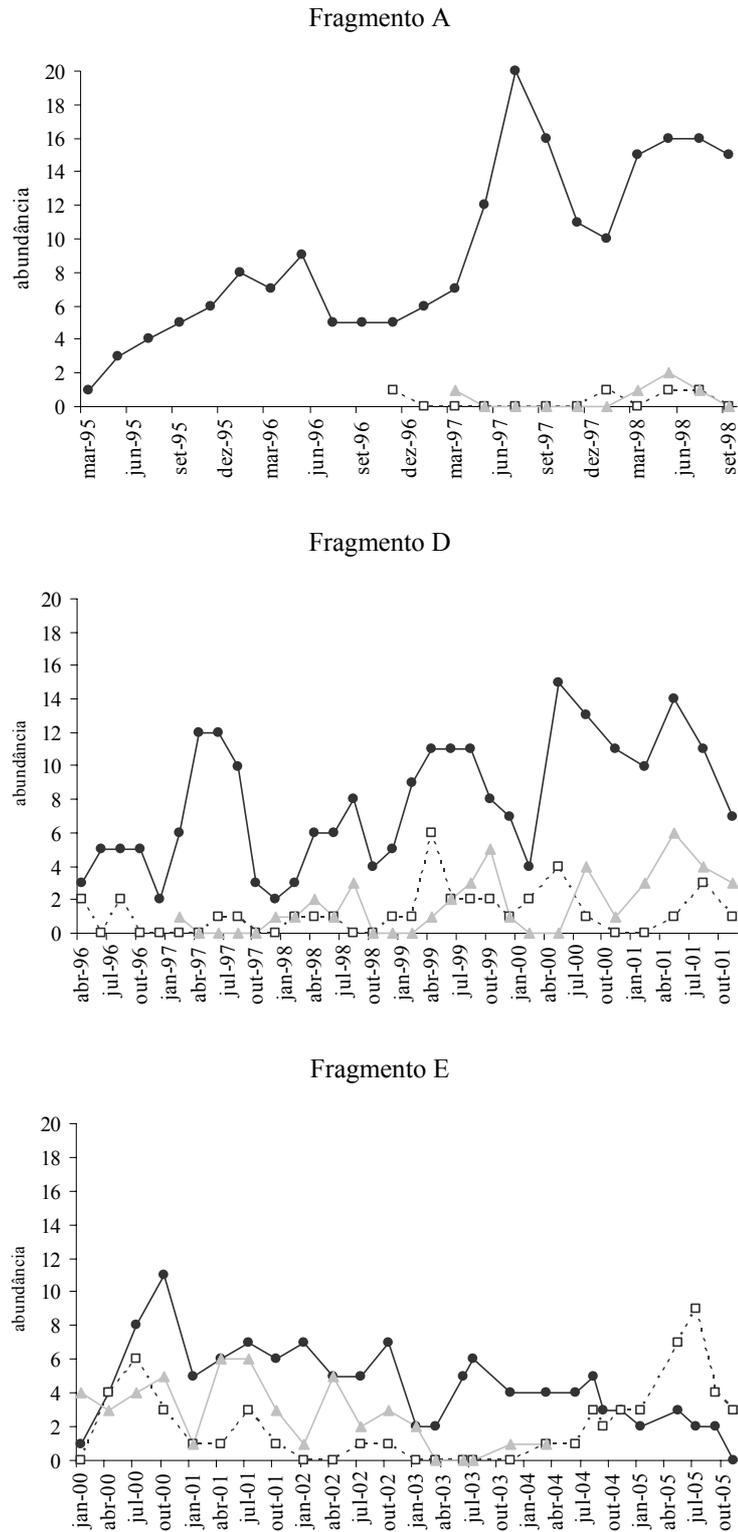
Ao longo do estudo houve dois períodos em que duas populações foram acompanhadas simultaneamente. De abril de 1996 a outubro de 1998 foram acompanhadas as populações dos fragmentos A e D e as populações dos fragmentos D e E de janeiro de 2000 a dezembro de 2001. Durante estes períodos, as populações A e D foram sincrônicas até agosto de 1997 (Correlação de Pearson  $r^2 = 0,389$ ;  $t = 3,09$ ;  $p = 0,007$ ;  $n = 17$ ) quando ocorreu o incêndio. Daí até setembro de 1998, quando a população A deixou de ser amostrada, não há evidências de que a sincronia foi mantida ( $r^2 = 0,23$ ;  $t = 1,89$ ;  $p = 0,08$ ;  $n = 14$ ). As populações D e E não foram sincrônicas durante todo o período em que foram amostradas concomitantemente ( $r^2 = 0,08$ ;  $t = 1,16$ ;  $p = 0,26$ ;  $n = 16$ ) (figura 17).



**Figura 17:** Variação das densidades populacionais (indivíduos/ hectare) nos períodos nos quais havia o monitoramento concomitante de duas populações.

#### RELAÇÕES ENTRE AS ESPÉCIES

Todas as capturas das outras espécies de marsupiais somaram menos da metade das capturas de *Micoureus demerarae* (1.165 capturas). As outras espécies somaram 522 capturas, sendo 242 capturas de *Philander frenata* (fragmento A: 25 capturas; D: 105 e E: 112), 161 de *Didelphis aurita* (A: 9; D: 62 e E: 90), 70 de *Caluromys philander* (A: 13; D: 30 e E: 27), e 49 de *Metachirus nudicaudatus* (A: 0; D: 43 e E: 6). Pelo gráfico que mostra a distribuição das abundâncias das três espécies mais capturadas ao longo do tempo em cada um dos fragmentos, é possível perceber que *M. demerarae* foi sempre a espécie mais abundante, exceto no final do estudo no fragmento E onde a abundância de *D. aurita* foi superior.

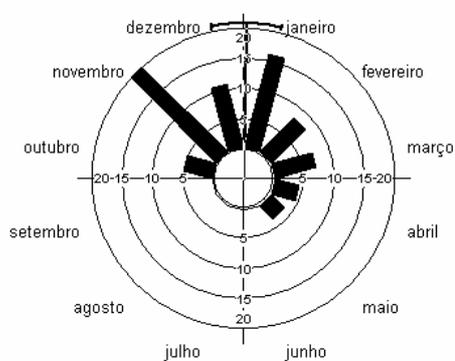


**Figura 18:** Abundância das três espécies mais capturadas nos três fragmentos estudados. *Micoureus demerarae* é representado pela linha preta contínua, *Didelphis aurita* pela linha preta pontilhada e *Philander frenata* pela linha cinza.

## REPRODUÇÃO

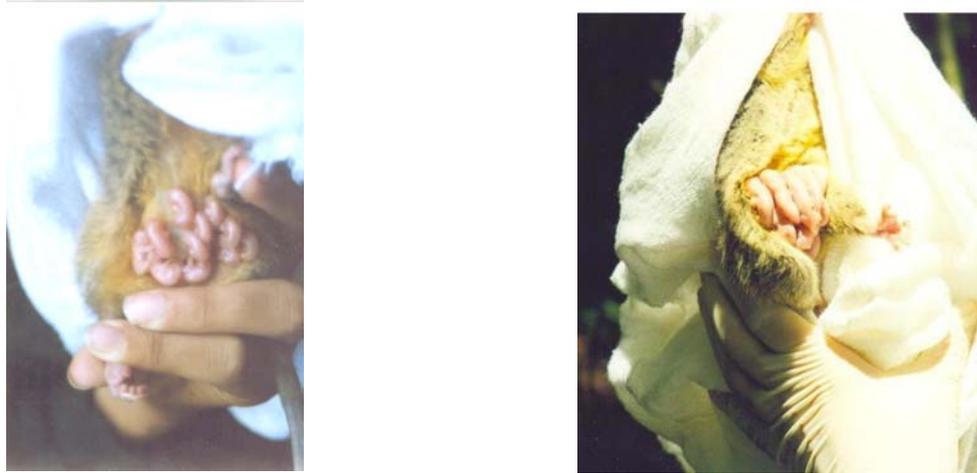
Das fêmeas capturadas em atividade reprodutiva, apenas 31,9 % apresentavam filhotes aderidos às tetas enquanto o restante apresentava tetas inchadas. O tamanho médio de ninhada (considerando os filhotes aderidos às tetas) foi 10,17 filhotes (mín = 6; máx = 11; n = 24) com um pequeno desvio padrão ( $\pm 1,34$ ). De fato a maioria dos valores foi concentrada em torno da mediana (11 filhotes). Todas as fêmeas em atividade reprodutiva haviam sido classificadas como adultas de acordo com a dentição.

Foi clara a concentração da atividade reprodutiva durante a estação úmida (outubro a maio) como pode ser observado no histograma circular com a freqüência das fêmeas em atividade reprodutiva em cada mês do ano (figura 19). No histograma circular (figura 18), cada barra representa a freqüência das fêmeas em atividade reprodutiva em cada mês do calendário desde 1995. A data média da distribuição de atividade reprodutiva corresponde a janeiro e o arco indica o intervalo de confiança (95%) desta média. O vetor médio das freqüências apresentou o tamanho de 0,63 numa escala de zero a um, onde zero indica a ausência de sazonalidade. A distribuição dos dados foi significativamente diferente de uma distribuição uniforme (Rayleigh,  $Z = 29,04$ ;  $p < 0,0001$ ,  $n = 74$ ).

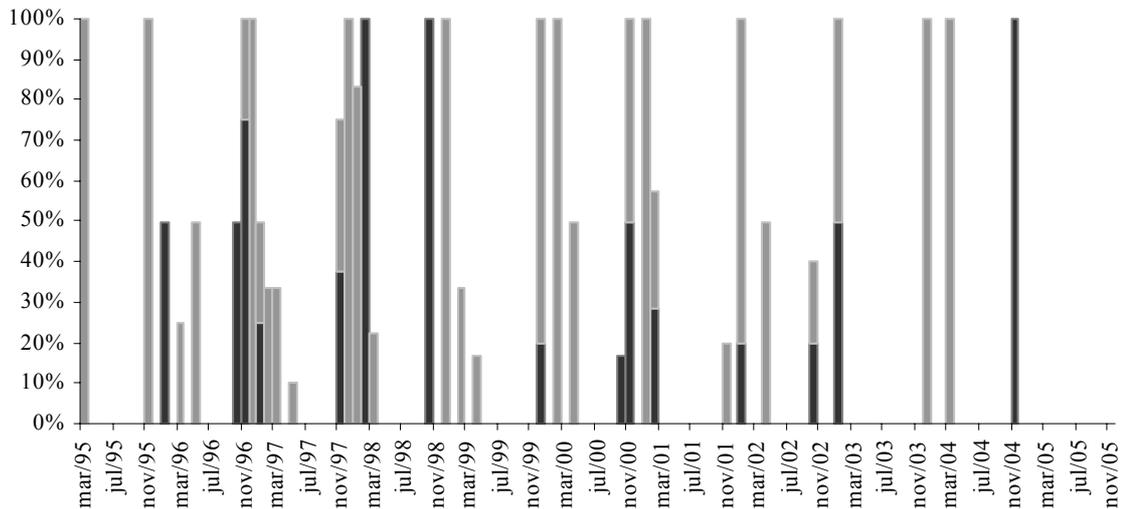


**Figura 19:** Histograma circular mostrando a concentração de fêmeas em atividade reprodutiva nos meses da estação úmida. Barras pretas indicam o número de fêmeas em atividade reprodutiva em cada mês. A linha fina indica a data média e o arco representa o intervalo de confiança (95%).



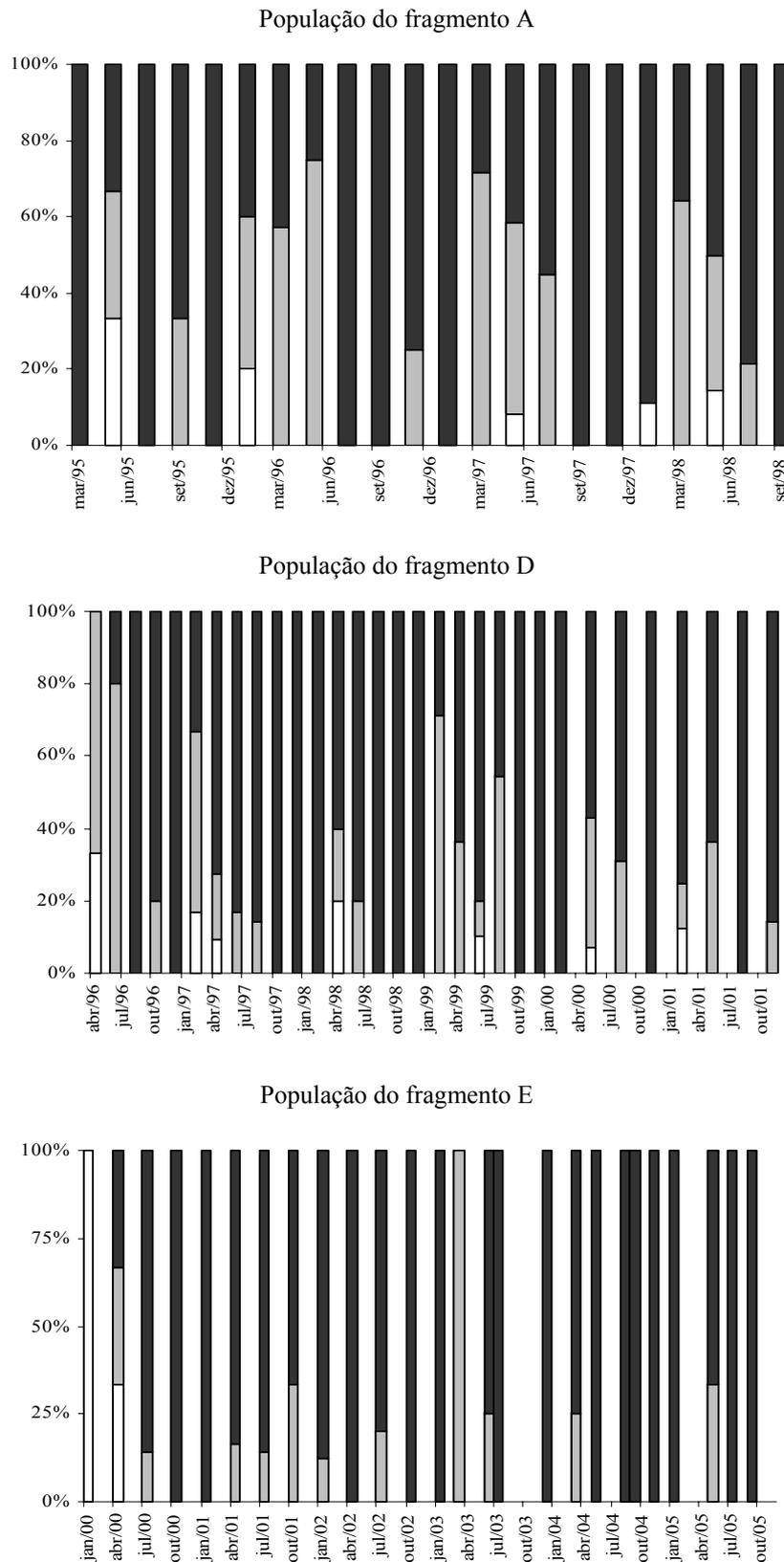


**Figura 21:** Fêmea de *Micoureus demerarae* com filhotes aderidos às tetas, em diferentes estágios de desenvolvimento (direita foto arquivo LECP; esquerda foto Paula K.Lira).



**Figura 22:** Proporções de fêmeas reprodutivas de *Micoureus demerarae* com filhotes aderidos às tetas (barras escuras) e com tetas inchadas (barras claras).

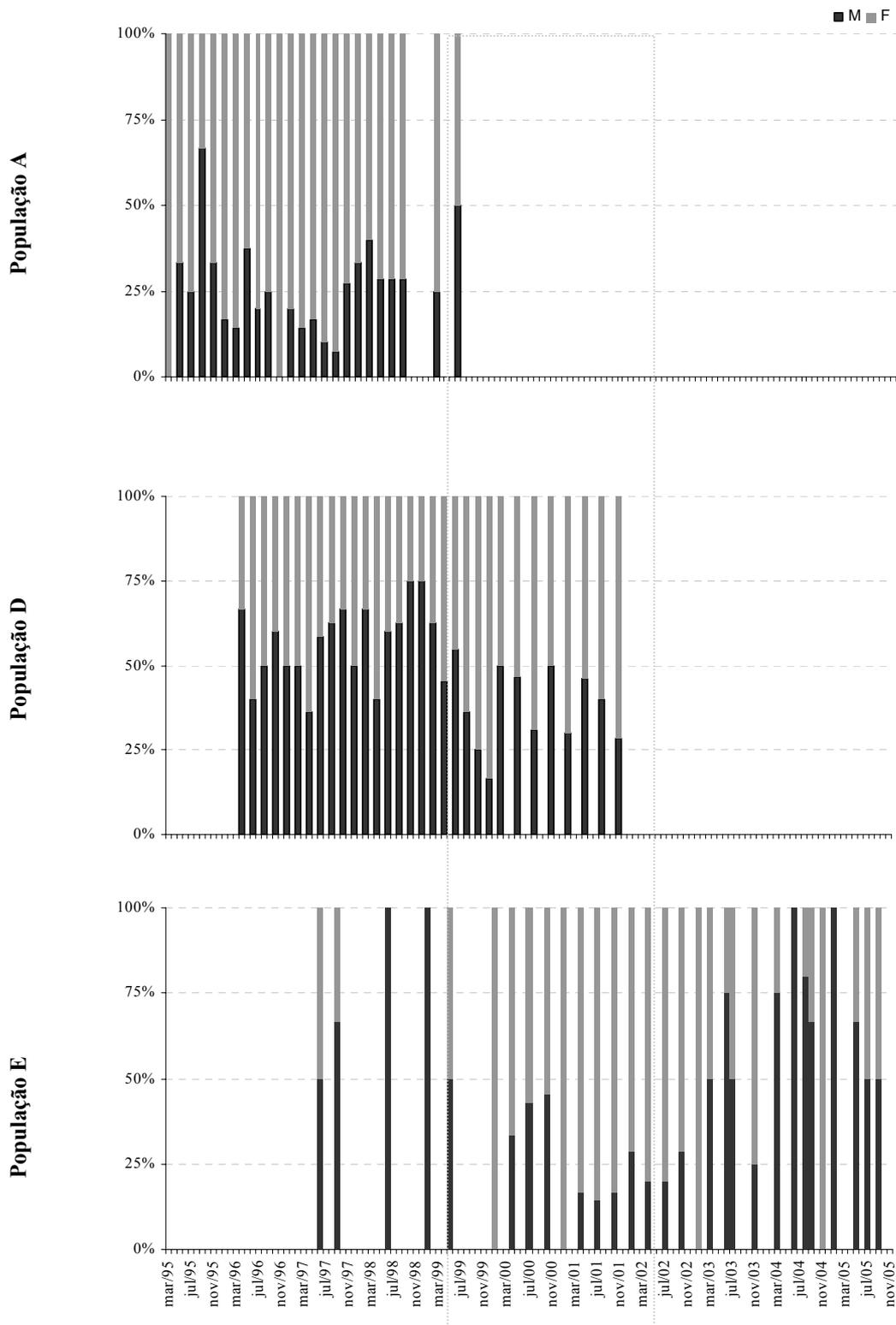
Há uma predominância de indivíduos adultos nas três populações. O aparecimento de sub-adultos nas populações correspondeu ao período reprodutivo. Em quase todos os anos os indivíduos sub-adultos apareceram no final da estação úmida e começo da seca (exceto por uma ou duas exceções em cada fragmento), período exatamente posterior ao início da estação reprodutiva (figura 23). A distribuição de classes etárias entre as populações diferiu significativamente ( $\chi^2 = 11,91$ ;  $gl = 4$ ;  $P = 0,018$ ) devido a predominância de adultos no fragmento E.



**Figura 23:** Estrutura etária das três populações de *Micoureus demerarae*. Branco representa indivíduos jovens, hachurado indivíduos sub-adultos e preto indivíduos adultos.

## RAZÃO SEXUAL

Desvios significativos da razão sexual foram encontrados em todas as três populações, em períodos diferentes (figura 24). No fragmento A, a razão sexual foi desviada para fêmeas ao longo de todo o período em que esta população foi estudada, entre 1995 e 1999 (Wilcoxon,  $T = 2,0$ ;  $p < 0,0001$ ;  $n = 22$ ). Por outro lado, no período de 1996 até o final da estação seca de 1999 (setembro/99), a população D apresentou uma tendência de desvios para machos, embora este desvio seja apenas marginalmente significativo ( $t = 31$ ;  $p = 0,056$ ;  $n = 20$ ). Posteriormente, o desvio da razão sexual desta população se inverteu, passando a ser desviada para fêmeas no período desde a estação úmida de 1999 (outubro de 1999) até final de 2001 ( $t = 0,00$ ;  $p = 0,008$ ;  $n = 11$ ). Já no fragmento E, no início do estudo (1997 a 1999) parecia haver uma tendência a uma razão desviada para machos (figura 24), mas o número de pontos é pequeno demais para testar se o desvio neste período foi estatisticamente significativo. No entanto, também no fragmento E, a razão sexual foi desviada para fêmeas no período entre 2000 e julho de 2002 ( $n = 11$ ;  $T = 0$ ;  $p = 0,003$ ). A partir da estação úmida de 2002 (outubro de 2002) a 2005 volta a não existir diferença significativa na razão sexual ( $n = 16$ ;  $T = 25,5$ ;  $p = 0,50$ ).



**Figura 24:** Razão sexual nas populações dos fragmentos A, D e E respectivamente. Eixo vertical indica a proporção de machos e fêmeas nas populações. O retângulo pontilhado indica o período mais seco durante o estudo (ver texto).

## DISCUSSÃO

O hábito predominantemente arborícola da espécie *Micoureus demerarae*, já observado em outros trabalhos (Stallings, 1989; Grelle, 1996; Emmons & Feer, 1997; Passamani, 2000; Pardini, 2001; Cáceres *et al.*, 2002), foi também encontrado neste estudo onde o maior sucesso de captura ocorreu em armadilhas colocadas em árvores. Entre os estratos arbóreos, o sucesso de captura no sub-bosque e no dossel indicou um uso semelhante desses dois estratos. Esse resultado foi diferente dos resultados obtidos por Vieira & Monteiro-Filho (2003) em uma área de mata contínua em São Paulo, e por Leite *et al.* (1994), na mata contínua da reserva onde o presente estudo foi realizado; em ambos esses estudos, o dossel foi o estrato mais utilizado. Fragmentos florestais apresentam um dossel mais esparso, devido à queda das árvores de maior porte como consequência do processo de fragmentação (Laurance *et al.*, 2000). É possível que esta tenha sido a razão de não ter sido encontrada a diferença no uso dos estratos arbóreos na paisagem altamente fragmentada deste estudo. De qualquer forma, a espécie mantém a característica escansorial, com preferência por estratos arbóreos, esperada ao se analisar aspectos de seu comportamento, como por exemplo, a construção de ninhos em árvores, comumente em lianas e coroas de palmeiras (Lira, 2005; Moraes Jr & Chiarello, 2005).

Machos foram significativamente maiores do que as fêmeas. O dimorfismo sexual nesta direção já é bem descrito na literatura para esta espécie e marsupiais didelfídeos em geral (Fonseca & Kierulff, 1989; Stallings, 1989; Emmons & Feer, 1997); apenas Grelle (1996) não encontrou dimorfismo sexual no peso. Rocha (2000), analisando os mesmos dados do presente trabalho, considerando apenas o período de 1995 a setembro de 1998, encontrou que a diferença no peso aparecia apenas a partir dos indivíduos sub-adultos.

Por outro lado, os tempos de permanência, assim como os pesos, também diferiram em relação aos sexos. Machos, em geral, permaneceram menos tempo em cada fragmento do que as fêmeas, o que corrobora o padrão singular descrito por Pires & Fernandez (1999) e Pires *et al.* (2002) para esta metapopulação. Estes autores sugeriram que fêmeas não movem entre fragmentos, ou movem em uma frequência extremamente baixa. Considerando este padrão, seria esperado que machos permanecessem menos tempo nas populações em relação às fêmeas. Conforme o esperado, portanto, apenas fêmeas chegaram até a última classe de tempo de permanência (16 a 20 meses). Fonseca & Kierulff (1989) também encontraram que fêmeas permaneceram mais tempo nas grades de captura do que machos. O'Connell (1979) encontrou machos com uma permanência maior do que fêmeas, permanecendo até 10 meses. O primeiro estudo foi realizado em uma área fragmentada, enquanto o segundo foi realizado apenas em áreas contínuas. Fonseca & Kierulff destacaram que machos movem, entre capturas sucessivas, distâncias maiores que fêmeas. Considerando que machos dispersam com maior frequência nesta espécie, é esperado que se encontre um tempo de permanência maior para fêmeas em fragmentos, o que pode não ocorrer em áreas contínuas.

A alta frequência de indivíduos nas classes de permanência de 1 a 4 meses é também resultado da baixa taxa de sobrevivência desta espécie assim como pequenos mamíferos em geral. Os valores médios das taxas de sobrevivência registrados neste estudo ( $A = 0,74 \pm 0,22$ ;  $D = 0,67 \pm 0,22$ ) são baixos e a partir desses valores não é difícil inferir que as classes mais baixas de tempo de permanência seriam as que teriam maiores frequências. Cabe ainda destacar o tempo máximo de permanência de fêmeas registrado neste estudo que atingiu 19 meses, maior que o registrado em outros estudos como Fonseca & Kierulff (1989), que encontraram fêmeas com permanência máxima de 14 meses. A longa duração do presente estudo permitiu o registro deste tempo de permanência máximo maior que outros estudos.

## DEMOGRAFIA

Os tamanhos populacionais encontrados são preocupantemente pequenos, não tendo sido incomum a ocorrência de estimativas de menos de cinco indivíduos em cada uma das três populações estudadas. Os riscos de extinção por processos aleatórios se tornam críticos em populações com tamanho tão reduzido. Embora, extinções locais seja parte da dinâmica de uma metapopulação, na metapopulação em estudo a recolonização seria impossibilitada uma vez que apenas machos movem entre as populações. Os fatores que podem ter favorecido a persistência destas populações tão pequenas serão discutidos mais adiante. Apenas a taxa de recrutamento apresentou uma relação significativa com o tamanho populacional. Embora seja contra-intuitivo que a sobrevivência não tenha influenciado o tamanho populacional, este resultado pode ser uma consequência matemática da diferença da variação destas taxas ao longo do estudo. A variação da taxa de perdas foi menor ao longo do tempo, enquanto a taxa de recrutamento apresentou uma variação mais ampla, sendo, portanto, mais determinante do tamanho populacional, conforme apontado pela regressão múltipla. Quental *et al.* (2001), ao avaliarem os dados das populações A e D até o ano de 1998, chegaram à mesma conclusão.

Apenas a população do fragmento A foi influenciada pelo incêndio de 1997, aumentando significativamente após este evento, enquanto a do fragmento D apresentou uma diminuição do tamanho populacional. Nenhuma dessas variações pode ser resultado de uma capturabilidade diferencial, já que as taxas de capturabilidade mensais estimadas para cada população não variaram significativamente entre antes e depois do incêndio. A redução do tamanho populacional no fragmento D pode ser resultado da própria intervenção dos pesquisadores, visto que este fragmento estava sendo armadilhado durante a ocorrência do incêndio e três animais que estavam nas armadilhas morreram, já que não puderam ser liberados a tempo (Quental *et al.*, 2001). Três animais em populações tão pequenas é um número bastante representativo. Na verdade, essa diminuição do tamanho populacional após

o incêndio levou a uma subestimativa da média do tamanho desta população por Quental *et al.* (2001), os quais, considerando o período de 1996 a 1998, estimaram a média do tamanho da população D em 7,61 ( $\pm$  4,22). Aqui, considerando todo o período de amostragem do fragmento D, esta população teve um tamanho de 10,25 ( $\pm$  6,56). A média do primeiro estudo foi baixa porque de 1996 a 1998 os valores mais freqüentes foram abaixo de dez indivíduos, tanto devido aos baixos valores freqüentes em qualquer início de estudo por CMR (ano de 1996) quanto os baixos valores após o incêndio (1998). Desta forma restou apenas um ano (1997) com um padrão populacional sem interferências. No presente estudo, ao se considerar um período mais longo, pode-se observar que os tamanhos populacionais encontrados voltam a ser freqüentemente acima de dez indivíduos, como havia ocorrido exatamente no ano de 1997 (anexo). Este resultado enfatiza a importância de estudos de longa duração para minimizar possíveis erros tanto aleatórios como sistemáticos na caracterização dos padrões demográficos.

As densidades populacionais foram similares entre os fragmentos, sendo maiores do que as encontradas em áreas contínuas por O'Connell (1989) na Venezuela, onde a densidade foi de 0,4 ind/ha ( $\pm$  0,3). Neste estudo não houve um controle verdadeiro, porém de janeiro de 2000 a dezembro de 2001, uma área equivalente à grade do fragmento D (8,9 ha) foi armadilhada na mata contínua da ReBio Poço das Antas (Viveiros de Castro, 2002). O sucesso de capturas de *M. demerarae* nesta grade foi muito baixo e Viveiros de Castro (2002) discute que este baixo sucesso é reflexo de uma baixa densidade. Já Grelle (1996), também em área contínua em Minas Gerais, encontrou uma densidade de 1,9 ind/ha. Segundo o autor, a alta densidade encontrada foi resultado do uso de armadilhas em plataformas no dossel. Embora uma parte do presente estudo tenha usado armadilhas em plataformas, isso nunca aconteceu na grade do fragmento A, cuja densidade populacional mais assemelhou ao valor estimado por Grelle. Na verdade, não é incomum o aumento de densidade de pequenos

mamíferos em fragmentos florestais quando comparados a áreas contínuas. Laurance (1994), considerando apenas os roedores, encontrou que as abundâncias totais nos fragmentos excederam aquelas encontradas nos controles em 20 a 27%. Pardini (2004), em um estudo em remanescentes de Mata Atlântica na Bahia, igualmente encontrou uma maior abundância de *M. demerarae* nos menores fragmentos. Segundo Pardini, a maior abundância seria resultado da maior ação do efeito de borda nos menores fragmentos. Malcolm (1997), em um estudo em fragmentos na Amazônia, também encontrou um aumento da abundância de pequenos mamíferos (incluindo *M. demerarae*, como *Marmosa cinerea*) em fragmentos florestais, e da mesma forma que Pardini, justificou esse aumento como resultado das alterações de habitat provocadas pelo efeito de borda. Segundo Malcolm, as modificações de habitat seriam relacionadas ao aumento da diversidade de microhabitats. De fato, o efeito de borda favorece o crescimento de vegetação diferente do interior de florestas maduras, a qual pode favorecer a presença de *M. demerarae*, como por exemplo, através da abundância de lianas, onde há registros de nidificação desta espécie (Emmons & Feer, 1997). Apenas no estudo de Fonseca & Robinson (1990) *M. demerarae* esteve ausente dos menores fragmentos, porém os próprios autores concluíram que a ausência desta espécie não teria sido resultado da disponibilidade de habitats, porém de interações interespecíficas como será discutido mais adiante.

No fragmento A, que teve quase 50% de sua área atingida pelo fogo, houve um aumento da densidade de *M. demerarae* após o incêndio. Tanto Pardini (2004) quanto Malcolm (1988, 1997) justificaram a maior de abundância de *M. demerarae* em pequenos fragmentos através de mudanças na estrutura da vegetação. Para Malcolm as mudanças estruturais também acabam alterando a disponibilidade de recursos alimentares para a espécie. Na verdade, o fogo afeta a estrutura e a composição da vegetação (Janzen, 1986; Cochrane, 2003) além de promover o aumento da área afetada pelo efeito de borda, que tende a aumentar a abundância de insetos (Lovejoy *et al.*, 1986), um dos itens alimentares de *M. demerarae*.

Figueiredo & Fernandez (2004), estudando variações na abundância de roedores no mesmo fragmento após este incêndio, também propuseram as alterações de habitat e conseqüentes alterações da disponibilidade de recursos alimentares como as causas da extinção local do roedor mais frugívoro *Oecomys concolor* e do expressivo aumento da abundância do roedor mais insetívoro *Akodon cursor*. Embora Pires *et al.* (2005) tenham encontrado que *M. demerarae* foi mais capturado no interior deste fragmento após o incêndio, as alterações provocadas pelo fogo na borda neste fragmento tão pequeno acabaram influenciando toda sua área Segundo Oliveira (2001), enquanto as extremidades do fragmento foram tomadas por vegetação pioneira após o incêndio, em seu interior um grande número de clareiras foi formado a partir da queda de árvores mortas pelo fogo. O aumento do tamanho da população de *M. demerarae* após o incêndio pode, portanto, ser explicado pelas alterações estruturais da vegetação do fragmento.

Outro fator que pode explicar densidades populacionais mais altas em fragmentos florestais foi proposto por MacArthur *et al.* (1972), através do mecanismo conhecido como compensação de densidade. Segundo os autores, em ilhas é freqüente encontrar-se altas densidades populacionais, que seriam conseqüência da redução da competição e da predação em comunidades empobrecidas. O mesmo mecanismo, por analogia, poderia se aplicar a fragmentos florestais como os estudados. A população do fragmento E foi a que apresentou a menor densidade populacional, merecendo destaque o processo pelo qual esta população passou no último ano do estudo. Neste ano, a densidade diminuiu bruscamente ( $0,47 \text{ ind/ha} \pm 0,34$ , contra a média de  $1,01 \text{ ind/ha} \pm 0,54$  durante todo o estudo), chegando a uma situação inédita em novembro de 2005, quando nenhum indivíduo de *M. demerarae* foi capturado. Este fato jamais havia ocorrido desde o início do estudo nas Ilhas dos Barbados em 1995. Além do ano de 2005 ter sido o ano com a menor densidade de *M. demerarae*, foi também o ano em que pela primeira vez, desde 1995, a abundância de outro marsupial, o gambá

*Didelphis aurita*, superou a de *M. demerarae*, como pode ser visto na figura 18. Moura (2004) encontrou evidências de segregação espacial entre *D. aurita* e outros didelphídeos, inclusive *M. demerarae*, na Serra dos Órgãos. Fonseca & Robinson (1990) registraram interações negativas entre o gambá (no estudo deles ainda conhecido por *Didelphis marsupialis aurita*) e outras espécies de marsupiais, inclusive *M. demerarae* (ainda como *M. cinerea*). Segundo esses autores, o gambá poderia afetar as outras espécies de pequenos mamíferos diretamente por competição por recursos alimentares ou ainda por predação. Em outros fragmentos próximos à ReBio Poço das Antas, dois eventos de predação de *M. demerarae* por *D. aurita* foram registrados (Henrique Carlos, comunicação pessoal). A interação entre essas duas espécies pode ser a causa do reduzido tamanho populacional de *M. demerarae* no fragmento E. O reverso também pode ser verdade, ou seja, as outras duas populações apresentaram densidades maiores devido à baixa frequência de ocorrência de *D. aurita* nos fragmentos A e D.

Outro ponto a ser considerado para a conservação desta metapopulação é a sincronia das flutuações das populações. Populações que apresentam flutuações sincrônicas deixam a metapopulação como um todo mais suscetível a extinção, ao eliminar a possibilidade de respostas particulares de cada população em face de uma catástrofe (Hanski & Gilpin, 1997). Neste sentido podemos considerar que o incêndio mais uma vez beneficiou a metapopulação de *M. demerarae*, já que após este evento, duas populações (A e D), antes sincrônicas, passaram a apresentar padrões distintos de flutuação. Porém, a sincronia entre as flutuações de todas as populações desta metapopulação pode não ser o cenário real, visto que em outro par de fragmentos (D e E) não se observou nenhuma sincronia durante todo o tempo em que foram amostrados concomitantemente.

## REPRODUÇÃO

Durante todo o estudo, poucas foram as fêmeas encontradas com filhotes aderidos às tetas. O baixo número de fêmeas com filhotes pode ser consequência da ausência de marsúpio verdadeiro nesta espécie. Sem a bolsa, a fêmea tenderia a deixar os filhotes no ninho mais cedo do que outras espécies que apresentam marsúpio. Devido a esse fator, poucos estudos registraram fêmeas com filhotes, não havendo dados substanciais sobre tamanho de prole de *M. demerarae* na literatura. Em um estudo anterior, Rocha (2000), considerando apenas o período de 1995 a setembro de 1998, obteve os mesmos resultados do presente estudo. Grelle (1996) capturou apenas uma fêmea com onze filhotes.

Vários estudos com marsupiais neotropicais têm mostrado a sincronia do início da estação reprodutiva dos mesmos com o fim da estação seca, o aumento da precipitação e a consequente abundância de recursos (e.g. Fleming, 1973; Fonseca & Kierulff, 1989; Cáceres & Monteiro-Filho, 1997). Os principais recursos alimentares desses animais são insetos e frutos (Emmons & Feer 1997; Carvalho *et al.*, 2000), os quais geralmente apresentam uma alta disponibilidade exatamente no período chuvoso (Bergallo & Magnusson, 1999). A lactação é o período de maior demanda energética nos marsupiais (Atramentowicz, 1992); ao coincidir o período de lactação com a estação chuvosa a fêmea dispõe de energia abundante para sua prole, maximizando seu *fitness*. Como esperado, portanto, *Micoureus demerarae* apresentou uma sazonalidade reprodutiva muito bem marcada como já demonstrado por Quental *et al.* (2001). O histograma circular apresentou de forma bastante clara a concentração das fêmeas em atividade reprodutiva no período de outubro a março, coincidente com a estação úmida. A proporção de fêmeas em atividade reprodutiva apresentou uma correlação significativa com a precipitação do mesmo mês, do mês anterior e de dois meses antes. O início período reprodutivo de *M. demerarae* esteve ligado diretamente ao aumento da disponibilidade de recursos no ambiente, já que a relação entre proporção de

fêmeas reprodutivas e precipitação de meses anteriores considera o tempo necessário para que a precipitação se reflita em disponibilidade de recursos para esta espécie. O padrão de reprodução sazonal parece ser comum já que as populações de *M. demerarae* estudadas por Fonseca & Kierulff (1989), também na Mata Atlântica (Minas Gerais) apresentaram o mesmo padrão sazonal ligado ao período chuvoso. Reprodução no começo da estação úmida também foi descrita por O'Connell (1979) na Venezuela para esta mesma espécie. Da mesma forma, Tate (1933) e Einsenberg (1989) (ambos *apud* McAllan, 2003) indicaram reprodução sazonal de *M. demerarae*, ocorrendo de setembro a março e tendo sido possivelmente relacionada às chuvas.

O que determina o início da atividade reprodutiva é ainda um fator bastante discutido. Os animais podem perceber diretamente a maior disponibilidade de recursos no ambiente e assim reproduzir ou o disparo pode ser resultado de mecanismos fisiológicos mais complexos. O período de exposição à luz, ou seja, o fotoperíodo seria percebido pela retina, a qual através de um conjunto de nervos estimularia a glândula pineal. Esta iniciaria um complexo de estímulos hormonais, desencadeados principalmente por melatonina, que levariam ao início das atividades reprodutivas (Malpax *et al.*, 2001). Resposta ao fotoperíodo é uma adaptação que permitiria que os animais respondessem antecipadamente a variações estacionais em parâmetros ambientais relativamente previsíveis (Goldman, 2001), ao funcionar como um indicador acurado do período do ano. Assim, através de um fator proximal, o animal poderia se preparar e antecipar um fator final. Embora esta seja uma hipótese bastante discutida em trabalhos com marsupiais australianos e até com marsupiais neotropicais (Cerqueira & Bergallo, 1993), estudos de laboratório com administração de melatonina obtiveram resultados contrastantes (McAllan, 2003). Se a hipótese do fotoperíodo se aplica, esperar-se-ia que em trabalhos de campo o período reprodutivo seja constante entre os anos, já que este

responderia a alterações sazonais na duração do dia. Estas, por obedecer a estações astronômicas, são praticamente as mesmas entre os anos.

No presente estudo, o período reprodutivo de *Micoureus demerarae* foi praticamente constante durante os anos, sempre começando em outubro. Como a estação úmida também foi bastante constante ao longo dos anos, é impossível isolar ambas as variáveis para verificar suas influências independentemente. Por outro lado, a proporção de fêmeas em atividade reprodutiva foi positivamente correlacionada com a precipitação do mesmo mês, do mês anterior e de dois meses antes. Como a correlação com a precipitação de meses anteriores é um indicativo indireto da disponibilidade de recursos, parece mais parcimonioso assumir que o início do período reprodutivo de *M. demerarae* esteja ligado ao aumento da disponibilidade de recursos do que com o fotoperíodo.

Foi possível inferir, a partir da variação sazonal do número de fêmeas com filhotes aderidos às tetas, que há pelo menos dois picos de nascimentos de filhotes na população por estação reprodutiva. Não é possível afirmar que a mesma fêmea tenha duas ninhadas dentro da mesma estação reprodutiva, já que nenhuma fêmea foi encontrada com filhotes em duas ou mais excursões dentro do mesmo período reprodutivo. Os picos de nascimento de filhotes na população ocorrem bem no início da estação úmida (outubro/novembro) e no meio da estação (dezembro/janeiro).

Devido às inúmeras alterações de habitat causadas pela fragmentação discutidas ao longo deste trabalho, é esperado que as espécies apresentem adaptações a estes ambientes para que possam sobreviver. Um exemplo é uma outra espécie de marsupial, *Philander frenata*, cuja população presente nas Ilhas dos Barbados apresenta um padrão reprodutivo diferente de outras áreas menos fragmentadas. Em outras regiões de Mata Atlântica *P. frenata* apresenta sazonalidade em sua reprodução, enquanto nas Ilhas dos Barbados sua reprodução é contínua (dados não publicados). É possível que tal peculiaridade seja resultado de uma

modificação de *P. frenata* para possibilitar sua sobrevivência em um habitat altamente fragmentado. *M. demerarae* apresenta o mesmo padrão reprodutivo nas Ilhas dos Barbados e em outras áreas fragmentadas ou não. No entanto, a quantidade de filhotes produzidos por ninhada nesta espécie é bastante alto, o que pode representar uma vantagem para sua sobrevivência.

A distribuição das classes etárias apresentou também um padrão sazonal, quase sempre refletindo o período reprodutivo, o que já era esperado uma vez que ambos os parâmetros são fortemente relacionados. Os indivíduos sub-adultos apareceram na população a partir de janeiro, tendo nascido provavelmente no começo da estação reprodutiva (outubro). Até agosto ainda foi possível encontrar indivíduos sub-adultos nas populações, os quais provavelmente foram oriundos da segunda ninhada das populações. A baixa proporção de indivíduos jovens pode ser explicada pela baixa proporção da capturas nesta idade, já que os marsupiais começam a ser capturados apenas em uma idade um pouco mais avançada quando já são independentes. Resultados similares foram obtidos por Quental *et al.* (2001). Apenas a população do fragmento E apresentou uma maior predominância de adultos em comparação com as outras populações, o que pode ser resultado de uma baixa sobrevivência dos filhotes nos estágios iniciais de vida, os quais não chegam a ser capturados.

#### RAZÃO SEXUAL

Expandindo o estudo realizado por Fernandez *et al.* (2003), foi feita uma análise de desvios da razão sexual das três populações. Para o fragmento A, o período analisado foi exatamente igual ao do estudo anterior, e conseqüentemente os resultados também. Durante todo o estudo houve um desvio significativo para fêmeas, como também já havia sido observado por Quental *et al.* (2001). Tais desvios podem ser causados pela dispersão desviada para um sexo, uma vez que nesta metapopulação os machos movem entre fragmentos com

uma frequência muito maior do que as fêmeas (Pires & Fernandez, 1999; Pires *et al.*, 2002). O fragmento A é o mais isolado dos demais na paisagem (figura 4). Isso não impede que machos saiam dele (chegando a outros fragmentos ou possivelmente morrendo durante a dispersão), mas devido ao isolamento, é mais difícil que machos de outros fragmentos alcancem este com sucesso, o que explicaria, por déficit de machos, o desvio para fêmeas. Desvios para fêmeas são até certo ponto benéficos, uma vez que fêmeas são mais limitantes para reprodução da população, porém considerando a paisagem e a origem dos desvios - baseada na dispersão desviada para um sexo - este fragmento pode ser um risco para a metapopulação ao funcionar como um “ralo” na dinâmica da metapopulação, diminuindo sua persistência. Este risco já havia sido destacado por Brito e Fernandez (2002) em uma análise de viabilidade de populações onde apontaram que devido ao seu isolamento a população deste fragmento estaria mais suscetível à extinção, e juntamente com o menor dos fragmentos, o B, o fragmento A poderia servir como “ralo” desta metapopulação.

Quental *et al.* (2001) não observaram desvios na razão sexual da população do fragmento D. No entanto, no presente estudo, ao considerar um período de amostragem maior que o de Quental *et al.*, foi possível perceber a ocorrência de tais desvios. No mesmo período em que o fragmento A teve suas razões sexuais regularmente desviadas para fêmeas, no fragmento D (e possivelmente também no E), havia uma tendência de desvio para machos, embora para o fragmento D este desvio tenha sido apenas marginalmente significativo e no fragmento E o número de amostragens tenha sido pequeno. O mais interessante é que essas duas populações apresentaram ao mesmo tempo o desvio para fêmeas durante o período seguinte, no qual as estações úmidas apresentaram um total de precipitação bem abaixo das estações úmidas anteriores (período compreendido entre outubro de 1999 e setembro de 2002).

A diminuição das chuvas no período de 1999-2001 foi provavelmente uma consequência do evento moderado de La Niña ([www.cpetec.inpe.br/enos/](http://www.cpetec.inpe.br/enos/) - acessado em 15/11/2005) que ocorreu neste período. Embora não haja uma grande previsibilidade dos efeitos de La Niña no sudeste Brasileiro, Grimm (2004) aponta anomalias negativas nos percentuais de precipitação no período do verão para esta região. Vários estudos apontam a influência de El Niño e La Niña na fauna e na flora (Wright *et al.*, 1999; Moutinho, 2006; Nepstad *et al.*, 1999). Letnic *et al.* (2005) mostrou a influência das alterações nos padrões de precipitação causados pelo fenômeno La Niña na dinâmica de pequenos mamíferos na Austrália e sugeriram a introdução da previsão destes eventos nas estratégias de manejo usadas neste país. Não existem estudos que tenham avaliado os possíveis efeitos de La Niña na Mata Atlântica do Sudeste do Brasil.

Os resultados deste estudo estão, portanto, de acordo com a explicação proposta por Fernandez *et al.* (2003) para os desvios encontrados nos fragmentos D e E. Segundo esses autores, os padrões encontrados seriam consistentes com a hipótese de Trivers & Willard (1973). Os desvios para fêmeas ocorrem exatamente durante o período mais seco. Sendo a precipitação diretamente relacionada à disponibilidade de recursos, provavelmente a baixa pluviosidade levou a uma menor disponibilidade de frutos e insetos na área, o que se refletiu nas condições nutricionais das fêmeas. Nesta situação, o investimento em produzir mais fêmeas seria o padrão esperado de acordo com a hipótese de Trivers & Willard. Complementando o trabalho de Fernandez *et al.* (2003), o acompanhamento da população do fragmento E mostrou que no retorno das estações úmidas à média de precipitação anterior a 1999, ocorrido a partir da estação úmida de 2002, deixou de existir o desvio significativo para fêmeas. Mais uma vez, isso é consistente com o que seria esperado a partir das predições da hipótese de Trivers & Willard.

Merece destaque o processo pelo qual a população do fragmento E passou no período no qual voltou-se a ter estações úmidas com maior pluviosidade (a partir de 2002). A população passou por um declínio principalmente a partir do ano de 2004. Embora as outras duas populações tenham passado por períodos de tamanho populacional extremamente reduzido seguida de rápida recuperação, neste fragmento foi possível acompanhar um processo um pouco diferente. Embora os outros fragmentos também tenham atingido níveis muito baixos de densidade, este foi o único no qual a densidade se manteve reduzida por um período mais longo. Com a baixa densidade, pôde-se acompanhar mais detalhadamente os indivíduos da população. Durante o ano de 2004, apenas uma fêmea foi recrutada, em agosto, permanecendo na população até novembro. Em 2005, novamente apenas uma fêmea foi recrutada, em maio; esta foi capturada pela última vez em setembro, bastante debilitada. Caso esta fêmea tenha falecido, ela não chegou a sobreviver até a estação reprodutiva, não deixando filhotes. Embora esta hipótese seja bastante especulativa, esta população chegou, em novembro de 2005, à inédita situação na qual nenhum indivíduo foi capturado, fato jamais ocorrido desde o início do estudo em 1995. Em maio de 2006, uma excursão extra foi realizada para obter mais informações sobre a situação da população. Apenas um macho foi capturado. Esta captura não esclareceu se houve uma extinção local ou não, uma vez que os machos movem com maior frequência entre os fragmentos (Pires & Fernandez, 1999). Existe, portanto, a possibilidade desta população ter sido extinta através de um processo de fixação da razão sexual, se realmente a única fêmea da população tiver morrido sem deixar descendentes. Este evento só poderá ser confirmado após uma série de excursões, mas desde já se torna um evento que merece uma atenção especial. Independente da extinção ou não, destaca-se a seqüência de reduzida densidade populacional. Este fator pode ter sido desencadeado pelo aumento da ocorrência de outra espécie de marsupial, *Didelphis aurita*, como discutido anteriormente.

## SÍNTESE

Os pequenos tamanhos populacionais estimados neste estudo são por si só um resultado bastante interessante, visto os riscos de extinção por processos aleatórios agravados pelo reduzido tamanho populacional, sendo até consideradas inviáveis populações tão pequenas. Uma das questões relevantes deste estudo é, portanto, a compreensão das respostas do marsupial *Micoureus demerarae* à fragmentação. Ao contrário da outra espécie de marsupial *Philander frenata* cujo padrão reprodutivo parece ser alterado em resposta à fragmentação, *M. demerarae* apresenta o mesmo padrão reprodutivo nas Ilhas dos Barbados e em outras áreas fragmentadas ou não. Por outro lado, *M. demerarae* apresenta uma característica de alta produção de filhotes por ninhada nesta espécie, o que pode representar uma vantagem para sua sobrevivência.

Além do reduzido tamanho populacional, a alta variância destes valores é também preocupante. As menores estimativas chegam a apenas dois indivíduos. Com tamanha redução, esta população certamente passou por gargalos genéticos que prejudicariam ainda mais sua persistência. Pires *et al.* (2002) atribuíram o sucesso da persistência das pequenas populações de *M. demerarae* nos fragmentos às eventuais dispersões que seriam suficientes para manter a diversidade genética da população reduzindo assim efeitos deletérios da perda de variabilidade genética. *M. demerarae* apresenta, porém, um problema já que apenas machos dispersam entre os fragmentos (Pires & Fernandez 1999), o que impediria eventuais recolonizações caso alguma das populações se extinguisse. De fato, em uma avaliação do principal fator que tornaria as espécies de pequenos mamíferos da comunidade das Ilhas dos Barbados menos vulneráveis à extinção, a tolerância à matriz seria o fator de maior importância (Viveiros de Castro & Fernandez, 2004). Espécies mais tolerantes à matriz, ou seja, aquelas que conseguem explorar os habitats modificados da matriz tendem a apresentar populações estáveis nos fragmentos, por vezes aumentando seu tamanho populacional.

Outros estudos chegaram à mesma conclusão, como Laurance (1991) ao avaliar a vulnerabilidade à extinção de 16 espécies de mamíferos não voadores em fragmentos na Austrália. Ele verificou que, das variáveis analisadas (tamanho corporal, longevidade, fecundidade, nível trófico, especialização alimentar, abundância no fragmento e abundância na matriz), a abundância na matriz foi o fator mais relacionado à probabilidade de sobrevivência das espécies na região.

Além da tolerância à matriz, *M. demerarae* apresenta outras características que favorecem sua persistência na área, como ser mais generalista, seja em termos de seleção de habitat (Fonseca & Robinson, 1990) ou em termos alimentares (Pinheiro *et al.*, 2002). *M. demerarae* nidifica em acúmulos de folhas em lianas e em coroas de palmeiras, principalmente de *Astrocaryum aculeatissimum*, uma espécie que por ser característica de vegetação secundária inicial (Sanchez *et al.*, 1999) não é rara em fragmentos florestais, especialmente aqueles altamente impactados por efeito de borda (Moraes Jr. & Chiarello, 2005). Além disso, *M. demerarae* apresenta uma boa tolerância à influência antrópica, uma vez que há registros de indivíduos caminhando por telhados e forros de casas habitadas (observação pessoal). Embora alguns estudos demonstrem que a capacidade de alterar a dieta seja um dos fatores que permitem a sobrevivência das espécies em fragmentos florestais, como acontece com *Caluromys philander* também nas Ilhas dos Barbados (Carvalho *et al.*, 2005), a dieta de *M. demerarae* não mostra tal diferença quando comparada com outros estudos em áreas contínuas. Contudo, a composição de dieta de *M. demerarae* inclui um grande número de frutas de árvores pioneiras (Pinheiro *et al.*, 2002), as quais são encontradas em abundância principalmente nas bordas dos fragmentos, além de sua dieta ser bastante oportunista (Carvalho *et al.*, 2005, Cáceres *et al.*, 2002, Pinheiro, *et al.* 2002).

Essas características generalistas são talvez os principais determinantes da persistência da espécie nesta paisagem fragmentada. O aumento da abundância da população

A após a grande perturbação causada pelo incêndio vem reforçar esta idéia, sendo enfatizada pelo insucesso do roedor *Oecomys concolor*, uma espécie com características menos generalistas que *M. demerarae* (Figueiredo & Fernandez, 2004). Por outro lado, ao se confrontar com outra espécie mais generalista e seu predador em potencial, outro marsupial *Didelphis aurita*, tais características de *M. demerarae* não foram suficientes para garantir seu sucesso. No final do estudo, a densidade populacional no fragmento E declina bruscamente quando pela primeira vez no estudo o número de *D. aurita* no fragmento é superior ao número de *M. demerarae*.

A questão dos desvios da razão sexual é outro ponto relevante. Se o mecanismo percebido por Fisher (1930) nem sempre consegue compensar os desvios de razões sexuais que ocorrem em pequenas populações em fragmentos, entender porque isso não acontece pode ser crucial para que consigamos manejá-las. Portanto, entender os desvios sexuais nas populações pequenas em paisagens fragmentadas, pode ser uma base de conhecimentos importante para minimizar riscos de extinção trazidos pela aleatoriedade demográfica, sendo crucial para o manejo dessas populações. No atual cenário de aceleradas mudanças climáticas (Moutinho, 2006), a relação entre os desvios da razão sexual e alterações climáticas é um ponto que merece especial atenção. Um evento de La Niña de intensidade moderada pode ter sido a causa indireta de desvios significativos na razão sexual da população. Somando-se o cenário de alta fragmentação florestal, que conseqüentemente leva a formação de populações pequenas, e o cenário de mudanças climáticas, podemos inferir que a ameaça à biodiversidade global é maior do que o previsto por esses cenários isolados. Na Amazônia já há alguns estudos que destacam a influência de eventos climáticos na dinâmica das comunidades biológicas, embora estes eventos tenham menor previsibilidade na região sudeste do Brasil. Este estudo mostra a importância tanto de considerar os fenômenos climáticos nos estudos

nesta região quanto a necessidade de mais estudos de longa duração a fim de que estes efeitos possam ser verificados.

Para avaliar a importância dos resultados do presente estudo para a conservação, deve-se entender o quanto os padrões exibidos por *Micoureus demerarae* nas Ilhas dos Barbados podem se aplicar a outras espécies em outros locais. Ao rever os conhecimentos das cinco espécies mais capturadas nas Ilhas dos Barbados - *Caluromys philander*, *Didelphis aurita*, *Micoureus demerarae* e *Philander frenata* (Oliveira, 2001; Pires *et al.*, 2002) - é possível perceber que ou são espécies bastante generalistas (e.g. *D. aurita*) ou, se menos generalistas, foram capazes de alterar seu comportamento de forma a adaptar às exigências da paisagem altamente fragmentada (e.g. alteração do período reprodutivo de *P. frenata* e alteração da dieta de *C. philander*). Nesta mesma área de estudo, Lira (2005) mostrou através do uso de radiotelemetria que não apenas *M. demerarae*, mas também *P. frenata* e *C. philander* usaram tanto a borda como o interior dos fragmentos, o que demonstra que estas espécies se adaptaram bem às mudanças estruturais causadas pelo efeito de borda em paisagens fragmentadas.

Em uma análise da viabilidade (AVP) das mesmas populações de *M. demerarae*, utilizando os dados correspondentes ao período de 1995 a 1998, Brito & Fernandez (2000) concluíram que os fatores demográficos, como taxas de mortalidade e razão sexual, configuram um alto risco para a persistência destas populações. Os autores também argumentaram que os efeitos do fogo seriam de menor importância considerando-se o alto risco apresentado pelos padrões demográficos, destacando a rápida recuperação depois do fogo, porém estes efeitos seriam uma das causas da diminuição do tamanho dos fragmentos. Como a capacidade suporte de cada fragmento estaria ligada diretamente ao tamanho do mesmo, os incêndios representam um risco indireto para as populações. Segundo os autores,

os problemas demográficos e genéticos seriam tão mais perigosos para a população que os efeitos do fogo seriam de menor importância.

Neste estudo *M. demerarae* aumentou sua população no fragmento mais afetado por um incêndio. A causa mais plausível deste aumento está relacionada às mudanças de habitat que favoreceram a espécie. A maior abundância de *M. demerarae* no fragmento mais afetado pelo incêndio pode a primeira vista parecer uma boa notícia, já que incêndios, geralmente vistos como problemas de áreas florestais estariam beneficiando uma espécie. Na verdade, não apenas *M. demerarae* aumenta sua abundância, mas também o roedor *Akodon cursor* (Figueiredo & Fernandez, 2004). O efeito do fogo deve, porém, ser visto com cautela, já que tal processo ao favorecer apenas um grupo de espécies pode levar a mudanças drásticas na composição das comunidades de pequenos mamíferos, como exemplificado pelo aumento da abundância de *M. demerarae* e *A. cursor* e extinção de *Oecomys concolor*.

No presente, a população de *M. demerarae* mais bem sucedida foi a que habitava o fragmento A que teve 50% de sua área queimada no incêndio. Por outro lado, a população do fragmento E, classificado entre os mais bem preservados (Oliveira, 2001), foi a que apresentou a menor densidade e conseqüentemente a população mais suscetível à extinção. Pela AVP, a qual utilizou dados de até 1998, o tempo médio de extinção do fragmento A tinha sido de 14,0 anos e do fragmento E de 36,3 anos, o que parece não concordar bem com os padrões observados no presente estudo. Talvez as predições da AVP tenham sido um tanto irrealistas por não terem considerado os desvios da razão sexual nem o favorecimento da espécie devido à degradação do habitat, uma vez que foram baseadas apenas nos dados dos quatro anos iniciais deste estudo. De qualquer forma só se saberá se as predições do modelo de viabilidade de populações estão corretas em um acompanhamento mais longo desta metapopulação. Seria uma excelente oportunidade para se verificar a acurácia das estimativas de AVP, através da realização de uma nova análise utilizando os dados deste estudo para

comparação entre as AVPs realizadas com dados de estudos de longa duração e de estudos de curta duração.

Brito & Fonseca (2006) consideraram que a metapopulação de *M. demerarae* não é viável nas Ilhas dos Barbados, sendo apenas uma questão de tempo para que as populações se extingam. Há um intervalo entre o processo de fragmentação e a extinção real conhecido como débito de extinção (“extinction debt”, Tilman *et al.* 1994). Para os autores, os fragmentos foram isolados apenas após 1983 (citando Oliveira, 2001) e por isso, as populações ainda estariam dentro deste débito. Claro que algumas das populações podem ser extintas a médio prazo, como já pode ter acontecido com a população do fragmento E, mas talvez o cenário não seja excessivamente crítico. Ao se voltar a atenção para um possível estado crítico de *M. demerarae* nas Ilhas dos Barbados, corre-se o risco de não enxergar um outro processo mais imediato pelo qual a comunidade de mamíferos está passando, a perda de espécies especialistas em detrimento das generalistas. Alterações da paisagem (e.g. efeito de borda) favorecem animais com características mais generalistas, favorecendo o domínio de uma guilda de poucas espécies generalistas em detrimento da variedade de especialistas, assim como Gentile & Fernandez (1999) já haviam percebido em uma área fragmentada no Rio de Janeiro. Uma tendência atual da Biologia da Conservação é enfatizar a manutenção de processos ecológicos, e não apenas das espécies em si. Para isso, é preciso levar em conta a identidade, e não apenas a quantidade, das espécies que podem sobreviver em paisagens fragmentadas.

Neste ponto, pode-se sugerir a aplicação, para fragmentos, do conceito de espécies vencedoras e perdedoras, que vem sendo discutido em relação à questão de homogeneização biótica (McKinney & Lockwood, 1999; Magnusson, 2006) por biocontaminação. Por este conceito, espécies vencedoras são aquelas com alta capacidade de dispersão, generalistas, com características r-selecionadas (pequeno tamanho corporal, alta fecundidade), as quais

sobrepõem sua distribuição com espécies que apresentam características opostas (as perdedoras) e as eliminam da paisagem, favorecendo a homogeneização da biota global à medida que o primeiro conjunto de espécies expande sua distribuição. No caso da fragmentação, as espécies não estão expandindo sua distribuição numa escala biogeográfica, mas isso parece estar ocorrendo na escala da paisagem: um processo semelhante de poucas espécies vencedoras dominarem a paisagem também ocorre. As espécies beneficiadas pela fragmentação (entre as quais *M. demerarae* se incluiria) parecem apresentar, de modo geral, as mesmas características apontadas para as espécies vencedoras no processo de homogeneização biótica.

Este estudo, portanto, destaca a importância de estudos de longa duração ao se verificar que alguns padrões da dinâmica das populações só puderam ser percebidos neste estudo e não em estudos anteriores que cobriam apenas alguns anos dos dados aqui utilizados. Embora haja uma tendência de se discutir a biodiversidade como fator principal para a conservação das paisagens, a extinção de espécies se dá através da perda de suas populações. Daí a importância de estudos demográficos para o delineamento de medidas de manejo e conservação eficazes.

## CONCLUSÕES

Ao comparar os resultados obtidos por este estudo e estudos realizados anteriormente com apenas parte dos dados, foi possível perceber a importância de estudos demográficos de longa duração. Alguns padrões demográficos só puderam ser percebidos neste estudo, tais como a amplitude das variações de densidades e tamanhos populacionais, assim como as reversões dos desvios da razão sexual. Outros resultados, por outro lado, confirmaram vários aspectos já descritos na literatura para esta espécie: machos maiores que fêmeas, hábitos arborícolas e generalistas, reprodução sazonal. Um outro resultado interessante deste estudo foi que a diferença dos tempos de permanência entre machos e fêmeas corroborou a proposta originalmente de Pires & Fernandez (1999) de que *Micoureus demerarae* forma, na área estudada, uma metapopulação atípica onde os movimentos entre as populações são realizados em sua maioria, e talvez exclusivamente, por machos - o que dificultaria a substituição, por recolonização, de populações eventualmente perdidas. No que se refere à metapopulação, outra característica que merece especial atenção é o reduzido tamanho das populações que a formam. Hábito generalista, preferência por habitats mais degradados e ainda seu alto sucesso reprodutivo foram características que ajudaram a explicar o aparente paradoxo da persistência de populações tão pequenas. Análises das populações antes e depois do incêndio que atingiu a área de estudo mostraram inclusive que a população do fragmento mais afetado foi beneficiada pelas alterações de habitat resultantes do incêndio.

Em duas populações as razões sexuais foram significativamente desviadas para fêmeas em um período no qual as estações úmidas apresentaram um total de precipitação menor devido a um evento de La Niña. Este resultado, possivelmente explicado pela hipótese de Trivers & Willard (1973), destaca a importância de se estudar os efeitos que tais eventos

causam na dinâmica das populações animais no atual cenário de aceleradas mudanças climáticas globais.

Apesar de todos esses fatores de risco para a persistência das populações, *M. demerarae* parece ter sucumbido apenas diante da presença de outra espécie talvez mais generalista que ela própria. Da mesma forma que Fonseca & Robinson (1990) registraram interações negativas entre *Didelphis aurita* e *M. demerarae*, em uma das populações aqui estudadas houve uma diminuição da densidade dessa espécie quando a abundância de *D. aurita* aumentou. O efeito demográfico de *D. aurita* sobre outras espécies em sistemas empobrecidos é, portanto, uma questão interessante que tem aparecido em estudos em paisagens fragmentadas.

Ao rever os conhecimentos sobre as espécies de marsupiais mais capturadas nas Ilhas dos Barbados, foi possível perceber que os padrões exibidos por *M. demerarae* nas Ilhas dos Barbados podem se aplicar a outras espécies em outros locais, já que estas ou eram espécies bastante generalistas ou, se menos generalistas, foram capazes de alterar seu comportamento de forma a se adaptarem às exigências da paisagem fragmentada. Através da crescente degradação do habitat causada pela fragmentação, seja por efeito de borda ou outros fatores associados, a alteração do habitat leva ao favorecimento de espécies de hábitos mais generalistas em detrimento das mais especialistas e sensíveis a estas alterações.

## REFERÊNCIAS

- Atramentowicz, M. 1992. Population dynamics in three didelphid marsupials from Guyana. *Biotropica*, 18: 136-149.
- Atramentowicz, M. 1992. Optimal litter size: does it cost more to raise a large litter in *Caluromys philander*? *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1511-1515.
- Austad, S.N. & Sunquist, M.E. 1986. Sex-ratio manipulation in the common opossum. *Nature*, 324: 58-60.
- Bergallo, H.G. & Cerqueira, R. Reproduction and growth of the opossum *Monodelphis domestica* (Mammalia, Didelphidae) in northeastern Brazil. *Journal of Zoology*, 232: 551-563.
- Bergallo, H.G. & Magnusson, W.E. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 80: 472-486.
- Bierregaard, R.O., Jr.; Gascon, C; Lovejoy, T.E. & Santos, A. 2001. *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest*. Yale University Press, Connecticut.
- Brant, F.C. 2003 *Variações morfológicas na pelagem e no crânio da cuíca *Micoureus demerarae* (Didelphimorphia, Didelphidae) e suas implicações sistemáticas*. Monografia de Bacharelado. Universidade Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte.
- Brito, D. & Fernandez, F.A.S. 2000. Metapopulation viability of the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest fragments in south-eastern Brazil. *Animal Conservation* 3: 201-209.
- Brito, D. & Fernandez, F.A.S. 2002. Patch relative importance to metapopulation viability: the neotropical marsupial *Micoureus demerarae* as a case study. *Animal Conservation*, 5: 45-51.
- Brito, D. & Fonseca, G.A.B. 2006. Evaluation of minimum viable population size and conservation status of the long-furred woolly mouse opossum *Micoureus paraguayanus*: an endemic marsupial of the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 15: 1713-1728.
- Burham, K.P. & Overton, W.S. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60: 927-936.
- Cáceres N.C.; Ghizoni I.R. & Graipel M.E. 2002. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia*, 66 : 331-339.
- Cáceres, N. & Monteiro-Filho, E.L.A. 1997. Reproductive biology of the common opossum, *Didelphis marsupialis* (Mammalia: Marsupialia), in Southern Brazil. *Brenesia*, 47-48:

117-124.

- Carvalho, F.M.V.; Fernandez, F.A.S. & Nessimian, J.L, 2005. Food habitats of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mammalian Biology*, 70: 366-375.
- Carvalho, F.M.V.; Pinheiro, P.S.; Fernandez, F.A.S. & Nessimian, J.L, 2000. Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 1: 91-101
- Caughley, G. & Gunn, A. 1996. *Conservation Biology in theory and practice*. Blackwell Science, Cambridge. 459pp.
- Cerqueira, R & Bergallo, HG. 1993. A possible case of photoperiod controlling the reproduction of a South American marsupial. *Ciência e Cultura*, 45: 140-141.
- Cerqueira, R.; Gentile, R.; Fernandez, F.A.S. & D'Andrea, P.S. 1993. A 5-year population study of an assemblage of small mammals in southeastern Brazil. *Mammalia*, 57: 507-517.
- Cochrane, M.A. 2001. Synergetic interactions between habitat fragmentation and fire in evergreen tropical forests. *Conservation Biology*, 15: 1515-21.
- Cochrane, M.A. 2003. Fire science for rainforests. *Nature*, 421: 913-919.
- Costa, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30: 71-86
- Dean, W. 1996. *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica Brasileira*. Companhia das letras. São Paulo. 484 pp.
- Didham, R.K. & Lawton, J.H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31: 17-30.
- Emmons, L. & Feer, F. 1997. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. University of Chicago Press. Chicago and London. 307 pp.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487-515
- Fernandez, F.A.S. 1995. Métodos para Estimativas de parâmetros populacionais por captura, marcação e recaptura. Pp 1-26. In Peres-Neto, P.R.; Valentin, J.L. & Fernandez, F.A.S. (eds) *Oecologia Brasiliensis - Volume II: Tópicos em tratamentos de dados biológicos*. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- Fernandez, F.A.S., Barros, C.S. & Sandino, M. 2003. Razões sexuais desviadas em populações da cuíca *Micoureus demerarae* em fragmentos de Mata Atlântica / Biased sex ratios in populations of the woolly mouse opossum *Micoureus demerarae* in Atlantic

- Coastal Forest Fragments. *Natureza e Conservação*, 1: 21-27/ 78-84.
- Figueiredo, M.S.L. & Fernandez, F.A.S. 2004. Contrasting effects of fire on populations of small rodents species in fragments of Atlantic Forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 1-4
- Fisher, R. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press. Oxford. 317pp.
- Fleming, T.H. 1973. The reproductive cycles of three species of opossums and others mammals in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy*, 54: 439-455.
- Fonseca, G.A.B. & Kierulff, M.C.M. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Biological Sciences*, 34: 99-152.
- Fonseca, G.A.B. & Robinson, J.G. 1990. Forest Size and Structure: Competitive and Predatory Effects on small mammal communities. *Biological Conservation*, 53: 265-294.
- Fundação SOS Mata Atlântica, INPE & ISA. 2002. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica e ecossistemas associados no período 1995-2000*. Relatório final. São Paulo.
- Gascon, C.; Wialliamson, G.B. & Fonseca, G.A.B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288: 1356-58.
- Gentile, R. & Fernandez, F.A.S. 1999 Influence of habitat structure on a streamside small mammal community in a Brazilian rural area. *Mammalia*, 63: 29 - 40.
- Gentile, R.; D'Andrea, P.S.; Cerqueira, R. & Maroja, L.S. 2000. Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five-year study. *Studies on neotropical fauna and environment*, 35: 1-9
- Gentile, R.; Finotti, R.; Rademaker, V & Cerqueira, R. 2004. Population dynamics of four marsupials and its relation to resource production in the Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Mammalia*, 68: 109 - 119.
- Gilpin, E.G. & Soulé, M.E. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. Pp 19-34. In Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland.
- Goldman, B.D. 201. Mammalian Photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. *Journal of biological rhythms*, 16: 283-301.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A. M. 2004. *A primer of Ecological Statistics*. Sinauer, Sunderland. 510 pp.
- Grelle, C.E.V. 1996. Análise tridimensional de uma comunidade de pequenos mamíferos. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte.

- Grimm, A.M. 2004. How do La Niña events disturb the summer monsoon system in Brazil? *Clymate Dynamics*, 22: 123-138.
- Hanski, I.A. & Gilpin, M.E. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. San Diego: Academic press. 512pp.
- Hanski, I.A. & Simberloff, D.S. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. Pp 5-26 *In* Hanski, I. A.; Gilpin, M. E. (eds). *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. San Diego Academic Press. San Diego.
- Janzen, D.H. 1986. The eternal external threat. Pp 286-303 *In*: Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland.
- Krebs, C.J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*, 36: 239-273.
- Laurance, W.F. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian Tropical Rain Forest mammals. *Conservation Biology*, 5: 79-89.
- Laurance, W.F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation*, 69:23-32.
- Laurance, W.F. 1997. Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rainforest reserves in Tropical Australia. Pp 71-84 *In* Laurance W.F. & Bierregaard, R.O., Jr. (eds.), *Tropical Forest Remnants - Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Laurance, W.F.; Delamônica, P.; Laurance, S.G.; Vasconcelos, H.L. & Lovejoy, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404: 836.
- Leite, Y.L.; Stallings, J. & Costa, L.P. 1994. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na Reserva Biológica de Poço das Antas, RJ. *Revista Brasileira de Biologia*, 54: 525-536.
- Letnic, M.; Tamayo, B. & Dickman, C.R. 2005. The responses of mammals to La Nina (El Nino Southern Oscillation) - associated rainfall, predation, and wildfire in central Australia. *Journal of Mammalogy*, 86: 689-703.
- Linklater, W. 2003. A Novel Application of the Trivers-Willard Model to the Problem of Genetic Rescue. *Conservation Biology*, 17: 906-909.
- Lira, P.K. 2005. *Padrões espaciais de marsupiais em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- Lovejoy, T.E.; Bierregaard, R.O.; Jr.; Rylands, A.B.; Quintela, C.E.; Harper, L.H.; Brown Jr., K.S.; Powell, A.H.; Powell, G.V.N.; Schubart, H.O.R. & Hays, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon Forest fragments. Pp 257-85 *In* Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland.

- MacArthur, R.H.; Diamond, J.M. & Karr, J.R. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53: 330 - 342.
- Magnusson, W.E. 2006. Homogeneização Biótica. Pp 211-230. In Rocha, C.F.D.; Bergallo, H.G.; Sluys, M.V. & Alves, M.A.S. (eds) *Biologia da Conservação: Essências*. RiMa Editora. São Carlos.
- Malcolm, J.R. 1988. Small mammal abundances in isolated and non-isolated primary forest reserves near Manaus, Brazil. *Acta Amazonica*, 18: 67-83.
- Malcolm, J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. Pp. 207–221 In Laurance, W.F., Bierregaard, R.O. (eds.) *Tropical Forest Remnants*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Malpax, B.; Migaud, M.; Tricoire, H. & Chemineau, P. 2001. Biology of mammalian photoperiodism and the critical role of the pineal gland and melatonin. *Journal of Biological Rhythms*, 16: 336-347.
- McAllan, B. 2003. Timing of reproduction in carnivorous marsupials. Pp 147-168. In Jones, M.; Dickman, C. & Archer, M. (eds) *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials*. SCIRO. Melbourne.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 450-453.
- Meserve, P.L.; Yunger, J.A.; Gutierrez, J.R.; Contreras, L.C.; Milstead, W.B.; Lang, B.K.; Cramer, K.L.; Herrera, S.; Lagos, V.O.; Silva, S.I.; Tabilo, E.L.; Torrealba, M.A. & Jaksic, F.M. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El-Niño southern-oscillation event in northcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy*, 76: 580-595.
- Moraes Jr, E.A. & Chiarello, A.G. 2005. Sleeping sites of the woolly mouse opossum *Micoureus demerarae* (Thomas) (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 839-843.
- Moura, M.C. 2004. *O papel de Didelphis aurita (Didelphimorphia, Didelphidae) na estruturação de duas comunidades de pequenos mamíferos da Mata Atlântica*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- Moutinho, P. 2006. Biodiversidade e Mudança climática sob um enfoque Amazônico. Pp 119-134. In Rocha, C.F.D.; Bergallo, H.G.; Sluys, M.V. & Alves, M.A.S. (eds) *Biologia da Conservação: Essências*. RiMa Editora. São Carlos.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 58-62.
- Myers, N.; Mittermayer, R.A.; Mittermayer, C. G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.

- Nepstad, D.C.; Veríssimo, A.; Alencar, A.; Nobre, C.; Lima, E.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P.; Potter, C.; Moutinho, P.; Mendoza, E.; Cochrane, M. & Brooks, V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazon forests by logging and fire. *Nature*, 398: 505-508.
- Newmark, W.D. 1987. A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in western North American parks. *Nature*, 325: 430-2
- Nichols, J.D. & Pollock, K.H. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammals capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 64: 253-260.
- O'Connell, M.A. 1989. Ecology of didelphid marsupials from northern Venezuela. Pp 73-87. In Eisenberg, J.F. (ed) *Vertebrate Ecology in the northern neotropics*. Smithsonian Press, Washington.
- Oliveira, L.C. 2001. *Diversidade e composição de espécies de mamíferos em fragmentos de mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro*. Tese de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Pardini, R. 2001. *Pequenos mamíferos e a fragmentação da Mata Atlântica de Uma, Sul da Bahia – Processos e Conservação*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and Conservation*, 13: 2567-2586.
- Passamani, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill Forest. *Mammalia*, 59: 276-279.
- Passamani, M. 2000. Análise da comunidade de marsupiais em Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim Museu Biologia Mello Leitão*, 1/12: 215-228.
- Patton, J. L.; Da Silva, M. N. F. & Malcolm, J.R. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 244: 282-293.
- Pessoa, S.V.A. 2003. *Aspectos da Fragmentação em Remanescentes Florestais da Planície Costeira do Estado do Rio de Janeiro*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica.
- Pinheiro, P.S.; Carvalho, F.M.V.; Fernandez, F.A.S. & Nessimian, J.L. 2002. Diet of the marsupial *Micoureus demerarae* in small forest fragments in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37: 213-218.
- Pinto, L.P.; Bedê, L.; Paese, A.; Fonseca, M.; Paglia, A. & Lams, I. 2006. Mata Atlântica brasileira: os desafios para a conservação da biodiversidade de um *hotspot* mundial. Pp 91-118 In Rocha, C.E.D.; Bergallo, H.G.; Sluys, M.V. & Alves, M.A.S. (eds) *Biologia da Conservação: Essências*. RiMa Editora. São Carlos.
- Pires, A.S. & Fernandez, F.A.S. 1999. Use of space by *Micoureus demerarae* in small

- Atlantic Forest Fragments in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 279-290.
- Pires, A.S.; Fernandez, F.A.S. & Barros, C.S. 2006. Vivendo em um Mundo em Pedacos: Efeitos da Fragmentação Florestal sobre Comunidades e Populações Animais. Pp:231-260. In Rocha, C.E.D.; Bergallo, H.G.; Sluys, M.V. & Alves, M.A.S. (eds) *Biologia da Conservação: Essências*. RiMa Editora. São Carlos.
- Pires, A.S.; Fernandez, F.A.S.; Freitas, D. & Feliciano, B. 2005. Influence of edge and fire-induced changes on spatial distribution of small mammals in Brazilian Atlantic Forest fragments. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40: 7-14.
- Pires, A.S.; Lira, P.K.; Fernandez, F.A.S.; Schittini, G.M. & Oliveira, L.C. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*, 108: 229-237.
- Pollock, K.H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46: 752-757.
- Quental, T.B.; Fernandez, F.A.S.; Dias, A.T.C. & Rocha, F.S. 2001. Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in the small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 339-352.
- Rocha, F.S. 2000. *Ecologia reprodutiva de pequenos mamíferos (com ênfase no marsupial Micoureus demerarae) em fragmentos de Mata Atlântica no sudeste do Brasil*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- Sanchez, M.; Pedroni, F.; Leitão-Filho, H.F. & Cesar, O. 1999. Floristic composition of a riverine forest in the Brazilian Atlantic rain forest, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 31- 42.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18-32.
- Seber, G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika*, 62: 249-259.
- Seber, G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. 2º edição. Charles Griffith, Londres. 654pp.
- Shafer, C.L. 1990. *Nature Reserves: Island Theory and Conservation Practice*. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 189pp.
- Stallings, J.R. 1989. Small mammal inventories in an eastern brazilian park. *Bulletin of Florida State Museum, Biological Sciences*, 34: 153-200.
- Stevens, S.M. & Husband, T.P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation*, 85: 1-8.
- Tabarelli, M. Silva, J. M. C. & Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the

- impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1419-1425.
- Tilman, D.; May, R. M.; Lehman, C. L. & Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371: 65-66.
- Trivers, R.L. & Willard, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90-91.
- Turner, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 33: 200-9
- Vieira E.M.; Monteiro E.L.A. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 501-507.
- Viveiros de Castro, E.B. 2002. *Fatores determinantes da vulnerabilidade à extinção e ordem de perda de espécies de pequenos mamíferos em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica*. Dissertação de mestrado. Universidade federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- Viveiros de Castro, E.B. & Fernandez, F.A.S. 2004. Determinants of differential extinction vulnerability of small mammals in Atlantic Coastal fragments in Brazil. *Biological Conservation*, 119: 73-80.
- Wilcove, D.S., McLellan & Dobson, A.P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Pp 237-56 in Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland.
- Wilcox, B.A. 1980. Insular ecology and conservation. Pp 95-118. In Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds). *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates. Sunderland.
- Wright, S.J.; Carrasco, C.; Calderón, O. & Paton, S. 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80: 1632-1647
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis* (4<sup>th</sup> edition). Prentice Hall. Upper Saddle River. 663 pp.

**Anexo** : Parâmetros demográficos das populações de *Micoureus demerarae* dos fragmentos A, D e E. Tamanho populacional (N), Densidade Populacional, Taxa de sobrevivência ( $\phi$ ), taxa de recrutamento ( $\beta$ ), Frequência de fêmeas reprodutivas e razão sexual (proporção de machos). \* meses onde foi usada a correção por MNKA (ver texto para mais detalhes) e <sup>§</sup> valores corridos para zero quando negativos e para um quando acima deste valor <sup>§</sup> correções de valores negativos (para zero) e valores acima de um (para um).

## FRAGMENTO A

Mês	Tamanho populacional (N $\pm$ SE)	Densidade Populacional (ind.ha <sup>-1</sup> )	$\phi$	$\beta$	% ♀ reprodutivas	Razão sexual
1995						
Março	1,33 *	0,21	-	-	1,00	0,00
Maio	4,60 $\pm$ 3,33	0,73	0,61	0,82	0,00	0,33
Julho	6,40 $\pm$ 4,07	1,02	0,75	1,50	0,00	0,25
Setembro	6,65 *	1,06	1,00	0,00 <sup>§</sup>	0,00	0,67
Novembro	6,80 $\pm$ 2,35	1,08	0,95	0,78	1,00	0,33
1996						
Janeiro	16,33 $\pm$ 9,72	2,59	0,44	0,25	0,50	0,17
Março	12,54 $\pm$ 6,91	1,99	0,85	0,92	0,25	0,14
Maio	11,20 $\pm$ 4,70	1,78	0,51	0,00 <sup>§</sup>	0,50	0,38
Julho	6,60 $\pm$ 3,33	1,05	0,79	0,28	0,00	0,20
Setembro	4,80 $\pm$ 2,35	0,76	1,00	0,00 <sup>§</sup>	0,00	0,25
Novembro	5,60 $\pm$ 3,33	0,89	1,00	0,00	1,00	0,00
1997						
Janeiro	6,65*	1,06	0,29	1,36	0,50	0,20
Março	12,54 $\pm$ 6,91	1,99	0,86	0,84	0,33	0,14
Maio	13,60 $\pm$ 3,33	2,16	1,00	0,62	0,10	0,17
Julho	26,65 *	4,23	0,69	0,19	0,00	0,10
Setembro	17,20 $\pm$ 4,70	2,73	0,60	0,03	0,00	0,07
Novembro	15,00 $\pm$ 5,26	2,38	0,65	0,24	0,75	0,27
1998						
Janeiro	13,20 $\pm$ 4,70	2,10	0,49	0,97	0,83	0,33
Março	19,80 $\pm$ 5,76	3,14	0,92	0,24	0,22	0,40
Maio	16,40 $\pm$ 4,07	2,60	0,70	0,34	0,00	0,29
Julho	16,40 $\pm$ 4,07	2,60	-	-	0,00	0,29
Setembro	17,40 $\pm$ 4,07	2,76	-	-	0,00	0,29
Médias ( $\pm$ SD)	11,71 $\pm$ 6,20	1,86 $\pm$ 0,98	0,74 $\pm$ 0,22	0,46 $\pm$ 0,48		

## FRAGMENTO D

Mês	Tamanho populacional (N ± SE)	Densidade Populacional (ind . ha <sup>-1</sup> )	$\phi$	$\beta$	% ♀ reprodutivas	Razão sexual	
1996	Abril	3,80 ± 2,35	0,43	0,33	-	0,00	0,67
	Junho	6,45 *	0,73	0,55	0,47	0,00	0,40
	Agosto	5,80 ± 2,35	0,66	0,62	0,37	0,00	0,50
	Outubro	5,80 ± 2,35	0,66	0,33	0,00	0,50	0,60
	Dezembro	2,58 *	0,29	1,00	1,82	1,00	0,50
1997	Fevereiro	11,85 ± 7,55	1,35	1,00 <sup>§</sup>	1,52	0,33	0,50
	Abril	15,80 ± 5,76	1,80	0,59	0,23	0,00	0,36
	Junho	13,60 ± 3,33	1,55	1,00 <sup>§</sup>	0,15	0,00	0,58
	Agosto	10,60 ± 3,33	1,20	0,11	0,07	0,00	0,63
	Outubro	3,87 *	0,44	0,66	0,00	0,00	0,67
	Dezembro	2,00 ± 0,00	0,23	1,00	0,45	1,00	0,50
1998	Fevereiro	3,80 ± 2,35	0,43	0,61	1,63	1,00	0,67
	Abril	6,80 ± 2,35	0,77	0,67	0,56	0,00	0,40
	Junho	5,80 ± 2,35	0,66	0,79	0,34	0,00	0,60
	Agosto	10,40 ± 4,07	1,18	0,38	0,12	0,00	0,63
	Outubro	4,00 ± 0,00	0,45	1,00 <sup>§</sup>	0,61	1,00	0,75
	Dezembro	4,80 ± 2,35	0,55	0,52	0,80	1,00	0,75
1999	Fevereiro	13,80 ± 5,76	1,57	0,63	0,64	0,33	0,63
	Abril	14,20 ± 4,70	1,61	0,59	0,43	0,17	0,45
	Junho	14,20 ± 4,70	1,61	0,72	0,29	0,00	0,55
	Agosto	11,80 ± 2,35	1,34	0,72	0,00	0,00	0,36
	Outubro	13,85 ± 7,55	1,57	0,84	0,23	0,00	0,25
	Dezembro	7,60 ± 3,33	0,86	0,48	0,48	1,00	0,17
2000	Fevereiro	5,16 *	0,59	0,65	0,83	1,00	0,50
	Mai	29,59 ± 14,13	3,36	0,65	0,30	0,00	0,47
	Agosto	14,40 ± 4,07	1,64	0,88	0,02	0,00	0,31
	Novembro	10,40 ± 4,07	1,18	0,78	0,04	1,00	0,50
	2001	Fevereiro	13,20 ± 4,70	1,50	0,47	0,69	0,57
2001	Mai	19,60 ± 6,22	2,23	0,80	0,12	0,00	0,46
	Agosto	23,65 ± 12,89	2,69	0,62	0,04	0,00	0,40
	Novembro	8,60 ± 3,33	0,98	-	-	0,20	0,29
	Médias (± SD)	10,25 ± 6,36	1,16 ± 0,72	0,69 ± 0,27	0,45 ± 0,48		

## FRAGMENTO E

Mês	Tamanho populacional (N ± SE)	Densidade Populacional (ind . ha <sup>-1</sup> )	φ	β	% ♀ reprodutivas	Razão sexual	
2000	Janeiro	1,46 *	0,23	1,00 <sup>§</sup>	-	0,00	0,00
	Abril	4,60 ± 3,33	0,74	0,89	-	0,50	0,33
	Julho	11,00 ± 5,26	1,76	0,67	0,19	0,00	0,43
	Outubro	13,40 ± 4,07	2,14	-	-	0,17	0,45
2001	Janeiro	7,28 *	1,16	-	-	1,00	0,00
	Abril	7,60 ± 3,33	1,22	0,62	0,47	0,00	0,17
	Julho	8,60 ± 3,33	1,38	0,75	0,12	0,00	0,14
	Outubro	7,60 ± 3,33	1,22	0,79	0,29	0,00	0,17
2002	Janeiro	10,20 ±	1,63	0,64	0,11	1,00	0,29
	Abril	7,40 ± 4,07	1,18	0,54	0,40	0,50	0,20
	Julho	5,80 ± 2,35	0,93	0,87	0,39	0,00	0,20
	Outubro	9,40 ± 4,07	1,50	-	-	0,40	0,29
2003	Janeiro	2,00 ± 0,00	0,32	-	-	1,00	0,00
	Março	2,80 ± 2,35	0,45	1,00	-	0,00	0,50
	Junho	6,40 ± 4,07	1,02	1,00	0,00 <sup>§</sup>	0,00	0,75
	Julho	13,38 ± 8,69	2,14	0,70	0,09	0,00	0,50
	Novembro	6,40 ± 4,07	1,02	0,70	0,26	1,00	0,25
2004	Março	6,40 ± 4,07	1,02	0,87	0,44	1,00	0,75
	Junho	6,76 ± 6,15	1,08	0,71	0,24	0,00	1,00
	Agosto	5,80 ± 2,35	0,93	0,16	0,40	0,00	0,80
	Setembro	6,76 ± 6,15	1,08	-	-	0,00	0,67
	Novembro	4,37 *	0,70	-	-	1,00	0,00
2005	Janeiro	2,91 *	0,47	-	-	0,00	1,00
	Maiο	6,05 ± 5,23	0,97	0,64	0,00	0,00	0,67
	Julho	2,91 *	0,47	-	-	0,00	0,50
	Setembro	2,80 ± 2,35	0,45	-	-	0,00	0,50
	Novembro	0,00 *	0,00	-	-	0,00	-
Médias (± SD)		6,30 ± 3,37	1,01 ± 0,54				

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)