



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Yan Gabriel Celli Ramos

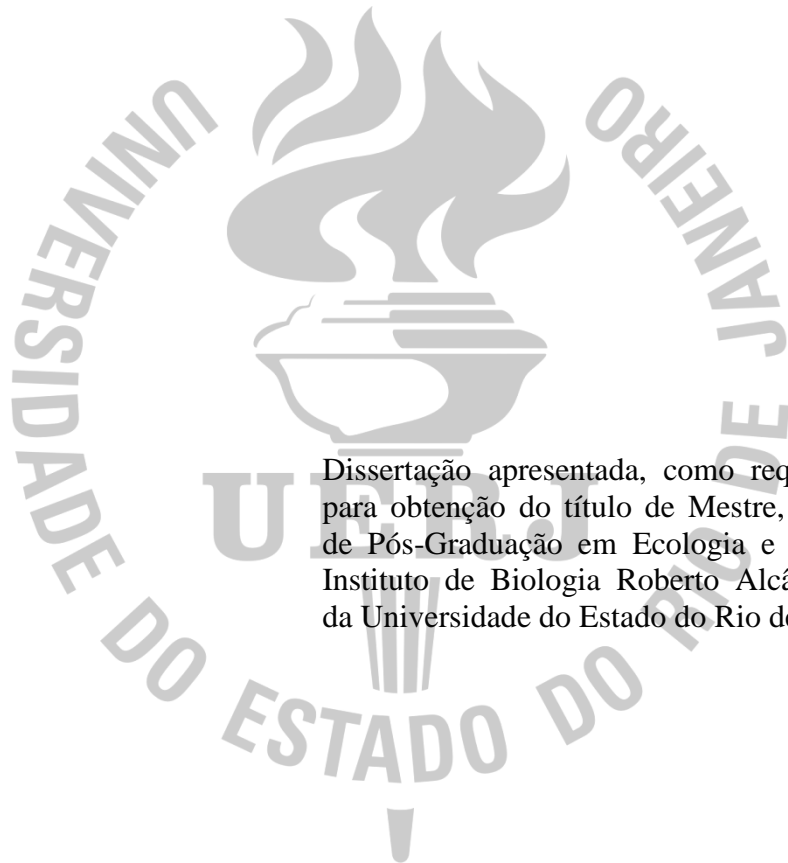
**Dinâmicas temporais de populações em resposta a mecanismos
estruturadores da comunidade: uma avaliação preliminar da sincronia em
pequenos mamíferos não-voadores**

Rio de Janeiro

2018

Yan Gabriel Celli Ramos

Dinâmicas temporais de populações em resposta a mecanismos estruturadores da comunidade: uma avaliação preliminar da sincronia em pequenos mamíferos não-voadores



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, do Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientadora: Prof.^a Dra. Maja Kajin

Coorientador: Prof. Dr. Marcos Figueiredo

Rio de Janeiro

2018

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

R175 Ramos, Yan Gabriel Celli.
Dinâmicas temporais de populações em resposta a mecanismos estruturadores da comunidade: uma avaliação preliminar da sincronia em pequenos mamíferos não-voadores / Yan Gabriel Celli Ramos. - 2018
87f.: il.

Orientador: Maja Kajin.
Coorientador: Marcos Figueiredo.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Mamífero - Parque Nacional da Serra dos Órgãos (RJ) - Teses. 2. Mamífero - Ecologia - Teses. 3. Biodiversidade - Mata Atlântica - Teses. I. Kajin, Maja. II. Figueiredo, Marcos. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 599 (815.3)

Rosalina Barros *CRB-7/4204* - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica.

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Yan Gabriel Celli Ramos

Dinâmicas temporais de populações em resposta a mecanismos estruturadores da comunidade: uma avaliação preliminar da sincronia em pequenos mamíferos não-voadores

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, do Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovado em 23 de agosto de 2018.

Orientadores:

Prof.^a Dra. Maja Kajin

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Prof. Dr. Marcos Figueiredo

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Banca examinadora:

Prof. Dr. Jayme Augusto Prevedello

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof. Dr. Fernando Antonio do Santos Fernandez

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Marcos de Souza Lima Figueiredo

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro
2018

AGRADECIMENTOS

Primeiramente à minha querida orientadora Maja Kajin, que foi além do papel de orientadora. Obrigado por ter me aceitado como aluno e por ter confiado em mim desde o começo. Foram inúmeros ensinamentos sobre modelagem, populações e afins, além de conselhos e direcionamentos que em muito contribuíram para o meu crescimento acadêmico e pessoal. Acho que perdi a conta de quantas vezes entrei na sua sala meio desesperado e confuso, e saí bem animado e direcionado, porque você nunca me deixou acreditar que eu podia menos do que eu posso. Tudo isso conduzido de forma amistosa, compreensiva, profissional e divertida. Por tudo isso, muito, muito obrigado, Maja!

À minha mãe Adriane Celli, que sempre foi minha maior incentivadora em todos os caminhos que escolhi. Que sempre me apóia, conforta e chama a atenção para um lado que ainda não vi. Por sempre me dizer as palavras certas quando mais preciso, mesmo que de longe. Obrigado, mãezinha! Agradeço também ao meu pai Francisco Ramos (Chicão para muitos), pelo apoio de sempre, pela amizade, os conselhos e referências. Por incentivar muito meu contato com a natureza e as aventuras sempre muito criativas. Valeu, paizão!

À minha irmã mais velha, Nina, que me mostrou o que faltava para eu escolher estudar biologia. Que é e sempre foi um exemplo para mim na lida com o mundo natural. Sou muito orgulhoso de ser seu irmão! Obrigado também ao meu cunhado Guilherme e meus sobrinhos Joca, Cecília e Rosinha (afilhada querida), que me acolheram nos últimos meses e deram muito apoio no período final da escrita. A todos da Fazenda Monte Cristo, muito obrigado!

A toda minha família que sempre foi minha referência de base e segurança, em especial à minha avó Carol, matriarca, super moderna, poderosa, que viaja o mundo e sempre nos ensina e ajuda muito com sua experiência de vida enorme! Obrigado também aos meus irmãos mais novos, Dalila e Guiller, que sempre torcem por mim e me divertem quando estamos juntos. À tia Luciane, Thawara, Raphinha, tio Newton e Arthur. E também à minha querida madrastra Cirlene, por toda contribuição na minha educação, pelos conselhos, apoio e incentivo desde sempre. A força e o carinho de vocês sempre me empurram pra frente!

Um agradecimento especial para os integrantes da “Salinha da Alegria”, Verônica (Veve), que sempre tava lá para uma conversa, um conselho ou uma empadinha quando batia a fome. Seja no laboratório, congresso, campo ou viagens da vida. Obrigado por tudo, Veve! E também o Gabriel, que nunca deixou faltar café ou alguma ajuda com estatística. Principalmente pelo café... Valeu, garoto!

Obrigado a toda a equipe do Laboratório de Ecologia de Mamíferos, que me receberam muito bem desde o começo e em muito ajudaram nas discussões no laboratório, nas disciplinas e em campo. Carol Lacerda, Natália Ardente, Rodrigo, Renata, Átilla, Fabi, Beth, Luciana e todos os estagiários. Em especial, agradeço à Prof^a. Nena Bergallo, pelos inúmeros ensinamentos, sempre com muito bom humor. Agradeço também aos Professores do Laboratório de Vertebrados da UFRJ, por terem aberto as portas do laboratório e permitido que eu usasse os dados neste trabalho, especialmente ao Prof. Rui e Prof. Marquinhos, além de todos estagiários e organizadores dos campos do Garrafão que muito me ensinaram sobre os pequenos mamíferos, mas também sobre logística de campo e trabalho em equipe. 20 anos de dados não são coletados facilmente, então não posso deixar de agradecer a todos que participaram dos campos do Garrafão, inclusive os que o fizeram antes de mim, mas em especial ao Jayme, Regi e Júlia que me ensinaram a triar os bichos e conduzir as campanhas.

Ao meu coorientador, Marcos Figueiredo, pelas importantes contribuições sobre ecologia de comunidades e pelas conversas que me ajudaram a ver o trabalho com outros olhos e dar mais valor ao que eu já havia feito. Agradeço também à minha coorientadora extra oficial, Rebeca Barreto, pela grande ajuda com o Design Robusto, pelas histórias descontraídas no curso em POA e no congresso e pela referência de pesquisadora guerreira e porreta!

À minha terapeuta, Claudia Duarte, que entrou na minha vida em um momento crucial e me auxiliou a manter a calma quando tudo parecia estar desmoronando. Me ajudou a olhar pra dentro de mim e entender os meus recursos próprios e sinais do corpo. Muito obrigado, Claudia!

Não posso deixar de agradecer a todos os meus amigos que proporcionaram momentos incríveis de descontração entre uma correria e outra do mestrado, que me incentivaram e que tiveram muita paciência comigo quando eu falava que tava atolado e não poderia fazer tal coisa. Não tem como citar todo mundo aqui, mas nesses dois anos algumas pessoas foram pontuais e em muito contribuíram para que eu conseguisse dar conta do desafio. Por isso, meu agradecimento de coração a Laísa, Hara, Stephane, Mariana, Breno, Tomaz, Vanessa, Ray, Juliana, Yngrid, Luiz, André, Yasmin, João Paulo e muitos outros que caberiam aqui. Tamo junto, galera!

Agradeço também à CAPES pela bolsa de mestrado, ao CNPq e a FAPERJ pelo financiamento dos projetos e campos. Por fim, agradeço a todos os professores, alunos e funcionários da UERJ pela resistência e luta em busca de uma educação pública, gratuita e de qualidade. Em especial, aos integrantes do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e

Evolução, por toda experiência que foi esse mestrado e pelo exemplo de resistência, se elevando a lugar de excelência na pesquisa e ensino no Brasil, mesmo que em muitas vezes faltava até o básico!

#UERJRESISTE!

RESUMO

RAMOS, Yan Gabriel Celli. *Dinâmicas temporais de populações em resposta a mecanismos estruturadores da comunidade: uma avaliação preliminar da sincronia em pequenos mamíferos não-voadores*. 2018. 87f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2018.

O presente estudo buscou entender as dinâmicas populacionais das espécies de uma comunidade de pequenos mamíferos de floresta tropical e realizar uma primeira abordagem em uma longa série de dados a fim de avaliar a sincronia das respostas das espécies a fatores que estruturam uma comunidade. O estudo foi realizado no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, em uma floresta de encosta na Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Utilizei dados captura-marcação-recaptura oriundos de um monitoramento de 20 anos de populações de pequenos mamíferos para estimar séries temporais de tamanho populacional e biomassa das nove espécies mais capturadas, considerando a detecção imperfeita dos indivíduos. Apliquei a função de autocorrelação nas séries temporais geradas para cada espécie com o intuito de detectar ciclos populacionais e aferir a respeito da natureza dos mecanismos que governam as mesmas (endógenos e/ou exógenos). Somado a isso, correlacionei as séries temporais entre si e com fatores climáticos de escala local e global. Uma combinação de fatores endógenos e exógenos aparenta governar as dinâmicas temporais das populações estudadas. Estas apresentaram dinâmicas específicas, onde diferentes ciclos puderam ser observados entre as espécies, mesmo que para algumas não tenha sido identificado um ciclo definido. As espécies também variaram entre si em relação às respostas aos mecanismos ambientais testados, tanto na direção da resposta (positiva ou negativa), quanto no tempo de atraso. Adicionalmente, foram encontradas poucas correlações significativas entre as espécies estudadas, de forma que a maioria das correlações foram positivas, sendo, porém, fracas ou muito fracas. Portanto, esta avaliação preliminar sugere que as dinâmicas temporais das espécies dessa comunidade não estão em sincronia. É possível que isso ocorra devido ao fato de a área apresentar influência de atividades antrópicas, de forma que o impacto dessas pode estar favorecendo algumas espécies em detrimento de outras. Somado a isso, a estocasticidade demográfica também pode estar influenciando, uma vez que acomete principalmente as pequenas populações e é sabida por diminuir a sincronia das dinâmicas populacionais.

Palavras-chave: Dinâmicas populacionais. Tamanho populacional. Biomassa. Sincronia.

Pequenos mamíferos. Mata Atlântica

ABSTRACT

RAMOS, Yan Gabriel Celli. *Temporal dynamics of populations in response to drivers of the community: a preliminary evaluation of the synchrony in non-volant small mammals*. 2018. 87f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) — Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2018.

The present study sought to understand the population dynamics of the species of a community of small tropical forest mammals and to carry out a first approach in a long-term data series in order to evaluate the synchrony of the species responses to factors that structure a community. The study was carried out in the Serra dos Órgãos National Park, in a hillside forest belonging to the Atlantic Forest, southeastern Brazil. I used capture-mark-recapture data from a 20-year monitoring program of small mammal populations to estimate time series of population size and biomass of the nine most captured species, accounting for the imperfect detection of individuals. I applied the autocorrelation function in the time series generated for each species in order to detect population cycles and to detect the nature of the mechanisms that govern them (endogenous and / or exogenous). In addition, I correlated temporal series with each other and with climatic factors of local and global scale. A combination of endogenous and exogenous factors seems to govern the temporal dynamics of the populations studied. The species presented specific dynamics, where different cycles could be observed among the species, even if for some a defined cycle has not been clearly identified. Species also varied with respect to the responses to the environmental mechanisms tested, either in the direction of the response (positive or negative), as well as in the delay time. Additionally, few significant correlations were found among the studied species, so that most of the correlations were positive, but were either weak or very weak. Therefore, this preliminary assessment suggests that the temporal dynamics of the species in that community are not in synchrony. It is possible that this occurs due to the fact that the area is influenced by anthropic activities, so that the impact of these can be favoring some species to the detriment of others. In addition to this, demographic stochasticity may also be influencing, since it affects mainly the small populations and is known to diminish the synchrony of the population dynamics.

Keywords: Population dynamics. Population size. Biomass. Synchrony. Small mammals.
Atlantic forest

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 -	Área de abrangência do Parque Nacional da Serra dos Órgãos indicando os municípios e principais distritos no entorno do mesmo.....	19
Figura 2 -	Imagem de satélite da localidade do Garrafão com a indicação aproximada da área de estudo do monitoramento de pequenos mamíferos do Garrafão (seta branca), próximo à BR116.....	20
Figura 3 -	<i>Didelphis aurita</i>	22
Figura 4 -	<i>Gracilinanus microtarsus</i>	23
Figura 5 -	<i>Marmosa paraguayana</i>	24
Figura 6 -	<i>Marmosops incanus</i>	26
Figura 7 -	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	27
Figura 8 -	<i>Philander frenatus</i>	28
Figura 9 -	<i>Euryoryzomys russatus</i>	30
Figura 10 -	<i>Rhipidomys itoan</i>	31
Figura 11 -	<i>Trinomys dimidiatus</i>	32
Figura 12 -	Disposição das três grades com pontos de captura do monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	34
Figura 13 -	Esquema de amostragem hierárquica aplicado nos modelos de Design Robusto utilizados para a obtenção de estimativas de tamanho populacional das espécies do monitoramento de populações pequenos mamíferos do Garrafão.....	37
Figura 14 -	Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Didelphis aurita</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	43
Figura 15 -	Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de tamanho populacional das espécies de marsupiais (Didelphimorphia) dominantes ao longo dos 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	46
Figura 16 -	Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de biomassa local das espécies de marsupiais (Didelphimorphia) dominantes ao longo dos 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	47

Figura 17 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Marmosops incanus</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	50
Figura 18 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Metachirus nudicaudatus</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	52
Figura 19 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Philander frenatus</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	54
Figura 20 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Marmosa paraguayana</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	56
Figura 21 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Gracilinanus microtarsus</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	58
Figura 22 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Rhipidomys itoan</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	60
Figura 23 - Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de tamanho populacional local das espécies de roedores (Rodentia) dominantes ao longo dos 20 anos monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	61
Figura 24 - Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de biomassa local das espécies de roedores (Rodentia) dominantes ao longo dos 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	61
Figura 25 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Trinomys dimidiatus</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	63
Figura 26 - Tamanho populacional local e biomassa local de <i>Euryoryzomys russatus</i> durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....	65
Tabela 1 - Lista de modelos candidatos para estimativa dos parâmetros reais de cada espécie.....	39
Tabela 2 - Espécies capturadas nos 20 anos de monitoramento de pequenos mamíferos do Garrafão e seus respectivos números de indivíduos, capturas e respectivas porcentagens de capturas.....	42

- Tabela 3 - Melhores modelos para estimativa dos parâmetros reais de acordo com o Critério de Informação de Akaike para pequenas amostras ($\Delta AICc$) para as nove espécies de pequenos mamíferos não-voadores mais capturadas no monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão. # = número do modelo; N.P. = número de parâmetros; AICc = Critério de Informação de Akaike para pequenas amostras; $\Delta AICc$ = AICc do modelo – $\Delta AICc$ mais baixo; ω = peso do modelo.....44
- Tabela 4 - Tamanho populacional e biomassa média das nove espécies de pequenos mamíferos não-voadores mais capturadas no monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.....45
- Tabela 5 - Correlações significativas entre as séries temporais de tamanho populacional das espécies mais capturadas nos 20 anos do monitoramento de populações de pequenos mamíferos do Garrafão e dessas com fatores climáticos com defasagem de tempo. SOI = Índice de oscilação sul; Prec. = Precipitação.....48
- Tabela 6 - Correlações significativas entre as séries temporais de biomassa das espécies mais capturadas nos 20 anos do monitoramento de populações de pequenos mamíferos do Garrafão e dessas com fatores climáticos com defasagem de tempo. SOI = Índice de oscilação sul; Prec. = Precipitação.....49

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	12
1	OBJETIVOS	17
1.1	Objetivo geral	17
1.1	Objetivos específicos	17
2	MATERIAL E MÉTODOS	18
2.1	Área de estudo	18
2.2	Espécies estudadas	20
2.3	Coleta de dados	32
2.3.1	<u>Dados populacionais</u>	32
2.3.2	<u>Dados climáticos</u>	35
2.3.2.1	Precipitação local.....	35
2.3.2.2	Índice de Oscilação Sul (SOI).....	35
2.4	Análises estatísticas	36
2.4.1	<u>Estimativas de tamanho populacional</u>	36
2.4.2	<u>Estimativas de biomassa</u>	40
2.4.3	<u>Análises de séries temporais</u>	41
3	RESULTADOS	42
4	DISCUSSÃO	67
	REFERÊNCIAS	75

INTRODUÇÃO

Uma comunidade biológica pode ser definida como uma assembleia de populações de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo. A ecologia de comunidades busca entender como essas assembleias são criadas e mantidas ao longo do tempo, tendo como foco principal identificar quais os principais mecanismos geram os padrões encontrados nas comunidades biológicas, podendo estes serem endógenos ou exógenos (Mutshinda et al. 2009). Nos últimos cem anos, inúmeros pesquisadores se dedicaram a esta temática, de forma que a busca pela compreensão acerca de como as comunidades são estruturadas sempre foi marcada por grandes debates.

Inicialmente o debate girou em torno das influentes e controversas ideias de Clements (1916) e Gleason (1927). Clements defendia uma idéia mais holística de que as comunidades funcionam como um *superorganismo*, onde as espécies possuem funções complementares no sistema como se fossem parte de um mesmo organismo. Gleason, por outro lado, defendia uma ideia mais individualista. Para ele, as assembleias de espécies eram associações ao acaso, onde o desenvolvimento e a manutenção da comunidade seriam resultado dos processos individuais das espécies que a compõem. Décadas a frente, o debate tangia a importância das competições interespecíficas. Diamond (1975) defendia que este tipo de competição gera padrões de co-ocorrência não aleatórios e que a estruturação das comunidades seguia uma “regra de montagem”. Entretanto, outros pesquisadores não concordavam com a importância da competição e defendiam que a estruturação era resultado de processos aleatórios (Connor e Simberloff 1979). Mais recentemente foi proposta por Hubbell (2001) a Teoria Neutra Unificada de Biodiversidade e Biogeografia. Essa teoria assume que as espécies de um mesmo nível trófico são competitivamente idênticas, de forma que qualquer variação em traços entre espécies não tem influência na abundância. Essa premissa foi alvo de intensas críticas, sendo argumentado que ela não condiz com a realidade, não tendo aplicabilidade (Tilman, 2004; De Marco Jr, 2006). Em resposta, Tilman (2004) propôs a Teoria de Nicho Estocástico, na qual defende que a colonização e dispersão de indivíduos ocorrem de forma estocástica, mas levando em consideração as características das espécies que já ocorrem na comunidade e fatores ambientais (*e.g.* disponibilidade de recursos), que podem inibir o estabelecimento de novas espécies na comunidade (Tilman, 2004). Contudo, outros trabalhos apontam para uma combinação de processos tanto estocásticos, quanto determinísticos, agindo na estruturação das comunidades, de forma que esses processos podem atuar em

diferentes escalas espaciais e temporais e com diferentes forças (Brady e Slade, 2004; Chave et al. 2002; Houlahan et al. 2007; Liesenjohann et al. 2011; Morris, 2005; Mutshinda et al. 2009).

A estrutura das comunidades varia no tempo em resposta às flutuações nas dinâmicas populacionais das espécies que a compõem (Brown e Heske, 1990; Chesson, 2000), sendo que a abundância das espécies é um dos parâmetros mais básicos para descrever a sua estrutura (Magurran, 2004). Tais flutuações ocorrem devido às estocasticidades ambiental e demográfica e também devido à regulação denso-dependente (Lande et al. 2003; Wilson e Lundberg, 2006). Quando as espécies apresentam respostas semelhantes aos mecanismos que atuam na comunidade, as flutuações das diferentes populações ocorrem de forma sincrônica (Loreau e deMazancourt, 2008). Por outro lado, quando as respostas a esses mecanismos são diferentes, as espécies tendem a apresentar flutuações assíncronas ou compensatórias, onde o aumento populacional de uma espécie é compensado pela diminuição no tamanho da população de uma ou mais espécies na comunidade (Gonzalez e Loreau, 2009). Segundo alguns autores, a sincronia populacional está intimamente ligada ao funcionamento de ecossistemas, de forma que o entendimento dos mecanismos que atuam nas dinâmicas temporais e a sincronia (ou assincronia) resultante permitem a compreensão e predição de processos que afetam a estabilidade destes ecossistemas (Loreau e deMazancourt, 2008; Tredennick et al. 2017).

Um esforço crescente vem sendo empregado para entender a sincronia das dinâmicas populacionais ao longo do tempo e os resultados contribuem para uma melhor compreensão dos processos que estruturam as comunidades. Muitos trabalhos que tangem esse tema foram desenvolvidos com comunidades de plâncton (Brown et al. 2016; Fischer et al. 2001; Vasseur et al. 2005; 2014; Vasseur e Gaedke, 2007), mas também foram feitos estudos com comunidades de gramíneas (Bai et al. 2004; Tredennick et al. 2017), organismos sésseis em costão rochoso (Valdivia et al. 2013) e a partir de simulações (Loreau e deMazancourt, 2008). A teoria desenvolvida até então identifica três principais fatores que determinam sincronia em comunidades biológicas: estocasticidade ambiental, que tende a aumentar a sincronia das dinâmicas populacionais; estocasticidade demográfica, que tende a diminuir a sincronia; e interações interespecíficas, que quando fracas aumentam a sincronia, mas quando fortes tendem a diminuí-la (Gonzalez e Loreau, 2009; Loreau e deMazancourt 2008; 2013; Mutshinda et al. 2009; Thibaut et al. 2012; Tredennick et al. 2017). Entretanto, até onde eu tenho conhecimento, nenhum esforço foi feito para avaliar a sincronia ao longo do tempo em

comunidades de pequenos mamíferos não-voadores ou outros vertebrados (mas, ver Stephens et al. (2016) sobre sincronia espacial de populações de pequenos mamíferos).

Os pequenos mamíferos não-voadores (doravante denominados pequenos mamíferos) são comumente utilizados em estudos ecológicos e de outras naturezas. Por apresentarem alta riqueza de espécies, elevada taxa de especiação e grande especialização devido a restrições energéticas e alimentares (Brown e Nicoletto, 1991; Figueiredo et al. 2017; Lopez et al. 2016), além de possuírem tempos de geração curtos, são frequentemente utilizados como modelos de estudo que buscam compreender a estruturação de comunidades (Brady e Slade, 2004; Brown e Heske, 1990; Ernest et al. 2008; Kelt et al. 1995; Shanker, 2001). Apresentando outras características de relevância ecológica, como a dispersão e consumo de sementes e micorrizas (Grelle e Garcia, 1999; Mangan e Adler, 1999; 2000; Pyare e Longland, 2001; Raíces e Bergallo, 2008; Vieira et al. 2003) e a predação de artrópodes (Santori et al. 1997), além de serem considerados como reservatórios de zoonoses (Oliveira et al. 2004; Teixeira et al. 2014), os pequenos mamíferos foram alvo de atenção de cientistas ao longo das últimas décadas.

Na região Neotropical, esse grupo é majoritariamente representado por espécies das ordens Rodentia (roedores) e Didelphimorphia (marsupiais), onde os indivíduos geralmente não ultrapassam os 2 kg de massa corporal (Figueiredo et al. 2017). Na Mata Atlântica, um monitoramento de longo prazo de populações de pequenos mamíferos vem sendo conduzido na localidade do Garrafão, no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, o que rendeu uma considerável contribuição para o conhecimento a respeito dos processos populacionais deste grupo. Estudos conduzidos com dados oriundos desse monitoramento indicaram que muitas das espécies ocorrendo nessa comunidade apresentam dinâmicas de retroalimentação de primeira ordem, onde a dependência da densidade se mostra como o fator principal na regulação das dinâmicas populacionais (Cerqueira et al. 2012). Entretanto, alguns estudos mostraram que fatores exógenos, ou seja, relativos ao ambiente, também exercem influência. Por exemplo, Kajin (2008) identificou que a dinâmica populacional do marsupial *Didelphis aurita* é governada por processos intrínsecos à população, mas que um fenômeno climático global, o El Niño, exerce importante influência na taxa de crescimento populacional e na sobrevivência dos jovens. Resultado semelhante foi encontrado para *Marmosops incanus* (Zangrandi, 2011). Já para *Metachirus nudicaudatus*, também foi demonstrada a importância da densidade-dependência na dinâmica da espécie, mas a precipitação local parece também ter influência, diferentemente do El Niño. (Ferreira 2011; Ferreira et al. 2015). Um estudo com os marsupiais *Philander frenatus* e *Marmosa paraguayana* também indicou evidências de

denso-dependência, contudo, fatores exógenos não foram avaliados (Santana, 2012). Além desses estudos, destaca-se também a relação dessas espécies com seus recursos, onde Gentile et al. (2004) mostraram que a disponibilidade de frutos e insetos influenciam muito as causas da variação populacional de marsupiais. A utilização de ninhos artificiais para o estudo populacional de espécies arborícolas (Loretto e Vieira, 2011) e o estudo a respeito do movimento, onde foi observado que *D. aurita* apresenta diferença entre os sexos com relação ao movimento de indivíduos (Loretto e Vieira, 2005) também são oriundos dos dados desse monitoramento. Nesse último, os autores observaram que o movimento de machos dessa espécie parece ser impulsionado pela estação reprodutiva, onde esses utilizam áreas maiores, enquanto que o movimento das fêmeas é impulsionado pela estação climática, sendo que elas andam mais em busca de alimentos durante a estação seca (Loretto e Vieira, 2005).

Apesar dos grandes avanços feitos no conhecimento da ecologia de populações utilizando os dados do monitoramento de longo prazo de pequenos mamíferos do Garrafão, pouco esforço foi feito para avaliar como essas espécies interagem ao nível de comunidade. Portanto, esse extenso conjunto de dados se mostra como uma grande oportunidade para entender como os mecanismos que atuam na estruturação da comunidade geram os padrões observados e a resultante sincronia (ou assincronia) das dinâmicas populacionais.

Muitos trabalhos que buscam entender os mecanismos de estruturação das comunidades e a coexistência de espécies trabalham em pequenas escalas temporais, quando muitas vezes são necessários estudos de longo prazo para responder importantes questões sobre a dinâmica de sistemas biológicos (Hubbel, 2001; Morris, 2005). Estudos de longo prazo costumam ser cruciais para a quantificação de mudanças causadas por processos naturais, antrópicos, experimentais ou relacionados à influência das mudanças climáticas em sistemas biológicos (Lindenmayer et al 2012). Longas séries de dados permitem a detecção de tendências e ciclos de maior duração (Franklin e Whelan, 2009; Keeling et al. 1995), além de permitir a obtenção respostas que levam um período mais prolongado de atraso para a expressão de tendências importantes (Likens, 1989; Smith et al. 2007).

Apesar de serem bons modelos de estudo, os pequenos mamíferos, assim como muitos outros grupos de vertebrados, são de difícil observação. As metodologias de captura empregadas na maioria dos estudos permitem que esses animais sejam capturados e soltos em seguida, tendo suas informações registradas. Entretanto, devido a questões intrínsecas desses animais, essa detecção é imperfeita para a maioria das espécies, de forma que nem todos os indivíduos são observados, sendo que a proporção destes varia entre as espécies (Fernandez, 1995; Graipel et al. 2014). Portanto, é evidente a necessidade da aplicação de análises que

considerem essa falsa ausência nas estimativas de tamanho populacional. Muitos trabalhos conduzidos com pequenos mamíferos utilizaram apenas a contagem dos indivíduos sabidamente vivos (MNKA; Krebs, 1966), mas não levaram em consideração aqueles indivíduos que estão na área de estudo, mas não foram amostrados. Apesar do método de MNKA ter se mostrado eficiente na obtenção de dados populacionais (Pacheco et al. 2013), questões que comparam diferentes espécies podem estar sujeitas a conclusões equivocadas quando não se considera a detecção imperfeita dos indivíduos.

Além das questões mencionadas acima, a questão da sincronia das dinâmicas populacionais vem se mostrando como um grande desafio para a ecologia moderna (Houlahan et al. 2007; Loreau e de Mazancourt 2008; Ranta et al. 2008; Tredennick et al. 2017). O desafio se torna ainda maior quando se trata de um ecossistema extremamente complexo, como as florestas tropicais (Pereira et al. 2012; Zuidema et al. 2013), onde muitos fatores parecem atuar na estruturação das comunidades. Uma vez que os estudos que tangem essa questão foram realizados fora do ambiente tropical (Bai et al. 2004; Brown et al. 2016; Fischer et al. 2001; Loreau e deMazancourt 2008; Valdivia et al. 2013; Vasseur et al. 2005; 2014; Vasseur e Gaedke, 2007; Tredennick et al. 2017), esta complexidade tornou-se evidente ao decorrer do desenvolvimento do presente estudo, de forma que uma abordagem inicial se mostrou como o melhor caminho. Com isso em mente, esta dissertação teve como objetivo realizar uma investigação exploratória sobre as dinâmicas de tamanho populacional de pequenos mamíferos em longo prazo, considerando a detecção imperfeita dos indivíduos, a fim de compreender melhor os mecanismos que podem contribuir para a sincronia nas respostas das espécies. Adicionalmente, uma vez que alguns autores sugerem que a biomassa pode representar melhor a contribuição numérica de cada espécie dentro da comunidade (Ernest et al. 2008; Houlahan et al. 2007), as dinâmicas deste parâmetro também foram avaliadas.

1 OBJETIVOS

1.1 Objetivo geral

Investigar as dinâmicas populacionais de longo prazo das espécies de pequenos mamíferos não-voadores em uma floresta de encosta na Mata Atlântica e testar a sincronia das respostas das espécies aos mecanismos que estruturam a comunidade

1.2 Objetivos específicos

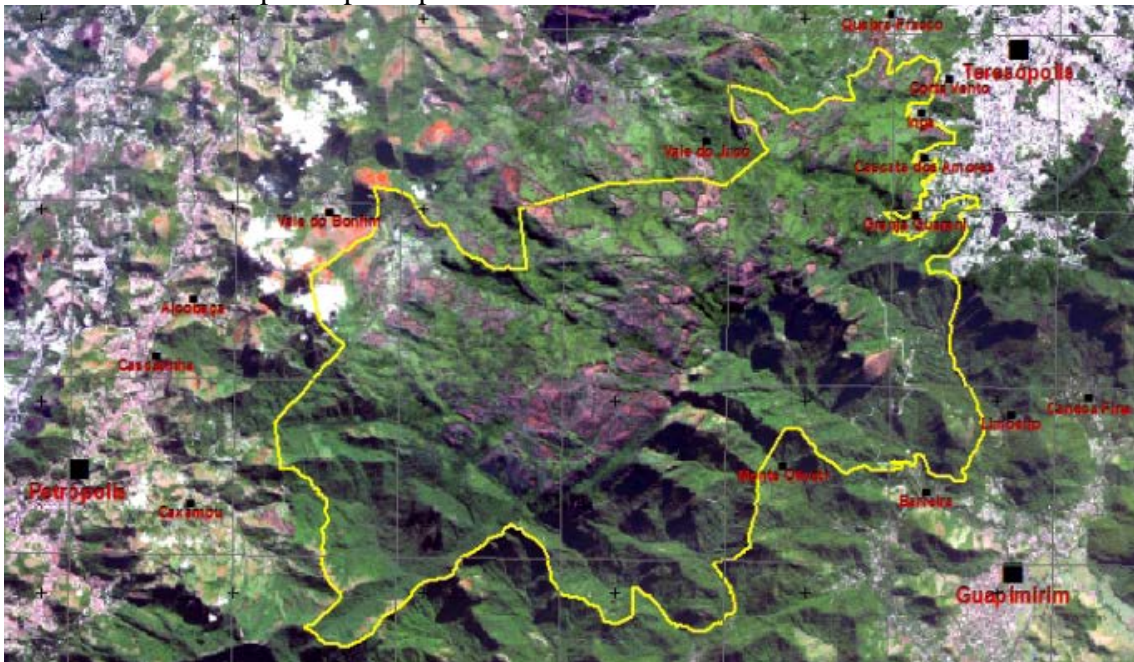
- Estimar séries temporais de tamanho populacional local e biomassa local das espécies da comunidade do Garrafão considerando a detecção imperfeita dos indivíduos
- Avaliar as dinâmicas das espécies dominantes da comunidade e identificar os mecanismos envolvidos nas dinâmicas populacionais
- Avaliar a sincronia das respostas populacionais ao longo do tempo

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O presente estudo foi realizado na localidade do Garrafão, no município de Guapimirim (RJ), uma área pertencente ao Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO). Inserido no bioma Mata Atlântica, o PARNASO foi a terceira unidade de proteção integral do Brasil, tendo sido fundado em 1939 com o objetivo de conservar a biodiversidade da região e proteger uma amostra de floresta primitiva e os campos de altitude deste trecho de beleza excepcional da Serra do Mar. O parque abrange uma área de 10.650 ha, dentro dos municípios de Teresópolis, Petrópolis, Guapimirim e Magé, todos no estado do Rio de Janeiro (figura 1; Plano de Manejo PARNASO). O PARNASO integra o Mosaico de Unidades de Conservação da Mata Atlântica Central Fluminense (Viveiros de Castro et al. 2008), e está ligado às Áreas de Proteção Ambiental da Serra do Mar, formando um contínuo de área de Mata Atlântica, sendo uma região de elevado interesse ecológico e prioritária para a conservação da biodiversidade (MMA, 2002). A vegetação varia de acordo com a altitude, desde a floresta pluvial sub-montana (até 500-800 metros), passando pela floresta pluvial montana (de 600 a 1.600), a campos de altitude acima de 1.800 m (Macedo et al. 2007).

Figura 1 - Área de abrangência do Parque Nacional da Serra dos Órgãos indicando os municípios e principais distritos no entorno do mesmo.



Fonte: Plano de Manejo do PARNASO, 2017

A localidade do Garrafão (22° 28'29'' S e 42°59'08'' W; Figura 2) está inserida no domínio morfoclimático de Floresta Ombrófila Densa Montana (IBGE, 1991), com fisionomia de estágio sucessional secundário e maduro. A vegetação é composta por espécies lenhosas que atingem até 25m, apresentando também e um sub-bosque composto por árvores finas que atingem até 9 m de altura. Estão presentes também, espécies de lianas, cipós, epífitas, palmeiras e bambus (Cunha e Vieira, 2002; Gentile et al. 2004; Macedo, 2007). O clima é considerado mesotérmico-úmido moderado (Nimer, 1989). A região é caracterizada pela alta pluviosidade, que varia anualmente de 1500 a 3000mm (Davis e Naghettini, 2000). A estação chuvosa ocorre de outubro a março e o período mais seco ocorre entre junho e agosto, apesar de não apresentar um período de real déficit hídrico (Walter, 1986). Por localizar-se próxima a rodovia, a área possui influência antrópica, com estradas vicinais e casas de veraneio (Plano de Manejo PARNASO).

Figura 2 - Imagem de satélite da localidade do Garrafão com a indicação aproximada da área de estudo do monitoramento de pequenos mamíferos do Garrafão (seta branca), próximo à BR116.



Fonte: Google Earth, 2018

2.2 Espécies estudadas

Ordem Didelphimorphia

Didelphis aurita (Wied-Neuwied, 1826)

Didelphis aurita (Figura 3) ocorre na faixa litorânea do Brasil, do nordeste até o norte da Argentina (Cerqueira, 1985; Cerqueira e Lemos, 2000; Cerqueira e Tribe, 2007). A espécie é considerada generalista, tanto em termos de habitat, quanto na sua dieta, estando presente em todas as formações da Mata Atlântica e frequentemente em áreas antropizadas, sendo elas rurais ou urbanas, muitas vezes sendo dominante em comunidades de pequenos mamíferos (Cerqueira et al. 1990; Cunha e Vieira, 2002; Fonseca e Robinson, 1990; Gentile e Fernandez, 1999; Leite et al. 1996; Vieira e Monteiro-Filho, 2003). *Didelphis aurita* apresenta comprimento de corpo que varia entre 355 e 450 mm, comprimento de cauda entre 298 e 470 mm (Vieira, 1997) e massa corporal entre 670 e 1800 g (Paglia et al. 2012). A espécie é

classificada como escansorial (Paglia et al. 2012), ocorrendo predominantemente no chão, mas também sendo observado no estrato arbóreo (Cunha e Vieira, 2002).

Didelphis aurita é classificado como onívoro (Ástua de Moraes et al. 2003). Santori et al. (1996) encontraram evidências de que os artrópodes presentes no folhíço são os principais componentes de sua dieta (Santori et al. 1996). Em um estudo também realizado na localidade do Garrafão, foi possível observar que a dinâmica populacional da espécie apresenta correlação positiva com a quantidade de folhíço (Gentile et al. 2004). Além dos artrópodes, a disponibilidade de frutos também foi apontada como tendo uma relação com a reprodução da espécie. A disponibilidade destes recursos pode estar relacionada com a precipitação (Cerqueira, 1988; Lee e Cockburn, 1985; Rademaker e Cerqueira, 2006), de forma que o pico de recrutamento da espécie ocorre no final da estação chuvosa (Kajin, 2008). Contudo, estudos indicam que a dinâmica populacional do gambá é regulada em forma de retroalimentação negativa de primeira ordem (denso-dependência) e que a sobrevivência nas primeiras classes etárias, logo após o desmame, é o período mais crítico no ciclo de vida da espécie (Cerqueira *et al.* 2012; Kajin, 2008). Os gambás apresentam uma gestação de 13 dias, seguidos por um período de aproximadamente 100 dias, quando os filhotes ficam no marsúpio, até o desmame (Gentile et al. 2000). Por fim, evidências indicam que a presença de *D. aurita* ou de seus rastros afeta outras espécies de pequenos mamíferos, possivelmente reduzindo a riqueza e diversidade de outras espécies, além de ser um predador intraguilda ocasional (Fonseca e Robinson, 1990; Moura et al. 2009).

Figura 3 - *Didelphis aurita*.



Foto: O autor, 2016

***Gracilinanus microtarsus* (Wagner 1842)**

Gracilinanus microtarsus (Figura 4) é endêmico da Mata Atlântica, ocorrendo desde a Bahia até o Rio Grande do Sul (Geise e Ástua, 2009). A espécie apresenta comprimento corporal variando entre 67 e 185 mm e comprimento da cauda entre 70 e 177 mm (Rossi et al. 2006). A massa corporal varia entre 12 e 52 g (Paglia et al. 2012).

A espécie é arborícola, sendo observada principalmente no sub-bosque (Passamani, 2000) e apresenta uma dieta insetívoro-onívoro (Paglia et al. 2012). Um estudo conduzido em área fragmentada da Mata Atlântica encontrou uma frequência de ocorrência de mais de 84% de insetos em conteúdos estomacais de *G. microtarsus*, sendo a maioria da ordem Coleoptera (Martins e Bonato, 2004). Contudo, Vieira e Izar (1999) encontraram sementes de plantas da família Araceae em amostras de fezes em um remanescente de Mata Atlântica, sugerindo que a espécie pode ser um importante dispersor de semente dessas plantas (Vieira e Izar, 1999). Estudos descrevendo a reprodução e dinâmica populacional da espécie são raros, mas evidências indicam que a reprodução de *G. microtarsus* é sazonal, iniciando no fim da estação seca (setembro), com fim em dezembro (Martins et al. 2006b). Além disso, a espécie é considerada parcialmente semélpara, uma vez que machos apresentam uma redução drástica na sobrevivência após a reprodução, com apenas uma pequena porcentagem destes

sobrevivendo até a estação reprodutiva seguinte (Martins et al. 2006a). Com base nisso, autores sugerem que a dinâmica populacional da espécie é governada por processos de retroalimentação negativa de primeira ordem, entretanto, estudos mais aprofundados são necessários para confirmar essa hipótese (Martins et al. 2006b).

Figura 4 - *Gracilinanus microtarsus*.



Foto: O autor, 2016

***Marmosa paraguayana* (Gray 1821)**

Marmosa paraguayana (Figura 5) ocorre no leste do Brasil, desde o sul da Bahia até o Rio Grande do Sul, bem como no leste do Paraguai (Gardner, 2005; Patton e Costa, 2003), podendo ser encontrada na Mata Atlântica ou no Cerrado (Paglia et al. 2012). A espécie é arborícola, utilizando principalmente o sub-bosque e o dossel, raramente sendo capturada no chão (Grelle, 2003; Passamani, 1995; Leite et al. 1996; Vieira e Monteiro-Filho, 2003).

Possui comprimento corporal entre 142 e 250 mm, comprimento de cauda entre 159 e 232 mm (Rossi et al. 2006), e massa corporal entre 120 e 175 g (Paglia et al. 2012). *M.*

paraguayana é considerado é frugívoro-onívoro (Ástua de Moraes et al. 2003; Raíces e Bergallo, 2008). Contudo, amostras fecais constataram a presença de insetos, principalmente das ordens Coleóptera e Hymenoptera (Cáceres et al. 2002; Carvalho et al. 1999; Pinheiro et al. 2002), além de crustáceos das ordens Copepoda e Isopoda (Carvalho et al. 1999; Pinheiro et al. 2002), indicando que esses recursos também são importantes na dieta da espécie. A reprodução é sazonal, ocorrendo no período entre outubro a março. Os indivíduos podem ter ainda duas proles em uma mesma estação reprodutiva (Barros et al. 2008). Há indícios de territorialismo na espécie, uma vez que Pires e Fernandez (1999) encontraram uma ausência de sobreposição entre a área de vida das fêmeas.

Figura 5 - *Marmosa paraguayana*.



Foto: O autor, 2016

***Marmosops incanus* (Lund, 1840)**

A espécie possui ampla distribuição na porção leste do Brasil, desde a Bahia até o Paraná, incluindo também o interior da Bahia e Minas Gerais, ocorrendo na Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga (Mustringi e Patton, 1997; Câmara et al. 2003). Possui porte pequeno em comparação a outros marsupiais neotropicais, com até 140g de massa corporal (Mustringi e Patton, 1997), apresentando um acentuado dimorfismo sexual no tamanho, sendo machos significativamente maiores que as fêmeas (Macedo, 2007).

Marmosops incanus (Figura 6) é escansorial, utilizando tanto chão quanto o sub-bosque da floresta (Cunha e Vieira, 2002; Loretto e Vieira, 2008; Paglia et al. 2012). É classificado como insetívoro-onívoro (Ástua de Moraes et al. 2003), sendo que em alguns estudos foram encontrados exclusivamente insetos em amostras estomacais de indivíduos provenientes de Minas Gerais (Fonseca e Kierulff, 1989; Stallings, 1989). Contudo, estudos em laboratório sugeriram que a espécie possui um hábito alimentar mais frugívoro quando comparado a outros Didelphidae (Astúa de Moraes et al. 2003). *Marmosops incanus* apresenta uma estratégia de vida semélpara, o que resulta em gerações discretas (Macedo, 2007; Lorini et al. 1994). A reprodução da espécie parece estar fortemente associada à estação chuvosa, uma vez que esse é o período com maior disponibilidade de alimento (Rossiet al. 2006), tendo, entretanto, seu início regulado pelo fotoperíodo (Cerqueira, 2005; Macedo, 2007). Estudos conduzidos na mesma área do presente estudo indicaram que *M. incanus* apresenta uma dinâmica populacional regulada por retroalimentação negativa de primeira ordem, sendo regulada por competição intraespecífica ou predação. Porém, também há indícios de influência do fator climático global El Niño (ENSO; Cerqueira et al. 2012; Zangrandi, 2011).

Figura 6 - *Marmosops incanus*.



Foto: O autor, 2016

***Metachirus nudicaudatus* (Desmarest, 1817)**

A espécie é amplamente distribuída na região Neotropical, podendo ser encontrado do México até a Argentina. No Brasil, a espécie ocorre na Amazônia, Mata Atlântica e Cerrado, primariamente em ambientes de floresta, com preferência para climas mais úmidos (Crouzeilles et al. 2010; Gardner e Dagosto, 2007), podendo, contudo, ser encontrado em áreas de vegetação mais densa em restingas (Cerqueira et al. 1993).

Metachirus nudicaudatus (Figura 7) possui comprimento corporal variando entre 150 e 310 mm, comprimento de cauda entre 178 e 390 mm (Eisenberg e Redford, 1999) e massa corporal entre 300 e 480 g (Paglia et al. 2012). A espécie é terrestre, apresentando pernas traseiras longas e bem adaptadas ao deslocamento no solo (Argot, 2002; Paglia et al. 2012; Szalay, 1994). Pires et al. (2002) registraram um deslocamento de 975 m ao longo da matriz de uma área de floresta fragmentada.

M. nudicaudatus é classificado como insetívoro-onívoro, podendo consumir frutos e pequenos vertebrados (Ástua de Moraes et al 2003; Freitas et al. 1997; Paglia et al. 2012;

Santori et al.1995). A reprodução é sazonal, ocorrendo de julho a abril. Fêmeas podem ter dois eventos de reprodução em uma mesma estação e também podem reproduzir em até duas estações consecutivas (Macedo et al. 2007). Em um estudo também conduzido na área do Garrafão, foi constatado que as dinâmicas populacionais de *M. nudicaudatus* são reguladas pelo processo de retroalimentação negativa, apresentando também uma influência menor da precipitação local no ano anterior (Ferreira et al. 2016).

Figura 7 - *Metachirus nudicaudatus*



Foto: O autor, 2016

***Philander frenatus* (Olfers 1818)**

Philander frenatus (Figura 8) ocorre na porção leste do Brasil, da Bahia até Santa Catarina, incluindo também o sul do Paraguai e algumas regiões da Argentina (Patton e Costa, 2003), ocorrendo na Mata Atlântica e no Cerrado, tanto em matas primárias quanto em áreas alteradas (Fernandez e Pires, 2006; Paglia et al. 2012). *P. frenatus* apresenta tamanho corporal da cabeça e corpo entre 205 e 315 mm e comprimento da cauda entre 235 e 324mm (Vieira, 1997). A massa corporal da espécie varia entre 220 e 680 g (Paglia et al. 2012).

A espécie é escansorial, utilizando predominantemente o chão e ocasionalmente sendo observada no sub-bosque (Cunha e Vieira, 2002). Apresenta uma dieta onívora-carnívora (Ástua de Moraes et al. 2003), alimentando-se de frutos, invertebrados, pequenos vertebrados e, ocasionalmente, carniça (Cárceres, 2004; Santori et al. 1997), sendo itens de origem animal os mais importantes em sua nutrição (Fonseca e Cerqueira, 1991). A estação reprodutiva está relacionada à variação do ciclo circadiano durante o ano (Cerqueira, 2004). As fêmeas de *P. frenatus* possuem um tempo de gestação de 13 a 14 dias e tempo de desmame é entre 70 e 90 dias (Hingst et al. 1998; Pellegatti-Franco e Gnaspini, 1996). Estudos desenvolvidos no mesmo local do presente estudo apontam para evidências de denso-dependência, porém, outros fatores (exógenos) não foram avaliados (Santana, 2012).

Figura 8 - *Philander frenatus*



Fonte: O autor, 2016

Ordem Rodentia

Euryoryzomys russatus (Wagner 1848)

A distribuição de *Euryoryzomys russatus* cobre a região costeira do Brasil, do sul da Bahia ao norte do Rio Grande do Sul, incluindo o leste de Minas Gerais, ocorrendo em formações florestais na Mata Atlântica (Bonvicino et al. 2008). A espécie apresenta comprimento de cabeça e corpo variando entre 102 e 151 mm, comprimento de cauda entre 113 e 157 mm (Bonvicino et al. 2008) e massa corporal entre 70 e 100 g (Paglia et al. 2012).

Euryoryzomys russatus (Figura 9) é classificado como terrestre e é frugívoro-granívoro (Bonvicino et al. 2008; Paglia et al. 2012). Contudo, estudos registraram a presença de artrópodes nos conteúdos estomacais de indivíduos de *E. russatus*, bem como de material vegetal (Pinotti et al. 2011). Evidências indicam que a espécie reproduz durante todo o ano, com uma média de seis filhotes por ninhada (Bergallo, 1995). Bergallo e Magnusson (1999) observaram que o maior número de fêmeas grávidas ocorreu durante a estação chuvosa, quando a disponibilidade de frutos foi maior, decrescendo nos meses mais frios e secos, sugerindo que a reprodução da espécie é diretamente ligada à disponibilidade de frutos. Além disso, a temperatura parece ter influência na dinâmica da espécie, que apresenta regulação através de processos de retroalimentação negativa de primeira ordem (Antunes et al. 2009; Graipel et al. 2006). Em um estudo conduzido em uma área de Mata Atlântica, o tamanho populacional de *E. russatus* caiu durante os meses mais quentes, porém, o recrutamento foi positivamente correlacionado com a temperatura no mês anterior, sugerindo que os indivíduos entram na população, mas não permanecem nela (Antunes et al. 2009).

Figura 9 - *Euryoryzomys russatus*.



Fonte: Bonvicino et al., 2008

***Rhipidomys itoan*(Costa et al. 2011)**

Rhipidomys itoan (Figura 10) é encontrado nos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, até a Serra da Mantiqueira. Sua distribuição inclui ilhas costeiras como a Ilha Grande e Ilha da Marambaia. O limite norte da ocorrência desta espécie é o Parque Estadual dos Três Picos, no município de Cachoeiras de Macacu no Rio de Janeiro, e o limite sul é em Pilar do Sul, São Paulo (Costa et al. 2011). Em todos os locais em que a espécie foi coletada, a vegetação caracteriza-se como floresta ombrófila densa. As localidades em que a espécie foi encontrada apresentam mata fechada e contínua com córregos e afloramentos rochosos, ocasionalmente com sub-bosque aberto e distúrbios antrópicos, inclusive casas, caça e pesca (Costa et al. 2011). *Rhipidomys itoan* possui hábito arborícola, sendo raramente observado no solo da mata e tendo suas capturas predominantemente no dossel. Seu tamanho populacional está positivamente correlacionado com áreas de níveis intermediários e inferiores de cobertura de sub-bosque e dossel mediano (Macedo et al. 2007; Paste e Voltolini, 2013; Prevedello et al. 2008).

A espécie é frugívoro-granívoro (R. Cerqueira, dados não publicados), contudo, informações sobre sua dieta são escassos. Um estudo conduzido na mesma área de estudo mostrou que a dinâmica populacional de *R. itoan* é regulada primariamente por retroalimentação de primeira ordem, mas com indícios de terceira ordem quando a população apresenta uma baixa densidade (Simas, 2017).

Figura 10 - *Rhipidomys itoan*.



Foto: O autor, 2016

***Trinomys dimidiatus* (Günther, 1877)**

Trinomys dimidiatus (Figura 11) apresenta distribuição restrita ao estado do Rio de Janeiro e litoral norte do estado de São Paulo, ocorrendo principalmente nas montanhas da Serra do Mar (Attia et al. 2009). O comprimento corporal varia entre 180 e 220 mm, enquanto que o comprimento de cauda está entre 150 e 195 mm (Bonvicino et al. 2008). O peso médio é de 200 g (Paglia et al. 2012).

Trinomys dimidiatus é terrestre e classificado como frugívoro-granívoro (Paglia *et al.* 2012). Estudos sobre a ecologia de *T. dimidiatus* são escassos e não há informações a respeito de sua dinâmica populacional. Outras espécies do gênero, porém, são mais bem estudadas. Em um estudo conduzido na Ilha do Cardoso, no estado de São Paulo, Bergallo (1995) encontrou evidências de que *Trinomys iheringi* reproduz ao longo de todo ano com uma média de quatro filhotes por ninhada. Em outro estudo conduzido no mesmo local, os autores encontraram indícios de que *T. iheringi* reproduz principalmente ao fim da estação chuvosa e na estação seca, e que a dinâmica populacional da espécie está relacionada à disponibilidade de frutos (Bergallo e Magnusson, 1999).

Figura 11 - *Trinomys dimidiatus*.



Foto: O autor, 2016

2.3 Coleta de dados

2.3.1. Dados populacionais

A coleta de dados está sendo realizada pelo Laboratório de Vertebrados/UFRJ desde abril de 1997 e neste trabalho foram usados dados até fevereiro de 2017, completando assim

uma série de 20 anos de dados coletados. As populações de pequenos mamíferos estão sendo amostradas em campanhas bimestrais de captura-marcação-recaptura (CMR), cada uma com duração de cinco noites de armadilhas abertas. Foram delimitadas três grades de amostragem (A, B e C), com distância em linha reta entre as grades de 853 metros (A para B) e 573 (B para C), desconsiderando o desnível (Figura 12).

A grade A ($22^{\circ} 28' 12''$ S, $42^{\circ} 59' 50''$ W) está localizada a uma altitude média de 750 m acima do nível do mar, a 250 m da rodovia Rio-Teresópolis, 90 m da estrada vicinal e 80 m da casa mais próxima. A cobertura vegetal é fechada e contínua, com estrato mais alto fechando a aproximadamente 10 m, com sub-bosque, cipós, lianas, epífitas, taquaras, plantas com espinhos e gramíneas. A grade apresenta relevo irregular com suave inclinação na encosta, com um rio com rochas e quedas d'água passando próximo à grade e com formação de córregos temporários de fundo rochoso nos períodos de chuva. Há muitas pedras e paredões rochosos e as bases de uma antiga ponte ferroviária. A grade B ($22^{\circ} 28' 29''$ S, $42^{\circ} 59' 08''$ W) está localizada a uma altitude média de 750 m acima do nível do mar, a 430 m da rodovia, 190 m da estrada vicinal e 210 m das residências. Ao lado da grade existe uma cachoeira de 20 m de altura com rochas formando piscinas naturais, cuja trilha de acesso corta a grade em alguns locais. Possui uma cobertura vegetal semelhante à encontrada na grade A, variando no sub-bosque, que é mais fechado em algumas áreas, em razão da maior presença de bambus, e mais aberto em outras devido ao uso frequente da trilha. A topografia é irregular, principalmente, nos pontos próximos à cachoeira. A grade C ($22^{\circ} 28' 46''$ S, $42^{\circ} 59' 22''$ W) está localizada a uma altitude média de 522 m, a 600 m da rodovia, 260 m da residência mais próxima e a 45 m de uma antiga estrada de terra que está inacessível para automóveis. A cobertura vegetal é fechada e contínua, com dossel alto de aproximadamente 20 m e sub-bosque fechado com topografia irregular (Macedo et al. 2007).

Figura 12 - Disposição das três grades com pontos de captura do monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.

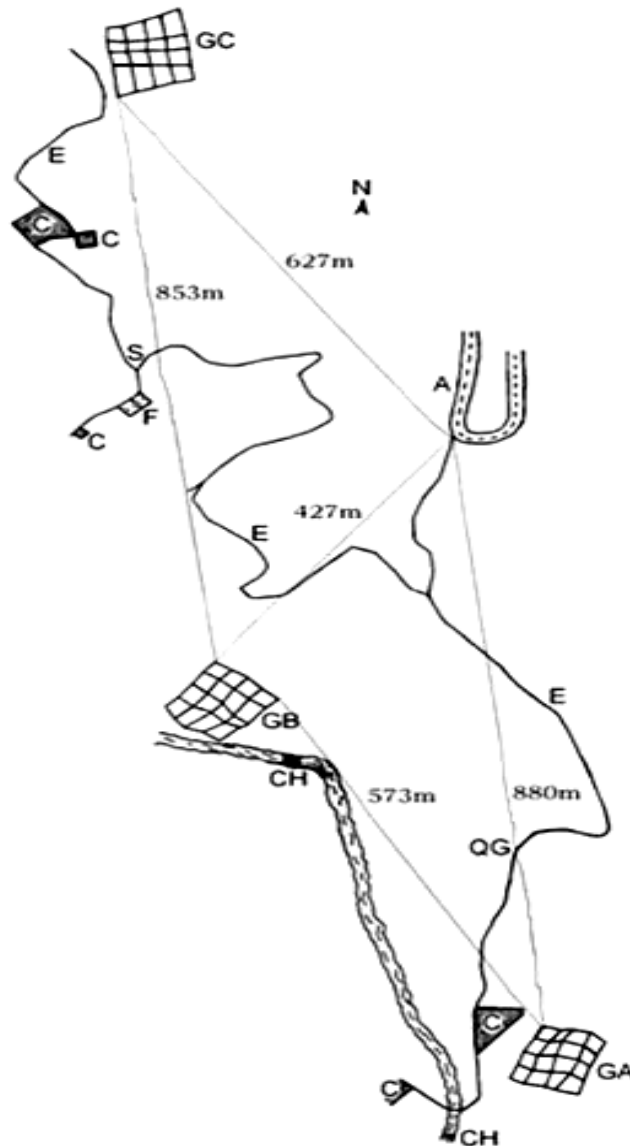


Foto: Laboratório de Vertebrados/UFRJ, 2016

Cada grade possui 25 estações de captura, com uma distância de 20 metros de uma para outra, abrangendo uma área de 0,64 ha. Em cada estação foram colocadas uma armadilha *Tomahawk* (64 x 12,70 x 12,70 cm) e uma armadilha *Sherman* (7,62 x 9,53 x 30,48 cm) no chão, viradas para lados opostos. A partir de abril de 2000 uma armadilha *Sherman* foi disposta no sub-bosque de cada estação de captura. Adicionalmente, a partir de abril de 2009 foram instaladas plataformas no dossel contendo uma *Sherman* e uma *Tomahawk* nas estações ímpares de cada grade com altura variando entre 6 e 20 m, dependendo da altura do dossel. Todas as armadilhas foram iscadas com isca atrativa contendo banana, aveia, paçoca e bacon.

Adicionalmente, foram colocados pedaços de carne bovina e bacon nas *Tomahawks* instaladas no chão.

Todos os animais capturados foram identificados, marcados individualmente, tiveram suas medidas corporais e condições reprodutivas anotadas e em seguida foram soltos nos respectivos pontos de captura, seguindo as recomendações da *American Society of Mammalogists* (Sikes et al.2011). Este estudo foi realizado com licença do IBAMA (Proc. n° 02001, 004671/98-51).

2.3.2. Dados climáticos

Para representar as condições ambientais, eu utilizei duas variáveis climáticas de diferentes escalas: a precipitação local, considerada como *proxy* para a produtividade primária e o Índice de Oscilação Sul (SOI, do inglês *Southern Oscillation Index*), como *proxy* para variação climática global.

2.3.2.1. Precipitação local

Obtive os valores de precipitação local no Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), a partir da estação meteorológica de Teresópolis (22°26'56.119" S, 42° 59'13.726" W), localizada a 990 m de altitude e a uma distância de 2,5 km da área de estudo.

2.3.2.2. Índice de Oscilação Sul (SOI)

O Índice de Oscilação Sul/El Niño (SOI) representa a ocorrência e intensidade da Oscilação Sul/El Niño (*El Niño-Southern Oscillation*, ENSO), sendo calculado como a diferença normalizada entre as pressões atmosféricas mensais no Taiti e em Darwin (litoral norte da Austrália; Babkina, 2003). As mudanças na pressão atmosférica nessa região influenciam as condições climáticas de diversas outras regiões, sendo, então, a fonte mais notável de variação climática interanual do planeta (McPhaden, 2004). O SOI é calculado através da seguinte fórmula:

$$SOI = \frac{PA(\text{Taiti}) - PA(\text{Darwin})}{s[PA(\text{Taiti}) - PA(\text{Darwin})]}$$

onde PA (Tahiti) é a pressão atmosférica no Tahiti; PA (Darwin) é a pressão atmosférica em Darwin (Austrália); s é o desvio padrão da diferença de pressões atmosféricas nas duas localidades. Os valores do SOI foram obtidos em <http://www.bom.gov.au/climate/current/soihtml1.shtml> (acessado em 20/12/2017).

2.4 Análises estatísticas

2.4.1 Estimativas de tamanho populacional

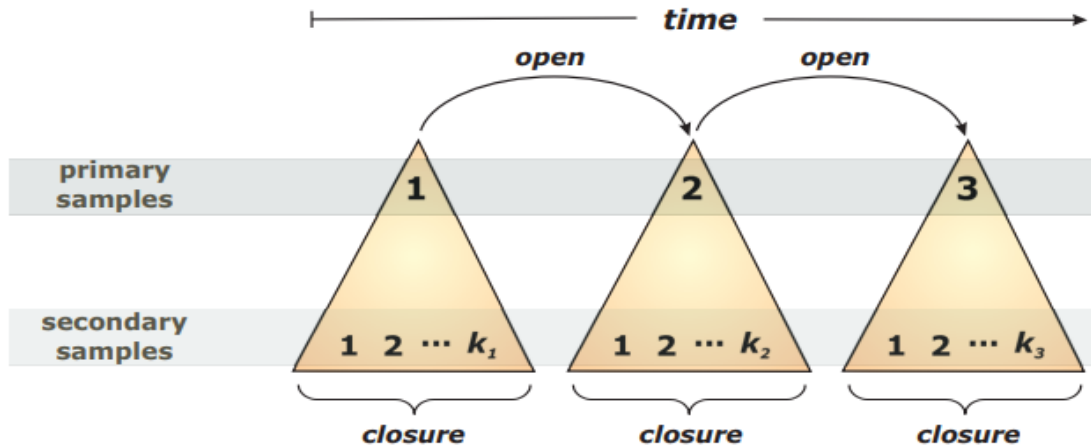
Para obter as estimativas de tamanho populacional local para cada mês de amostragem, construí os históricos de capturas de todos os indivíduos por espécie. Cada histórico de captura consiste no registro binomial de captura e não captura em cada ocasião amostral, de forma que a captura do indivíduo em determinada noite de coleta é representada pelo número “1” e quando este não foi capturado é representado pelo número “0”. Assim, cada espécie apresenta uma lista de históricos de captura, desde a primeira captura até o final do período de estudo, como é exemplificado no modelo abaixo:

	Campanha 1					Campanha 2				
	1 ^a noite	2 ^a noite	3 ^a noite	4 ^a noite	5 ^a noite	1 ^a noite	2 ^a noite	3 ^a noite	4 ^a noite	5 ^a noite
Indivíduo A	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
Indivíduo B	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0
Indivíduo C	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
Indivíduo D	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

A partir disso, eu implementei os modelos de Design Robusto (Pollock 1982; Kendal et al. 1997) através do pacote “RMark” (Laake 2013) no ambiente R (R Core Team 2015). Os modelos de Design Robusto funcionam a partir de uma amostragem hierárquica que inclui múltiplas sessões de coleta (ocasiões primárias, *i.e.* campanhas) e repetidas ocasiões de

captura dentro de cada uma dessas ocasiões (ocasiões secundárias, i.e. noites de captura; figura 13).

Figura 13- Esquema de amostragem hierárquica aplicado nos modelos de Design Robusto utilizados para a obtenção de estimativas de tamanho populacional das espécies do monitoramento de populações pequenos mamíferos do Garrafão.



Fonte: Retirado de Cooch ; White, 2004

Entre as ocasiões primárias se aplica o pressuposto de populações abertas, assumindo que adições (nascimentos e imigrações) e deleções (morte e emigração) podem ocorrer entre as sessões de coleta. Dessa forma, são estimadas as probabilidades de sobrevivência (S), recaptura (c) e migração temporária (γ), sendo a última dividida em dois tipos: γ' é a probabilidade de um indivíduo que está fora da área de estudo no tempo t sobreviver, mas permanecer fora da mesma em $t+1$; enquanto que γ'' é a probabilidade de um indivíduo que está dentro da área de estudo no tempo t sobreviver, mas sair da mesma no tempo $t+1$ (Cooch e White, 2004). Já entre as ocasiões secundárias é considerada o pressuposto de população fechada, assumindo que não há adições e deleções de indivíduos entre essas ocasiões que são separadas por intervalos curtos. Assim, são calculados o tamanho populacional (N) e probabilidade de detecção (p) (Pollock, 1992; Pollock et al. 1990). Para o cálculo do tamanho populacional eu utilizei o estimador de captura-fechada de Huggins dentro de cada ocasião primária, de modo que o tamanho populacional foi calculado fora da verossimilhança (Huggins, 1991). No caso do presente estudo, considerei as 120 campanhas de amostragem (120 meses) como ocasiões primárias e as noites de captura dentro de cada campanha como ocasiões secundárias.

Defini os modelos hipotéticos incluindo os parâmetros reais analisados. Inicialmente formulei o modelo nulo, que assume que todos os parâmetros são constantes ao longo do tempo. Em seguida, adicionei os modelos que incluíam a variação dos parâmetros reais ao

longo do tempo, sendo que sobrevivência (S), migração temporária (γ' e γ'') e recaptura (c) variam entre as ocasiões primárias (*session*) e probabilidade de captura (p) somente varia entre as ocasiões secundárias (*time*). Assim, obtivemos um total de 32 modelos candidatos (Tabela 1).

A seleção de modelos foi feita com base no Critério de Informação de Akaike para pequenas amostras (AICc), as medidas derivadas $\Delta AICc$ e o peso de cada modelo (ω ; Burnham e Anderson, 2002), onde quanto menor o valor de $\Delta AICc$ e maior o peso do modelo, maior sua plausibilidade. Assim, utilizei os valores dos parâmetros estimados a partir do melhor modelo.

Tabela 1 - Lista de modelos candidatos para estimativa dos parâmetros reais de cada espécie.

#	Modelo
1	S(.), Y'(.), Y''(.), p(.), c(.)
2	S(.), Y'(.), Y''(.), p(.), c(t)
3	S(.), Y'(.), Y''(.), p(t), c(.)
4	S(.), Y'(.), Y''(.), p(t), c(t)
5	S(.), Y'(t), Y''(.), p(.), c(.)
6	S(.), Y'(t), Y''(.), p(.), c(t)
7	S(.), Y'(t), Y''(.), p(t), c(.)
8	S(.), Y'(t), Y''(.), p(t), c(t)
9	S(.), Y'(.), Y''(t), p(.), c(.)
10	S(.), Y'(.), Y''(t), p(.), c(t)
11	S(.), Y'(.), Y''(t), p(t), c(.)
12	S(.), Y'(.), Y''(t), p(t), c(t)
13	S(.), Y'(t), Y''(t), p(.), c(.)
14	S(.), Y'(t), Y''(t), p(.), c(t)
15	S(.), Y'(t), Y''(t), p(t), c(.)
16	S(.), Y'(t), Y''(t), p(t), c(t)
17	S(t), Y'(.), Y''(.), p(.), c(.)
18	S(t), Y'(.), Y''(.), p(.), c(t)
19	S(t), Y'(.), Y''(.), p(t), c(.)
20	S(t), Y'(.), Y''(.), p(t), c(t)
21	S(t), Y'(t), Y''(.), p(.), c(.)
22	S(t), Y'(t), Y''(.), p(.), c(t)
23	S(t), Y'(t), Y''(.), p(t), c(.)
24	S(t), Y'(t), Y''(.), p(t), c(t)
25	S(t), Y'(.), Y''(t), p(.), c(.)
26	S(t), Y'(.), Y''(t), p(.), c(t)
27	S(t), Y'(.), Y''(t), p(t), c(.)
28	S(t), Y'(.), Y''(t), p(t), c(t)
29	S(t), Y'(t), Y''(t), p(.), c(.)
30	S(t), Y'(t), Y''(t), p(.), c(t)
31	S(t), Y'(t), Y''(t), p(t), c(.)
32	S(t), Y'(t), Y''(t), p(t), c(t)

Legenda: S = sobrevivência; Y = migração temporária; p = captura; c = recaptura; (.) = parâmetro constante ao longo do tempo; (t) = parâmetro varia ao longo do tempo

Fonte: O autor, 2018

Para as ocasiões primárias cuja estimativa de tamanho populacional não foi possível devido à baixa recaptura, utilizei uma correção de acordo com a fórmula:

$$Nc_i = No_i + \frac{[\sum(Ne_j - No_j)]}{n} \quad (\text{Eq. 01})$$

onde, Nc_i é o tamanho populacional corrigido na campanha i , No_i é o número de indivíduos observados na campanha i , Ne_j é o tamanho populacional estimado na ocasião j , No_j é o número de indivíduos observados na ocasião j , e n é o número de ocasiões onde No_i é igual a No_j . Incluímos no somatório da equação 1 apenas os meses onde $i = j$.

2.4.2. Estimativas de biomassa

Estimei valores de biomassa para cada espécie em cada mês de amostragem. Para isso, multipliquei o valor do tamanho populacional local estimado de cada espécie na respectiva campanha (obtido a partir das análises anteriores) pela massa corporal média da espécie na mesma campanha. A massa média (Mm) de cada espécie em cada campanha foi obtida a partir das pesagens de indivíduos em campo, utilizando a seguinte fórmula:

$$Mm_i = \frac{[(Ma_i \times Na_i) + (Mj_i \times Nj_i)]}{(Na_i + Nj_i)} \quad (\text{Eq.2})$$

onde, Mm_i é o peso médio da espécie na campanha i ; Ma_i e Mj_i representam a massa média de adultos e jovens, respectivamente, na campanha i ; Na_i e Nj_i representam o número de adultos e jovens, respectivamente, da espécie capturados na campanha i . Adultos e jovens foram separados seguindo o seguinte critério: para os marsupiais (ordem Didelphimorphia) foram considerados adultos os indivíduos que apresentaram o 3º molar (M3) funcional, de acordo com metodologia proposta por Macedo et al. (2006). Para os roedores, foram considerados adultos os indivíduos cujo comprimento corporal se enquadrava nas medidas informadas por Bonvicino et al. (2008) para cada uma das espécies.

2.4.3. Análises de séries temporais

A função de autocorrelação (ACF – *autocorrelation function*) mede o grau de associação entre os tamanhos populacionais logaritmizados separados em diferentes defasagens. Utilizei a ACF como ferramenta diagnóstica tanto para o tamanho populacional, quanto para biomassa de todas as espécies e também considerando todas as espécies somadas, para ajudar a determinar se as séries temporais são estacionárias e se são regidas por uma força exógena ou endógena, além de poder indicar periodicidade nas flutuações (Turchin, 2003).

Utilizei a correlação não paramétrica de Spearman (uma vez que não foi alcançada a normalidade dos dados) para comparar as séries temporais de tamanho populacional e biomassa de uma mesma espécie com o intuito de testar uma possível variação nas tendências apresentadas por ambas as séries. Também apliquei a correlação não paramétrica de Spearman para as séries de tamanho populacional e biomassa entre espécies par a par, com o objetivo de identificar semelhanças ou diferenças nas dinâmicas das espécies ao longo do tempo. Para identificar a influência de fatores ambientais nas dinâmicas das espécies, correlacionei as séries de tamanho populacional local e biomassa local de todas as espécies separadamente com as séries de SOI e precipitação local, considerando atrasos de dois, quatro, seis, oito, 10 e 12 meses para ambas as variáveis.

3 RESULTADOS

Ao longo dos 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão, o esforço amostral empregado foi de 146.970 armadilhas-noite. Um total de 2054 indivíduos pertencentes a oito espécies de marsupiais (ordem Didelphimorphia) e nove espécies de roedores (ordem Rodentia) foram capturados 5408 vezes. O sucesso de captura foi de 3,4% considerando todas as espécies. A tabela 2 mostra as espécies capturadas e os respectivos números de indivíduos, número de capturas e porcentagem das capturas.

Tabela 2 - Espécies capturadas nos 20 anos de monitoramento de pequenos mamíferos do Garrafão e seus respectivos números de indivíduos, capturas e respectivas porcentagens de capturas

Ordem	Espécie	Total de indivíduos	Total de capturas	% de Capturas
Didelphimorphia	<i>Didelphis aurita</i>	723	1776	32,84
	<i>Marmosops incanus</i>	489	1240	22,93
	<i>Marmosa paraguayana</i>	108	508	9,39
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	165	422	7,80
	<i>Philander frenatus</i>	146	339	6,27
	<i>Gracilinanus microtarsus</i>	35	93	1,72
	<i>Caluromys philander</i>	16	55	1,02
	<i>Monodelphis sp.</i>	6	6	0,11
	Rodentia	<i>Rhipidomys itoan</i>	147	504
<i>Trinomys dimidiatus</i>		96	254	4,70
<i>Euryoryzomys russatus</i>		93	160	2,96
<i>Akodon montensis</i>		7	26	0,48
<i>Juliomys sp.</i>		11	13	0,24
<i>Oligoryzomys nigripes</i>		5	5	0,09
<i>Guerlinguetus ingrami</i>		4	4	0,07
<i>Rattus rattus</i>		2	2	0,04
<i>Phyllomys sp.</i>		1	1	0,02

Fonte: O autor, 2018.

Das 17 espécies observadas, apenas nove apresentaram um número de capturas suficientemente alto para aplicar os modelos de Design Robusto a fim de obter as estimativas de tamanho populacional. Portanto, neste estudo considere as seguintes espécies: *Didelphis aurita*, *Marmosops incanus*, *Metachirus nudicaudatus*, *Rhipidomys itoan*, *Philander frenatus*,

Marmosa paraguayana, *Trinomys dimidiatus*, *Euryoryzomys russatus* e *Gracilinanus microtarsus*. Estas espécies somadas representam 97,9% de todas as capturas (Tabela 2).

Didelphis aurita

Didelphis aurita foi a espécie mais capturada (32,8%; tabela 2). O melhor modelo para descrever a variação dos parâmetros demográficos da espécie foi o modelo nulo, que considera que estes foram constantes ao longo do tempo (Tabela 3). *Didelphis aurita* esteve presente na área de estudo durante quase todo o período estudado, estando ausente apenas em junho/1997 e agosto/2001 (Figura 14). O tamanho populacional médio foi de 14,7 (\pm 6,6) indivíduos (tabela 4). Já a biomassa local média foi de 15733,8 g (\pm 7148,8; tabela 4). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,88$; $p < 0,001$).

Figura 14 - Estimativa de tamanho populacional local e biomassa local de *Didelphis aurita* a cada dois meses durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.

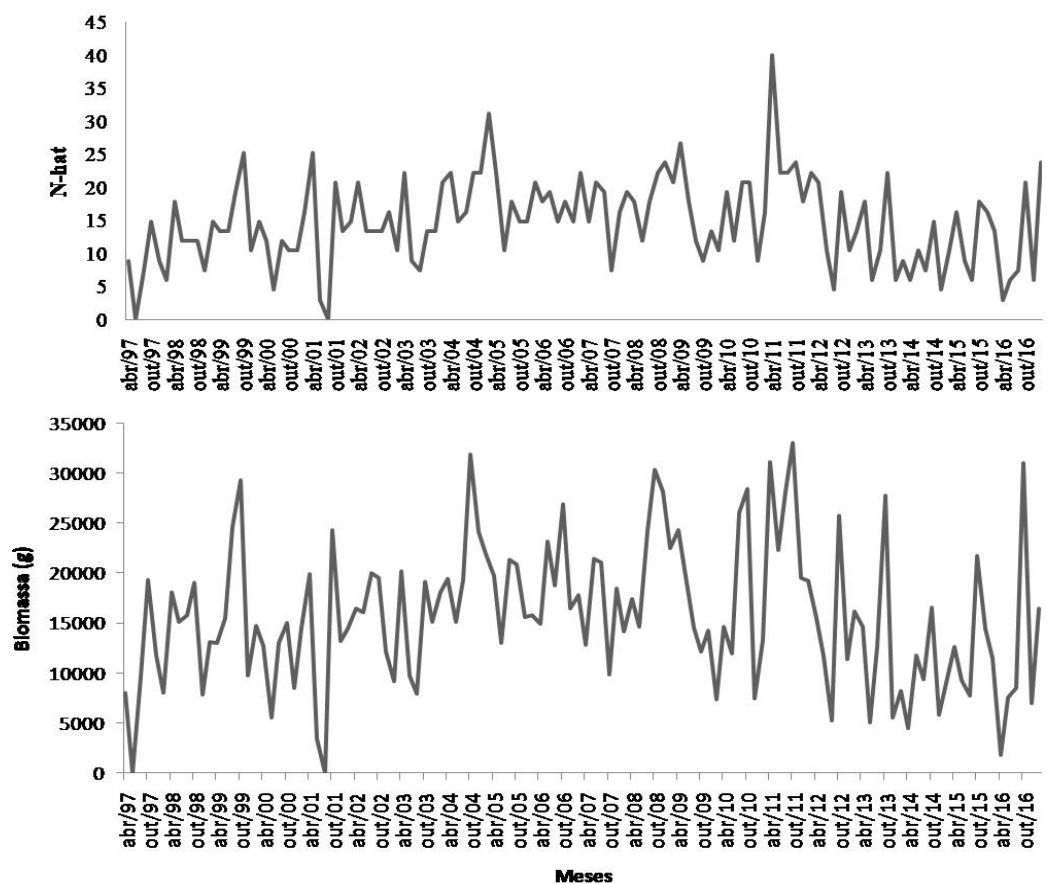


Tabela 3 - Melhores modelos para estimativa dos parâmetros demográficos de acordo com o Critério de Informação de Akaike para pequenas amostras ($\Delta AICc$) para as nove espécies de pequenos mamíferos não-voadores mais capturadas no monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.

Espécie	#	Modelo	N. P.	AICc	$\Delta AICc$	ω
<i>D. aurita</i>	1	S(.), Ψ' (.), Ψ'' (.), p(.), c(.)	5	9123,69	0,00	0,99
	3	S(.), Ψ' (.), Ψ'' (.), p(t), c(.)	124	9147,38	23,69	< 0,01
<i>M. incanus</i>	1	S(.), Ψ' (.), Ψ'' (.), p(.), c(.)	5	5394,32	0,00	1,00
	3	S(.), Ψ' (.), Ψ'' (.), p(t), c(.)	124	5439,35	45,03	< 0,01
<i>M. nudicaudatus</i>	24	S(t), Ψ' (t), Ψ'' (.), p(t), c(t)	478	-4067,58	0,00	0,85
	30	S(t), Ψ' (t), Ψ'' (t), p(.), c(t)	477	-4063,83	3,75	0,13
<i>R. itoan</i>	32	S(t), Ψ' (t), Ψ'' (t), p(t), c(t)	496	-46400,32	0,00	1,00
	1	S(.), Ψ' (.), Ψ'' (.), p(.), c(.)	5	2296,13	> 1000	0,00
<i>P. frenatus</i>	29	S(t), Ψ' (t), Ψ'' (t), p(.), c(.)	358	-7805,39	0,00	1,00
	14	S(.), Ψ' (t), Ψ'' (t), p(.), c(t)	359	-7594,28	211,11	0,00
<i>M. paraguayana</i>	32	S(t), Ψ' (t), Ψ'' (t), p(t), c(t)	561	-8079,81	0,00	1,00
	1	S(.), Ψ' (.), Ψ'' (.), p(.), c(.)	5	2192,72	> 1000	0,00
<i>T. dimidiatus</i>	14	S(.), Ψ' (t), Ψ'' (t), p(.), c(t)	317	-1013,60	0,00	0,94
	8	S(.), Ψ' (t), Ψ'' (.), p(t), c(t)	318	-1008,20	5,40	0,06
<i>E. russatus</i>	6	S(.), Ψ' (t), Ψ'' (.), p(.), c(t)	230	-308,05	0,00	0,68
	10	S(.), Ψ' (.), Ψ'' (t), p(.), c(t)	230	-306,50	1,55	0,32
<i>G. microtarsus</i>	5	S(.), Ψ' (t), Ψ'' (.), p(.), c(.)	102	-1481,34	0,00	1,00
	17	S(t), Ψ' (.), Ψ'' (.), p(.), c(.)	103	-1351,14	130,20	0,00

Legenda: # = número do modelo; N.P. = número de parâmetros; AICc = Critério de Informação de Akaike para pequenas amostras; $\Delta AICc$ = AICc do modelo – $\Delta AICc$ mais baixo; ω = peso do modelo

Fonte: O autor, 2017

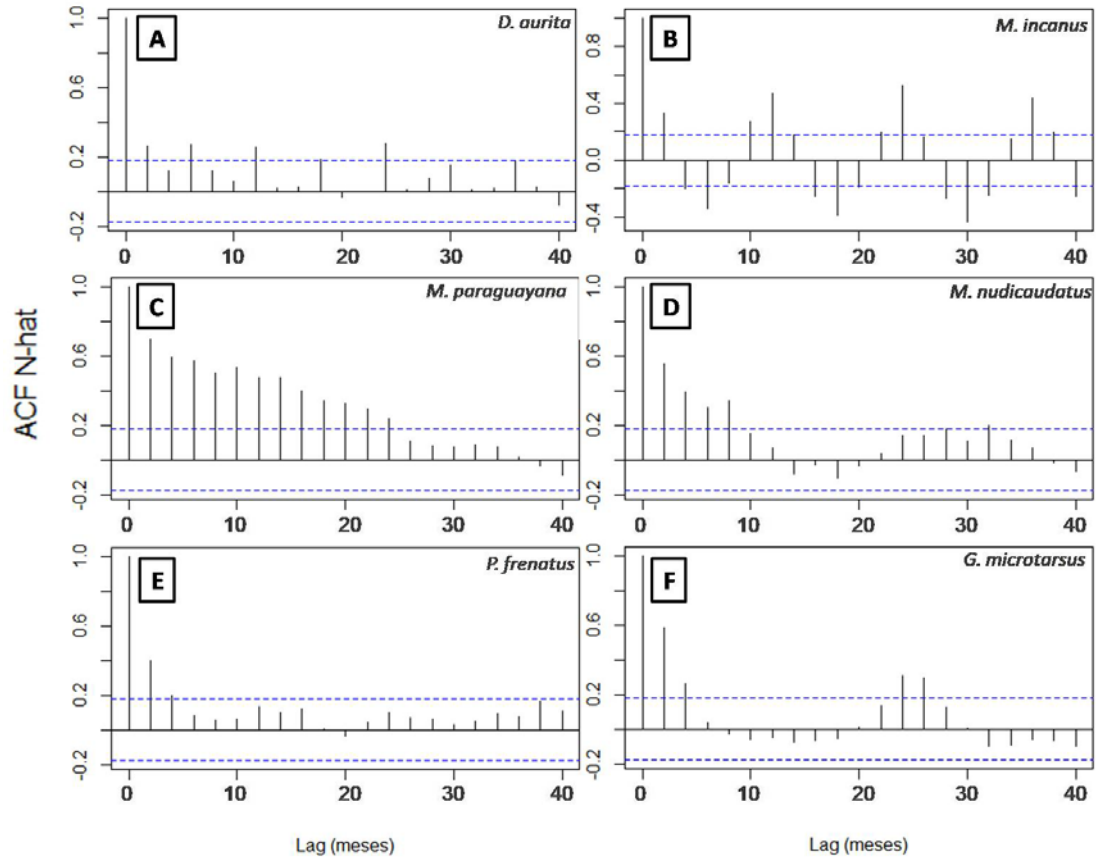
Tabela 4 - Estimativas de tamanho populacional e biomassa média das nove espécies de pequenos mamíferos não-voadores mais capturadas no monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.

Espécie	Tamanho populacional médio	Desvio Padrão	Biomassa média (g)	Desvio Padrão
<i>Didelphis aurita</i>	14,7	6,6	15733,8	7148,8
<i>Marmosops incanus</i>	7,9	5,4	427,6	363,9
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	3,1	3,1	1135,6	1124,8
<i>Rhipidomys itoan</i>	3,7	4,0	314,8	357,4
<i>Philander frenatus</i>	2,7	3,9	908,6	1427,4
<i>Marmosa paraguayana</i>	2,8	3,1	311,0	356,5
<i>Trinomys dimidiatus</i>	2,0	2,5	467,5	557,4
<i>Euryoryzomys russatus</i>	1,5	2,5	129,8	246,0
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	0,5	1,6	18,3	57,7

Fonte: O autor, 2017.

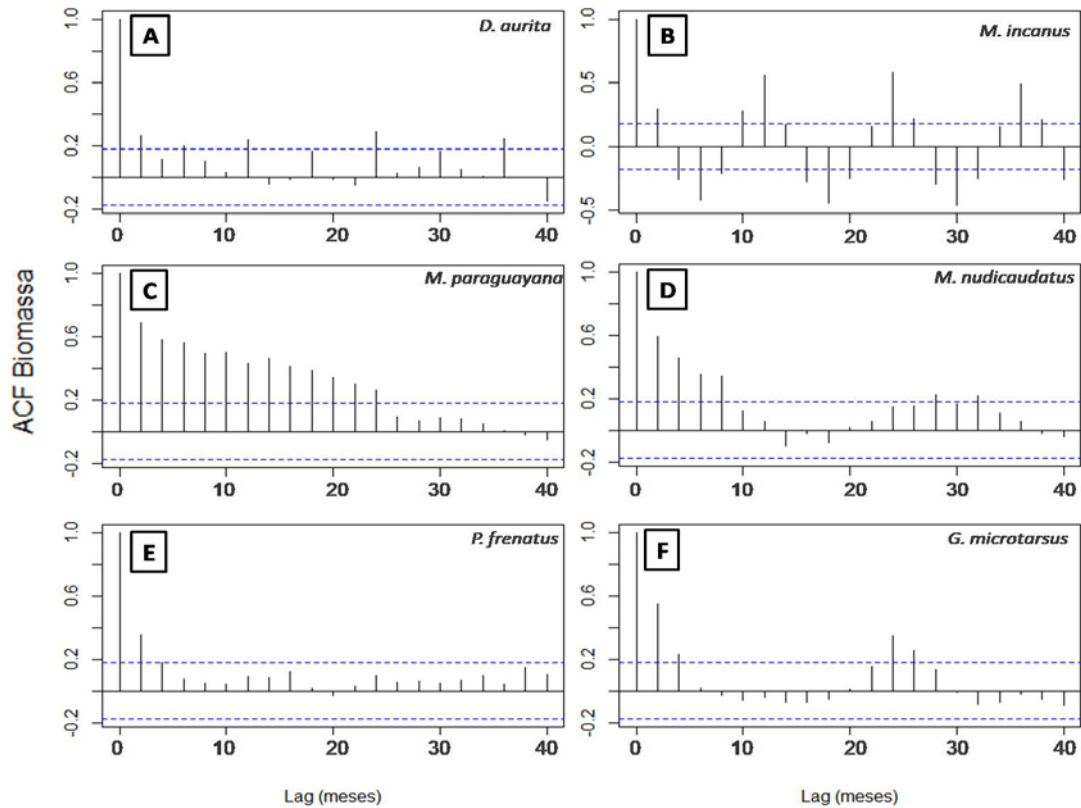
Didelphis aurita apresentou séries temporais irregulares e não balanceadas ao longo do eixo zero, indicando uma série não estacionária tanto para o tamanho populacional, quanto para a biomassa. Ambas as séries aparentam estar sob influência de fatores exógenos, uma vez que os coeficientes da ACF não diminuem conforme o aumento do atraso, e o ciclo se repete a cada seis meses (figuras 15A e 16A).

Figura 15 - Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de tamanho populacional a cada dois meses das espécies de marsupiais (Didelphimorphia) mais capturadas ao longo dos 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



Fonte: O autor, 2017.

Figura 16 - Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de biomassa local a cada dois meses das espécies de marsupiais (Didelphimorphia) mais capturadas ao longo dos 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



Fonte: O autor, 2017.

Didelphis aurita teve sua série de tamanho populacional positivamente correlacionada com as séries de tamanho populacional de *P. frenatus* ($\rho = 0,22$; $p = 0,001$), *R. itoan* ($\rho = 0,18$; $p = 0,048$), *M. paraguayana* ($\rho = 0,28$; $p = 0,002$), *T. dimidiatus* ($\rho = 0,20$; $p = 0,027$) e negativamente correlacionada com *G. microtarsus* ($\rho = -0,21$; $p = 0,021$; Tabela 5). Já a série de biomassa foi positivamente correlacionada com a de *T. dimidiatus* ($\rho = 0,21$; $p = 0,018$), *P. frenatus* ($\rho = 0,19$; $p = 0,042$) e *M. paraguayana* ($\rho = 0,32$; $p < 0,001$; Tabela 6). Quanto aos fatores climáticos, *D. aurita* teve sua série de tamanho populacional positivamente correlacionada com SOI com atraso de dois ($\rho = 0,24$; $p = 0,009$), quatro ($\rho = 0,20$; $p = 0,028$) e 12 meses ($\rho = 0,19$; $p = 0,042$; Tabela 5). Já a série de biomassa foi negativamente correlacionada com precipitação com atraso de 12 meses ($\rho = -0,27$; $p = 0,003$; Tabela 6).

Tabela 5 - Correlações significativas entre as séries temporais de tamanho populacional das espécies mais capturadas nos 20 anos do monitoramento de populações de pequenos mamíferos do Garrafão e dessas com fatores climáticos com defasagem de tempo. SOI = Índice de oscilação sul; Prec. = Precipitação.

	<i>D. aurita</i>	<i>M. incanus</i>	<i>M. nudicaudatus</i>	<i>R. itoan</i>	<i>P. frenatus</i>	<i>M. paraguayana</i>	<i>T. dimidiatus</i>	<i>E. russatus</i>	<i>G. microtarsus</i>
<i>D. aurita</i>									
<i>M. incanus</i>									
<i>M. nudicaudatus</i>									
<i>R. itoan</i>	+		-						
<i>P. frenatus</i>	+		+	-					
<i>M. paraguayana</i>	+	+	-	+					
<i>T. dimidiatus</i>	+	+		+		+			
<i>E. russatus</i>				+		+			
<i>G. microtarsus</i>	-						+		
SOI			-						
SOI -2	+		-						-
SOI -4	+					+			-
SOI -6				+		+		+	
SOI -8								+	
SOI -10								+	
SOI -12	+								
Prec.		-		+	-				
Prec. -2				+		+			
Prec. -4		+		+		+	+	+	
Prec. -6		+		+		+	+	+	
Prec. -8			-		-		+		
Prec. -10		-	-		-				
Prec. -12		-	-	+	-				

Fonte: O autor, 2017.

Tabela 6 - Correlações significativas entre as séries temporais de biomassa das espécies mais capturadas nos 20 anos do monitoramento de populações de pequenos mamíferos do Garrafão e dessas com fatores climáticos com defasagem de tempo

	<i>D. aurita</i>	<i>M. incanus</i>	<i>M. nudicaudatus</i>	<i>R. itoan</i>	<i>P. frenatus</i>	<i>M. paraguayana</i>	<i>T. dimidiatus</i>	<i>E. russatus</i>	<i>G. microtarsus</i>
<i>D. aurita</i>									
<i>M. incanus</i>									
<i>M. nudicaudatus</i>									
<i>R. itoan</i>			-						
<i>P. frenatus</i>	+		+	-					
<i>M. paraguayana</i>	+		-	+					
<i>T. dimidiatus</i>	+	+		+		+			
<i>E. russatus</i>		+		+		+	+		
<i>G. microtarsus</i>							+		
SOI			-						
SOI -2			-						-
SOI -4									-
SOI -6				+		+		+	
SOI -8								+	
SOI -10								+	
SOI -12		-							
Prec.		-		+	-				
Prec. -2		-		+		+			
Prec. -4		+		+		+		+	
Prec. -6		+		+		+	+	+	
Prec. -8		+	-		-		+		
Prec. -10		-	-		-				
Prec. -12	-	-		+	-				

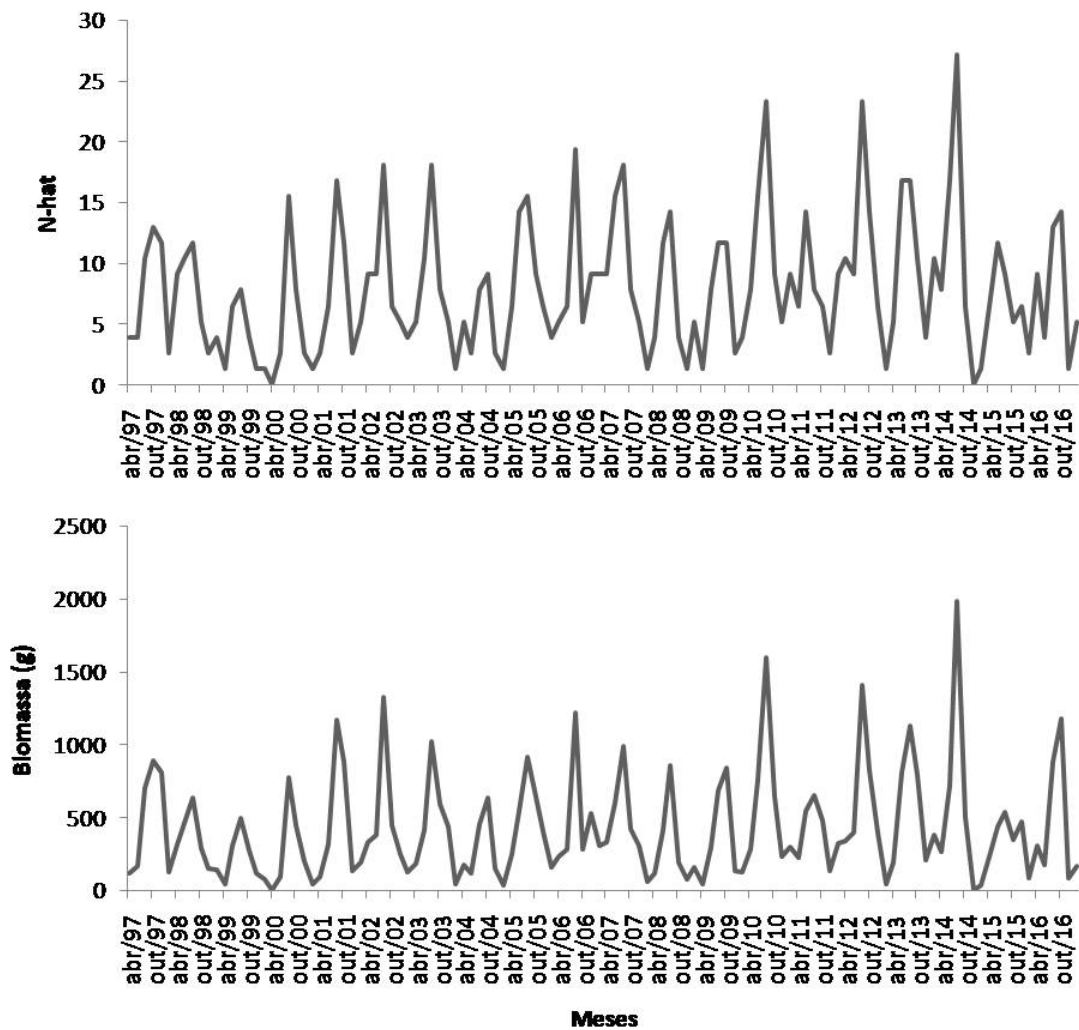
Legenda: SOI = Índice de oscilação sul; Prec. = Precipitação.

Fonte: O autor, 2017.

Marmosops incanus

Marmosops incanus representou 22,9% das capturas (tabela 2). Assim como para *D. aurita*, o modelo que melhor descreveu a variação dos parâmetros demográficos da espécie foi o modelo nulo (Tabela 3). A espécie esteve presente na área de estudo durante quase todo o período estudado, exceto em abril/2000 e dezembro/2014 (figura 17). A abundância média foi de 7,9 ($\pm 5,4$) indivíduos (Tabela 4). Já a biomassa média foi de 427,6 g ($\pm 363,9$; Tabela 4). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,94$; $p < 0,001$).

Figura 17 - Estimativas de tamanho populacional local e biomassa local de *Marmosops incanus* durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão



Fonte: O autor, 2017.

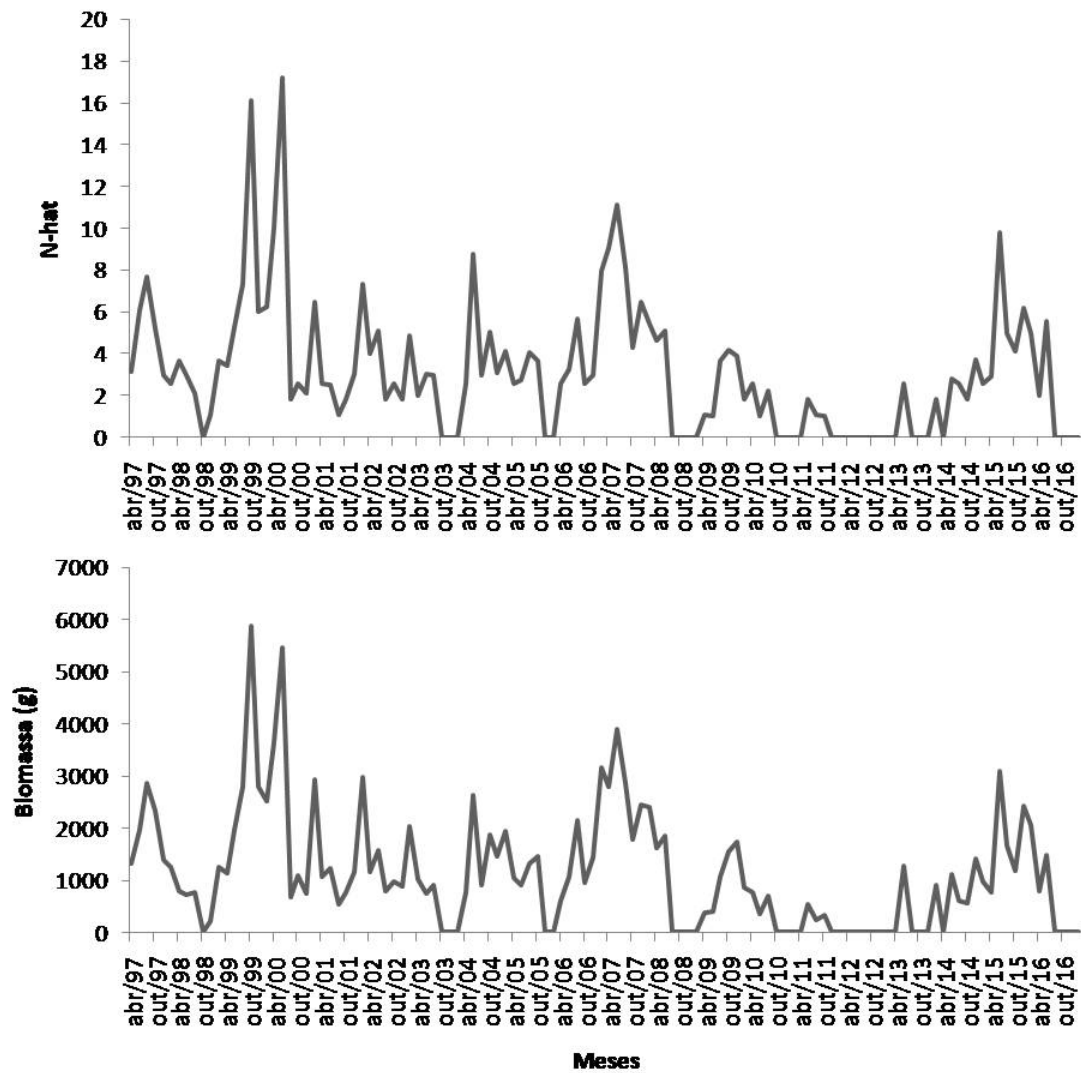
As ACFs das séries temporais de tamanho populacional e biomassa de *M. incanus* apresentaram um padrão singular: balanceado, repetitivo e regular. Uma vez que os coeficientes da ACF de ambas oscilam ao longo do eixo zero de forma balanceada, ambas as séries são estacionárias. Os coeficientes das ACFs não decaem com a defasagem, o que é típico de uma série governada por fatores endógenos, sendo que o ciclo se repete a cada 12 meses (Figuras 15 e 16).

A série temporal de tamanho populacional de *M. incanus* foi positivamente correlacionada com *M. paraguayana* ($\rho = 0,19$; $p = 0,036$) e *T. dimidiatus* ($\rho = 0,19$; $p = 0,039$; Tabela 5). A série temporal de biomassa foi positivamente correlacionada com *E. russatus* ($\rho = 0,18$; $p = 0,048$) e *T. dimidiatus* ($\rho = 0,18$; $p = 0,045$; Tabela 6). Para os fatores climáticos, a dinâmica de tamanho populacional de *M. incanus* foi positivamente correlacionada com precipitação com atraso de quatro ($\rho = 0,41$; $p < 0,001$) e seis meses ($\rho = 0,53$; $p < 0,001$), e negativamente correlacionada com precipitação sem atraso ($\rho = -0,44$; $p < 0,001$) e com atraso de 10 ($\rho = -0,39$; $p < 0,001$) e 12 meses ($\rho = -0,43$; $p < 0,001$; Tabela 5). Já a série de biomassa da espécie foi positivamente correlacionada com precipitação com quatro ($\rho = 0,29$; $p = 0,001$), seis ($\rho = 0,62$; $p < 0,001$) e oito meses ($\rho = 0,34$; $p < 0,001$), e negativamente correlacionada com precipitação sem atraso ($\rho = -0,58$; $p < 0,001$) e com atraso de dois ($\rho = -0,27$; $p = 0,003$), 10 ($\rho = -0,28$; $p = 0,002$) e 12 meses ($\rho = -0,56$; $p < 0,001$; Tabela 6).

Metachirus nudicaudatus

A espécie foi observada em 7,8% das capturas (Tabela 2). O melhor modelo para a estimativa de tamanho populacional foi aquele onde, com exceção de Ψ , todos os parâmetros variaram ao longo do tempo (Tabela 3). A abundância média de *M. nudicaudatus* foi 3,1 ($\pm 3,1$) indivíduos e a biomassa média da espécie foi de 1135 g (± 1124 ; Tabela 4). A espécie esteve aparentemente ausente da área de estudo em 31 das 120 campanhas, sendo que a ausência mais longa foi de nove campanhas consecutivas (18 meses) entre dezembro/2011 e abril/2013 (figura 18). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,97$; $p < 0,001$).

Figura 18 - Estimativas de tamanho populacional local e biomassa local de *Metachirus nudicaudatus* durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



Fonte: O autor, 2017.

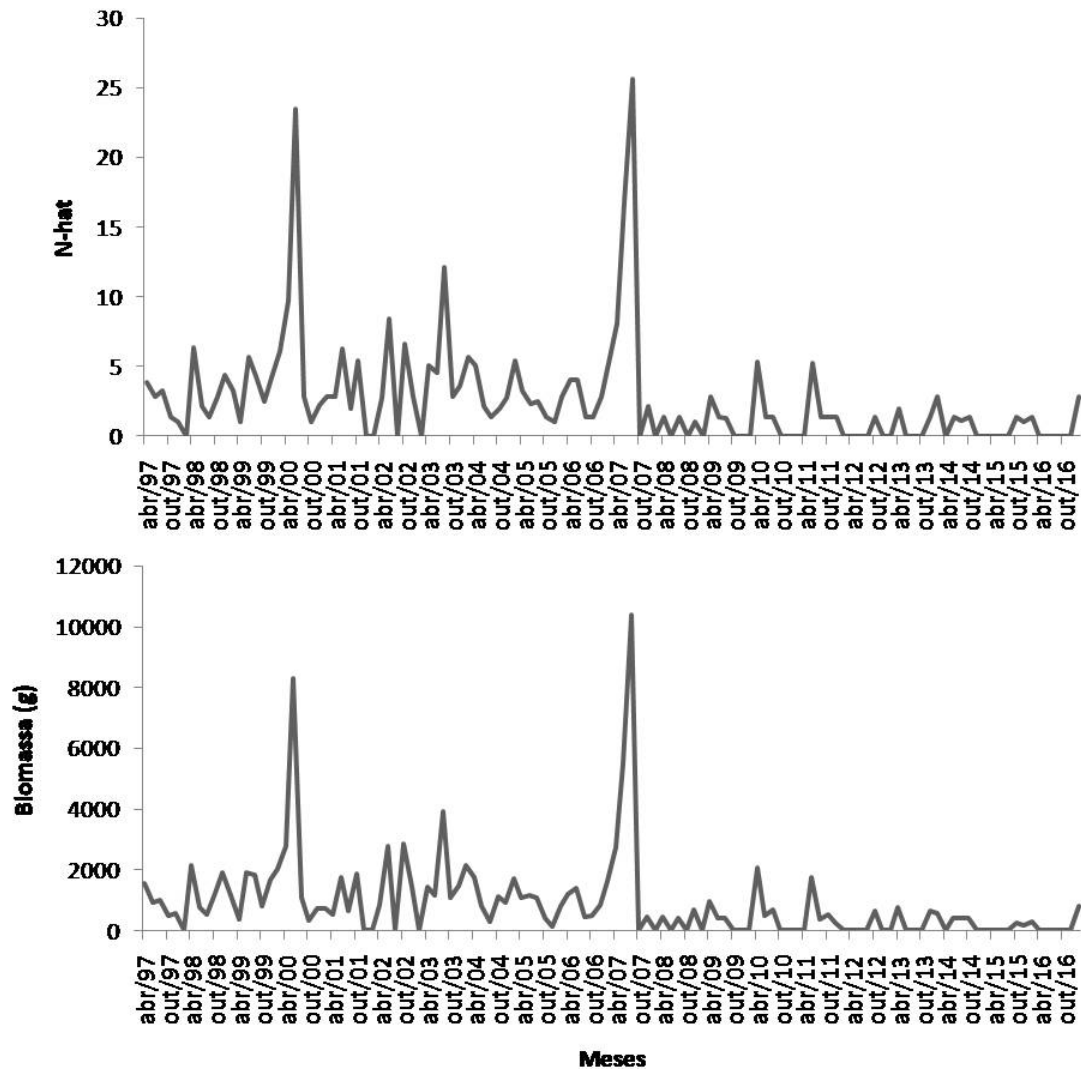
Metachirus nudicaudatus apresentou ACFs similares para as séries temporais de tamanho populacional e biomassa, que se mostraram não estacionárias. Os coeficientes de ambas as ACFs decaem ao longo do tempo, porém, o padrão irregular não sugere serem governadas por fatores endógenos, e sim, majoritariamente por fatores exógenos, sem ciclo definido (figuras 15 e 16).

A série de tamanho populacional de *M. nudicaudatus* foi positivamente correlacionada com *P. frenatus* ($\rho = 0,32$; $p < 0,001$) e negativamente correlacionada com *R. itoan* ($\rho = -0,39$; $p < 0,001$) e *M. paraguayana* ($\rho = -0,24$; $p = 0,007$; Tabela 5). A série de biomassa foi positivamente correlacionada com *P. frenatus* ($\rho = 0,27$; $p = 0,003$) e negativamente correlacionada com *R. itoan* ($\rho = -0,37$; $p < 0,001$) e *M. paraguayana* ($\rho = -0,22$; $p = 0,018$; Tabela 6). Com relação aos fatores climáticos, a série de tamanho populacional da espécie respondeu negativamente SOI sem atraso ($\rho = -0,23$; $p = 0,011$) e com atraso de dois meses ($\rho = -0,26$; $p = 0,003$), além de precipitação com atraso de oito ($\rho = -0,30$; $p = 0,001$) e 10 meses ($\rho = -0,31$; $p < 0,001$; Tabela 5). A série de biomassa apresentou resposta similar, sendo negativamente correlacionada com SOI sem atraso ($\rho = -0,23$; $p = 0,009$), com atraso de dois meses ($\rho = -0,27$; $p = 0,004$), precipitação com atraso de oito ($\rho = -0,27$; $p = 0,004$) e 10 meses ($\rho = -0,26$; $p = 0,006$; Tabela 6).

Philander frenatus

A espécie representou 6,27% das capturas (Tabela 2). O modelo que melhor descreveu a variação dos parâmetros demográficos da espécie foi o modelo onde os parâmetros variaram ao longo do tempo, exceto as probabilidades de captura (p) e de recaptura (c), que foram constantes (Tabela 3). *Philander frenatus* não foi capturada na área de estudo em um total de 36 campanhas, sendo que por duas vezes a espécie não foi capturada por cinco campanhas consecutivas (10 meses) entre dezembro/2014 e agosto/2015 e entre abril e dezembro/2016 (figura 19). A abundância média foi de 2,7 ($\pm 3,9$) indivíduos. Já a biomassa média foi de 908,6 g ($\pm 1427,4$; Tabela 4). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,98$; $p < 0,001$).

Figura19 - Estimativas de tamanho populacional local e biomassa local de *Philander frenatus* durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão



Fonte: O autor, 2017.

Philander frenatus também não apresentou diferença entre as ACFs das séries de tamanho populacional e biomassa. As séries se mostraram não estacionárias. Os coeficientes de ambas as ACFs não decaíram com o tempo, sugerindo a influência de fatores exógenos, porém, sem ciclo definido (figuras 15 e 16).

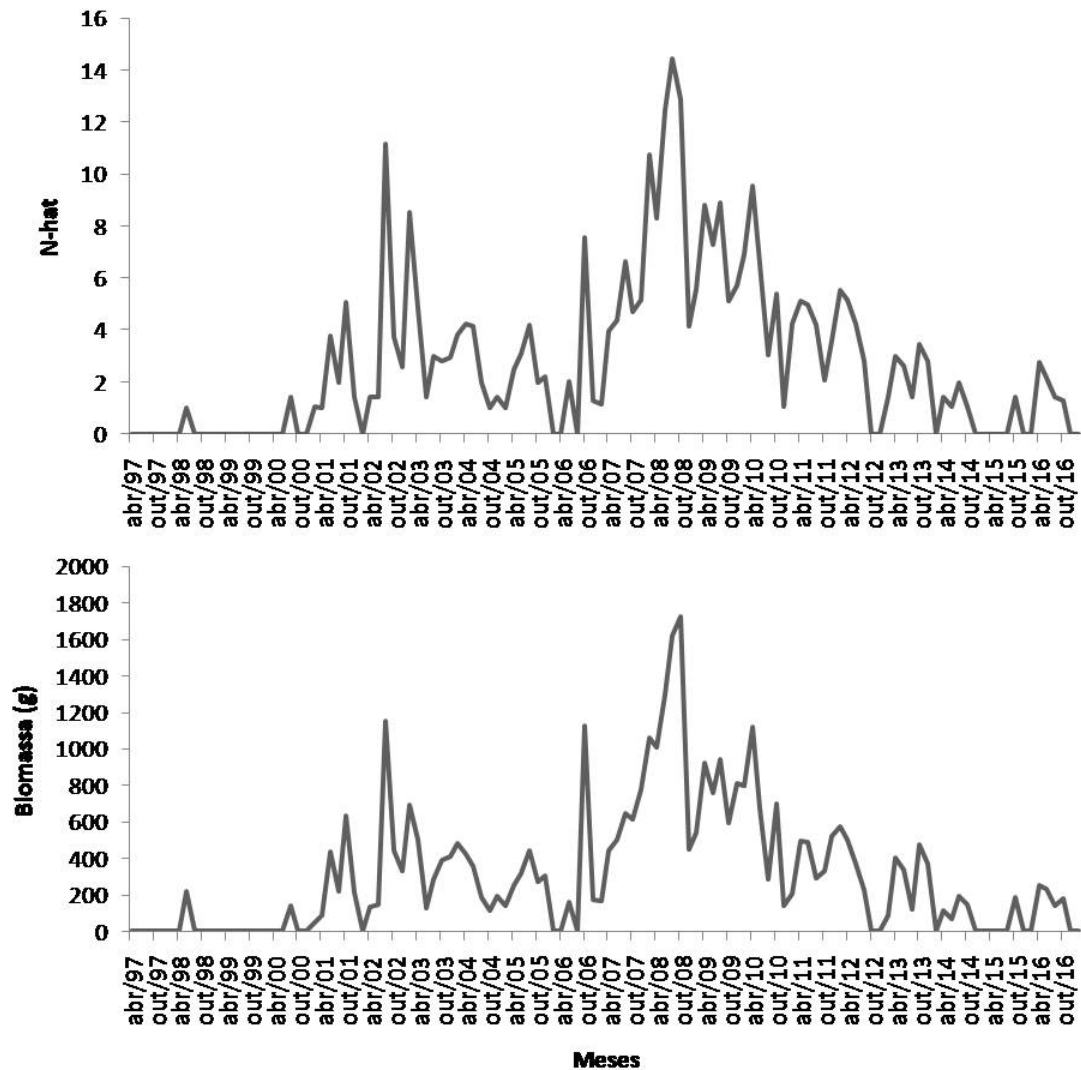
A espécie teve sua série de tamanho populacional positivamente correlacionada com a de *M. nudicaudatus*, *D. aurita* e negativamente correlacionada com a de *R. itoan* (Tabela 5). A série de biomassa foi positivamente correlacionada com a de *D. aurita* e *M. nudicaudatus* e negativamente correlacionada com a série de biomassa de *R. itoan* (Tabela 6). Para os fatores

climáticos, o tamanho populacional de *P. frenatus* respondeu negativamente a precipitação sem atraso ($\rho = -0,20$; $p = 0,027$), precipitação com atraso de oito (10) meses ($\rho = -0,41$; $p < 0,001$) e 12 meses ($\rho = -0,27$; $p = 0,003$; Tabela 5). A biomassa da espécie respondeu de forma similar, sendo negativamente correlacionada com a precipitação sem atraso ($\rho = -0,24$; $p = 0,009$), precipitação com atraso de oito (10) meses ($\rho = -0,37$; $p < 0,001$) e 12 meses ($\rho = -0,35$; $p < 0,001$) e 12 meses ($\rho = -0,30$; $p < 0,001$; Tabela 6).

Marmosa paraguayana

Marmosa paraguayana foi observada em 9,39% das capturas (tabela 2). O modelo que melhor descreveu a variação dos parâmetros demográficos foi aquele em que todos os parâmetros variaram ao longo do tempo (Tabela 3). A abundância média da espécie foi de 2,8 ($\pm 3,1$) indivíduos e a biomassa média foi de 311 g ($\pm 356,5$; Tabela 4). *Marmosa paraguayana* foi capturada pela primeira vez apenas em junho/1998, não capturada na área de estudo em um total de 36 campanhas, sendo o maior período de ausência foi de 12 campanhas (24 meses) de agosto/1998 a junho/2000 (figura 20). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,98$; $p < 0,001$).

Figura 20 - Tamanho populacional local e biomassa local de *Marmosa paraguayana* durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão



Fonte: O autor, 2017.

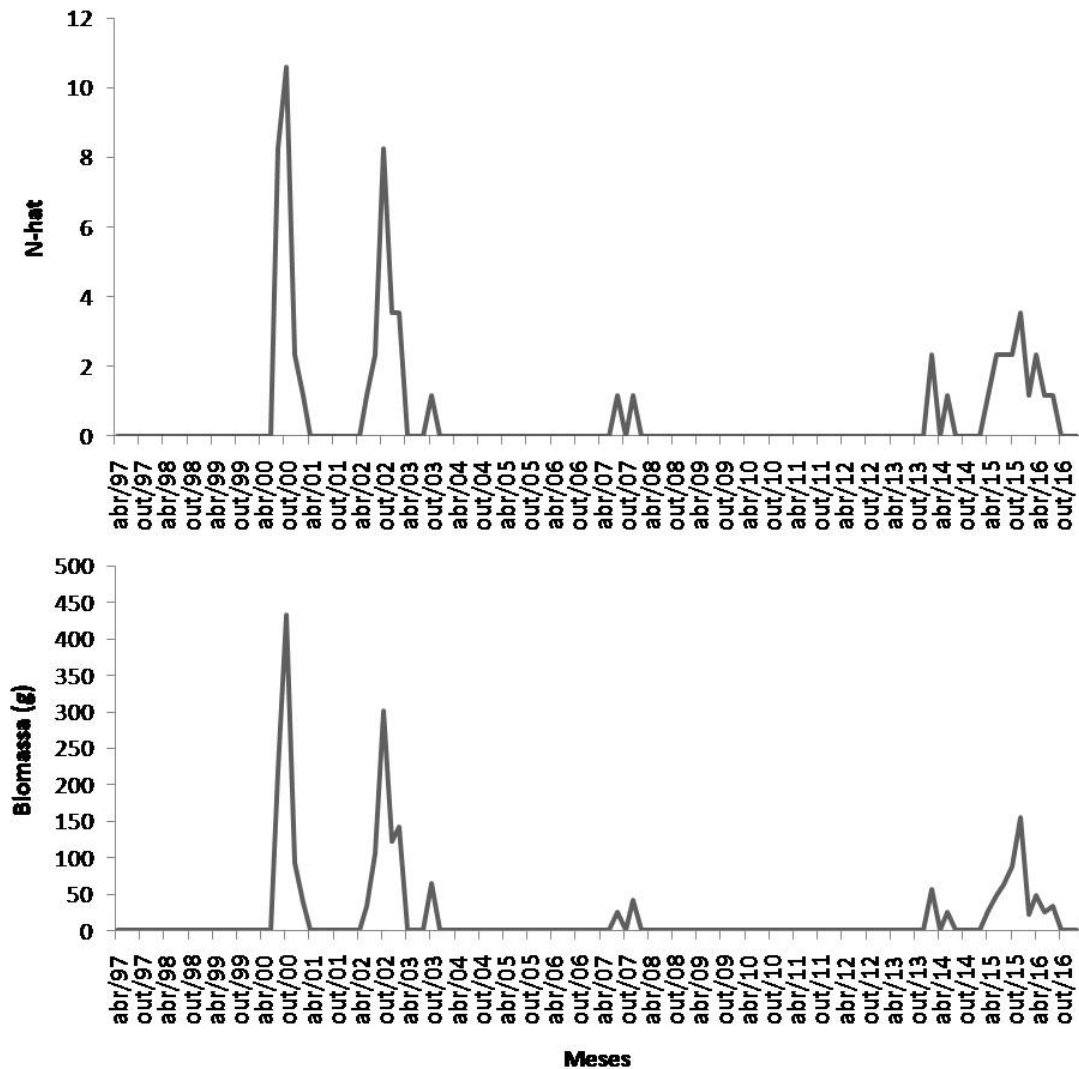
Marmosa paraguayana também não apresentou diferença entre as ACFs das séries de tamanho populacional e biomassa. Estas se mostraram não estacionárias, já que não estão balanceadas ao longo do eixo zero. Os coeficientes de ambas ACFs decaem com o tempo, entretanto, não de uma forma equilibrada. Adicionalmente, os períodos com valores significativos (acima da linha de corte) e maiores que dois indicam respostas demoradas na dinâmica da população. Isto sugere que o sistema dinâmico seja de uma ordem maior, apresentando influência exógena, e não apenas a densidade da própria população. Não há um ciclo definido (Figuras 15 e 16).

A série de tamanho populacional da espécie foi positivamente correlacionada com *D. aurita*, *M. incanus*, *R. itoan*, *E. russatus* ($\rho = 0,29$; $p = 0,001$) e *T. dimidiatus* ($\rho = 0,56$; $p < 0,001$) e negativamente correlacionada com *M. nudicaudatus* (Tabela 5). Já a série de biomassa foi positivamente correlacionada com *D. aurita*, *R. itoan*, *E. russatus* ($\rho = 0,29$; $p = 0,001$), *T. dimidiatus* ($\rho = 0,54$; $p < 0,001$) e negativamente correlacionada com *M. nudicaudatus* (Tabela 6). Para os fatores climáticos, o tamanho populacional de *M. paraguayana* respondeu positivamente a SOI com atraso de seis meses ($\rho = 0,24$; $p = 0,007$) e precipitação com atraso de dois ($\rho = 0,25$; $p = 0,006$), quatro ($\rho = 0,32$; $p < 0,001$) e seis meses ($\rho = 0,25$; $p = 0,006$; Tabela 5). De forma similar, a biomassa da espécie respondeu positivamente a SOI com atraso de seis meses ($\rho = 0,21$; $p = 0,020$) e precipitação com atraso de dois ($\rho = 0,18$; $p = 0,045$), quatro ($\rho = 0,28$; $p = 0,002$) e seis meses ($\rho = 0,24$; $p = 0,008$; Tabela 6).

Gracilinanus microtarsus

A espécie foi observada em 1,72% das capturas (Tabela 2). O melhor modelo que descreveu a variação dos parâmetros demográficos foi aquele no qual apenas a probabilidade de migração temporária (γ') variou ao longo do tempo (Tabela 3). A abundância média de *G. microtarsus* durante o período de estudo foi de 0,5 ($\pm 1,6$) indivíduo e a biomassa média foi de 18,3 g ($\pm 57,7$; tabela 4). A espécie foi observada pela primeira vez em junho/2000 e não foi capturada em um total de 97 campanhas, sendo o maior período de 36 campanhas (72 meses) sem ser capturada entre fevereiro/2008 e dezembro/2013 (figura 21). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,99$; $p < 0,001$).

Figura 21 - Tamanho populacional local e biomassa local de *Gracilinanus microtarsus* durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão



Fonte: O autor, 2017.

Gracilinanus microtarsus apresentou ACFs similares para ambas as séries temporais. Os valores oscilam em torno do zero, sugerindo que as séries são estacionárias. Os coeficientes de ambas ACFs decaíram ao longo do tempo, sugerindo que as séries são governadas por fatores endógenos com atrasos temporais, com um ciclo a cada 24 meses (figuras 15 e 16).

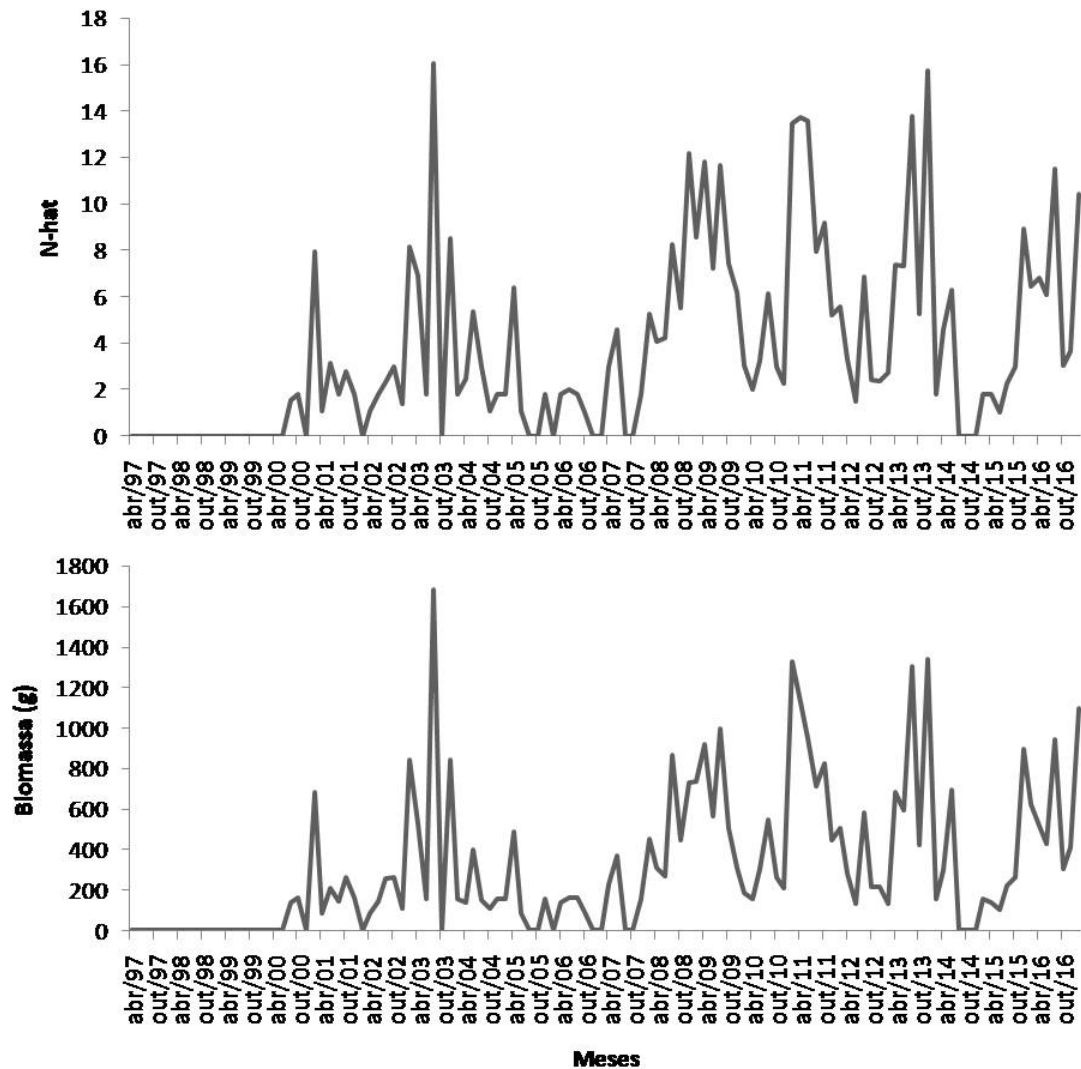
A série de tamanho populacional foi negativamente correlacionada com *D. aurita* (Tabela 5). Já a série de biomassa foi positivamente correlacionada com *T. dimidiatus* (Tabela 6). Quanto aos fatores climáticos, a dinâmica de tamanho populacional da espécie respondeu

negativamente a SOI com atraso de dois ($\rho = -0,19$; $p = 0,041$) e quatro meses ($\rho = -0,21$; $p = 0,021$; Tabela 5). Similarmente, a biomassa também respondeu a SOI com atraso de dois ($\rho = -0,18$; $p = 0,047$) e quatro meses ($\rho = -0,21$; $p = 0,023$; Tabela 6).

Rhipidomys itoan

Rhipidomys itoan foi o roedor mais capturado (9,32%) durante o período de estudo (tabela 2). O melhor modelo que descreve a variação dos parâmetros demográficos foi o modelo onde todos os parâmetros variam ao longo do tempo (Tabela 3). A abundância média da espécie foi de 3,7 ($\pm 4,0$) indivíduos e a biomassa média 314,8 g ($\pm 357,4$; tabela 4). A espécie só foi capturada a partir de agosto/2000 e esteve aparentemente ausente em um total de 33 campanhas (figura 22). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,99$; $p < 0,001$).

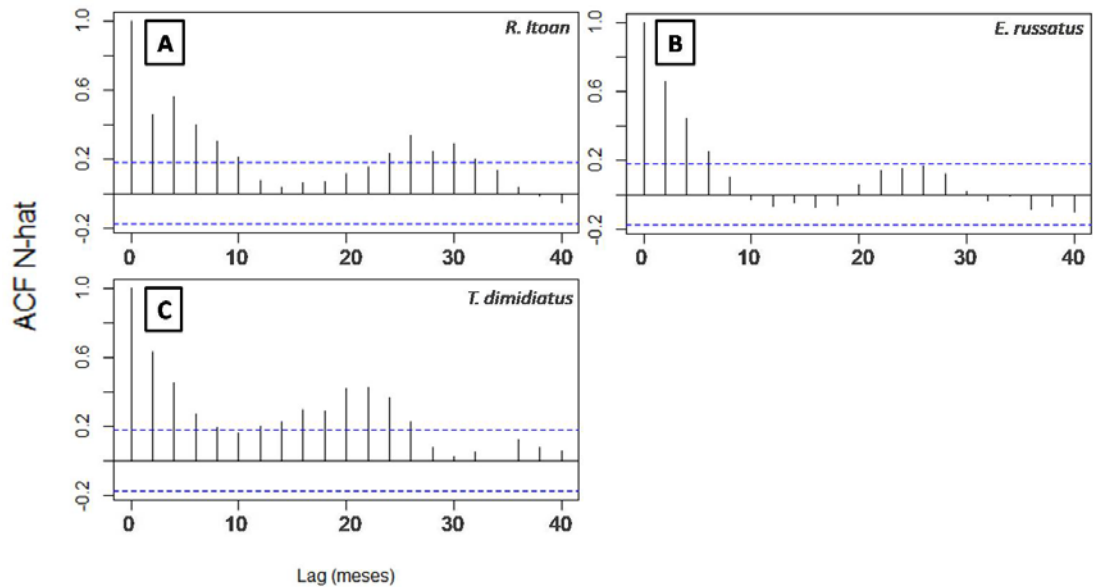
Figura 22 - Estimativas de tamanho populacional local e biomassa local de *Rhipidomys itoan* a cada dois meses durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



Fonte: O autor, 2017.

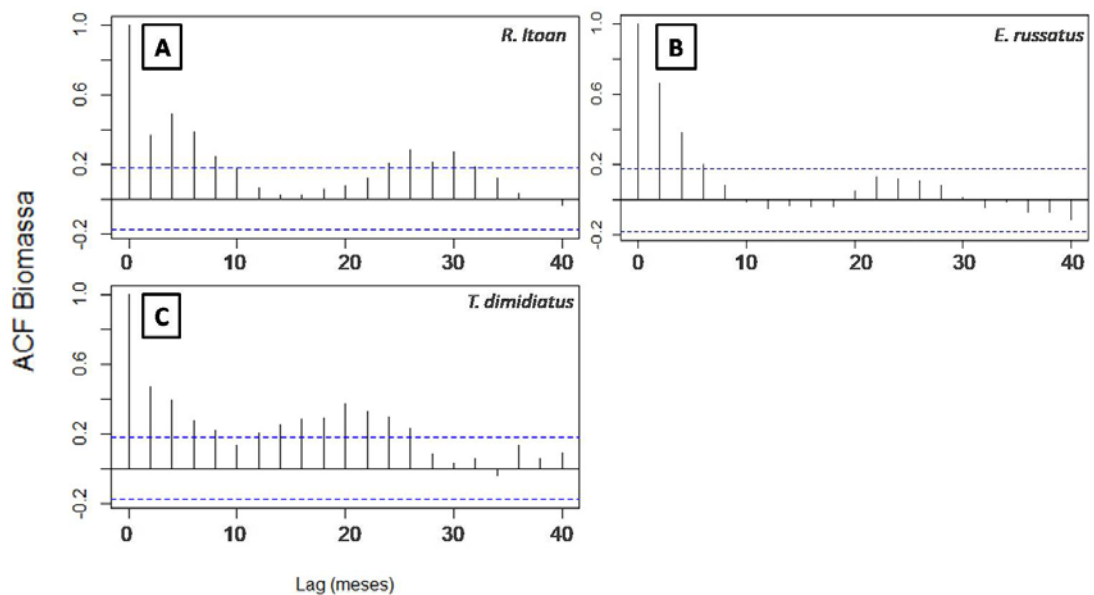
As ACFs de *Rhipidomys itoan* não diferiram entre as séries temporais de tamanho populacional e biomassa. Ambas se mostraram não estacionárias. Os coeficientes não decaem com o aumento da defasagem, sugerindo que a dinâmica seja governada por fator endógeno. Contudo, a resposta acontece com atraso, sugerindo também a influência de fatores exógenos na dinâmica do tamanho populacional e de biomassa desta espécie, que não apresentou ciclo definido (Figura 23A e 24A).

Figura 23 - Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de tamanho populacional local das espécies de roedores (Rodentia) dominantes ao longo dos 20 anos monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



Fonte: O autor, 2017.

Figura 24 - Função de autocorrelação (ACF) das séries temporais de biomassa local das espécies de roedores (Rodentia) dominantes ao longo dos 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



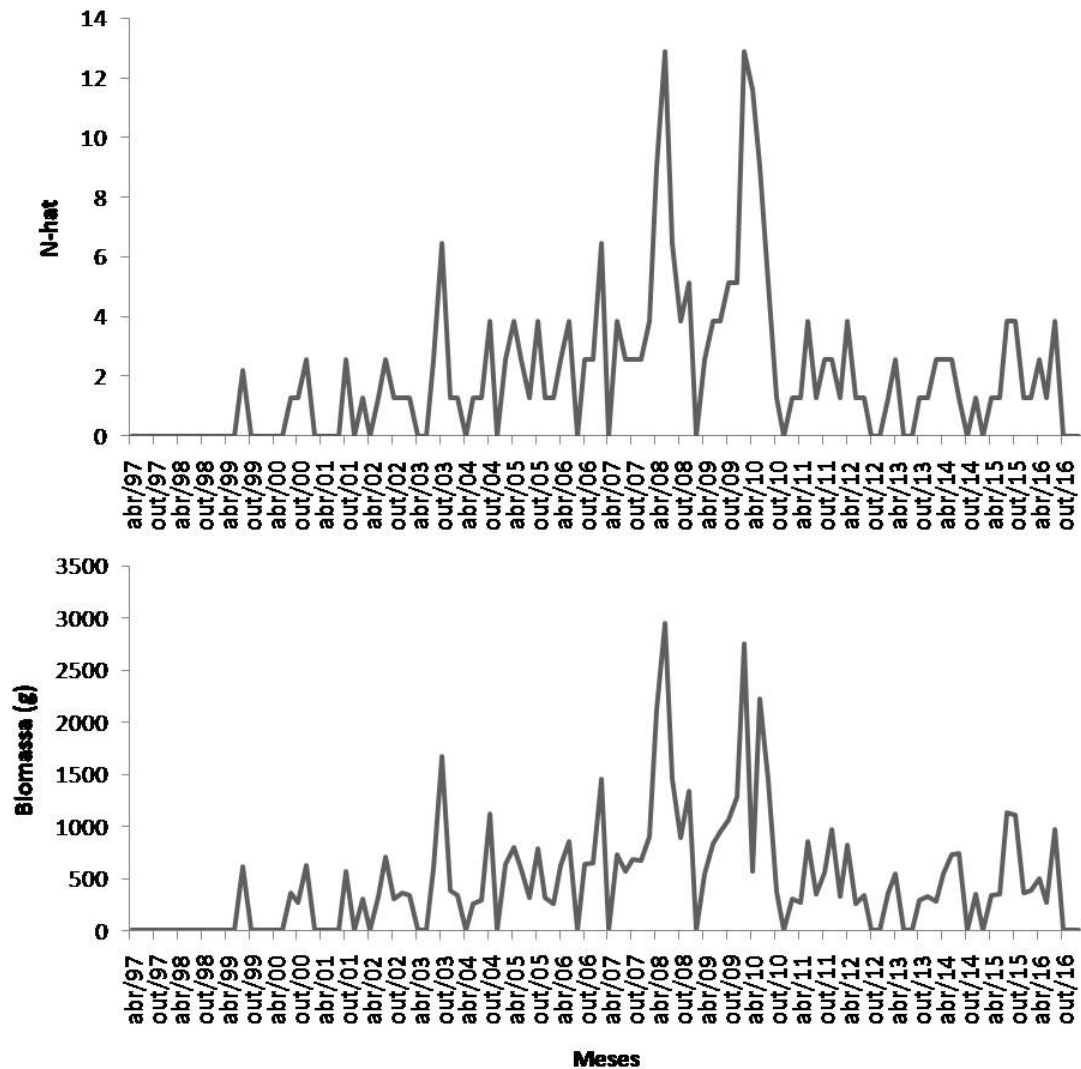
Fonte: O autor, 2017.

Rhipidomys itoan teve sua série de tamanho populacional positivamente correlacionada com a de *D. aurita*, *E. russatus* ($\rho = 0,29$; $p = 0,002$), *T. dimidiatus* ($\rho = 0,33$; $p < 0,001$) e *M. paraguayana* ($\rho = 0,55$; $p < 0,001$) e negativamente correlacionada com *M. nudicaudatus*, *P. frenatus* ($\rho = -0,30$; $p = 0,001$; Tabela 5). A série de biomassa foi positivamente correlacionada com *E. russatus* ($\rho = 0,29$; $p = 0,001$), *M. paraguayana* ($\rho = 0,48$; $p < 0,001$), *T. dimidiatus* ($\rho = 0,30$; $p < 0,001$) e negativamente correlacionada com *M. nudicaudatus* e *P. frenatus* ($\rho = -0,32$; $p < 0,001$; Tabela 6). Com relação aos fatores climáticos, a dinâmica de tamanho populacional de *R. itoan* foi positivamente correlacionada com SOI com atraso de seis meses ($\rho = 0,21$; $p = 0,025$), precipitação sem atraso ($\rho = 0,28$; $p = 0,002$) e precipitação com atraso de dois ($\rho = 0,31$; $p = 0,001$), quatro ($\rho = 0,30$; $p < 0,001$), seis ($\rho = 0,21$; $p = 0,026$) e 12 meses ($\rho = 0,22$; $p = 0,018$; Tabela 5). Similarmente, a dinâmica de biomassa da espécie foi positivamente correlacionada com SOI com atraso de seis meses ($\rho = 0,20$; $p = 0,030$), precipitação sem atraso ($\rho = 0,27$; $p = 0,003$) e precipitação com atraso de dois ($\rho = 0,27$; $p = 0,003$), quatro ($\rho = 0,26$; $p = 0,004$), seis ($\rho = 0,22$; $p = 0,017$) e 12 meses ($\rho = 0,22$; $p = 0,021$; Tabela 6).

Trinomys dimidiatus

T. dimidiatus foi observado em 4,7% das capturas (tabela 2). A variação dos parâmetros demográficos foi melhor representada pelo modelo no qual as probabilidades de migração temporária (γ' e γ'') e de recaptura (c) variaram ao longo do tempo (Tabela 3). O tamanho populacional médio da espécie durante o período de estudo foi de 2,0 ($\pm 2,5$) indivíduos e a biomassa média 467,5 g (557,4; tabela 4). A espécie teve sua primeira captura apenas em agosto/1999, não sendo detectada na área de estudo em um total de 39 campanhas, sendo que o período mais longo foi no período inicial de estudo (figura 25). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,97$; $p < 0,001$).

Figura 25 - Estimativas de tamanho populacional local e biomassa local de *Trinomys dimidiatus* a cada dois meses durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



Fonte: O autor, 2017.

Trinomys dimidiatus apresentou ACFs similares para as séries temporais de tamanho populacional e biomassa, sendo estas não estacionárias. Ambas as séries aparentam ser reguladas por fatores endógenos, uma vez que os coeficientes de ambas decaem com o tempo e que há regularidade no padrão do decaimento. Não há ciclo definido (figuras 23B e 24B).

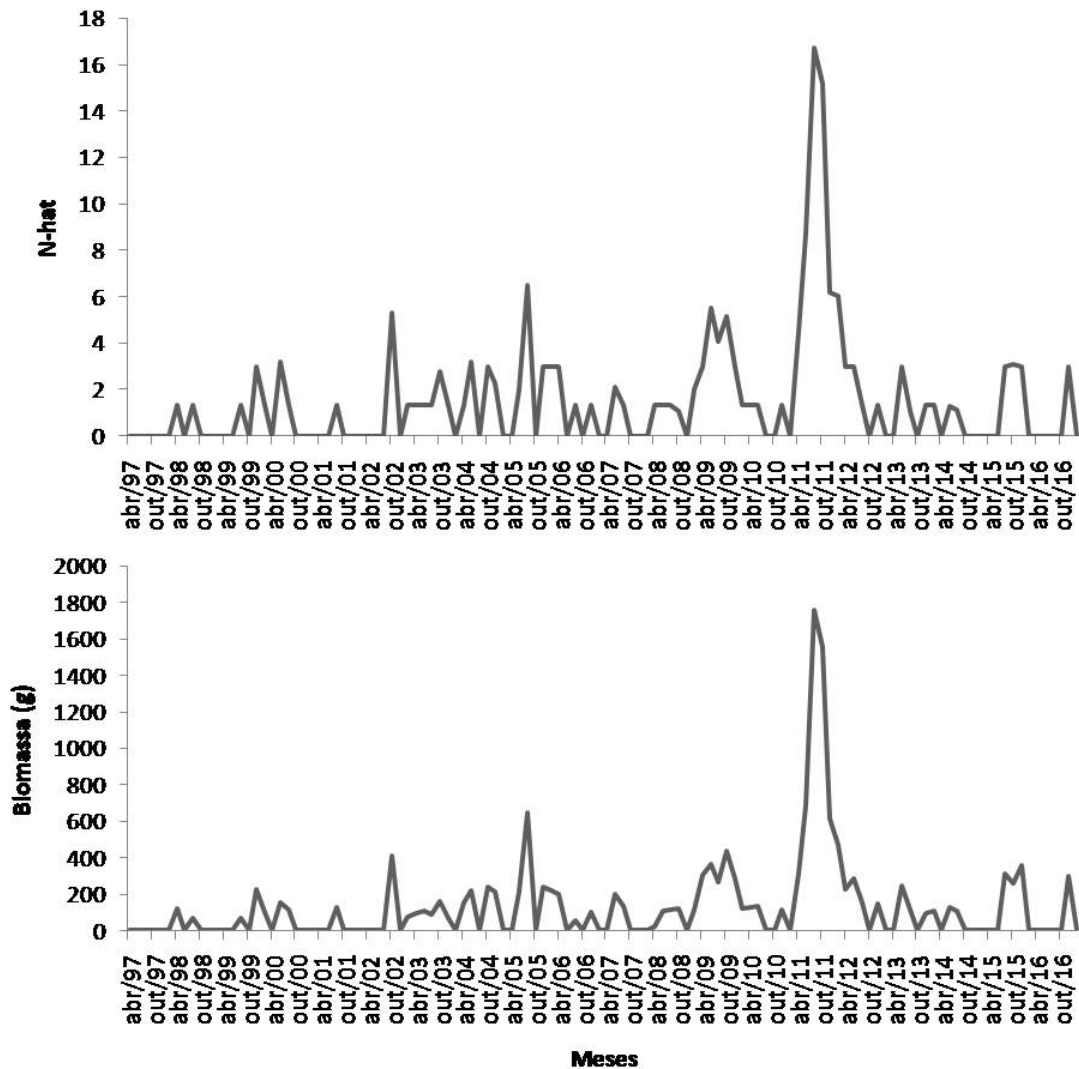
A série de tamanho populacional de *T. dimidiatus* foi positivamente correlacionada com *D. aurita*, *M. incanus*, *R. itoan*, *E. russatus* ($\rho = 0,23$; $p = 0,011$) e *M. paraguayana* (Tabela 5). A série de biomassa foi positivamente correlacionada com *D. aurita*, *M. incanus*, *R. itoan*, *M. paraguayana*, *E. russatus* ($\rho = 0,22$; $p = 0,014$) e *G. microtarsus* ($\rho = 0,19$; $p =$

0,041; Tabela 6). Já para os fatores climáticos, a série de tamanho populacional foi positivamente correlacionada com precipitação com quatro ($\rho = 0,19$; $p = 0,039$), seis ($\rho = 0,28$; $p = 0,002$) e oito meses ($\rho = 0,20$; $p = 0,030$; Tabela 5), enquanto que a série de biomassa respondeu apenas a precipitação com seis ($\rho = 0,31$; $p < 0,001$) e oito meses de atraso ($\rho = 0,24$; $p = 0,046$; Tabela 6).

Euryoryzomys russatus

A espécie representou quase 3% das capturas (tabela 2). O melhor modelo para a variação dos parâmetros demográficos foi o modelo onde apenas a probabilidade de migração temporária (γ'') variou ao longo do tempo (Tabela 3). A espécie apresentou uma abundância média de 1,5 ($\pm 2,5$) indivíduo e biomassa média de 129,8 g (± 246 ; tabela 4). *Euryoryzomys russatus* foi observado pela primeira vez na área de estudo em abril/1998, estando aparentemente ausente em um total de 58 campanhas, sem ser detectada por até seis campanhas (12 meses) no início do estudo e se repetindo entre outubro/2001 e agosto/2002 (figura 26). As séries de tamanho populacional e biomassa foram fortemente correlacionadas ($\rho = 0,98$; $p < 0,001$).

Figura 26 - Estimativas de tamanho populacional local e biomassa local de *Euryoryzomys russatus* a cada dois meses durante os 20 anos de monitoramento de populações de pequenos mamíferos no Garrafão.



Fonte: O autor, 2017.

As ACFs de *E. russatus* também não diferiram entre as séries de tamanho populacional e biomassa. As séries se mostraram estacionárias. Os coeficientes decaíram ao longo do tempo, sugerindo que as séries são reguladas por fatores endógenos, porém, sem ciclo definido (figuras 23C e 24C).

A série de tamanho populacional da espécie foi positivamente correlacionada com *R. itoan*, *M. paraguayana* e *T. dimidiatus* (Tabela 5). A série de biomassa foi positivamente correlacionada com *M. incanus*, *R. itoan*, *M. paraguayana* e *T. dimidiatus* (Tabela 6). Com relação aos fatores climáticos, o tamanho populacional da espécie respondeu positivamente a

SOI com atraso de seis ($\rho = 0,20$; $p = 0,030$), oito ($\rho = 0,31$; $p < 0,001$) e 10 meses ($\rho = 0,19$; $p = 0,040$) e precipitação com atraso de quatro ($\rho = 0,26$; $p = 0,004$) e seis meses ($\rho = 0,20$; $p = 0,028$; Tabela 5). De forma similar, a biomassa da espécie também respondeu positivamente a SOI com atraso de seis ($\rho = 0,18$; $p = 0,046$), oito ($\rho = 0,30$; $p = 0,001$) e 10 meses ($\rho = 0,18$; $p = 0,047$) e precipitação com atraso de quatro ($\rho = 0,29$; $p = 0,001$) e seis meses ($\rho = 0,25$; $p = 0,06$; Tabela 6).

4 DISCUSSÃO

O presente estudo consistiu em uma abordagem exploratória a fim de identificar os principais mecanismos que atuam na regulação das populações de pequenos mamíferos monitoradas ao longo de 20 anos em uma mesma área de estudo, com intuito de compreender melhor como a comunidade é estruturada. Apesar das limitações impostas pelos métodos utilizados, os resultados obtidos aqui sugerem que 1) as populações estudadas apresentaram dinâmicas temporais espécie-específicas, onde a maioria apresentou oscilações irregulares ao longo do tempo e não foi possível detectar um ciclo definido; 2) as espécies variaram em suas respostas aos fatores ambientais que atuam na estruturação da comunidade, tanto na influência do mecanismo atuante (resposta positiva ou negativa), quanto no tempo de resposta (defasagens no tempo); 3) correlações fracas ou muito fracas (em maioria) entre as séries temporais das diferentes espécies, sendo a maioria positiva, sugerem que as espécies não respondem de forma perfeitamente sincronizada aos mecanismos atuantes na estruturação da comunidade, mas também não há indícios de dinâmicas compensatórias (ou assincronia); 4) as dinâmicas de biomassa local não diferiram das dinâmicas de tamanho populacional local para nenhuma das espécies, sugerindo que a variação na biomassa está intimamente ligada à variação no tamanho populacional, de forma que não existe compensação intraespecífica.

A natureza variável das espécies ocorrentes na área de estudo foi visível nos padrões populacionais observados. As diferentes características encontradas nas autocorrelações das séries temporais de tamanho populacional e biomassa das espécies estudadas indicam que as dinâmicas populacionais são espécie-específicas, onde diferentes ciclos populacionais foram observados, ainda que para algumas espécies não tenha sido possível detectar um ciclo definido. Em outras palavras, cada espécie parece ter uma flutuação única. Além de fatores endógenos já identificados anteriormente para algumas espécies (Cerqueira et al. 2012), os resultados confirmaram que, para a maioria das espécies, está presente também uma assinatura de processos exógenos nas dinâmicas temporais. Esses resultados estão de acordo com outros estudos que apontam para uma junção de fatores endógenos e exógenos atuando nas dinâmicas populacionais de espécies de pequenos mamíferos, tanto para roedores, quanto para marsupiais (Andreo et al. 2008; Bergallo, 1995; Bergallo e Magnusson, 1999; Ferreira, 2011; Ferreira et al. 2015; Kajin, 2008; Murúa et al. 2003; Previtali et al. 2010; Simas, 2017; Zangrandi, 2011).

Didelphis aurita foi a espécie mais abundante na área de estudo. Esse resultado vai de acordo com um estudo em comunidades de pequenos mamíferos em áreas rurais, áreas fragmentadas e antropizadas que também observaram a espécie como a mais abundante (Fonseca e Kierulff, 1989). A dinâmica temporal do tamanho populacional da espécie aparenta ser positivamente influenciada por SOI, especialmente com atraso de dois meses, e não apresentou relação significativa com a precipitação. Ropelewski e Halpert (1987) não encontraram correlação entre SOI e precipitação para o sudeste do Brasil. Ainda, especificamente para a área de estudo, precipitação e SOI não aparentam ter relação direta entre si devido ao fato de esta estar localizada em um vale montanhoso com face para o mar (Ferreira et al. 2015). Se tratando de um fenômeno global, o SOI representa um conjunto de fatores climáticos (e.g. precipitação, temperatura e radiação incidente) que interagem de forma extremamente complexa, influenciando diversos componentes dos ecossistemas (Cocrane e Barber, 2009; Magnusson et al. 2010; Jaksic, 2001), afetando assim os mais variados tipos de recursos utilizados por pequenos mamíferos. *Didelphis aurita* é onívoro e pode ser considerada a espécie mais generalista dentre as estudadas aqui. Dessa forma, é compreensível que um mecanismo tão complexo quanto SOI exerça influência sobre a dinâmica populacional da espécie, uma vez que esse fator climático pode afetar a disponibilidade de uma variada gama de recursos utilizados por ela.

Contudo, a dinâmica temporal de biomassa da espécie aparenta ter influência negativa da precipitação com atraso de 12 meses. Uma possível explicação para esse resultado é que esta espécie foi a única cujos indivíduos jovens foram capturados. Assim como os outros marsupiais na área de estudo, *D. aurita* apresenta reprodução sazonal, estando intimamente ligada à estação chuvosa (outubro a março). Apesar de não ter sido encontrada relação entre o tamanho populacional e a precipitação, é possível que a precipitação maior em uma temporada reprodutiva resulte em uma maior sobrevivência dos filhotes, fazendo com que uma maior proporção desses venha a ser capturada quando jovens, reduzindo a biomassa da espécie com atraso de um ano.

Marmosops incanus, a segunda espécie mais abundante, foi uma exceção, apresentando um ciclo anual claramente definido, o que pode estar ligado à estratégia reprodutiva da espécie. Após analisar espécimes depositados em museus, Lorini et al. (1994) observaram a ausência de indivíduos das classes etárias maiores após a temporada reprodutiva. Os autores, então, concluíram que *M. incanus* apresenta uma estratégia de vida

semélpara, onde a sobrevivência dos indivíduos adultos diminui drasticamente após a estação reprodutiva, fazendo que não haja sobreposição das gerações, de forma que um indivíduo reproduz apenas uma vez durante a vida (Cole, 1954; Lorini et al. 1994). Dessa forma, o tamanho populacional e a biomassa da espécie na área de estudo foram sempre menores logo após a estação reprodutiva. *M. incanus* não carrega os filhotes no marsúpio e o método de captura utilizado falhou em capturar indivíduos jovens, já que os animais só começam a ser contabilizados na população (i.e. capturados) ao atingirem a idade de sub-adultos. Uma vez que a população é constituída quase que totalmente por esses indivíduos jovens, isso se refletiu em um baixo tamanho populacional.

Braithwaite e Lee (1977) sugeriram que a semelparidade reflete um esforço intenso e sincronizado de reprodução, resultando em uma sobrevivência maior dos juvenis, o que seria favorecido em espécies com longevidade máxima de um ano, com um período reprodutivo de duração suficiente para que as fêmeas mantenham com sucesso uma ninhada, mas não mais que isso. Assim, pequenos marsupiais vivendo em ambientes altamente sazonais e previsíveis seriam os mais prováveis de apresentar esta estratégia (Braithwaite e Lee, 1977; Lorini et al. 1994). Apesar de uma floresta tropical não poder ser considerada como um ambiente altamente sazonal e previsível, as correlações das dinâmicas de *M. incanus* com precipitação, sendo a mais forte indicando uma influência positiva da precipitação com seis meses de atraso, podem refletir a influência da sazonalidade nesta estratégia reprodutiva. Adicionalmente, a semelparidade total ou parcial já foi identificada para outras espécies de marsupiais neotropicais, incluindo uma espécie congênere de *M. incanus*, *Marmosops paulensis* (Leiner et al. 2008; Lorini et al, 1994; Martins et al. 2006a; Pine et al. 1985).

Dentre as espécies estudadas, outra que também apresenta uma estratégia semélpara é *G. microtarsus*. Contudo, essa espécie é considerada parcialmente semélpara, uma vez que a apenas a sobrevivência dos machos decai bruscamente após a estação reprodutiva (Martins et al. 2006a). *Gracilinanus microtarsus* foi a espécie com menor número de capturas no presente estudo, apresentando três picos populacionais, sendo dois maiores na fase inicial do estudo e um terceiro menor na parte final, todos em outubro (em 2000, 2002 e 2015) e seguidos de uma diminuição abrupta nos meses seguintes (não tão abrupta na parte final do estudo), chegando a desaparecer da área de estudo por alguns meses. Contudo, Loretto (2012), através de um experimento com ninhos artificiais na mesma área de estudo, constatou que a espécie esteve presente durante esse tempo, de forma que nosso método falhou em detectar esses animais em alguns momentos. Martins et al. (2006b) estudando uma população *G.*

microtarsus no cerrado reportaram as maiores densidades entre os meses de dezembro e março, seguidos por uma baixa na densidade nos meses seguintes, atingindo os menores números em setembro, sugerindo que a espécie pode apresentar diferenças em sua variação populacional entre diferentes habitats. Apesar da brusca diminuição do tamanho populacional indicado no presente estudo, e por consequência da biomassa, após o período reprodutivo, não foi observado um padrão semelhante ao encontrado por *M. incanus*. Isso ocorreu provavelmente devido ao baixo número de capturas e aos prolongados períodos de ausência aparente da área de estudo. Além disso, a espécie apresentou uma fraca correlação negativa com SOI com atraso de quatro meses, porém, devido ao baixo sucesso de captura e à complexidade desse fenômeno, não foi possível compreender de que forma essa influência ocorre.

Metachirus nudicaudatus e *P. frenatus* apresentaram repostas semelhantes a precipitação, sendo que esse parâmetro aparenta influenciar negativamente as dinâmicas de tamanho populacional e biomassa com atrasos de oito e 10 meses em ambas as espécies. Essas espécies apresentam tamanhos corporais, pesos e dietas similares (Eisenberg e Wilson, 1981; Fonseca e Kierulff, 1989; Bergallo, 1994). Contudo, esse resultado contraria outros estudos em comunidade de pequenos mamíferos que encontraram respostas opostas e um padrão de flutuações alternado para essas espécies (Fernandez, 1989; Cerqueira et al. 1993; Gentile et al. 2004; Crouzeilles et al. 2010). Nesses estudos, foi observado que *P. frenatus* tem seus picos populacionais durante os meses mais secos, entretanto, *M. nudicaudatus* é comumente capturado em anos mais úmidos (Crouzeilles et al. 2010). Para a segunda espécie, um estudo na mesma área que o presente estudo mostrou que a precipitação exerce uma influência não linear ou lateral na taxa de crescimento populacional, sugerindo que a influência é dependente do tamanho populacional (Ferreira et al. 2015). Esses resultados, portanto, contrariam o que é conhecido para esta espécie e demandam mais atenção em estudos futuros.

As espécies frugívoras (os roedores *R. itoan*, *E. russatus*, *T. dimidiatus* e o marsupial *M. paraguayana*) foram positivamente relacionadas entre si e parecem ser positivamente influenciadas pela precipitação. Um aumento da precipitação está relacionado a um aumento produtividade primária, de forma que há uma maior disponibilidade de frutas para estas espécies (Bergallo e Magnusson, 1999; Lee e Cockburn, 1985). Adicionalmente, a precipitação parece influenciar as espécies de roedores em diferentes tempos. A precipitação com dois e quatro meses de atraso parece exercer maior influência nas dinâmicas de *R. itoan*.

Já *E. russatus* respondeu principalmente com um atraso de quatro meses e *T. dimidiatus* com atraso de seis meses. Estudos que investigaram as estratégias reprodutivas de roedores mostram que estas espécies reproduzem durante todo o ano, mas apresentam picos reprodutivos em momentos diferentes, sendo um seguido do outro (Bergallo e Magnusson, 1999).

Além de *D. aurita* e *G. microtarsus* já citados acima, os marsupiais *M. paraguayana* e *M. nudicaudatus*, e os roedores *R. itoan* e *E. russatus* também apresentaram correlação significativa com SOI. Estudos vêm demonstrando que índices que refletem a variação climática global são melhores preditores quando comparados a parâmetros climáticos locais (Hallet et al. 2004; Post e Stenseth, 1999; Stenseth et al. 2003). Isso parece ser o caso para três das seis espécies que apresentaram influência de SOI no presente estudo. *D. aurita* e *G. microtarsus* foram correlacionados apenas com SOI em suas dinâmicas de tamanho populacional (apesar da influência única da precipitação na dinâmica de biomassa de *D. aurita*, já mencionada anteriormente), enquanto que para *E. russatus* a influência de SOI parece ser mais determinante do que a variação da precipitação local. A influência de SOI já foi demonstrada tanto para marsupiais, quanto para roedores. Magnusson et al. (2010) encontraram associações positivas da densidade populacional do roedor *Necromys lasiurus* com SOI e a extensão do fogo na região, onde a quantidade de chuva sozinha não teve efeitos diretos na densidade. Já em um estudo conduzido no sul do Chile, os autores associaram negativamente anomalias na precipitação com anos de El Niño (valores negativos de SOI), o que influenciou a disponibilidade de recursos para o roedor *Olygoryzomys longicaudatus* (Múrua et al. 2003). Para os marsupiais, Kajin (2008) e Zangrandi (2011) identificaram a influência de SOI para *D. aurita* e *M. incanus*, respectivamente. Contudo, não foi possível identificar os mecanismos de atuação dessa influência.

Apesar da difícil compreensão da influência de SOI, os resultados mostram que esse parâmetro é mais um mecanismo que atua sobre a comunidade de pequenos mamíferos do Garrafão, tendo diferentes efeitos nas espécies que nela ocorrem. *M. paraguayana*, *R. itoan* e *E. russatus* mostraram ser positivamente influenciados por SOI com atraso de seis meses (apesar de que para *E. russatus* a maior influência parece se dar com oito meses de atraso). Sendo essas três espécies primordialmente frugívoras, esse resultado sugere que a variação de SOI também influencia através da disponibilidade de frutos utilizados como recurso alimentar para estas espécies. Além desses, *D. aurita* foi positivamente influenciado por SOI, como já dito anteriormente, porém, com um menor atraso quando comparado às espécies frugívoras.

Já *G. microtarsus* e *M. nudicaudatus* apresentaram respostas negativas. Para esse último, Ferreira et al. (2015) não encontrou influência de SOI na variação da taxa de crescimento da espécie.

Os fatores que determinam a sincronia temporal das populações se contrapõem na comunidade aqui estudada. As diferentes respostas das dinâmicas populacionais das espécies encontradas para os mecanismos ambientais aqui avaliados sugerem que as espécies apresentam dinâmicas únicas ao longo do tempo. Isto é ilustrado pelas autocorrelações e pela baixa correlação entre as dinâmicas das espécies. Esses resultados vão de acordo com estudos que monitoraram populações de roedores a longo prazo em ambientes de pradarias e deserto, que também encontraram poucas correlações significativas (Brady e Slade, 2004; Brown e Heske, 1990), sugerindo que as dinâmicas são governadas por diversos fatores. De fato, o baixo número de correlações (principalmente negativas) entre as espécies e a total ausência de correlações fortes sugere que não há competição forte entre pares de espécies. Porém, ainda não está claro para os ecólogos o quanto o efeito combinado de muitas interações fracas pode se equiparar a, ou sobrepor um pequeno número de interações fortes, sendo essa considerada uma das 100 perguntas fundamentais da ecologia (Sutherland et al. 2013). Por outro lado, a teoria diz que as interações interespecíficas, quando fracas, tendem a aumentar a sincronia. Contudo, a estocasticidade demográfica é sabida por diminuir a sincronia nas comunidades (Loreau e deMazancourt 2008; 2013). Como a maioria das espécies estudadas apresentou, na maior parte do tempo, um baixo número populacional (as exceções foram *D. aurita* e *M. incanus*), é preciso que se leve em consideração a influência da estocasticidade demográfica, uma vez que ela acomete principalmente as pequenas populações (Engen et al. 1998), contribuindo para reduzir a sincronia. Portanto, parece que as dinâmicas de tamanho populacional e biomassa local das espécies de pequenos mamíferos da comunidade do Garrafão não apresentam uma sincronia perfeita ao longo do tempo, sendo provavelmente limitada pela estocasticidade demográfica. Porém, uma vez que a maioria das correlações significativas foram positivas, não seria adequado eliminar esta hipótese, tão pouco sugerir que as dinâmicas são compensatórias (ou assíncronicas).

Apesar de se tratar de uma unidade de conservação, a área do Garrafão consiste em uma área antropizada, com estradas e casas de veraneio, além de ser um local com acesso frequente e muitas vezes intenso de turistas devido à presença de uma cachoeira na área. Aliado a observações em campo, esse fato contribui para a compreensão de que a floresta nesta área está em processo de regeneração e, portanto, em constante mudança, além da falta

de predadores de topo, como foi mencionado por Ferreira et al. (2015). Esses fatores podem favorecer espécies mais generalistas, parece ser o caso para *D. aurita* que é a espécie mais dominante na comunidade e influencia muito a estruturação da comunidade, ainda mais se considerar o fato de que esta espécie pode ser classificada como predador intraguilda ocasional, cuja abundância parece inibir indivíduos de outras espécies (Moura et al. 2009).

Neste estudo eu obtive séries temporais de biomassa local das nove espécies mais abundantes da comunidade de pequenos mamíferos do Garrafão, considerando a detecção imperfeita dos indivíduos. São raros os estudos que investigaram as dinâmicas de biomassa em pequenos mamíferos. Os poucos que o fizeram, utilizaram estimativas obtidas considerando apenas os animais observados e não consideraram os indivíduos presentes na área de estudo, mas não observados (Andersen et al. 1980; Mendel et al. 2008; Sullivan 1998). Isso é devido à dificuldade de obter estimativas confiáveis desse parâmetro, tido por alguns autores como uma melhor representação do uso de recursos e da relevância em termos numéricos de cada espécie dentro de uma comunidade (Ernest e Brown, 2001; Ernest et al. 2008; Houlahann et al. 2007). Os resultados encontrados aqui sugerem que a biomassa local varia de acordo com o tamanho populacional, uma vez que as séries temporais desses dois parâmetros apresentaram correlações positivas muito fortes. Adicionalmente, não encontrei diferenças nas funções de autocorrelação para nenhuma espécie, confirmando que as dinâmicas temporais desses dois parâmetros variam juntas para todas as espécies estudadas. Esses resultados sugerem que um aumento no tamanho populacional local não é compensado pela diminuição da massa média dos indivíduos, ou seja, não há uma compensação intraespecífica entre tamanho populacional e a biomassa local. Mendel et al. (2008), em um estudo na mesma área do presente estudo, observaram que um aumento na densidade de fêmeas de *D. aurita* foi acompanhado por uma redução gradativa na biomassa das mesmas. Dessa forma, os autores sugerem que o aumento do tamanho populacional gera uma compensação para as fêmeas desta espécie, uma vez que os indivíduos têm menos acesso aos recursos alimentares. O mesmo não ocorre para os machos devido à sua maior mobilidade, sobretudo na estação reprodutiva (Mendel et al. 2008). Uma vez que eu não analisei as dinâmicas separando entre sexos, isso não se refletiu na série temporal de *D. aurita*. Portanto, apesar de o presente estudo apresentar indícios de que não há diferenças entre as dinâmicas a longo prazo de tamanho populacional e biomassa para as espécies do Garrafão, estudos mais aprofundados são necessários para confirmar os resultados encontrados.

Considerando que a maior parte dos estudos de dinâmicas de comunidades de vertebrados foi realizada fora do ambiente tropical (*e.g.* Brady e Slade, 2004; Brown e Heske, 1990; Jaksić et al. 1993; Kotler, 1984), sendo pouco o que se sabe a respeito disso em ambiente tropical, o presente estudo abre caminho para uma melhor compreensão dos mecanismos que atuam na estruturação de uma comunidade de pequenos mamíferos em uma floresta tropical. A extensa série de dados de 20 anos de monitoramento permitiu observar que as dinâmicas populacionais das espécies de marsupiais e roedores do Garrafão aparentemente não estão em sincronia, possivelmente devido à estocasticidade demográfica que atua nas espécies menos populosas, uma vez que a competição interespecífica não é forte, mas sim aparentemente difusa. Além disso, foi possível identificar diferentes mecanismos atuando nas dinâmicas das espécies, com diferentes respostas e com variados tempos de atraso, o que ficou evidente uma vez que estas apresentam flutuações populacionais únicas. Esses resultados são importantes para levantar hipóteses e aprofundar a compreensão da estruturação da comunidade. Porém, é importante ter clareza com respeito ao alcance das conclusões. Para compreender a sincronia das dinâmicas populacionais é necessária uma maquinaria estatística complexa que considere a maior variedade de mecanismos estruturadores possível dentro de um modelo (Ranta et al. 2008). Considerando isso, reconheço que os resultados apresentados no presente estudo com relação à sincronia das dinâmicas populacionais não são conclusivos, mas se tratando da primeira abordagem desse tipo a uma comunidade de pequenos mamíferos, é de relevância para detectar algumas tendências que auxiliam na compreensão dos padrões observados ao longo destes 20 anos do monitoramento de pequenos mamíferos do Garrafão.

REFERÊNCIAS

- Andersen DC. 1994. Demographics of small mammals using anthropogenic desert riparian habitat in Arizona. *The Journal of wildlife management*. 445-454.
- Andreo V, Lima M, Provencal C, Priotto J, Polop J. 2009. Population dynamics of two rodent species in agro-ecosystems of central Argentina: intra-specific competition, land-use, and climate effects. *Population ecology*, 51(2): 297-306.
- Antunes PC, Campos MAA, Oliveira-Santos LGR, Graipel ME. 2009. Population dynamics of *Euryoryzomys russatus* and *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia, Cricetidae) in an Atlantic forest area, Santa Catarina Island, Southern Brazil. *Biotemas*. 22(2): 143-151.
- Attias N, Raíces DS, Pessoa FS, Albuquerque H, Jordão-Nogueira T, Modesto TC, Bergallo HDG. 2009. Potential distribution and new records of *Trinomys* species (Rodentia: Echimyidae) in the state of Rio de Janeiro. *Zoologia (Curitiba)* 26(2): 305-315.
- Argot C. 2002. Functional ~~habitat analysis of the~~ **adaptive analysis of the** marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*. 253(1): 76-108.
- Astúa de Moraes D, Santori RT, Finotti R, Cerqueira R. 2003. Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of neotropical opossums (Didelphidae). In: *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials*. Collingwood, Australia. 486p.
- Babkina AM. 2003. *El Niño: overview and bibliography*. Nova Science Publishers Inc, New York, USA.
- Bai Y, Han X, Wu J, Chen Z, Li L. 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature* 431(7005): 181-184.
- Bergallo HDG. 1994. Ecology of a small mammal community in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 29(4): 197-217.
- Bergallo HDG. 1995. Os efeitos da disponibilidade de alimentos e dos fatores climáticos na reprodução, condição, crescimento e uso do espaço por quatro espécies de roedores no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Bergallo HG, Magnusson WE. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*. 80(2): 472-486.
- Bonvicino CR, Oliveira JA, D'Andrea PS. 2008. *Guia dos roedores do Brasil*. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS. 120p.
- Brady MJ, Slade NA. 2004. Long-term dynamics of a grassland rodent community. *Journal of Mammalogy*. 85(3): 552-561.
- Braithwaite RW, Lee AK. 1979. A mammalian example of semelparity. *The American Naturalist*. 113(1): 151-155.

- Brown JH, Heske EJ. 1990. Temporal changes in a Chihuahuan Desert rodent community. *Oikos*. 290-302.
- Brown JH, Nicoletto PF. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *The American Naturalist* 138:1478–1512.
- Brown BL, Downing AL, Leibold MA. 2016. Compensatory dynamics stabilize aggregate community properties in response to multiple types of perturbations. *Ecology*. 97(8): 2021-2033.
- Burnham KP, Anderson DR. 2003. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media.
- Cáceres NC. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum, *Didelphis albiventris*, in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 37(2): 97-104.
- Cáceres NC. 2004. Occurrence of *Conepatus chinga* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) and other terrestrial mammals in the Serra do Mar, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 21(3): 577-579.
- Câmara EMVC; Oliveira LC; Meyer RL. 2003. Occurrence of the mouse opossum, *Marmosops incanus* in Cerrado “stricto sensu” area, and new locality records for the Cerrado and Caatinga biomes in Minas Gerais State, Brazil. *Mammalia*. 67(4): 617-619.
- Carvalho FMV, Pinheiro PS, Fernandez FAS, Nessimian JL. 1999. Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 1(1): 91-101.
- Cerqueira R, 1985. The distribution of *Didelphis* in south america (Polyprotodontia, Didelphidae). *Journal of Biogeography*. 12: 135–145.
- Cerqueira R. 1988. Modelos de estações reprodutivas em mamíferos. *Anais do Encontro de Ecologia Matemática. Laboratório Nacional de Computação Científica Rio de Janeiro*.
- Cerqueira R. 2004. Fatores ambientais e a reprodução de marsupiais e roedores no leste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*. 63:29-39.
- Cerqueira R. 2005. Fatores ambientais e a reprodução de marsupiais e roedores no leste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 63(1): 29-39.
- Cerqueira R, Gentile R, Fernandez FAS, D’andrea PS. 1993. A five-year population study of an assemblage of small mammals in Southeastern Brazil. *Mammalia*. 57(4): 507-518.
- Cerqueira R, Lemos B. 2000. Morphometric differentiation between Neotropical black eared opossums *Didelphis marsupialis* and *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia*. 64: 319-327.
- Cerqueira R, Tribe CJ. 2007. Genus *Didelphis* Linnaeus, 1758. *Mammals of South America*. 1: 17-25.

- Cerqueira R, Fernandez FAS, Quintela MFS. 1990. Mamíferos da restinga de Barra de Maricá. *Papeis Avulsos de Zoologia*. 37: 141-157.
- Cerqueira R, Diniz A, Ferreira MS, Kajin M, Santana A, Vieira MV, Zangrandi PL. 2012. Dependência da densidade é o fator governante na dinâmica de populações de cinco espécies de marsupiais da Mata Atlântica. *Anais do 10º Encontro de Pesquisadores do Parque Nacional da Serra dos Órgãos*.
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*. 159(1): 1-23.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*. 31(1): 343-366.
- Clements FE. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (No. 242). Carnegie Institution of Washington.
- Cochrane MA, Barbe, P. 2009. Climate change, human land use and future fires in the Amazon. *Global Change Biology*. 15(3): 601-612.
- Cole L. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29:103–137.
- Connor EF, Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology*. 1132-1140.
- Cooch E, White G. 2004. Program MARK. Analyses of data from marked individuals. A gentle introduction. 3ª edição. <http://www.cnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm>. Acessado em: 16/04/2016
- Costa BMA, Geise L, Pereira LG, Costa LP. 2011. Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*. 92(5): 945–962.
- Crouzeilles R, Barros CS, Fernandez FA. 2010. *Philander frenatus* e *Metachirus nudicaudatus*: competição ou necessidades ecológicas diferentes na Floresta Atlântica?. *Mastozoología neotropical*. 17(1): 135-140.
- Cunha AA, Vieira MV. 200. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Zoology*. 258(4): 419–426.
- Davis EG, Naghettini M. 2000. Regional Analysis of Intensity-Duration-Frequency of Heavy Storms Over the Brazilian State of Rio de Janeiro. In: *Building Partnerships*. ASCE. 1-10.
- Diamond JM. 1975. Assembly of species communities. In: Cody ML & JM Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 342-444.

- Eisenberg JF, Redford KH. 1999. The new world marsupials (Didelphimorphia, Paucituberculata and Microbiotheria). In: *Mammals of the neotropics – The central neotropics*, Vol. 3 (Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil). The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Eisenberg, JF, Wilson, DE. 1981. Relative brain size and demographic strategies in didelphid marsupials. *The American Naturalist*, 118(1), 1-15.
- Engen S, Bakke Ø, Islam A. 1998. Demographic and environmental stochasticity-concepts and definitions. *Biometrics*: 840-846.
- Ernest SM, Brown JH. 2001. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology*. 82(8): 2118-2132.
- Ernest SM, Brown JH, Thibault KM, White E, Goheen JR. 2008. Zero sum, the niche, and metacommunities: long-term dynamics of community assembly. *The American Naturalist*. 172(6): 257-269.
- Fernandez FAS. 1989. Dinâmica de populações e uso do espaço e do tempo em uma comunidade de pequenos mamíferos na restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- Fernandez FAS, 1995. Métodos para estimativas de parâmetros populacionais por captura, marcação e recaptura. *Oecologia Brasiliensis*. 2(1): 1-26.
- Fernandez FAS, Pires A. 2006. Perspectivas para a sobrevivência dos marsupiais brasileiros em fragmentos florestais: o que sabemos o que ainda precisamos aprender? In: Cáceres, N.C. & Monteiro-Filho. E.L.A. *Os marsupiais do Brasil*. Editora UFMS. Campo Grande, MS. 191-201.
- Ferreira 2011. Dinâmica de população e padrão de atividade do marsupial *Metachirus nudicaudatus* (Desmarest, 1817) em Mata Atlântica, no PARNA Serra dos Órgãos, RJ. Departamento de Ecologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Ferreira MS, Kajin M, Cerqueira R, Vieira MV. 2015. Marsupial population dynamics in a tropical rainforest: intraspecific competition and nonlinear effect of rainfall. *Journal of Mammalogy*. 97(1): 121-127.
- Figueiredo MS, Barros CS, Delciello AC, Guerra EB, Cordeiro-Estrela P, Kajin M, Alvarez MR, Asfora PH, Astúa D, Bergallo HG, Cerqueira R, Geise L, Gentile R, Grelle CEV, Iack-Ximenes GE, Oliveira LC, Weksler M, Vieira M. 2017. Abundance of small mammals in the Atlantic Forest (ASMAF): a data set for analyzing tropical community patterns. *Ecology*: 98(11): 2981.
- Fischer JM, Frost TM, Ives AR. 2001. Compensatory dynamics in zooplankton community responses to acidification: measurement and mechanisms. *Ecological Applications*. 11(4): 1060-1072.

- Fonseca SD, Cerqueira R. 1991. Water and salt balance in a South American marsupial, the Gray Four-eyed Opossum (*Philander opossum*). *Mammalia*. 55(3): 421-432.
- Fonseca GAB, Keirulff, MCM. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic forest small mammals. *Bulletin of Florida Museum of Natural History* 34: 99-152.
- Fonseca GAB, Robinson JG. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation*. 53: 265-294.
- Franklin DC, Whelan PI. 2009. Tropical mosquito assemblages demonstrate 'textbook' annual cycles. *PloS one*. 4(12): e8296.
- Freitas SR, de Moraes DA, Santori RT, Cerqueira R. 1997. Habitat preference and food use by *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a restinga forest at Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*. 57:93-98.
- Gardner AL, Dagosto M. 2007. Tribe Metachirini. In: Gardner AL. *Mammals of South America. Volume 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Geise L, Astúa D. 2009. Distribution extension and sympatric occurrence of *Gracilinanus agilis* and *G. microtarsus* (Didelphimorphia, Didelphidae), with cytogenetic notes. *Biota Neotropica*. 9(4), 269-276.
- Gentile R, Fernandez FAS. 1999. Influence of habitat structure on a streamside small mammal community in a Brazilian rural area. *Mammalia*. 63(1): 29-40.
- Gentile R, D'Aandrea OS, Cerqueira R, Maroja LS. 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.
- Gleason, H.A. (1927). Further Views on the Succession-Concept. *Ecology*, 8(3): 299-326.
- Gonzalez, A., & Loreau, M. (2009). The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 393-414.
- Grelle CEV. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 38(2): 81-85.
- Grelle, C. E. D. V., and Q. S. Garcia. 1999. Potential dispersal of *Cecropia hololeuca* by the common opossum (*Didelphis aurita*) in Atlantic forest, southeastern Brazil. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 54:327-332.
- Graipel ME, Cherem JJ, Monteiro-Filho ELA, Glock L. 2006. Dinâmica populacional de marsupiais e roedores no Parque Municipal da Lagoa do Peri, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. *Mastozoología Neotropical*. 13: 31-49.

- Graipel ME, Hernández MIM, Salvador C. 2014. Evaluation of abundance indexes in open population studies: a comparison in populations of small mammals in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 74(3): 553-559.
- Hallett TB, Coulso, T, Pilkington JG, Clutton-Brock TH, Pemberton JM, Grenfell BT. 2004. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*. 430(6995): 71.
- Hingst E, D'Andrea PS, Santori RT, Cerqueira R. 1998. Breeding of *Philander frenata* (Didelphimorphia, Didelphidae) in captivity. *Laboratory Animals*. 32: 434-438.
- Houlihan, JE, Currie DJ, Cottenie K, Cumming GS, Ernest SKM, Findlay CS, McArdle BH. 2007. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(9): 3273-3277.
- Hubbell, SP. 2001. *The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Huggins RM. 1991. Some practical aspects of a conditional likelihood approach to capture experiments. *Biometrics*. 725-732.
- IBGE. 1991. *Manual técnico da vegetação brasileira 1ª ed.*, Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Jaksic FM (2001) Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography*. 24: 241-250.
- Jaksić FM, Feinsinger P, Jiménez JE. 1993. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid Neotropical site. *Oikos*. 87-96.
- Kajin M. 2008. *Demografia , dinâmica e genética de populações de Didelphis aurita (Marsupialia , Didelphidae) na Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- Keeling CD, Whorf TP, Wahlen M, van der Plicht J. 1995. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature*. 357.666-670.
- Kelt DA, Taper ML, Meserve PL. 1995. Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals. *Ecology*. 76(4): 1283-1296.
- Kendal LK, Nichols JD, Hines JE. 1997. Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's Robust Design. *Ecology*, 78(2): 563-578.
- Kotler BP. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology*. 65(3): 689-701.
- Krebs CJ. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*. 36(3):239-73.
- Laake JLR. 2013. Code for Mark Analysis. R Package 'RMark'. Version 2.2.13.
- Lande R, Engen S, Saether BE. 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford University Press on Demand.

- Lee AK, Cockburn A. 1985. *Evolutionary Ecology of Marsupials*. Cambridge University Press, London.
- Leiner NO, Setz EZ, Silva WR. 2008. Semelparity and factors affecting the reproductive activity of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*. 89(1): 153-158.
- Leite YLR, Costa LP, Stallings JR. 1996. Diet and vertical space use of sympatric opossums in a Brazilian Atlantic Forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 453-440.
- Liesenjohann M, Liesenjohann T, Trebaticka L, Haapakoski M, Sundell J, Ylönen H, Eccard JA. 2011. From interference to predation: type and effects of direct interspecific interactions of small mammals. *Behavioral ecology and sociobiology*. 65(11): 2079-2089.
- Likens GE. 1989. *Long-Term Studies in Ecology. Approaches and Alternatives*. Springer-Verlag, New York.
- Lindenmayer DB, Likens GE, Andersen A, Bowman D, Bull CM, Burns E, Lowe AJ. 2012. Value of long ~~Australian Ecology~~ *Australian Ecology*. 37(7): 745-757.
- Lopez LCS, Figueiredo MSL, Fracasso MPA, Mesquita DO, Anjos UU, Grelle CEV. 2016. The role of local versus biogeographical processes in influencing diversity and body-size variation in mammal assemblages. *Ecology and Evolution* 6:1447–1456.
- Loreau M, de Mazancourt C. 2008. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist*. 172(2): 48-66.
- Loreau M, de Mazancourt C. 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology letters*. 16: 106-115.
- Loretto D. 2012. *Ecologia de pequenos mamíferos arborícolas: estado do conhecimento, métodos de amostragem e estudo populacional, com ênfase no bioma da Mata Atlântica*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- Loretto D, Vieira MV. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy*, 86(2): 287-293.
- Loretto D, Vieira MV. 2008. Use of space by the marsupial *Marmosops incanus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Atlantic Forest, Brazil. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*. 73(4): 255-261.
- Loretto D, Vieira MV. 2011. Artificial nests as an alternative to studies of arboreal small mammal populations: a five-year study in the Atlantic Forest, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 28(3): 388-394.
- Lorini ML, Oliveira JA, Persson VG. 1994. Annual age structure and reproductive patterns in *Marmosa incana* (Lund, 1841) (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalian Biology (Zeitschrift für Säugetierkunde)*. 59: 65-73.
- Macedo J, Loretto D, Vieira MV, Cerqueira R. 2006. Classes de desenvolvimento em marsupiais: um método para animais vivos. *Mastozoologia Neotropical*. 13(1) :133-136.

- Macedo J. 2007. Reprodução, fator de condição e dinâmica temporal de uma população do marsupial didelfídeo *Marmosops incanus* na Serra dos Órgãos. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Macedo J, Loretto D, Mello MCS, Freitas SR, Vieira MV, Cerqueira R. 2007. História Natural dos mamíferos de uma área perturbada do Parque Nacional da Serra dos Órgãos. In: C. Cronemberger, EB. Viveiros De Castro (Eds.). Ciência e Conservação na Serra dos Órgãos. Brasília: Ibama.166-181.
- Magnusson WE, Layme VM, LIMA AP. 2010. Complex effects of climate change: population fluctuations in a tropical rodent are associated with the southern oscillation index and regional fire extent, but not directly with local rainfall. *Global Change Biology*. 16(9): 2401-2406.
- Magurran AE. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford.
- Mangan SA, Adler GH. 1999. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats (*Proechimys semispinosus*) in eight isolated populations. *Journal of Tropical Ecology* 15:779–790.
- Mangan SA, Adler GH. 2000. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by terrestrial and arboreal small 531 mammals in a panamanian cloud forest. *Journal of Mammalogy*. 81: 563–570.
- De Marco Jr, P. 2006. Um longo caminho até uma Teoria unificada para a ecologia. *Oecologia brasiliensis*, 10: 120-126.
- Martins EG, Bonato V. 2004. On the diet of *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia, Didelphidae) in an Atlantic rainforest fragment in southeastern Brazil. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*. 69(1): 58-60.
- Martins EG, Bonato V, Da-Silva CQ, Dos Reis SF. 2006a. Partial semelparity in the neotropical didelphid marsupial *Gracilinanus microtarsus*. *Journal of Mammalogy*. 87(5): 915-920.
- Martins EG, Bonato V, Da-Silva CQ, Dos Reis SF. 2006b. Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology*. 22(4): 461-468.
- McPhaden MJ. 2004. Evolution of the 2002/03 El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society*. 85: 677-695.
- Mendel SM, Vieira, MV, Cerqueira R. 2008. Precipitation, litterfall, and the dynamics of density and biomass in the black-eared opossum, *Didelphis aurita*. *Journal of Mammalogy*, 89(1), 159-167.
- MMA. 2002. Biodiversidade Brasileira – Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias para Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de benefícios da Biodiversidade Brasileira, Brasília, DF: MMA/SBF
- Morris DW. 2005. On the roles of time, space and habitat in a boreal small mammal assemblage: predictably stochastic assembly. *Oikos* 109(2): 223-238.

- Moura MC, Vieira MV, Cerqueira R. 2009. Occasional intraguild predation structuring small mammal assemblages: the marsupial *Didelphis aurita* in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral ecology*, 34(5): 481-489.
- Múrua R, González LA, Lima M. 2003. Second-order feedback and climatic effects determine the dynamics of a small rodent population in a temperate forest of South America. *Population Ecology* 45: 19-24.
- Mutshinda CM, O'Hara RB, Woiwod IP. 2009. What drives community dynamics?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1669): 2923-2929.
- Mustrangi MA, Patton JL. 1997. *Phylogeography and systematics of the slender mouse opossum Marmosops (Marsupialia, Didelphidae)*. University of California Press.
- Nimer E. 1989. *Climatology of Brazil*. IBGE. Department of Natural Resources and Environmental Studies, Rio de Janeiro.
- Oliveira RC, Rozental T, Alves-Corrêa AA, D'Andrea PS, Schatzmayr HG, Cerqueira R, Lemos ERS. 2004. Study of hantavirus infection in captive breed colonies of wild rodents. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 99:575–576.
- Paglia AP, da Fonseca GA, Rylands AB, Herrmann G, Aguiar LM, Chiarello AG, Mendes SL. 2012. Lista anotada dos mamíferos do Brasil 2ª Edição Annotated checklist of Brazilian mammals. *Occasional Papers in Conservation Biology*.
- Passamani M. 2000. Análise da comunidade de marsupiais em Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*. 11(12): 215-228.
- Passamani M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill forest. *Mammalia*. 59(2): 276-279.
- Patton JL, Costa LP. 2003. Molecular phylogeography and species limits in rainforest didelphid marsupials of South America. In: Jones, M.A.; Dickman, C.R., Archer, M. (eds). *Predators with Pouchs: the biology of carnivorous marsupials*. Melbourne: CSIRO Press. P. 63-81
- Paste RF, Voltolini JC. 2013. Associação entre a estrutura da vegetação e a abundância de marsupiais e roedores no Parque Estadual da Serra do Mar. *Revista Biociências*. Taubaté. 19 (2). 72-82.
- Pellegatti-Franco F, Gnaspini P. 1996. Use of caves by Philander opossum (Mammalia: Didelphidae) in southeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*. 39 (19): 351-364.
- Pereira, HM, Navarro LM, Martins IS. 2012. Global biodiversity change: the bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, 37.
- Pine RH, Dalby PL, Matson JO. 1985. Ecology, postnatal development, morphometrics and taxonomic status of the short-tailed opossum, *Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Annals of the Carnegie Museum* 54: 195-231.

Pinheiro PS, Carvalho FMV, Fernandez FAS, Nessimian JL. 2002): Diet of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic forest in southeastern Brazil. *Studies of Neotropical Fauna and Environment*. 37: 213–218.

Pinotti BT, Naxara L, Pardini R. 2011. Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 46(1): 1-9.

Pires ADS, Fernandez FADS. 1999. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest fragments in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 15(03): 279-290.

Pires AS, Koeler Lira P, Fernandez FAS, Schittini GM, Oliveira LC. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*. 108(2): 229–237.

Plano de Manejo do Parque Nacional Serra dos Órgãos. Resumo executivo. <http://www.icmbio.gov.br/parnaserradosorgaos/images/stories/conparnasao/Resumo-Executivo.pdf>. Acessado em 02/03/2016.

Pollock KH. 1982. A Capture-Recapture design robust to unequal probability of capture. *The Journal of Wildlife Management*. 46(3): 752-757.

Pollock KH, Nichols JD, Brownie C, Hines JE. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*. 107.

Post E, Stenseth NC. 1999. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80: 1322–1339.

Prevedello JA, Mendonça AF, Vieira MV. 2008. Uso do espaço por pequenos mamíferos: uma análise dos estudos realizados no Brasil. *Oecologia Brasiliensis*. 12(4): 610-625.

Previtali MA, Meserve PL, Kelt DA, Milstead WB, Gutierrez JR. 2010. Effects of more frequent and prolonged El Niño events on life and slow ~~reproducing~~ *Conservation Biology*. 24(1): 18-28.

-history pa

Pyare S, Longland WS. 2001. Patterns of ectomycorrhizal-fungi consumption by small mammals in remnant old-growth forests of the Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy*, 82(3): 681-689.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em <<http://www.Rproject.org>>

Rademaker V, Cerqueira R. 2006. Variation in the latitudinal reproductive patterns of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Austral Ecology*. 31(3): 337-342.

Raíces, DSL, Bergallo HG. 2008. Taxa de germinação de sementes defecadas pelos marsupiais *Didelphis aurita* e *Micoureus paraguayanus* (Mammalia, Didelphimorphia) no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. 33-42. In: *Ecologia de Mamíferos*. Londrina. 167p.

- Ranta E, Kaitala V, Fowler S, Laakso J, Ruokolainen L, O'hara R. 2008. Detecting compensatory dynamics in competitive communities under environmental forcing. *Oikos*. 117(12): 1907-1911.
- Ropelewski CH, Halpert MS. 1987. Global and regional scale precipitation pattern associated with the El Niño/Southern Oscillation. *Monthly Weather Review*. 115: 1606-1626.
- Rossi RV, Brandão MV, AP Carmignoto CM, Cherem J. 2012. Diversidade morfológica e taxonômica de marsupiais didelfídeos, com ênfase nas espécies brasileiras. 23-72. Em: Cáceres NC. Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação Ed. UFMS. Campo Grande.
- Santana AM. 2012. Estudos de longa duração de pequenos mamíferos: Perspectiva histórico-mundial e a ecologia populacional da espécie *Marmosa paraguayana* (Tate, 1931) como estudo de caso. Departamento de Ecologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Santori RT, Astúa de Moraes D, Cerqueira R. 1996. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* (E. Geoffroy, 1803) and *Didelphis aurita* (Wied, 1826) (Marsupialia, Didelphoidea). *Mammalia*. 59: 511-515
- Santori RT, Astúa de Moraes D, Grelle CEV, Cerqueira R. 1997. Natural Diet at Restinga Forest and Laboratory Food Preferences of the Opossum *Philander frenata* in Southeastern Brazil. *Studies of Neotropical Fauna and Environment*. 32:12-16.
- Shanker K. 2001. The role of competition and habitat in structuring small mammal communities in a tropical montane ecosystem in southern India. *Journal of Zoology*. 253(1): 15-24.
- Sikes RS, Gannon WL. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*. 92(1): 235-253.
- Simas JF. 2017. Dinâmica populacional e reprodução do roedor *Rhipidomys itoan* (Costa, 2011) em uma área de Mata Atlântica no Parque Nacional da Serra dos Órgãos - RJ. Departamento de Ecologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Smith TB, Purcell J, Barino JF. 2007. The rocky intertidal biota of the Florida Keys: fifty-two years of change after Stephenson and Stephenson (1950). *Bulletin of Marine Science*. 1-19.
- Stallings JR. 1989. Small mammals inventories in a Eastern Brazilian park. *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences* .34: 153-200.
- Stenseth NC, Ottersen G, Hurrell JW, Mysterud A, Lima M, Chan KS, Ådlandsvik B. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1529): 2087-2096.
- Stephens RB, Hocking DJ, Yamasaki M, Rowe RJ. 2016. Synchrony in small mammal community dynamics across a forested landscape. *Ecography*. 40(10):1198-209.

- Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, Beissinger SR, Benton T, Cameron DD, Hails RS. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*. 101(1): 58-67.
- Szalay FS. 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and Analysis of Osteological Characters*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Teixeira BRN, Loureiro L, Strecht R, Gentile R, Oliveira C, Guterres A, Fernandes J, Mattos LHBV, Raboni SM, Rubio G, Bonvicino CR, Dos Santos CND, Lemos ERS, D'Andrea PS. 2014. Population ecology of hantavirus rodent hosts in Southern Brazil. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 91:249–257.
- Thibaut LM, Connolly SR, Sweatman HP. 2012. Diversity and stability of herbivorous fishes on coral reefs. *Ecology*, 93(4), 891-901. dynamics in competitive communities under environmental forcing. *Oikos*. 117(12): 1907-1911.
- Tilman D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101(30): 1854–61.
- Tredennick AT, de Mazancourt C, Loreau M, Adler PB. 2017. Environmental responses, not species interactions, determine synchrony of dominant species in semiarid grasslands. *Ecology*. 98(4): 971-981.
- Turchin P. 2003. *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Monographs in Population Biology. Vol. 35. Princeton University Press, Princeton/Oxford.
- Valdivia, N., González, A. E., Manzur, T., & Broitman, B. R. (2013). Mesoscale variation of mechanisms contributing to stability in rocky shore communities. *PloS one*, 8(1), e54159.
- Vasseur DA, Gaedke U, McCann KS. 2005. A seasonal alternation of coherent and compensatory dynamics occurs in phytoplankton. *Oikos*. 110(3): 507-514.
- Vasseur DA, Fox JW, Gonzalez A, Adrian R, Beisner BE, Helmus MR, Miller E. 2014. Synchronous dynamics of zooplankton competitors prevail in temperate lake ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B*. 281(1788)
- Vasseur DA, Gaedke U. 2007. Spectral analysis unmasks synchronous and compensatory dynamics in plankton communities. *Ecology*, 88(8): 2058-2071.
- Vieira EM, Monteiro-Filho EL. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 19(5): 501-507.
- Vieira EM, Izar P. 1999. Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant ecology*, 145(1): 75-82.
- Vieira MV. 1997. Body size and form in two Neotropical marsupials, *Didelphis aurita* and *Philander opossum* (Marsupialia: Didelphidae). *Mammalia*. 61(2): 245–254.
- Vieira EM, Pizo MA, Izar P. 2003. Fruit and seed exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. *Mammalia*, 67(4): 533-540.

Walter H. 1986. Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global. In Vegetação e zonas climáticas: tratado de ecologia global. EPU.

Wilson WG, Lundberg P. 2006. Non ecosystem function and diversity from linearized consumer–resource interactions. *Oikos*, 114(1): 71-83. -neutral co

Zangrandi PL. 2011. Fatores endógenos e exógenos na demografia de *Marmosops incanus* (Didelphimorphia, Didelphidae). Departamento de Ecologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Zuidema PA, Baker PJ, Groenendijk P, Schippers P, van der Sleen P, Vlam M, Sterck F. 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science*. 18(8): 413-419.