



FERNANDO A. S. FERNANDEZ

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

ORIENTADOR: DR. AUGUSTO SHYNIA ABE

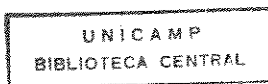
ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA TESE
DEFENDIDA PELO CANDIDATO FERNANDO A. S. FERNANDEZ
E APROVADA PELA COMISSÃO JULGADORA.

CAMPINAS 7. DE ABRIL DE 1989

Tese Apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade
Estadual de Campinas para a
Obtenção do Grau de Mestre em
Biologia (Ecologia)

CAMPINAS

1989



Esta tese é dedicada ao meu pai, Jorge Fernandez, que muito gostaria de tê-la vista pronta;

A minha mãe, Iza Fernandez, que nunca me deixou faltar seu infinito amor e incansável dedicação;

A Maria Alice (Rodentia), amada, amiga e companheira inesquecível, que esteve sempre ao meu lado nos momentos mais felizes e nos mais difíceis ao longo destes três anos.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Augusto Shynia Abe, em quem tive a felicidade de encontrar não apenas um orientador competente e dedicado, com quem pude contar em todos os momentos, como também um ser humano maravilhoso.

Ao Prof. Rui Cerqueira, pelo apoio dado a este projeto de várias maneiras, pelas inúmeras discussões sempre tão enriquecedoras, e por ter, mais que qualquer outra pessoa, me ensinado o que é fazer ciência.

Ao Prof. Ivan Sazima, pelo estímulo e interesse por este trabalho, pelas críticas atentas e perspicazes, e por algumas sugestões valiosas.

Ao Prof. João Vasconcellos Neto, pelas extensas e meticulosas críticas a esta tese, que foram muito úteis.

A Maria Alice S. Alves pelas leituras críticas do manuscrito, pela ajuda com as figuras e sobretudo pelo carinho e companheirismo em todas as horas.

Ao Prof. Ricardo Iglésias Rios pela confiança em mim que sempre demonstrou e pelo decidido apoio em alguns momentos cruciais.

Ao Prof. Roberto Brandão Cavalcanti pelas discussões e sobretudo pelo estímulo e amizade ao longo destes anos.

Aos Profs. Rodney Bassanezzi, Paulinho "Niterói" e Gabriela Stangehaus pela valiosa ajuda com a matemática. Em especial ao Rodney pelo contagiante entusiasmo e pelo apoio e amizade constantes.

Ao Prof. William Magnusson pela cuidadosa análise e críticas perspicazes ao meu método do uso do tempo.

Ao Prof. Raimundo P. B. Henriques pelas sugestões sobre a classificação da vegetação de Barra de Maricá.

Aos Profs. Woodruff W. Benson, Miguel Petrere Jr., Theodore Fleming e D. John Anderson pelas críticas e sugestões em diversas etapas desta tese.

Aos Profs. Pedro M. Linardi, Ângelo P. do Prado e Donald Gettinger pela ajuda na identificação dos parasitas. Em especial ao Don pela amizade e estímulo.

A Prof. Maria de Fátima D. Motta e ao pessoal de Manguinhos por terem me ensinado a tatuar os marsupiais.

Ao Prof. Mário de Vivo pela identificação dos saguis.

Ao Prof. Rogério Parentoni Martins pelo estímulo e vivo entusiasmo pelas discussões sobre ecologia evolutiva.

A todos os colegas e amigos do Laboratório de Vertebrados da UFRJ pela ajuda no trabalho de campo, sem a qual esta tese não poderia ter sido realizada: Helena Bergallo, Carlos R. Sorensen, Clézio Kleske, Stella M. S. Franco, Sandra Guapyassú, Ricardo Santori, Erika D. Hingst, Mônica Périssé, Carlos A. Caetano, Paulo S. D'Andrea, Diana Levacov & Xerox, Aline Fagundes, João A. Oliveira, Leila M. Pessoa e João C. Miranda.

Aos "mamólogos" da UNICAMP, Marcus Vinicius, Emygdio Monteiro Filho e Eleonore Setz Benson pela troca de informações e pelo estímulo. Em especial ao Marquinho e

também ao P. C. (Paulo Cesar ou Personal Computer ?) Motta por terem permitido o uso de seu programa "tamanho.pop".

A minha primeira "cria" (se posso dizer assim), Simone J. De Sordi, pelo estímulo, amizade e carinho, que nunca irei esquecer.

Ao Fred, amigo muito especial, e ao pessoal de Souza e Cia. (Nena, Paulo, Cláudia, Monique e Fernando) pela amizade e apoio em todos os momentos ao longo destes anos. Ao Fred também por ter feito as fotografias desta tese.

A Cláudia Magalhães ("Caixinha") pela amizade e simplesmente por ser a pessoa maravilhosa que é.

A todos os restantes amigos da UNICAMP, por tanta força e bons momentos ao longo destes anos: José Eugênio, Silvana, Martinho, Dulce, Mônica, Alpina, Eduardo, Paulinho, João Semir; Derry, Gis e os outros saudáveis loucos do MUB; e muitos outros, numerosos demais para mencionar, mas importantes demais para esquecer.

A Cláudia Horta de Almeida pela amizade e carinho especiais, pela valiosa ajuda na maratona final, e pelo exemplo da sua infinita garra.

Ao Chris\ Tribe, sempre amigo mesmo a um oceano de distância.

A todo o pessoal do Laboratório de Ecologia de Vertebrados da UFRJ pela amizade e apoio durante as etapas finais desta tese. Em especial à Erika Drummond Hingst pela revisão do manuscrito e por uma amizade muito enriquecedora, à Ângela Maria Marcondes pelo dedicado e eficiente apoio em

todos os aspectos da infra-estrutura, ao Paulo S. D'Andrea, ao Mário A. Silva Neto e à Mônica Périssé pelas discussões e à Larissa Flavoni ("Galictis") pela ajuda com a bibliografia.

A meus pais, Jorge e Iza, e ao meu irmão, Marcos, pelo apoio em muitos momentos.

Ao Jethro Tull pela inspiração.

A UFRJ e à UNICAMP, por terem colocado à minha disposição vários itens de infra-estrutura utilizados neste trabalho.

Ao CNPq, FINEP, Fundação Universitária José Bonifácio e DEPEG/UFRJ pelos auxílios que possibilitaram o trabalho de campo, via Laboratório de Ecologia de Vertebrados - UFRJ. À FINEP também pelo salário de pesquisador durante as etapas finais deste projeto.

Aos órgãos financiadores, CNPq e CAPES, pelas bolsas que me foram concedidas. Em especial à UNICAMP por ter me distinguido com uma bolsa de Incentivo Acadêmico, o que muito me honrou.

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi estudar uma comunidade de pequenos mamíferos na restinga de Barra de Maricá, no estado do Rio de Janeiro. Foram estudados vários aspectos da dinâmica de populações das espécies mais comuns na área, bem como padrões de uso do espaço (áreas de vida e distribuições espaciais) e uso do tempo (horários de atividade).

Numa área de vegetação densa (mata de restinga), aproximadamente no centro do cordão arenoso primário de Barra de Maricá, foi marcada uma grade de um hectare, mais linhas de avaliação totalizando seis hectares. Neste local um estudo de marcação e recaptura foi desenvolvido entre janeiro de 1986 e outubro de 1987.

Quatro espécies foram capturadas com frequência na área (os marsupiais *Philander opossum* e *Didelphis aurita* e os roedores *Akodon arviculoides* e *Proechimys iheringi*). Outras cinco foram capturadas raramente ou observadas (*Metachirus nudicaudatus*, *Felis catus*, *Sphiggurus insidiosus*, *Callithrix jacchus* e *Sylvilagus brasiliensis*). Entre outras observações de campo sobre estas espécies, foi verificada autotomia da cauda e locomoção aos saltos em *P. iheringi*, e uso de abrigos temporários no folheto por *A. arviculoides*.

As densidades populacionais médias estimadas foram: *P. opossum*, 3,04 indivíduos/ha; *D. aurita*, 0,57 ind/ha; *A. arviculoides*, 2,30 ind/ha; *P. iheringi*, 2,23 ind/ha. A reprodução dos marsupiais é estacional; no caso dos roedores não há evidências conclusivas sobre isso. *P. iheringi* apresenta maior longevidade e substituição de populações mais lenta que *A. arviculoides* e *P. opossum*. A relação entre a reprodução e a estrutura etária da população só é nítida no caso de *P. opossum*.

Não há nenhuma evidência de estacionalidade nas flutuações populacionais das espécies mais frequentes, nem de correlações entre suas densidades. No segundo ano do estudo, no entanto, ocorreu um nítido declínio da população de *P. opossum* e o aparecimento de uma outra cuíca de porte equivalente, *M. nudicaudatus*. Não foi possível avaliar se os dois fenômenos estão relacionados.

A espécie com maior área de vida média foi o gambá, *D. aurita* (1,29 hectares), seguindo-se *P. iheringi* (0,36 ha), *P. opossum* (0,32 ha) e *A. arviculoides* (0,18 ha). Parece haver mudanças estacionais de área de vida nesta última espécie.

Todas as espécies evitam as áreas abertas na mata de restinga, mas mesmo dentro da área efetivamente utilizável os roedores mostraram preferências definidas de habitat. *P. opossum* e *D. aurita* sobem em árvores ocasionalmente, mas os dois roedores mais comuns são exclusivamente terrestres. Há evidência de mudanças estacionais nas distribuições das espécies, mas não de segregação espacial entre elas. Foi encontrada correlação entre a altura da vegetação e a densidade total de pequenos mamíferos.

O estudo dos horários de atividade indicou que *P. opossum* é noturno, mas os roedores *A. arviculoides* e *P. iheringi* tem atividade crepuscular. A evidência é pouco conclusiva para *D. aurita*.

De modo geral, a comunidade de mamíferos da mata de restinga em Barra de Maricá parece ser composta de espécies típicas da Floresta Atlântica, mas com uma riqueza menor de espécies. Há poucas evidências, até o momento, de que as interações bióticas entre os mamíferos tenham um papel importante na estruturação desta comunidade.

SUMMARY

The goal of this work was to study a community of small mammals at the "restinga" of Barra de Maricá, in Rio de Janeiro state. Several aspects of population dynamics of the most frequent species were studied, as well as patterns in the use of space (home ranges and spacial distributions) and use of time (activity patterns).

An 1 ha grid, plus assessment lines covering 6 ha altogether, were marked in an area of dense vegetation ("mata de restinga") at the center of the primary sand barrier in Barra de Maricá. At this point a mark-recapture study was performed from January, 1986 to October, 1987.

Four species have been caught frequently in the area (the marsupials *Philander opossum* and *Didelphis aurita* and the rodents *Akodon arviculoides* and *Proechimys iheringi*). Five other have been caught few times or only observed (*Metachirus nudicaudatus*, *Felis catus*, *Sphiggurus insidiosus*, *Callithrix jacchus* and *Sylvilagus brasiliensis*). Field observations on these species included tail autotomy and hopping locomotion in *P. iheringi*, and use of temporary hideouts in litter by *A. arviculoides*.

The estimated average population densities were: *P. opossum*, 3,04 individuals/ha; *D. aurita*, 0,57 ind/ha; *A. arviculoides*, 2,30 ind/ha; *P. iheringi*, 2,23 ind/ha. Marsupials breed seasonally; there is no conclusive evidence about it for the rodents. *P. iheringi* shows greater longevity and slower population replacement than *P. opossum* and *A. arviculoides*. The relationship between breeding and age structure was clear only in the case of *P. opossum*.

There is no evidence of seasonality in the population fluctuations of the most common species, nor correlations among their densities. However, during the second year of the study there was a marked decline in the population of *P. opossum* and the appearance of another opossum of similar size, *M. nudicaudatus*. It has not been possible to know whether these two phenomena are related.

The species with greatest average home range was the opossum, *D. aurita* (1,29 ha), followed by *P. iheringi* (0,36 ha), *P. opossum* (0,32 ha) and *A. arviculoides* (0,18 ha). There seems to be seasonal shifts in home ranges in this last species.

All species avoid open areas in "mata de restinga", but even within the area of effective use the rodents show rather marked habitat preferences. Both marsupials climb trees at times, but the two common rodents are only terrestrial. There is evidence of seasonal shifts in the distribution of the species, but not of spacial segregation among them. A correlation between the height of vegetation and the total density of small mammals was found.

The study of activity patterns showed that *P. opossum* is nocturnal, but the rodents *A. arviculoides* and *P. iheringi* have crepuscular activity. The evidence is not conclusive for *D. aurita*.

In an overview, the small mammal community of the "mata de restinga" at Barra de Maricá seems to be composed of species typical from the Atlantic Forest, but with lower species richness. There are few evidences, up to now, that the biotic interactions should have an important role in structuring this community.

INDICE

Agradecimentos.....	i
Resumo.....	v
Summary.....	vii
Indice.....	ix
1 - Introdução.....	1
2 - Material e Métodos.....	5
2.1 - Área de Estudo.....	5
2.2 - Capturas, Marcação e Verificações.....	14
2.3 - Análise das Populações.....	18
2.4 - Áreas de Vida e Deslocamentos.....	22
2.5 - Uso do Espaço.....	23
2.6 - Uso do Tempo.....	27
2.7 - Estatística Aplicada.....	31
3 - Resultados.....	33
3.1 - Espécies Presentes na Área.....	33
3.2 - Preferências de Iscas e de Armadilhas.....	42
3.3 - Dinâmica de Populações.....	45
3.4 - Áreas de Vida e Deslocamentos.....	68
3.5 - Uso do Espaço.....	74
3.6 - Uso do Tempo.....	92

4 - Discussão.....	104
4.1 - Observações de Campo.....	104
4.2 - Composição Taxonômica e Riqueza de Espécies....	107
4.3 - Preferências de Iscas e de Armadilhas.....	115
4.4 - Dinâmica de Populações.....	118
4.5 - Áreas de Vida e Deslocamentos.....	137
4.6 - Uso do Espaço.....	145
4.7 - Uso do Tempo.....	153
4.8 - A Comunidade de Pequenos Mamíferos da Restinga Vista Como um Todo.....	157
5 - Conclusões.....	160
6 - Nota.....	164
Referências.....	165
Apêndice 1.....	176
Apêndice 2.....	177

1 - INTRODUÇÃO

Mamíferos geralmente têm sido considerados um mau objeto de estudos em Ecologia; poucos estudos de relevância para a teoria ecológica tem sido feitos com eles. Em particular, a contribuição teórica dos estudos de mamíferos à Ecologia de Comunidades é pequena em comparação aos estudos de aves, insetos e répteis (e.g. MacArthur, 1972; Cody & Diamond, 1975; Diamond & Case, 1986; Strong *et al.*, 1984); apesar de algumas notáveis exceções recentes (e.g. August, 1983; Bowers & Brown, 1982; Brown & Munger, 1985; Fox, 1981).

Dentro deste quadro, e sendo a pesquisa em ecologia de modo geral mais recente nos trópicos que nas regiões temperadas, não é de se estranhar que a Ecologia de Comunidades de Mamíferos seja pouco conhecida na Região Neotropical (Lacher & Mares, 1986). O Brasil está longe de ser exceção. Dentro da enorme variedade de sistemas naturais aqui encontrados, apenas no Cerrado (*sensu lato*) há um número razoável de estudos sobre Ecologia Comunitária de Mamíferos (e.g. Alho, 1981; Alho *et al.*, 1986; Fonseca & Redford, 1984; Mares *et al.*, 1986; Nitikman & Mares, 1987; Paula, 1983). Há trabalhos isolados sobre comunidades de mamíferos na Amazônia (e.g. Emmons, 1984), na Caatinga (e.g. Streilen, 1982c) e no Pantanal (e.g. Schaller, 1983).

No Sudeste do Brasil, região por si só muito variada e onde as áreas naturais remanescentes estão submetidas a intensa pressão pela atividade humana, dois dos tipos mais importantes de ecossistemas são a Floresta Atlântica e a Restinga. Na Floresta Atlântica poucos estudos têm sido feitos após o trabalho pioneiro realizado por David E. Davis em Teresópolis, há quatro décadas atrás (Davis, 1945a). Embora não voltado propriamente para a ecologia comunitária, este trabalho é ainda um ponto de referência importante para qualquer estudo ecológico de mamíferos no sudeste brasileiro. Entre os poucos estudos mais recentes estão o de D'Andrea & Lagamba (1987) em uma mata ciliar em Cajuru (SP) e o de Fernandez *et al.* (1988) sobre comunidades de mamíferos nas ilhas costeiras do estado do Rio de Janeiro.

Já a Restinga parece atrair menos atenção do público e dos pesquisadores, embora fôsse primitivamente um dos ecossistemas mais característicos e extensos do Sudeste brasileiro (Lacerda & Araújo, 1987). Antes do trabalho recente de Cerqueira *et al.* (submetido), não se conhecia nenhum estudo sobre Ecologia Comunitária de Mamíferos neste tipo de ecossistema. A Restinga é, portanto, praticamente virgem nesta área de pesquisa.

Para que grandes lacunas como esta possam vir a ser preenchidas, serão necessários estudos onde os dados sejam coletados de forma sistematizada e destinada a permitir testes de aspectos da teoria ecológica. Ao mesmo tempo, não devemos esquecer o oportuno lembrete de Hutchinson (1975):

"MacArthur realmente conhecia seus pássaros". Ou seja, é sempre necessário que sejam conhecidos os aspectos básicos dos animais (taxonomia, distribuição, história natural), sem os quais as interpretações teóricas correm o risco de se apoiar numa base frágil. Isto é particularmente evidente no caso do Brasil, onde faltam muitos dos conhecimentos básicos sobre os mamíferos nativos (Tribe, 1987).

O objetivo geral desta tese foi estudar uma comunidade de pequenos mamíferos de Restinga em um local onde este tipo de ambiente está relativamente bem preservado (Barra de Maricá, no estado do Rio de Janeiro). Procurou-se estudar algumas questões sobre a estrutura desta comunidade bem como reunir informações sobre a história natural das espécies que a compõem. O trabalho se inseriu dentro de um projeto mais geral de estudos ecológicos na restinga de Barra de Maricá, que vem sendo desenvolvido pela equipe do Laboratório de Vertebrados do Departamento de Ecologia da UFRJ. Este projeto forneceu as condições necessárias para o trabalho de campo do presente estudo.

Dentro do objetivo geral, foram definidas três linhas principais de investigação (dinâmica de populações, uso do espaço e uso do tempo), cada uma incluindo alguns objetivos específicos que são brevemente relacionados abaixo.

1) Dinâmica de Populações

- Estimar as densidades populacionais das espécies mais comuns na área e suas flutuações ao longo do estudo.
- Caracterizar a época reprodutiva de cada espécie.

- Avaliar as taxas de sobrevivência e recrutamento das populações e suas relações com as flutuações populacionais.

- Caracterizar as estruturas etárias das populações.

- Testar se há relações entre as flutuações populacionais das espécies que possam evidenciar interações bióticas entre elas.

2) Uso do Espaço

- Estimar a área de vida e os deslocamentos das espécies mais comuns na área (este sub-item refere-se ao uso do espaço a nível individual).

- Caracterizar o padrão de distribuição espacial de cada espécie dentro da área de estudo.

- Testar se há relações entre as distribuições espaciais das espécies que possam evidenciar interações bióticas entre elas.

- Avaliar o quanto as espécies presentes utilizam o estrato arbóreo.

- Testar se existe alguma relação entre a abundância de pequenos mamíferos e a altura da vegetação na restinga.

3) Uso do Tempo

- Avaliar os horários de atividade das espécies mais comuns.

Além destas linhas básicas, no presente estudo procurou-se reunir algumas observações adicionais sobre a história natural dos pequenos mamíferos da restinga. Tentou-se ainda obter dados que contribuam para avaliar a validade, para estudos futuros, de alguns dos métodos aqui empregados.

2. - MATERIAL E MÉTODOS

2.1 - Área de Estudo

A restinga de Barra de Maricá, onde foi realizado o estudo, localiza-se entre as coordenadas $22^{\circ}57'00''$ e $22^{\circ}58'00''$ S e $42^{\circ}50'30''$ e $42^{\circ}53'40''$ W, no município de Maricá, estado do Rio de Janeiro (Figura 1). Esta restinga é composta por um conjunto de feições vegetacionais distribuídas sobre cordões arenosos, entre a lagoa de Maricá e o mar. O cordão arenoso próximo da lagoa é o mais antigo (cordão primário); já o próximo ao mar (cordão secundário) é de origem mais recente (Perrin, 1984). O cordão primário tem maior área e é mais plano que o secundário. Um vale de largura muito variável separa os dois cordões (Figura 2). A restinga se estende ao longo de 4,5 km de litoral, ocupando uma área total de quase 5 Km^2 .

Barra de Maricá é um remanescente de uma grande área de restinga que no passado se estendia ao longo de cerca de 32 km de costa entre Itacoatiara e Ponta Negra, antes que intensas atividades de drenagem, extração de areia e loteamentos destruíssem a maior parte das feições originais (Cerqueira et al., submetido). Barra de Maricá foi menos afetada por essas atividades que as localidades adjacentes, mas a partir da década de 1970 a abertura de estradas de

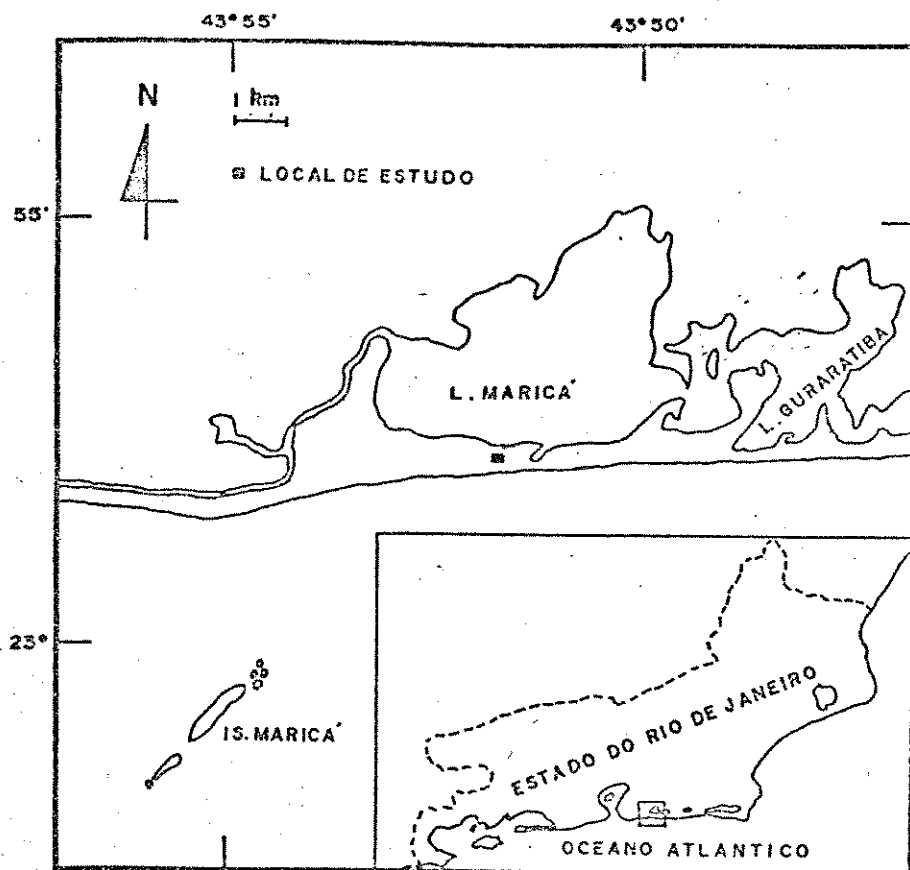


FIGURA 1 - Mapa mostrando a localização da área de estudo na Restinga de Barra de Maricá e no estado do Rio de Janeiro. Baseado em Franco et al., 1984 (adaptado).

acesso à restinga parece ter intensificado muito as atividades de extrativismo vegetal, remoção de areia, caça e pecuária extensiva na região. Apesar disso, Barra de Maricá é a única localidade deste trecho de litoral onde a vegetação original não se encontra inteiramente degradada.

O clima da região é do tipo tropical quente superúmido com subseca (Nimer, 1979). As estações são pouco marcadas; de modo geral o período mais seco ocorre entre maio e outubro e os meses mais chuvosos são dezembro e janeiro (Vallejo & Vallejo, 1981). A precipitação anual varia entre 1000 e 1250 mm e as temperaturas médias anuais, entre 22 e 24 ° C (Brasil, 1969). No entanto a temperatura do solo em áreas abertas pode ser muito elevada, atingindo 40 a 50 ° C nas horas mais quentes do dia durante o verão (Araújo, 1984). A água livre está disponível em pequena quantidade durante a estação seca; Araújo (1984, 1985) sugeriu que este pode ser um fator limitante para vertebrados em Barra de Maricá. No entanto a umidade próximo ao solo nos cordões arenosos é alta durante quase todo o ano (Franco, 1987).

A vegetação de Barra de Maricá corresponde a um mosaico de diversas formações. As formações vegetais das restingas do estado do Rio de Janeiro foram caracterizados por Araújo & Henriques (1984) e Henriques *et al.* (1986). A vegetação de Barra de Maricá, especificamente, é descrita por Cerqueira *et al.* (submetido). O presente estudo foi desenvolvido em um único tipo de vegetação, denominado mata de restinga por Cerqueira *et al.* (submetido), e que corresponde

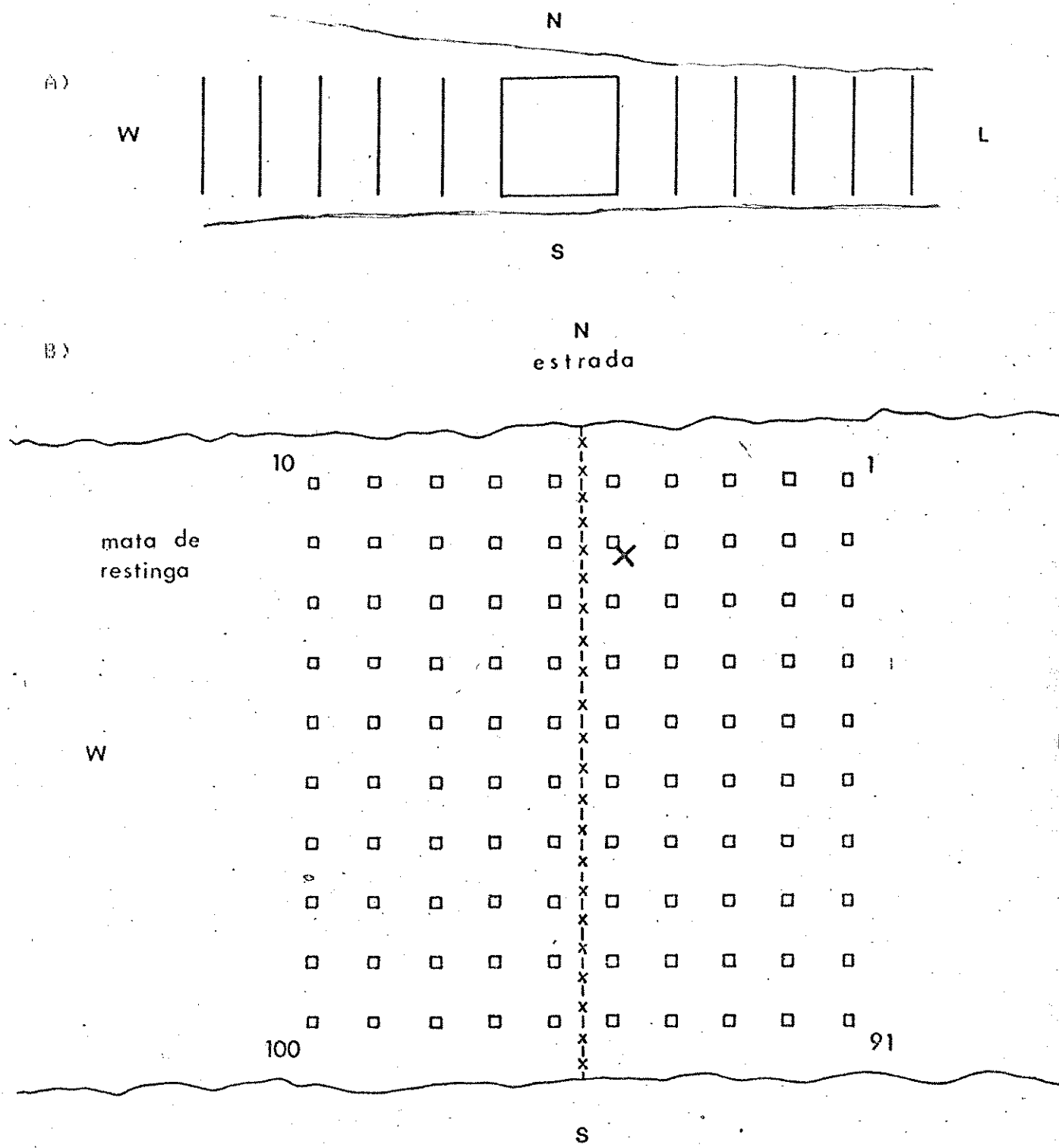
aproximadamente ao "thicket de Myrtaceae" na classificação de Araújo & Henriques. A mata de restinga é o tipo de vegetação que ocupa maior área em Barra de Maricá (mais de 150 hectares; Figura 2) e o que é considerado mais característico das restingas. Este tipo de vegetação é descrito a seguir. Para caracterizações das outras formações vegetais de Barra de Maricá, vide Araújo & Henriques e Cerqueira *et al.* (*op. cit.*).

A mata de restinga é uma formação densa, com arbustos e árvores baixas (raramente ultrapassando 4 m) que ocorrem em grupos formando moitas de tamanho e forma variáveis, entremeadas de clareiras (Figura 4a). Ocorre na parte não voltada para o mar do cordão arenoso secundário, no cordão primário (onde tem sua maior extensão) e nas partes planas arenosas mais para o interior (Figura 2). Entre as famílias mais frequentes estão Myrtaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Erythroxylaceae e Mimosaceae. São muito abundantes *Erythroxylum* sp. (Erythroxylaceae), *Eugenia* spp, *Myrcia* spp (Myrtaceae), *Cereus pernambucensis* (Cactaceae) e a bromélia *Neoregelia cruenta*, que ocorre em grandes agrupamentos tanto nas clareiras como sob as moitas. Gramíneas são escassas. A mata de restinga apresenta densidade variável em Maricá: é muito densa no cordão secundário e no cordão primário vai se tornando cada vez mais rala do leste para o oeste, mas se adensa novamente na extremidade oeste, na base dos morros (Figura 2). A largura desta faixa de vegetação no cordão

primário é também variável, indo desde cerca de 100 m na extremidade leste até perto de 500 m na extremidade oeste.

Para a realização do presente estudo foi escolhida uma área situada aproximadamente no centro da faixa de mata de restinga do cordão primário, ou seja, no centro da maior área contínua deste tipo de vegetação em Barra de Maricá. As coordenadas aproximadas do local escolhido são $22^{\circ}57'50''$ S e $42^{\circ}51'30''$ W. Neste local foi marcada uma grade quadrada de 100 pontos (10 x 10), com 10 metros de espaçamento entre cada ponto e área efetiva de 1 hectare (Figura 3a). No cálculo da área efetiva considera-se que a área amostrada por cada armadilha vai até a metade da distância que a separa das armadilhas mais próximas; assim se considera que cada lado da grade tenha 100 metros, embora a distância entre os pontos extremos seja de 90 metros (Figura 3b). A grade foi marcada utilizando dois teodolitos.

No ponto escolhido para a grade a largura da faixa de mata de restinga varia entre 110 e 120 m e a transição para os tipos de vegetação adjacentes é muito abrupta, como geralmente ocorre em Barra de Maricá. Desta forma, em dois lados da grade - o sul e o norte - os limites da área de estudo correspondem aproximadamente a "fronteiras naturais" representadas pelas áreas de transição, enquanto nos lados restantes, leste e oeste, os limites são arbitrários. A vegetação adjacente à grade nos lados sul e norte é a formação denominada "campina suja" por Cerqueira et al. (submetido), que é fisionomicamente similar ao "scrub de



campina suja entre cordões arenosos

FIGURA 3 - A) Posição da grade e das linhas de avaliação em relação aos limites da mata de restinga no cordão arenoso primário. B) Mapa da grade de um hectare usada durante o estudo e sua relação com os tipos de vegetação. O "X" assinala o ponto onde foi tirada a foto da Figura 4a.

A)



B)



FIGURA 4 - A) Vista da vegetação da área de estudo, fotografada no ponto assinalado na Figura 3a. Note-se a presença de bromeliáceas e cactáceas. B) Gambá de orelhas pretas, *Bidelphis aurita* (vide texto, seção 3.1).

Clusia de Araújo & Henriques (1984), embora o gênero *Clusia* seja raro nesta formação em Barra de Maricá. No lado norte, uma estrada de terra passa entre a grade e a lagoa de Maricá.

Uma trilha com cerca de 2 m de largura média, aberta pelos habitantes da região, passa pelo centro da grade no sentido norte-sul (Figura 3b). Esta trilha parece estar semi-abandonada e é pouco usada pela população, exceto na época de extrativismo vegetal mais intenso (final de outubro a dezembro). A trilha divide a grade em duas metades bem distintas quanto à vegetação: na metade leste a vegetação é muito mais densa e fechada do que na metade oeste, onde há mais clareiras entremeadas com as moitas. Esta transição que ocorre na grade espelha, em escala menor, a transição que ocorre na mata de restinga do cordão primário como um todo, que vai de fechada no leste para aberta no oeste (vide acima).

Para aprimorar estimativas de parâmetros demográficos e bionômicos obtidas a partir de grades, frequentemente é recomendado o uso de linhas de avaliação ('assessment lines') externas à grade (Smith *et al.*, 1975; Flowerdew, 1976; O'Farrell *et al.*, 1977). Estas linhas permitem avaliar com que intensidade animais estão entrando e saindo da grade, o que afeta as estimativas de densidades e de áreas de vida, principalmente em grades de áreas pequenas. Foi decidido marcar uma série de linhas de avaliação laterais, paralelas aos lados leste e oeste da grade (e dentro,

portanto, do mesmo tipo de vegetação), a fim de aprimorar as estimativas. Foram marcadas 5 linhas em cada direção (leste e oeste), com 10 pontos espaçados de 10 m em cada linha, num total de 100 pontos, e com 50 m de intervalo entre cada linha (Figura 3a). Assim, as linhas mais distantes estavam a 250 m de cada lado da grade e a área total delimitada pela grade mais as linhas de avaliação foi de 6 hectares. As linhas de avaliação foram marcadas com auxílio de bússolas, e foram utilizadas apenas nas duas últimas excursões de captura, em julho e outubro de 1987.

2.2 - Capturas, Marcação e Verificações

Para as capturas, em cada um dos 100 pontos da grade foi colocada no solo uma armadilha tipo "Young", para coleta de animais vivos. Foram utilizadas armadilhas de dois tamanhos: 40 x 20 x 21 cm ("grande") e 31 x 16 x 16 cm ("pequena"), sendo colocadas 80 armadilhas pequenas e 20 grandes em cada dia de captura. Foram usados quatro tipos de iscas: aipim com pasta de amendoim, toucinho, banana e milho verde. As iscas foram colocadas em proporções iguais, ou seja, a cada dia 25 armadilhas foram armadas com cada tipo de isca. Em uma única excursão (julho de 1987) não foi possível obter milho verde e esta isca teve que ser substituída por aipim; conseqüentemente, os dados desta excursão não foram utilizados para nas análises sobre a

eficiência das iscas. As posições onde eram colocados os dois tipos de armadilhas e os quatro tipos de iscas foram alteradas entre cada excursão e a seguinte, ao longo do estudo, num sistema de rodízio. O rodízio visava permitir que, em todos os pontos, houvesse igual número de noites de captura com cada tipo de isca e aproximadamente quatro noites de captura com armadilha pequena para cada noite com armadilha grande. O objetivo deste procedimento foi evitar que concentrações de capturas em certos pontos da grade pudessem ser decorrentes de preferências dos animais pelos tipos de isca ou de armadilha, o que dificultaria a análise dos padrões de uso do espaço (vide Seção 3.5). As iscas eram renovadas sempre que havia ressecamento, apodrecimento ou ataque por formigas. As renovações eram feitas a cada final de tarde e os animais capturados eram recolhidos pela manhã.

Em cada excursão, antes de se iniciar as capturas foram colocadas cevas nos pontos por dois dias: no primeiro dia, apenas a ceva sobre um cartão, e no segundo, a ceva dentro de uma armadilha travada. Cada ceva colocada em um ponto foi da mesma isca que seria colocada naquele ponto nos dias seguintes. Este procedimento teve o objetivo de reduzir a "timidez de armadilha" ("trap shyness") que por vezes é um problema em estudos com pequenos mamíferos (Delany, 1974).

Foram feitas oito excursões trimestrais de captura, nos meses de janeiro, abril, julho e outubro dos anos de 1986 e 1987. Nas seis primeiras excursões, de janeiro de 1986 a abril de 1987, foram feitas coletas apenas na grade. Estas

excursões tiveram geralmente uma duração de 9 dias, incluindo 2 noites de ceva e 6 de captura, com um esforço de captura de 100 armadilhas x 6 noites, ou 600 armadilhas.noites ("trap nights") em cada uma. A excursão de janeiro de 1986 teve um dia de captura a menos, que foi compensado na mesma estação do ano com um dia a mais na excursão de janeiro de 1987. As duas últimas excursões, em julho e outubro de 1987, incluíram coletas tanto na grade como nas linhas de avaliação e tiveram a duração de 12 dias cada uma, sendo 2 noites de ceva, 6 de captura na grade e 3 de captura nas linhas. Em julho (com 50 armadilhas nas linhas de avaliação) o esforço de captura foi de 750 armadilhas.noites; em outubro (com 100 armadilhas nas linhas) o esforço foi de 900 armadilhas.noites. O esforço de captura total do estudo foi de 5250 armadilhas.noites.

Para cada animal capturado, foram anotados os seguintes dados: espécie; sexo; peso; estado reprodutivo e idade, quando possível; ponto e data de coleta; tipo de isca e de armadilha empregados na captura; e se fugiu pelo solo ou por árvores ao ser liberado. Os ectoparasitas vistos durante a manipulação dos animais foram coletados com o auxílio de um pente fino e um algodão embebido em éter. No entanto, não foi feita procura sistematizada de ectoparasitas, porque o procedimento de coleta destes traria riscos para os animais, devido à possibilidade de intoxicação pelo éter.

A exceção dos saguis, a identificação das espécies foi feita com a ajuda do Dr. Rui Cerqueira (Depto. de Ecologia -

UFRJ), a partir da coleção de referência obtida em coletas realizadas em outras áreas da restinga de Barra de Maricá antes e durante o presente estudo. Os saguis foram identificados pelo Dr. Mário de Vivo (USP - Ribeirão Preto) a partir de fotos obtidas na área de estudo.

O peso dos animais foi verificado numa balança Ohaus de prato com capacidade de até 2610 g e divisões até décimos de grama. Em um único caso, um gambá de porte excepcional foi pesado numa balança de prato Filizzola com capacidade até 5 kg e divisões de 20 em 20 gramas.

Nas fêmeas de marsupiais, verificou-se se estavam lactantes ou não; nas lactantes foi anotado o número e o tamanho dos filhotes. Nas fêmeas dos roedores, foi verificado se a vagina estava ou não perfurada e tentou-se detectar gravidez por palpação. Nos machos dos roedores verificou-se se os testículos se encontravam descidos (posição escrotal) ou não (posição abdominal).

Nos marsupiais a idade foi verificada seguindo-se o sistema de idades dentárias desenvolvido por Tyndale-Biscoe & Mackenzie (1976), que permite distinguir oito classes de idade (da classe zero à classe sete). Para os roedores não foi encontrado nenhum sistema prático de determinação de idades no campo.

Cada espécime recebeu, quando de sua primeira captura, uma marca individual. Para os roedores usou-se o método de corte de falange ("toe-clipping", Twigg 1975). Foram usadas as falanges traseiras para as dezenas e as dianteiras para

as unidades, um método que permite individualizar até 80 animais. Para os marsupiais foi usada tatuagem na cauda, usando nanquim gráfico comum de boa qualidade (Motta, 1988). Quando eram capturados indivíduos já marcados, apenas era anotada sua identificação e feitas as verificações descritas acima. Após a marcação e as verificações, cada indivíduo foi solto no mesmo ponto onde havia sido capturado.

2.3 - Análise das Populações

Para as estimativas de tamanhos populacionais, bem como sobrevivência e recrutamento, foi usado o "procedimento robusto" proposto por Pollock (1982). Este procedimento consiste basicamente do seguinte:

- a) Vários períodos de amostragem primários, bastante separados entre si no tempo (no caso, as excursões);
- b) Dentro de cada período primário, vários períodos secundários de amostragem, muito próximos entre si no tempo (no caso, as noites de coleta);
- c) Para as estimativas de tamanhos populacionais presume-se que a população seja fechada entre os períodos secundários que compõe cada período primário, ou seja, não há acréscimos nem perdas na população durante estes pequenos intervalos de tempo. O tamanho da população em cada período primário (ou seja, em cada excursão) é então calculado utilizando-se um método desenvolvido para análise de populações fechadas.

d) Para as estimativas de sobrevivência e recrutamento considera-se que a população seja aberta entre cada período primário e outro, pois podem haver acréscimos e/ou perdas na população ao longo do grande intervalo de tempo que separa um período primário do seguinte. A sobrevivência e o recrutamento são então estimados usando métodos desenvolvidos para análise de populações abertas.

Este procedimento permite combinar as vantagens dos métodos desenvolvidos para populações fechadas (que possibilitam estimativas populacionais mais elaboradas e presumivelmente mais precisas) com as estimativas de sobrevivência e recrutamento que só são possíveis usando métodos para populações abertas.

Entre os vários métodos de estimativa de tamanhos populacionais disponíveis para populações fechadas, foi escolhido o modelo Mh (Otis *et al.*, 1978; Burnham & Overton, 1979). O modelo Mh se aplica a casos em que ocorre heterogeneidade nas probabilidades de captura, ou seja, a probabilidade de captura dos diversos indivíduos da população é diferente. Este é um problema muito frequente em estudos de pequenos mamíferos (Smith *et al.*, 1975). O modelo permite ainda testar a validade, em cada caso, dos seus principais pressupostos: 1) a probabilidade de captura de cada indivíduo é constante ao longo do tempo, dentro de cada período de amostragem e 2) a população se comporta como uma população fechada durante cada período de amostragem. A validade dos pressupostos pode ser avaliada usando qui-

quadrado e a distribuição de z (variável normal reduzida), respectivamente, seguindo procedimentos descritos por Burham & Overton (1979).

Para as estimativas de sobrevivência e recrutamento foi utilizado o método de Jolly-Seber (Jolly, 1965; Seber, 1965; Begon, 1979), desenvolvido para populações abertas. Este método foi considerado por Pollock (1982) como particularmente adequado para essas estimativas dentro de seu "procedimento robusto". Pelo método de Jolly-Seber são possíveis estimativas de sobrevivência para todos os intervalos de tempo entre as coletas com exceção do último, e de recrutamento para todos os intervalos com exceção do primeiro e do último.

Para as estimativas de densidade (tamanho populacional / área) tentou-se uma estimativa da área real amostrada que levasse em conta o "efeito de borda", ou seja, a entrada na grade de indivíduos das áreas adjacentes. Para isto foram empregados dois métodos: o de Dice (Dice, 1938, *apud* Tanaka, 1980) e o de Schroeder (1981).

A fim de tentar evidenciar possíveis interações bióticas entre as espécies, foi calculada uma matriz de correlação entre suas densidades. Apenas para esta finalidade específica, os tamanhos populacionais foram estimados pelo método da enumeração ou MNA ("minimum number alive", Krebs, 1966), enquanto as áreas reais de amostragem continuaram a ser estimadas, como antes, pelo método de Dice. A razão deste procedimento é que as estimativas pelo

modelo Mh não se aplica a vários dos casos encontrados durante o estudo (Tabela 4); isto forçaria a trabalhar com uma matriz com diversas casas vazias, virtualmente impedindo a análise de correlação. Portanto, apenas para esta finalidade específica, foi necessário usar o método de enumeração, menos sofisticado e presumivelmente menos preciso que o modelo Mh (Otis et al., 1978).

A época reprodutiva e a estrutura etária das populações foram analisadas diretamente a partir das verificações feitas no campo (seção anterior). Para as análises de estrutura etária os animais de cada espécie foram divididos em três classes: jovens (I), adolescentes (II) e adultos (III). Para marsupiais, considerou-se jovens, adolescentes e adultos os pertencentes às classes de idade dentária 0-2, 3-5 e 6-7, respectivamente, segundo o sistema já mencionado de Tyndale-Biscoe & Mackenzie, 1976. Para os roedores, na falta de um sistema eficiente de determinação de idade, a estrutura etária foi analisada a partir das distribuições em classes de peso, pressupondo que exista uma correlação entre o peso e a idade dos indivíduos. Em cada espécie de roedor a variação existente entre o menor e o maior peso registrado foi dividida em três segmentos iguais, correspondentes a três classes. Os da classe de peso mais baixa, intermediária e mais alta foram então considerados jovens, adolescentes e adultos, respectivamente.

As longevidades foram avaliadas pelo intervalo de tempo entre a primeira e a última captura de cada indivíduo. Foram

desprezados para esta análise os dados dos indivíduos capturados em uma só excursão, dos capturados apenas nas linhas laterais, e dos capturados apenas nas duas últimas excursões (que provavelmente continuavam vivos após o término do estudo).

Foram comparadas as distribuições de idades (ou de pesos) de indivíduos vagantes e residentes a fim de tentar avaliar se os animais dispersam durante alguma fase particular de suas vidas. Para esta análise foram definidos como vagantes os indivíduos capturados em apenas uma excursão e como residentes os capturados em mais de uma excursão. Foram excluídos da análise os capturados apenas na última excursão e os capturados apenas nas linhas laterais.

2.4 - Áreas de Vida e Deslocamentos

Para as estimativas de áreas de vida foi usado o método do Mínimo Polígono Convexo ou MPC (Jennrich & Turner, 1969) com faixa externa incluída ("inclusive boundary strip", Delany, 1974; Flowerdew, 1976). Os métodos de mapeamento, como o MPC, tendem a subestimar a área de vida quando o número de capturas por indivíduo é muito baixo (Stickel, 1954). Assim sendo, foram feitas estimativas apenas para os indivíduos com cinco ou mais capturas, seguindo o critério usado por Lidicker (1966), Contreras (1972) e Murúa et al. (1986).

Foi calculada a Distância Média entre Capturas Sucessivas (DMCS, ou AvD, Brant 1962). A DMCS, medida em metros, é um índice da extensão dos deslocamentos efetuados pelo indivíduo na área de estudo; não se propõe a representar os próprios deslocamentos, pois isto implicaria na suposição insustentável de que todos os deslocamentos do animal fôssem em linha reta. DMCS é uma medida útil para fins comparativos e tem poucos pressupostos, ao contrário das medidas de área de vida, que geralmente são dependentes de vários pressupostos geométricos e amostrais.

A DMCS foi avaliada de três formas diferentes: dentro de uma mesma excursão, entre excursões diferentes e unindo todos os dados. O objetivo foi tentar verificar se existem ou não mudanças estacionais de áreas de vida, que seriam evidenciadas por diferenças entre a DMCS dentro de excursões e a DMCS entre elas.

Tanto para as áreas de vida como para as DMCS, foram utilizados os dados das capturas realizadas não apenas na grade como também nas linhas de avaliação.

2.5 - Uso do Espaço

Foi analisado se há na grade áreas não-utilizáveis pelos mamíferos, como as clareiras por exemplo. Para isto, considerou-se que se a distribuição das capturas dos mamíferos como um todo fôsse aleatória na grade, as

frequências de pontos com 0, 1, 2, 3, ..., k capturas deveriam seguir uma distribuição de Poisson. A distribuição observada foi então comparada com a esperada caso o número real de capturas fosse distribuído pela grade seguindo Poisson, sendo usado um teste de qui-quadrado para avaliar o ajuste entre as distribuições. A razão deste procedimento é que se houvessem áreas não-utilizáveis teríamos um excesso de pontos com zero capturas, o qual seria evidenciado pela comparação entre as distribuições. Assim sendo, os pontos com zero capturas correspondentes a este excesso seriam removidos das análises restantes de uso do espaço (vide abaixo), e essas análises seriam recalculadas de forma a avaliar os padrões de uso do espaço dentro das áreas efetivamente utilizáveis.

A distribuição espacial das capturas de cada espécie na grade foi analisada usando o índice de dispersão de Morisita (Brower & Zar, 1984). Este índice permite avaliar se os pontos de captura de cada espécie se distribuem pela grade seguindo um padrão aleatório, regular ou agregado. Esta análise foi feita de dois modos: a) para o total de pontos e b) excluindo os pontos correspondentes a clareiras (vide parágrafo anterior).

Foi testada a distribuição conjunta de capturas das espécies, par a par, com o objetivo de avaliar se há ou não evidências de segregação espacial entre as espécies na grade. A análise buscou avaliar em cada par de espécies se elas tem distribuições independentes uma da outra na grade,

ou segregam-se espacialmente, ou estão agregadas uma à outra. Para isto foram calculadas correlações simples entre os números de capturas verificadas em cada ponto da grade, para cada par de espécies. A vantagem deste tipo de análise é que leva em conta não só se as espécies ocorrem ou não no mesmo lugar, mas também se as áreas utilizadas com mais frequência por ambas são coincidentes. Intuitivamente, ambos os fatores devem ser importantes para avaliar se as espécies tem ou não distribuições independentes no espaço. Como a anterior, esta análise também foi feita de dois modos, para o total de pontos e excluindo as áreas não-utilizáveis.

A distribuição dos números de capturas nos pontos foi também correlacionada com a altura da cobertura vegetal sobre cada ponto. As alturas foram medidas em uma ocasião central do trabalho (janeiro de 1987) usando uma régua de topografia.

Uma análise superficial da distribuição de capturas em escala maior (ao longo da mata de restinga do cordão primário) foi feita simplesmente comparando a eficiência de captura (número de capturas por 100 armadilhas/noite) das duas metades da grade (Leste e Oeste) e das linhas de avaliação de cada lado. O objetivo deste procedimento foi avaliar se o gradiente de densidade da mata de restinga no cordão primário (Seção 2.1) se reflete nas densidades de mamíferos coletados ao longo deste cordão. Aqui assume-se que, sendo constantes o tipo de ambiente e a época do

estudo, haja uma correlação entre o sucesso de captura e as densidades de mamíferos.

A variação temporal das distribuições de capturas foi analisada com o objetivo de avaliar se as espécies mudam estacionalmente suas preferências de habitat. Para esta análise, a grade foi dividida em quatro quadrantes (Noroeste, Nordeste, Sudoeste e Sudeste) com 25 pontos cada. Foi então calculada a distribuição de frequências de capturas de cada espécie nos quatro quadrantes, ao longo de todo o estudo. Estas distribuições "gerais" de cada espécie pelos quadrantes foram então comparadas com as distribuições análogas verificadas em cada excursão. Foi usado o teste G (Zar, 1984) para verificar se as distribuições em cada excursão diferiam ou não do padrão geral; diferenças em relação ao padrão geral seriam evidência de alterações estacionais nas preferências de habitat.

O uso do estrato arbóreo pelas espécies foi avaliado calculando a proporção do número de vezes em que os animais foram vistos subindo em árvores em relação ao total de liberações. Esta proporção pode ser considerada apenas uma avaliação superficial da frequência de utilização das árvores.

2.6 - Uso do Tempo

Os horários de atividade foram estudados por inspeções noturnas das armadilhas. No entanto, ao contrário dos métodos tradicionais de inspeções (Delany, 1974), durante as inspeções no presente estudo *não foram libertados os animais capturados*. A razão deste procedimento é que a libertação das capturas a cada inspeção, como tradicionalmente se faz, implica no risco de não recapturar no último período de cada noite muitos dos animais soltos nos anteriores, e isso levaria à redução das amostras disponíveis para todas as demais análises. Foi portanto desenvolvido um método próprio para a análise do tipo específico de dados produzidos por um estudo feito sem libertar os animais durante as inspeções. O método é descrito brevemente a seguir; para mais detalhes, vide Fernandez (no prelo).

Foram realizadas inspeções noturnas das armadilhas em dez noites durante o segundo ano do estudo, em 1987 (três em abril, três em julho e quatro em outubro). Em cada uma destas noites, foram realizadas três inspeções, dentro de períodos de 40 minutos centrados nos horários de 21 hs, 00 hs e 03 hs (por exemplo, cada inspeção das 21 horas era realizada entre 20:40 e 21:20 hs). O sentido do percurso era alternado entre as inspeções afim de que algumas armadilhas não fôsem inspecionadas sempre mais cedo ou mais tarde que outras. A cada inspeção, anotavam-se os animais que haviam sido capturados até aquele horário. Sendo as armadilhas

armadas no final da tarde e vistoriadas de manhã, as inspeções dividiam a noite em quatro faixas horárias de duração semelhante: do anoitecer às 21 hs, entre 21 e 00 hs, entre 00 e 03 hs e das 03 hs ao amanhecer. Cada captura podia ser então atribuída a uma destas faixas horárias.

Como em todo método baseado em inspeções, aqui se pressupõe que o número de capturas realizadas nas várias faixas horárias está correlacionado com o grau de atividade que os animais apresentam em cada uma destas faixas. Analisemos o caso de uma espécie hipotética com atividade constante ao longo da noite (mesma atividade em cada um dos quatro períodos), de modo que a probabilidade de captura de cada *indivíduo* desta espécie é constante durante a noite. Se os animais capturados não são soltos a cada inspeção, seria esperada uma diminuição exponencial do número de capturas desta espécie ao longo da noite, devida unicamente à diminuição do número de animais ainda disponíveis para serem capturados. Ou seja, definindo N_t como o número de indivíduos capturado na faixa horária t , N_{t+1} como o número capturado na faixa $t + 1$ e assim por diante, temos que: se a probabilidade de captura de cada *indivíduo* é constante ao longo do tempo, então 1) as relações N_{t+1}/N_t , N_{t+2}/N_{t+1} , ..., são iguais, e conseqüentemente 2) o gráfico de N em função de t corresponde a uma exponencial negativa (exponencial com razão menor que 1). Portanto, a variação do número de capturas em cada período, para uma espécie

hipotética com atividade constante ao longo da noite, seria bem descrita por uma exponencial negativa.

A equação de uma exponencial negativa (no caso, descrevendo a função $N(t)$, que representa o número de capturas em função do tempo) é a seguinte:

$$N(t) = E^{(a - b.t)}$$

Onde:

E = base dos logaritmos naturais

a, b = constantes da função $\ln N(t) = a - b.t$, que é obtida calculando a regressão linear entre o logaritmo natural do número de capturas e o tempo.

O procedimento então é o seguinte:

1) A partir das constantes a e b da regressão linear $\ln N \times t$ de melhor ajuste possível aos dados, obtém-se a função exponencial negativa correspondente.

2) Compara-se a distribuição observada de capturas nas quatro faixas horárias com a esperada segundo a exponencial negativa. O ajuste é testado avaliando-se a significância da regressão. Em termos qualitativos, há três tipos básicos de resultados possíveis:

a) O ajuste é bom, ou seja, a distribuição observada e a esperada não diferem significativamente. Em cada faixa horária, o desvio entre o número de capturas observado e o previsto é muito pequeno. Neste caso, a atividade da espécie em questão é bem descrita pelo modelo exponencial negativo,

o que indica que a espécie tem uma atividade aproximadamente constante ao longo da noite.

b) O ajuste é ruim, ou seja, a distribuição observada e a esperada diferem significativamente. Os desvios são grandes, mas seu sinal é previsível: o primeiro e o último são positivos e os intermediários são negativos, ou seja, há mais capturas que o previsto no início e no final da noite, e menos que o previsto durante as horas centrais da noite. Neste caso, a atividade da espécie em questão é concentrada nas horas iniciais e finais da noite. Este padrão caracterizaria uma espécie com atividade crepuscular, ou seja, ativa ao anoitecer e ao amanhecer.

c) O ajuste é ruim (há diferença significativa entre as distribuições), mas os sinais dos desvios não seguem nenhum padrão característico. Este resultado indica que a atividade da espécie em questão não segue nenhum dos dois padrões descritos acima, mas algum outro padrão mais complexo.

Os padrões obtidos podem também ser quantificados da seguinte maneira. Como o ajuste perfeito ao modelo da exponencial negativa corresponde a igual atividade em cada faixa horária, o número de capturas previsto em cada faixa horária corresponderia a que 25% da atividade ocorresse nesta faixa. Tendo-se o número real de capturas ocorridas em cada faixa horária, pode-se compará-lo com o número previsto pelo modelo exponencial (que equivale a 25% de atividade) e zero (que equivale a zero de atividade). Por regra de três, obtém-se uma estimativa da atividade real em cada faixa

horária, expressa como porcentagem do total de atividade realizada pelo animal. Os valores obtidos devem ser considerados apenas como estimativas aproximadas, não só por problemas de erro amostral como também porque zero capturas não necessariamente indicam nenhuma atividade.

2.7 - Estatística Aplicada

Em vários casos, foram feitas comparações (entre sexos, entre excursões, etc) dos valores de vários dos parâmetros discutidos nas seções acima. Na maioria das vezes, foi aplicada estatística não-paramétrica, porque os dados não apresentavam distribuição normal, ou eram em número pequeno demais para testar se estavam normalmente distribuídos ou não. Considera-se que os testes paramétricos tem geralmente mais potência que seus análogos não-paramétricos e alguns, como o teste t, são bastante robustos em relação aos desvios da normalidade (Zar, 1984). Ainda assim, preferi uma posição cautelosa, optando por perder um pouco da capacidade de detectar diferenças em troca de uma maior segurança de que as diferenças detectadas sejam reais. Testes paramétricos foram aplicados apenas em uns poucos casos em que os dados eram numerosos e com distribuição aproximadamente normal.

Exceto quando assinalado em contrário, os testes realizados se basearam em Zar (1984). Para todas as análises foi usado o nível de significância de 5%. O processamento

dos dados utilizou o "pacote" Microstat, da Ecosoft Inc., com exceção das estimativas de tamanhos populacionais pelo modelo Mh, que utilizaram o programa Tamanho Pop desenvolvido por Marcus Vinicius e Paulo C. Motta, da Pós-Graduação em Ecologia da UNICAMP.

3 - RESULTADOS

3.1 - Espécies Presentes na Área

Até o momento, foram registradas 18 espécies de mamíferos na Restinga de Barra de Maricá (vide Apêndice 1). No entanto, apenas nove delas foram encontradas na área onde foi realizado o presente estudo. Três destas espécies são marsupiais (ordem Polyprotodontia, família Didelphidae): *Didelphis aurita*, *Philander opossum* e *Metachirus nudicaudatus*. Três outras são roedores: *Proechimys iheringi* (família Echimyidae), *Akodon arviculoides* (família Cricetidae) e *Sphiggurus insidiosus* (família Erethizontidae). Há ainda um primata - *Callithrix jacchus* (sensu De Vivo, 1988), da família Callithricidae; um carnívoro, *Felis catus* (família Felidae); e um lagomorfo, *Sylvilagus brasiliensis*. (família Leporidae). A classificação das espécies segue Cerqueira et al. (submetido), onde as respectivas questões taxonômicas são discutidas. Para o caso específico de *Akodon arviculoides*, vide também o Apêndice 2.

Seis das espécies foram capturadas em armadilhas (*Didelphis aurita*, *Philander opossum*, *Proechimys iheringi*, *Akodon arviculoides*, *Metachirus nudicaudatus* e *Felis catus*), mas destas, apenas as quatro primeiras são frequentes na área, dividindo entre si 98,4% das capturas realizadas.

A seguir são apresentados os dados sobre as capturas, pesos e observações de campo de cada uma das espécies de mamíferos encontradas. Os dados das capturas das várias espécies são apresentados comparativamente na Tabela 1.

Didelphis aurita (gambá de orelhas pretas, Figura 4b, página 13). Seis indivíduos (quatro machos e duas fêmeas) foram capturados um total de 31 vezes, numa média de 5,2 capturas por indivíduo. O peso médio dos adultos foi de $1619,3 \pm 662,8$ g (média \pm desvio-padrão), com extremos de 974,5 e 2540 g ($n = 4$). *D. aurita* teve uma única captura em janeiro de 1986 e depois desapareceu da área de estudo até o início do ano seguinte, quando então passou a ser frequente. Embora forte, é um animal calmo e dócil, sendo manipulado facilmente.

Philander opossum (cuíca de quatro olhos cinza, cuíca verdadeira; Figura 5a). Foi a espécie mais frequente na área: 141 capturas de 31 indivíduos (19 machos e 12 fêmeas), numa média de 4,6 capturas por indivíduo. A razão sexual (número de machos / número de fêmeas) não diferiu significativamente de 1:1 (teste de qui-quadrado com correção de Yates, $X^2 = 1,1613$, NS). O peso médio dos adultos foi de $378,6 \pm 85,5$ g, com extremos de 262,3 e 528,4 g ($n = 11$). Não houve diferença significativa entre os pesos de fêmeas e machos adultos (Teste de Mann-Whitney, $U = 19$, NS). Os ectoparasitas encontrados em *P. opossum* foram: o ácaro *Androlaelaps fahrenholzi* (três indivíduos de sexo não

TABELA 1. Dados referentes as capturas das seis espécies participantes do estudo de marcação e recaptura na Restinga de Barra de Maricá, em 1986-87. As proporções de indivíduos e de capturas são expressas em porcentagens dos respectivos totais.

Espécie	número de indivíduos	proporção de indivíduos	machos: fêmeas	número de capturas	proporção de capturas	no. de capturas por indivíduo (média e extremos)
<i>P. opossum</i>	31	39,2	19:12	141	44,6	4,55 (1 - 16)
<i>A. arviculoides</i>	23	29,1	13:9 *	82	25,9	3,57 (1 - 12)
<i>P. iheringi</i>	17	21,5	9:8	57	18,0	3,35 (1 - 10)
<i>D. aurita</i>	6	7,6	4:2	31	9,8	5,17 (1 - 16)
<i>M. nudicaudatus</i>	1	1,3	1:0	4	1,3	4,00 (-)
<i>F. domestica</i>	1	1,3	0:1	1	0,3	1,00 (-)
Totais	79	100,0	46:32	316	100,0	4,00 (1 - 16)

* Não foi determinado o sexo de um dos indivíduos de *Akodon arviculoides*.

A)



B)



FIGURA 5 - A) Cuica de quatro olhos cinza, *Philander opossum*. B) Cuica de quatro olhos marrom, *Metachirus nudicaudatus*.

determinado) e a pulga *Adoratopsylla intermedia* (uma fêmea). *P. opossum* é um animal ágil, que se defende vigorosamente quando manipulado.

Metachirus nudicaudatus (cuíca de quatro olhos marrom; Figura 5b). Esta espécie foi registrada apenas na última excursão, em outubro de 1987, quando um único indivíduo, um macho de 382,5 g, foi capturado quatro vezes. *Metachirus* e *Phyllander* são muito parecidos à primeira vista, mas o primeiro distingue-se pela coloração geral marrom (enquanto *P. opossum* é cinza), pela cauda nua desde a base e pelo comportamento: *M. nudicaudatus* é dócil e ao ser incomodado bate os dentes, fazendo um ruído característico.

Callithrix jacchus (mico estrela; Figura 6a). Esta espécie é originária do nordeste do Brasil e é muito usada como animal de estimação, tendo fugido (ou sido solta) em vários locais no estado do Rio de Janeiro. O mico estrela foi observado cinco vezes na grade durante o estudo: duas vezes em casais, duas outras indivíduos isolados e em uma ocasião um grupo de 6 a 8 indivíduos. A maioria das observações foi ao entardecer.

Sylvilagus brasiliensis (tapiti). Foram encontradas apenas fezes do tapiti na grade. Esta espécie foi coletada em mata de restinga em Barra de Maricá, porém num local situado fora da área do presente estudo.

A)



B)

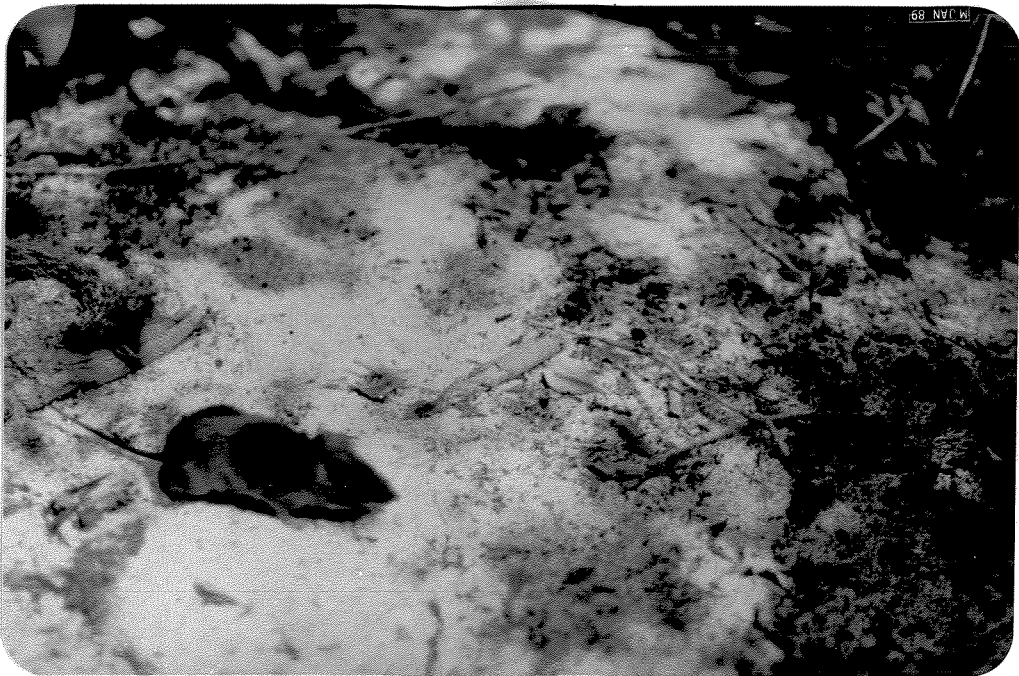


FIGURA 6 - A) Mico estrela, *Callithrix jacchus*. B) Rato de chão, *Akodon arviculoides*.

Proechimys iheringi (rato de espinho; Figura 7a). Dezessete indivíduos foram capturados 57 vezes, com uma média de 3,4 capturas por indivíduo. Nove dos animais eram machos e oito fêmeas; a razão sexual não difere de 1:1 (teste de qui-quadrado com correção de Yates, $X^2 = 0,0$, NS). O peso médio dos adultos foi de $236,3 \text{ g} \pm 42,1 \text{ g}$, com extremos de 175,9 g e 300,1 g ($n = 13$). Não houve diferença significativa entre os pesos de fêmeas e machos adultos (Teste de Mann-Whitney, $U = 28$, NS). A pulga *Polygenis nitidus* foi encontrada parasitando *P. iheringi*, tendo sido coletados nove indivíduos (sete fêmeas e dois machos). *Proechimys iheringi* move-se frequentemente aos saltos, usando as patas traseiras para o impulso e as dianteiras apenas para o apoio no solo após cada salto. No momento do salto, o corpo fica contraído e as patas dianteiras ficam recolhidas entre as traseiras (Figura 7b). Este tipo de deslocamento é alternado com movimentos exploratórios mais lentos, usando as quatro patas. Em um indivíduo capturado verificou-se a falta da metade posterior da cauda, indicando que a perda da cauda é um fenômeno comum nesta espécie, como já havia sido notado em indivíduos mantidos em laboratório.

Sphiggurus insidiosus (ourico cacheiro). Uma fêmea grávida, com 1690 g, foi capturada à mão em uma árvore por C. Kleske em agosto de 1986, sendo levada para o Lab. Ecologia de Vertebrados da UFRJ. Posteriormente, nasceu no Laboratório

A)



B)

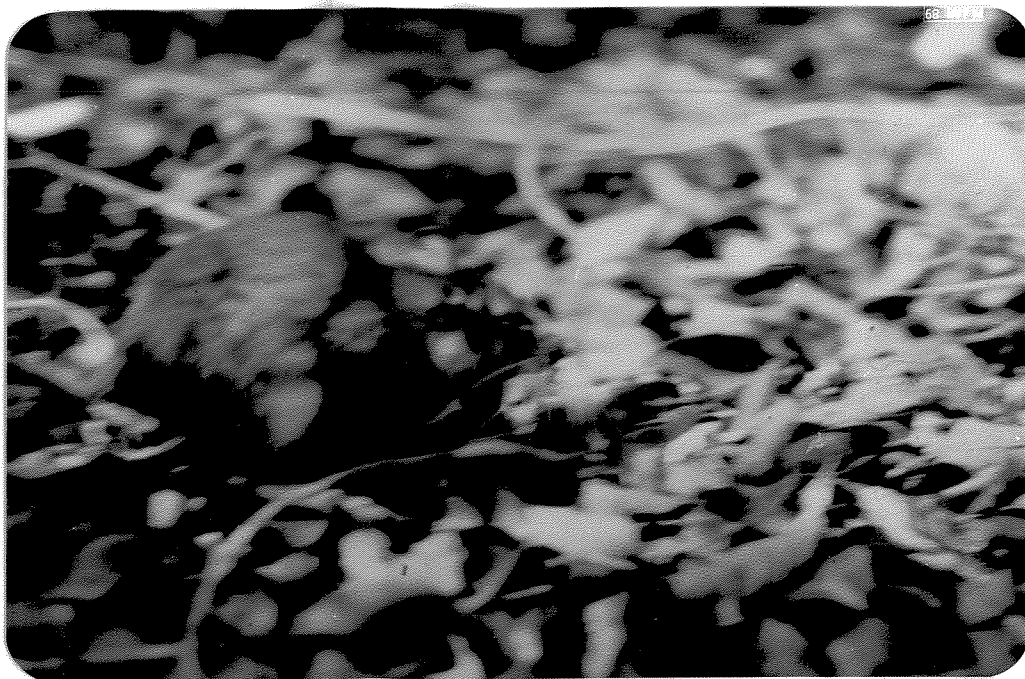


FIGURA 7 - A) Rato de espinho, *Proechimys iheringi*. B) O modo característico de locomoção de *P. iheringi*, aos saltos, usando as patas traseiras para a impulsão.

um único filhote, também fêmea. Além disso, um indivíduo foi observado e restos de um outro foram encontrados na grade.

Akodon arviculoides (rato de chão; Figura 6b). Foram realizadas 82 capturas de 23 indivíduos desta espécie (média de 3,6 capturas por indivíduo). Treze dos animais eram machos e 9 fêmeas; não foi possível determinar o sexo de um indivíduo jovem. A razão sexual não difere de 1:1 ($\chi^2 = 0,4090$, NS). O peso médio dos adultos é de $47,1 \text{ g} \pm 10,9 \text{ g}$, com extremos de $32,0 \text{ g}$ e $73,2 \text{ g}$ ($n = 17$). Não foi encontrada diferença significativa entre os pesos dos machos adultos e das fêmeas adultas (machos, $49,9 \text{ g} \pm 12,1 \text{ g}$, $n = 11$; fêmeas, $42,0 \text{ g} \pm 6,4 \text{ g}$, $n = 6$; Teste de Mann-Whitney, $U = 47,5$, $0,05 < p < 0,10$, NS). *Akodon arviculoides* é muito ágil e arisco, podendo escapar das armadilhas por frestas de menos de 2 cm de largura. Em diversas ocasiões foi visto escavando no folheto abrigos temporários, onde se refugiava.

Felis catus (gato doméstico). Uma fêmea foi capturada uma única vez na última excursão (outubro de 1987), não tendo sido verificado seu peso.

No total, foram capturados nas armadilhas 79 indivíduos de seis espécies de mamíferos, tendo ocorrido um total de 316 capturas (288 na grade e 28 nas linhas de avaliação). A média geral de capturas por indivíduo foi de 4,0. O sucesso geral de captura foi de 6,02%, ou seja, houve uma média de

6,02 capturas por cada 100 armadilhas armadas. O sucesso de captura foi ligeiramente maior nas linhas laterais (6,22%) do que na grade (6,00%), mas a diferença não é significativa ($X^2 = 0,0069$, NS).

3.2 - Preferências por Iscas e por Armadilhas

Preferências por iscas - As proporções de capturas realizadas com cada tipo de isca estão na Tabela 2. Para todas as quatro espécies com maiores números amostrais, as proporções de capturas com os quatro tipos de iscas diferem significativamente de 1:1:1:1, segundo os valores obtidos em testes de qui-quadrado com 3 graus de liberdade (Tabela 2, última coluna). Assim sendo, para estas quatro espécies há preferências definidas por algumas iscas em relação a outras.

Para os dois marsupiais mais frequentes (*Didelphis aurita* e *Philander opossum*) a isca mais eficiente foi toucinho, seguindo-se banana e aipim com pasta de amendoim, nesta ordem, enquanto milho teve fraco desempenho (Tabela 2). As distribuições de preferências por iscas destas duas espécies são muito similares e não apresentam diferença significativa entre si (teste de qui-quadrado com três graus de liberdade, $X^2 = 0,8640$, NS).

No caso dos dois roedores (*Akodon arviculoides* e *Proechimys theringi*), a isca mais eficiente foi aipim com

TABELA 2. Preferência por iscas, em porcentagem, nas diversas espécies de mamíferos de Barra de Maricá. Números totais de capturas entre parênteses. Aipim c/ p.a. = aipim com pasta de amendoim. X^2 é o valor de qui-quadrado, com 3 graus de liberdade, obtido no teste da hipótese nula de que não haja preferência por iscas. * indica $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$ e NS = valor não significativo.

	toucinho	aipim c/p.a.	banana	milho	Totais	X^2
<i>D. aurita</i>	52,6	10,5	36,9	0,0	100,0 (19)	10,26 **
<i>P. opossum</i>	48,8	8,1	39,8	3,3	100,0 (123)	68,33 **
<i>A. arviculoides</i>	11,3	62,9	11,3	14,5	100,0 (62)	44,71 **
<i>P. iheringi</i>	0,0	65,7	8,6	25,7	100,0 (35)	32,54 **
<i>M. nudicaudatus</i>	25,0	75,0	0,0	0,0	100,0 (4)	-
<i>F. domestica</i>	100,0	0,0	0,0	0,0	100,0 (1)	-
Totais	32,4 (79)	31,6 (77)	27,0 (66)	9,0 (22)	100,0 (244)	

TABELA 3. Preferência por armadilhas entre os mamíferos de Barra de Maricá, em porcentagem. Números totais de capturas entre parênteses. Proporção de armadilhas armadas: 4 pequenas para cada grande. X^2 é o valor de qui-quadrado, com um grau de liberdade e correção de Yates, obtido no teste da hipótese nula de que não haja preferência de armadilhas. Símbolos como na Tabela 2.

	Capturas em arm. grandes	Capturas em arm. pequenas	Totais	X^2
<i>D. aurita</i>	64,5	35,5	100,0 (31)	38,40 **
<i>P. opossum</i>	23,4	76,6	100,0 (141)	1,02 NS
<i>A. arviculoides</i>	18,3	81,7	100,0 (82)	0,15 NS
<i>P. iheringi</i>	24,6	75,4	100,0 (57)	0,74 NS
<i>M. nudicaudatus</i>	25,0	75,0	100,0 (4)	-
<i>F. domestica</i>	100,0	0,0	100,0 (1)	-
Totais	26,6 (84)	73,4 (232)	100,0 (316)	

pasta de amendoim, seguida por milho e banana. Parece haver uma diferença importante em relação ao toucinho. Esta isca teve um razoável desempenho para *A. arviculoides* (11,3% das capturas, correspondendo ao terceiro lugar, empatado com a banana); no entanto, nenhuma captura de *P. iheringi* foi realizada com toucinho (Tabela 2). Apesar desta diferença, as preferências por iscas dos roedores, do mesmo modo que as dos marsupiais, também não diferem entre si ($X^2 = 7,27$, NS).

Em contraste com as semelhanças dentro de cada um dos dois grupos, as preferências de cada um dos marsupiais diferem significativamente das de cada um dos roedores, e vice-versa (*P. opossum* x *A. arviculoides*, $X^2 = 284,06$, $p < 0,01$; *P. opossum* x *P. iheringi*, $X^2 = 222,37$, $p < 0,01$; *D. aurita* x *A. arviculoides*, $X^2 = 50,73$, $p < 0,01$; *D. aurita* x *P. iheringi* $X^2 = 158,19$, 2 GL, $p < 0,01$).

Quanto a *Metachirus nudicaudatus*, sua distribuição de preferências à primeira vista aproxima mais dos roedores do que dos restantes marsupiais: alpim com pasta de amendoim, e não toucinho, é a isca mais eficiente (Tabela 2). No entanto, o tamanho da amostra não permite uma análise mais confiável, o que evidentemente também não é possível para *Felis catus*.

Preferência por Armadilhas - A proporção de capturas em armadilhas pequenas e grandes diferiu significativamente da proporção esperada (4:1) apenas no caso do gambá, *D. aurita*, que mostrou preferência pelas armadilhas grandes (Tabela 3);

teste de qui-quadrado com um grau de liberdade e correção de Yates, $X^2 = 38,40$, $p < 0,01$). As outras espécies frequentes não demonstraram qualquer preferência significativa por armadilhas (Tabela 3).

3.3 - Dinâmica de Populações

Estimativas de Tamanhos Populacionais - Os tamanhos populacionais das várias espécies durante o estudo, estimados pelo modelo Mh, estão na Tabela 4. A cuíca *Phyllander opossum* foi a espécie que apresentou maior tamanho populacional durante a maior parte do estudo, seguida geralmente pelas duas espécies de roedores, *Akodon arviculoides* e *Proechimys theringi* (Figura 8). Ao final do estudo, no entanto, a população de *P. opossum* vinha decaindo e sendo superada em número pelas populações dos dois roedores. O gambá, *Didelphis aurita*, esteve ausente durante a maior parte do primeiro ano de estudo, mas apresentou população crescente durante o segundo ano. Já a cuíca *Metachirus nudicaudatus* apareceu apenas na última excursão.

Em vários casos o modelo Mh não pode ser aplicado para estimar os tamanhos populacionais, por não haver recapturas dentro do mesmo período de amostragem, o que é um dos requisitos do método.

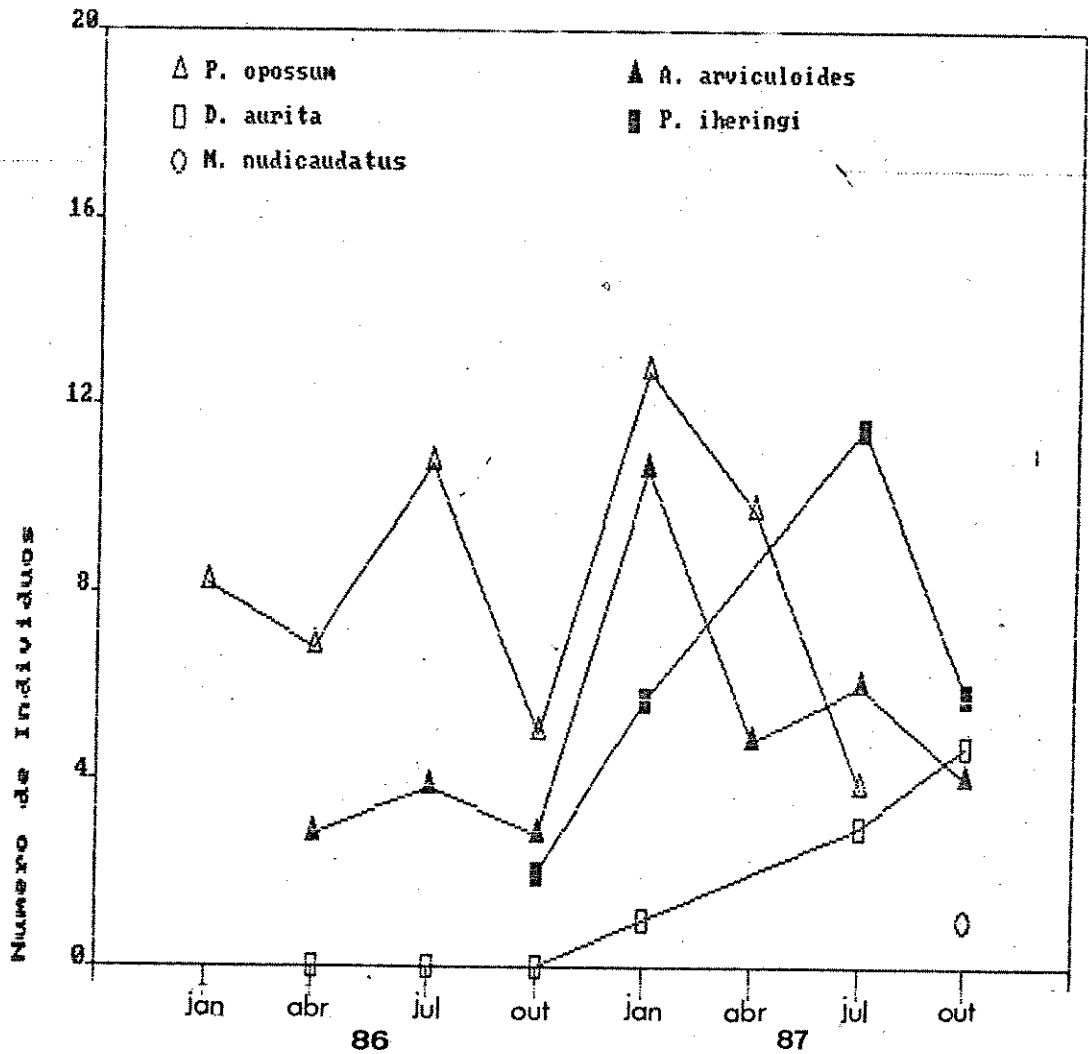


FIGURA 8 - Estimativas de tamanhos populacionais obtidas pelo Modelo Mh (em número de indivíduos). Os símbolos indicam as estimativas obtidas para cada espécie, em cada excursão.

Teste da Validade dos Pressupostos do Modelo Mh - O primeiro pressuposto básico do Modelo Mh (probabilidade de captura de cada indivíduo constante dentro de cada período de amostragem) foi considerado válido em todos os casos em que o método foi aplicado. Já a validade do segundo pressuposto (população fechada durante os períodos de amostragem) foi rejeitada em apenas 2 dos 22 casos (Tabela 5).

Estimativas de Sobrevivência e Recrutamento e suas Relações com os Tamanhos Populacionais - As estimativas de sobrevivência entre as excursões e de recrutamento foram obtidas para três espécies: *Philander opossum*, *Akodon arviculoides* e *Proechimys iheringi*. Quanto à sobrevivência, pode-se observar que há dois padrões distintos: *P. iheringi* mostrou taxas de sobrevivência muito altas e constantes, enquanto *P. opossum* e *A. arviculoides* apresentaram taxas de sobrevivência mais baixas e mais variáveis (Tabela 6a). O recrutamento de *P. iheringi*, por outro lado, foi bem menor que os das outras duas espécies durante a maior parte do estudo, apresentando apenas um pico muito pronunciado no período de abril a julho de 1987 (Tabela 6b).

Não é nítido nenhum padrão estacional nas taxas de sobrevivência e de recrutamento, uma vez que em ambos estes parâmetros e em todas as três espécies os picos foram alcançados em épocas diferentes em cada um dos anos (Tabela 6 e Figuras 9 a 11).

TABELA 6a. Estimativas de sobrevivência entre as excursões, pelo método de Jolly-Seber. Os valores indicam a estimativa da proporção dos indivíduos ainda vivos no final de cada intervalo de tempo, entre os que estavam presentes no início do mesmo.

	jan-abr86	abr-jul86	jul-out86	out86-jan87	jan-abr87	abr-jul87
<i>Philander opossum</i>	0,60	0,33	0,44	0,00	0,60	0,13
<i>Akodon arviculoides</i>	0,50	0,00	0,67	0,50	0,50	0,50
<i>Proechimys iheringi</i>	1,00	1,00	1,00	0,67	1,00	1,00

TABELA 6b. Estimativas de recrutamento entre as excursões para as espécies mais frequentes de mamíferos, usando o método de Jolly-Seber. Os valores indicam a estimativa do número de indivíduos incorporados à população durante cada intervalo de tempo.

	abr-jul86	jul-out86	out86-jan87	jan-abr87	abr-jul87
<i>Philander opossum</i>	7,0	1,0	0,0	8,0	2,0
<i>Akodon arviculoides</i>	0,0	2,0	7,0	1,0	4,0
<i>Proechimys iheringi</i>	0,0	0,0	2,0	0,0	11,2

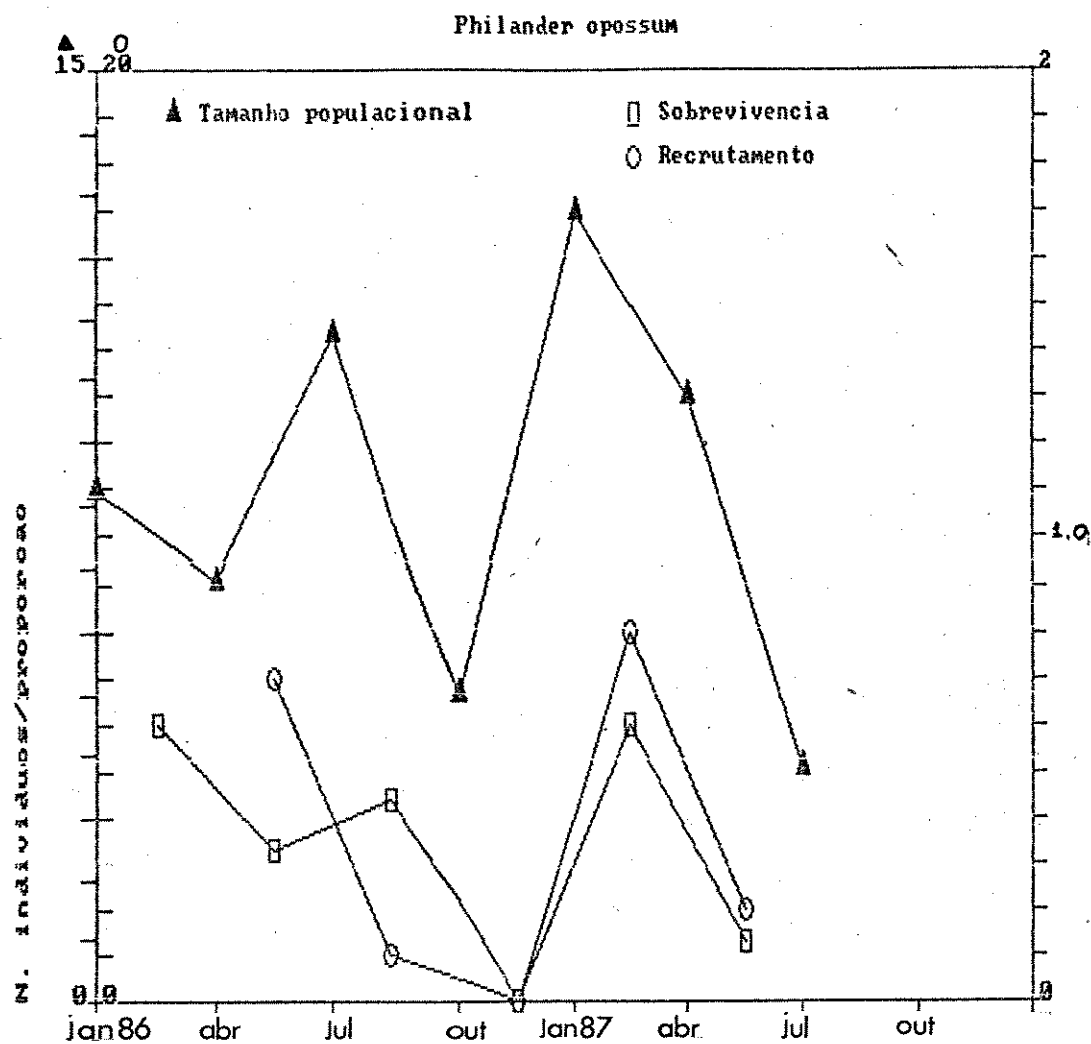


FIGURA 9 - Estimativas de parâmetros populacionais de *Philander opossum*: tamanho populacional, recrutamento (em número de indivíduos, no eixo vertical esquerdo) e sobrevivência (em proporção, no eixo vertical direito).

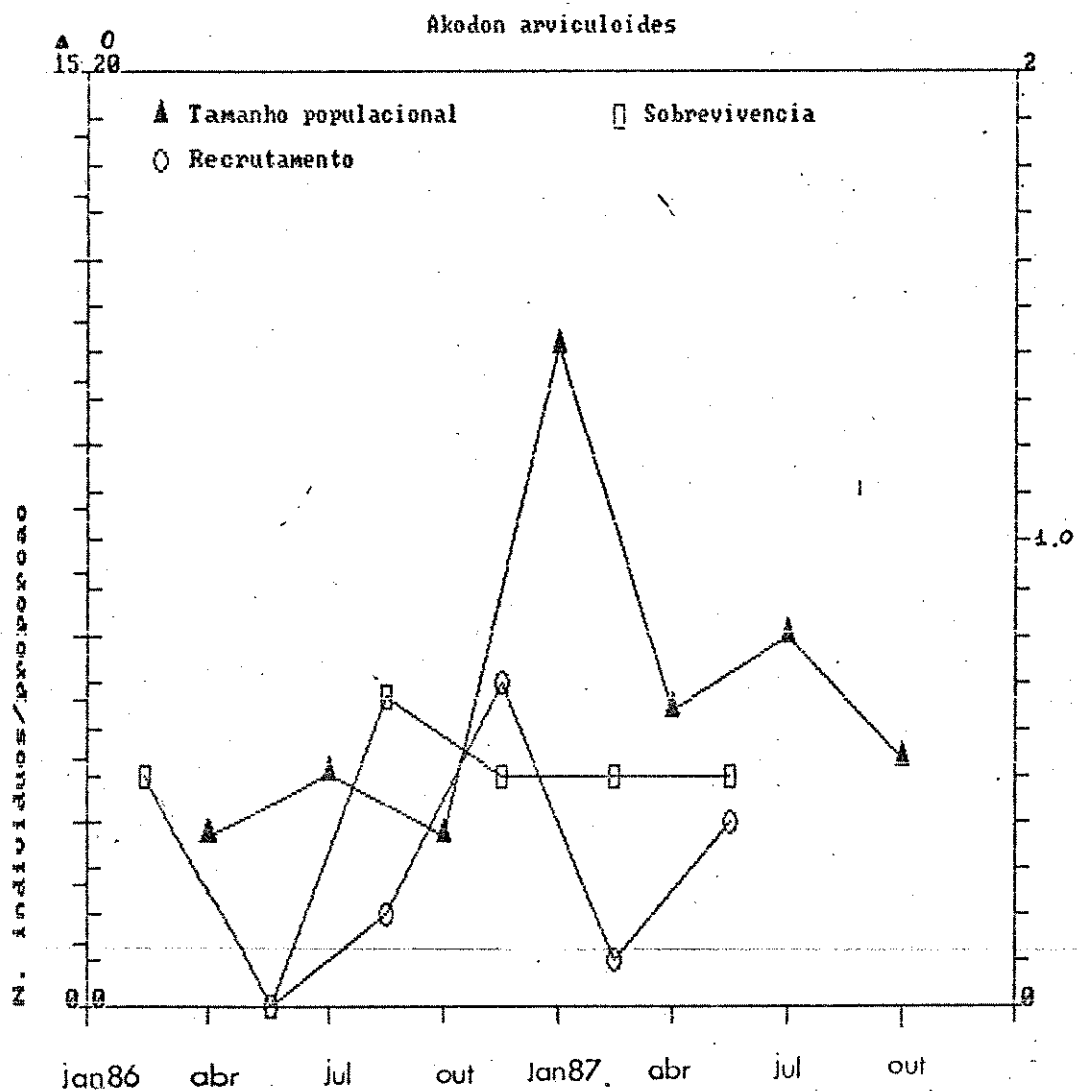


FIGURA 10 - Estimativas de parâmetros populacionais de *Akodon arviculoides*: tamanho populacional, recrutamento (em número de indivíduos, no eixo vertical esquerdo) e sobrevivência (em proporção, no eixo vertical direito).

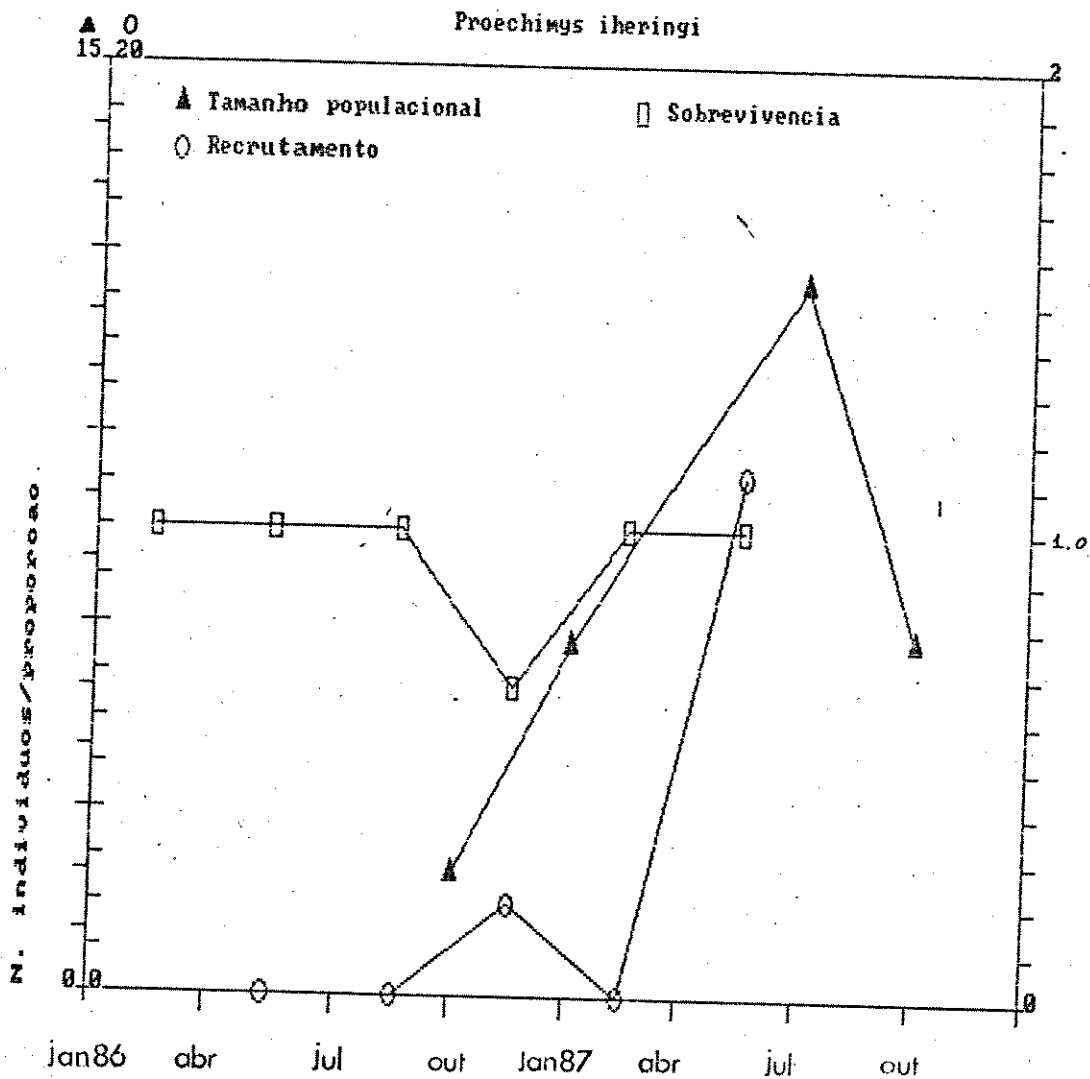


FIGURA 11 - Estimativas de parâmetros populacionais de *Proechimys iheringi*: tamanho populacional, recrutamento (em número de indivíduos, no eixo vertical esquerdo) e sobrevivência (em proporção, no eixo vertical direito).

Em ambos os roedores os tamanhos populacionais parecem estar mais relacionados com o recrutamento do que com a sobrevivência. Por exemplo, pode-se notar nas Figuras 10 e 11 que houve aumentos nas taxas de recrutamento precedendo os maiores picos de população de *A. arviculoides* (janeiro de 1987) e de *P. iheringi* (julho de 1987).

Já na cuica *P. opossum* os tamanhos populacionais parecem estar relacionados tanto com a sobrevivência como com o recrutamento. Isto ficou particularmente claro durante o final do estudo, quando tanto a taxa de sobrevivência como a de recrutamento diminuíram e o tamanho populacional seguiu a mesma tendência (Figura 9). Por outro lado, observa-se na Figura 9 um aparente absurdo, ou seja, o maior pico de população de *P. opossum*, em janeiro de 1987, é precedido por um período em que tanto a taxa de sobrevivência como a de recrutamento foram iguais a zero para esta espécie.

Estimativas de Áreas Reais de Amostragem - As estimativas das áreas reais ocupadas pelas populações das espécies mais frequentes, pelos dois métodos utilizados, são as seguintes:

	Áreas reais de amostragem (ha)	
	Mét. de Dice	Mét. de Schroeder
<i>Phyllomys opossum</i>	2,66	1,25
<i>Akodon arviculoides</i>	2,17	3,68
<i>Proechimys iheringi</i>	2,80	2,13
<i>Didelphis aurita</i>	5,21	1,91

As estimativas de áreas reais pelo método de Dice parecem ser mais confiáveis (vide Seção 4.4), e foram então utilizadas como base para as estimativas de densidades (tamanhos populacionais / áreas efetivas).

Estimativas de Densidades Populacionais - Na Tabela 7a são apresentadas as estimativas de densidades, utilizando o Modelo Mh e o método de Dice para estimar os tamanhos populacionais e as áreas reais, respectivamente. As densidades estimadas de todas as populações situam-se numa faixa que vai de menos de um até cerca de 5 indivíduos por hectare. A espécie que apresentou maior densidade populacional média durante o estudo foi *Phyllander opossum* (média \pm desvio-padrão, $3,04 \pm 1,20$ indivíduos por hectare). Os dois roedores apresentaram densidades intermediárias durante a maior parte do estudo; a densidade média de *Akodon arviculoides* foi de $2,30 \pm 1,26$ indivíduos por hectare e a de *Proechimys theringi* foi de $2,23 \pm 1,40$ indivíduos por hectare. Já no caso do gambá (*D. aurita*), as densidades populacionais são bem menores, devido não só aos pequenos tamanhos populacionais como também à grande área real utilizada pela população desta espécie. A densidade populacional média do gambá foi de $0,57 \pm 0,35$ indivíduos por hectare.

Correlações entre as Densidades Populacionais - As estimativas de densidades populacionais obtidas pelo método

TABELA 7a. Estimativas de densidades dos mamíferos de Barra de Maricá (indivíduos/hectare), usando o modelo Mh para as estimativas de tamanhos populacionais e o método de Dice para as estimativas de áreas reais (vide texto). Os valores indicam estimativa \pm erro padrão. Símbolos como na Tabela 4.

	jan86	abr86	jul86	out86	jan87	abr87	jul87	out87
<i>P. opossum</i>	3,1 \pm 0,8	2,5 \pm 0,7	4,0 \pm 0,7	1,9 \pm 0,8	4,8 \pm 1,9	3,6 \pm 0,6	1,4 \pm 0,3	NA
<i>A. arviculoides</i>	NA	1,3 \pm 0,3	1,8 \pm 0,3	1,3 \pm 0,3	4,9 \pm 0,2	2,2 \pm 0,6	2,8 \pm 1,1	1,8 \pm 0,9
<i>P. iheringi</i>	NA	NA	NA	0,7 \pm 0,5	2,0 \pm 0,4	NA	4,1 \pm 1,0	2,1 \pm 0,6
<i>D. aurita</i>	NA	-	-	-	0,2 \pm 0,2	NA	0,6 \pm 0,3	0,9 \pm 0,3

TABELA 7b. Estimativas de densidades (indivíduos/hectare), usando o método de enumeração para as estimativas de tamanhos populacionais e o método de Dice para as estimativas de áreas reais (vide texto). (-) indica casos em que não era conhecida a presença de nenhum indivíduo da espécie em questão.

	jan86	abr86	jul86	out86	jan87	abr87	jul87	out87
<i>P. opossum</i>	1,9	2,3	3,4	1,9	1,9	3,0	1,1	0,4
<i>A. arviculoides</i>	0,9	0,9	1,4	0,9	3,7	1,8	2,8	1,8
<i>P. iheringi</i>	0,7	1,4	1,4	1,1	1,4	1,4	2,9	1,8
<i>D. aurita</i>	0,2	-	-	-	0,4	0,8	0,6	0,6

MNA, nas quais se baseou a análise de correlação (vide seção 2.3) são apresentadas na Tabela 7b. Pode-se notar que elas são quase sempre um pouco menores que as estimativas obtidas pelo modelo Mh (compare-se as Tabelas 7a e 7b). No entanto, há uma correlação muito alta e significativa entre as estimativas obtidas pelos dois métodos ($r = 0,9836$, $p < 0,01$). Ou seja, o método da enumeração sempre subestima em relação ao Modelo Mh, mas de uma maneira muito constante. Assim sendo, e considerando que para a análise de correlação a relação entre as variáveis interessa mais do que a acurácia na medida de seus valores absolutos, pode-se supor que o fato de os valores obtidos por enumeração serem subestimativas afeta muito pouco a análise das correlações entre as densidades.

Os valores das correlações entre as densidades, obtidas a partir dos dados da Tabela 7b, foram os seguintes:

	<i>P. opossum</i>	<i>A. arviculoides</i>	<i>P. iheringi</i>
<i>A. arviculoides</i>	-0,2558 NS		
<i>P. iheringi</i>	-0,4353 NS	0,5314 NS	
<i>D. aurita</i>	-0,2491 NS	0,4834 NS	0,5396 NS

Pode-se notar que houve tendência a correlação negativa entre a densidade de *P. opossum* e das três outras espécies, mas estas correlações não foram significativas em nenhum caso (primeira coluna). As densidades dos roedores mostraram

tendência a correlação positiva entre si e com a densidade de *D. aurita*, mas estas correlações igualmente não foram significativas (colunas restantes).

Flutuações das Densidades Populacionais - Uma vez que as estimativas de densidades usando enumeração são disponíveis para todas as espécies e períodos, a partir delas é possível obter um gráfico das flutuações das densidades populacionais das várias espécies durante o estudo (Figura 12).

Não são evidentes padrões estacionais nas flutuações. Por exemplo, o pico populacional de *P. opossum* em 1986 foi em julho e em 1987 em abril; em *A. arviculoides* o pico de 1986 foi em julho e no ano seguinte em janeiro; *P. iheringi* teve um pico muito nítido em julho de 1987, mas o mesmo não ocorreu em julho de 1986. O único padrão aparentemente estacional é a queda das populações de todas as espécies no período entre julho e outubro de ambos os anos.

Por outro lado, há diferenças muito evidentes entre os dois anos que compõe o estudo. A densidade populacional de *P. opossum* foi muito mais baixa no segundo ano, caindo continuamente desde abril até o final do estudo em outubro. As densidades dos dois roedores foram de modo geral mais altas e apresentaram maiores flutuações no segundo ano. Apenas em 1987 *D. aurita* passou a ser um participante regular da comunidade e suas densidades aumentaram perto do fim do estudo. Finalmente, *Metachirus nudicaudatus* e *Felis*

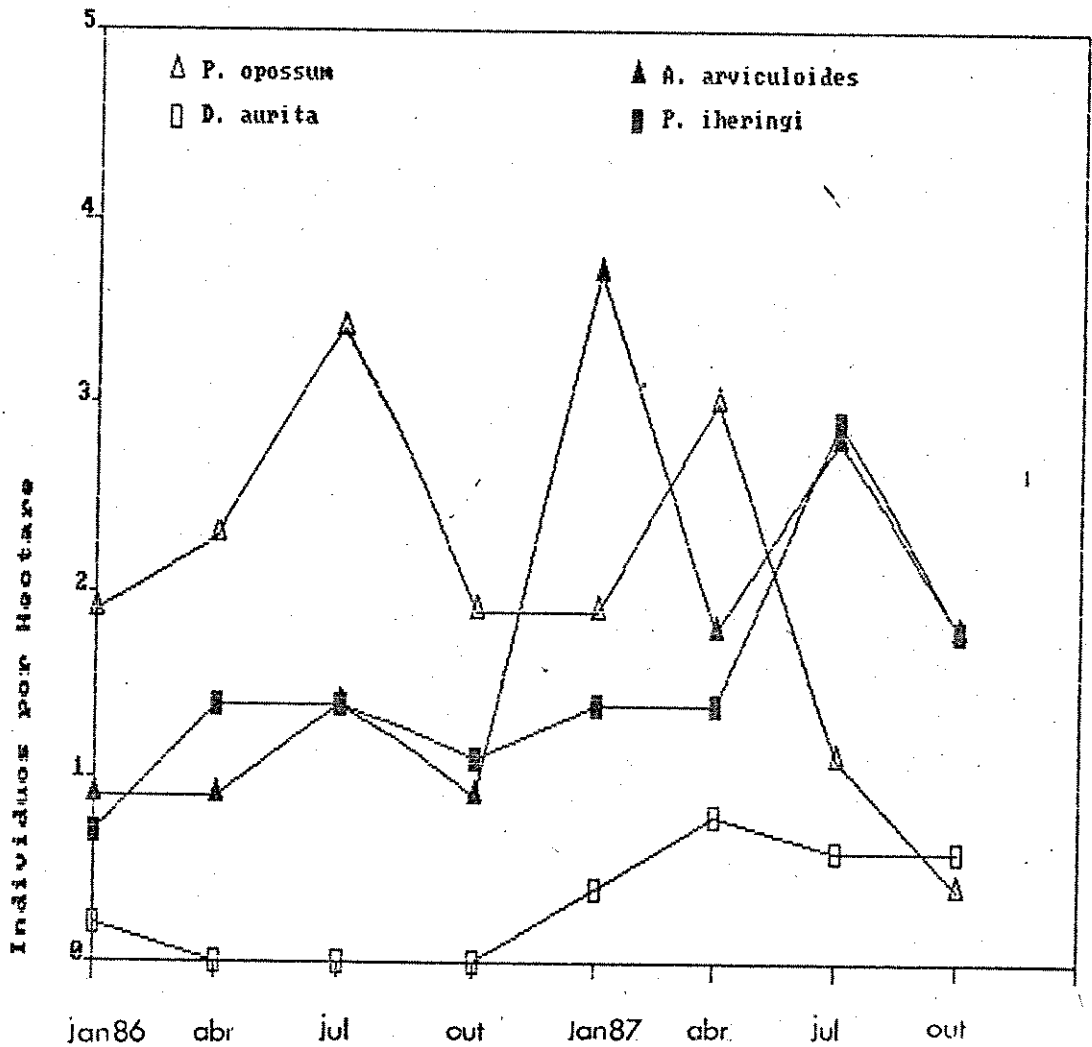


FIGURA 12 - Variações ao longo do estudo das densidades populacionais, estimadas usando o método de enumeração para os tamanhos populacionais e o de Dice para as áreas reais.

catus apareceram apenas no último período de amostragem de 1987.

época Reprodutiva - A análise da ocorrência de fêmeas lactantes nas populações dos marsupiais indica que sua reprodução segue um padrão estacional e bastante similar entre as duas espécies. Tanto em *Phyllander opossum* como em *Didelphis aurita* foram capturadas fêmeas lactantes nos meses de julho, outubro e janeiro, mas nenhuma fêmea lactante foi capturada em abril (Tabela 8a). Em *D. aurita* todas as fêmeas capturadas entre julho e janeiro estavam lactantes, mas em *P. opossum* houve variações na proporção de fêmeas lactantes, que foi maior em janeiro (final da estação reprodutiva) que em julho e outubro (início). O número de filhotes por ninhada (média \pm desvio-padrão) foi um pouco maior em *D. aurita* ($6,3 \pm 2,3$) do que em *P. opossum* ($5,2 \pm 1,1$).

A ocorrência de duas ninhadas dentro da mesma estação reprodutiva não foi verificada em nenhuma das duas espécies de marsupiais. Em uma fêmea de gambá foram observadas duas ninhadas em um mesmo ano, mas em estações reprodutivas diferentes: cinco filhotes em janeiro de 1987 (final da estação 86-87) e nove em julho e outubro de 1987 (início da estação 87-88).

Nos roedores, a reprodução aparentemente também segue um padrão estacional, a julgar pela época de ocorrência de machos com testículos descidos e de fêmeas com vaginas perfuradas. Para esta análise, foram usados apenas os dados

TABELA 8a. Presença de fêmeas lactantes, nos marsupiais. Foram reunidos os dados dos anos de 1986 e 1987. $n =$ média \pm desvio padrão do número de filhotes por ninhada.

<i>Philander opossum</i>	fêmeas capturadas	número de lactantes	número de filhotes
Janeiro	4	3	4, 5 e 7
Abril	6	0	-
Julho	7	1	5
Outubro	3	1	5
			$n = 5,2 \pm 1,1$
<i>Didelphis aurita</i>			
Janeiro	1	1	5
Abril	1	0	-
Julho	2	2	5 e 9
Outubro	1	1	9*
			$n = 6,3 \pm 2,3$

* = mesma ninhada anterior

TABELA 8b. Atividade reprodutiva verificada nos roedores; dados referentes apenas ao ano de 1987. Para cada espécie é dado o número de machos e fêmeas coletados em cada mês, com o número de indivíduos com testículos descidos e com vaginas perfuradas, respectivamente, indicados entre parênteses.

	<i>Akodon arviculoides</i>		<i>Proechimys iheringi</i>	
	machos (t. descidos)	fêmeas (v. perf.)	machos (t. desc.)	fêmeas (v. perf)
Janeiro	4 (3)	3 (2)	2 (1)	2 (1)
Abril	3 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Julho	4 (4)	4 (1)	6 (0)	4 (1)
Outubro	2 (1)	4 (1)	5 (0)	3 (1)

do segundo ano do estudo (1987), pois durante o primeiro ano a verificação destes sinais de estado reprodutivo pelo observador não era ainda confiável. Tanto em *Akodon arviculoides* como em *Proechimys iheringi*, nenhuma atividade reprodutiva foi verificada em abril, e a maior proporção de indivíduos sexualmente ativos foi encontrada em janeiro (Tabela 8b).

Longevidades - As longevidades verificadas para as espécies mais comuns foram as seguintes:

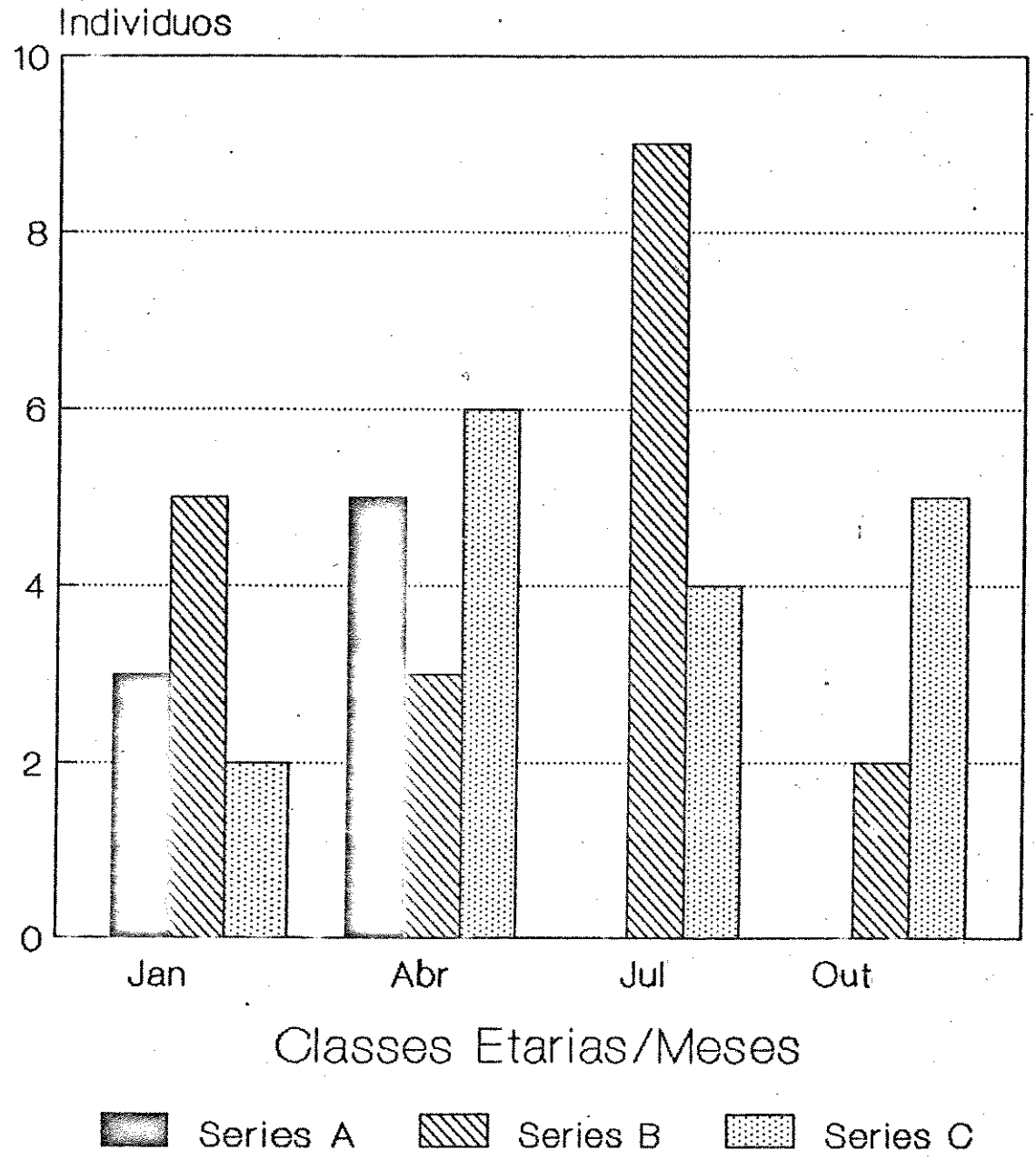
	Longevidades (meses) média \pm desvio-padrão	Extremos	Número amostral
<i>P. opossum</i>	4,35 \pm 2,19	(2,79-8,80)	9
<i>A. arviculoides</i>	3,95 \pm 1,96	(2,86-6,24)	7
<i>P. iheringi</i>	11,45 \pm 7,30	(6,08-20,60)	5
<i>D. aurita</i>	14,74 \pm 8,44	(8,77-20,70)	2

Parece haver dois padrões distintos: a) animais com uma duração de vida de poucos meses, que dificilmente chegariam a ultrapassar um ano, ou seja, conhecem apenas uma estação reprodutiva (*P. opossum* e *A. arviculoides*); b) animais com uma longevidade média em torno de um ano ou mais, que atingem com frequência o segundo ano, ou seja, podem normalmente ter mais de uma estação reprodutiva ao longo da vida (*P. iheringi* e *D. aurita*). Estas duas últimas espécies

podem eventualmente ter uma duração de vida ainda maior que a estimada aqui, pois os indivíduos mais longevos de ambas ainda estavam vivos durante a última excursão do estudo.

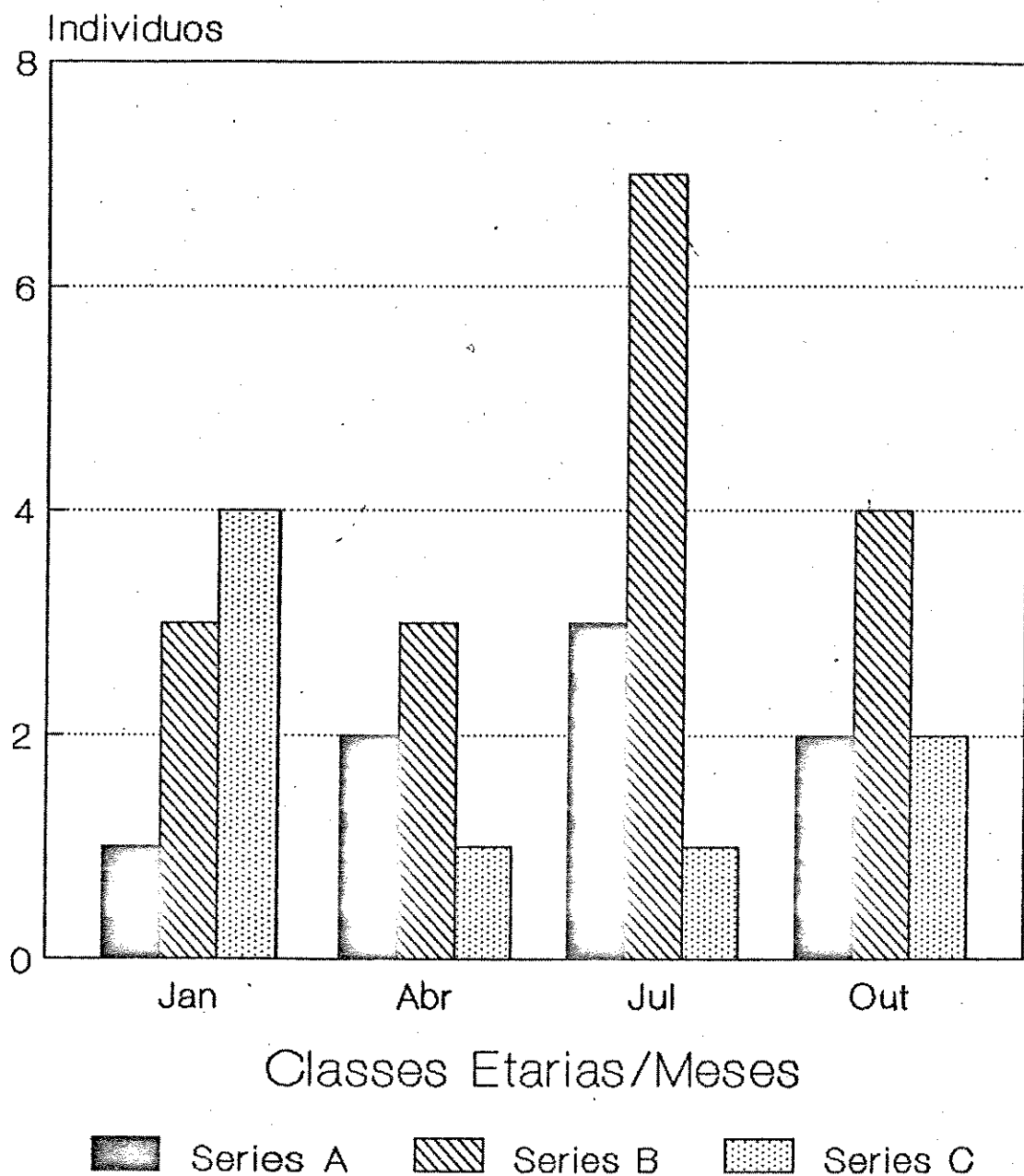
Estrutura Etária das Populações - A variação ao longo do ano da estrutura etária das populações de *P. opossum*, *A. arviculoides* e *P. iheringi* é apresentada nas Figuras 13 a 15. Para estas Figuras foram reunidos os dados dos dois anos, de modo a poder utilizar o maior número amostral possível, tornando os padrões obtidos mais fáceis de se visualizar. Há algumas diferenças entre os anos (por exemplo, em *P. opossum* o número de jovens foi menor em 1987 que em 1986), mas o pequeno número amostral de cada um dos anos tomado em separado tornaria difícil a interpretação das diferenças entre eles, e portanto isto não foi tentado aqui.

Na Figura 13 é nítido o envelhecimento da população de *P. opossum* ao longo do ano, de janeiro até outubro. Em janeiro, houve um certo número de jovens da estação reprodutiva anterior sendo incorporados à população, uma grande proporção de adolescentes e poucos adultos (Figura 13a). Em abril, muitos jovens continuaram sendo incorporados à população, mas já havia mais adultos que adolescentes, em grande parte devido ao envelhecimento dos indivíduos que eram adolescentes na estação anterior (Figura 13b). Em julho, não havia mais jovens aparecendo; a maioria da população era de adolescentes, em parte devido ao envelhecimento dos jovens da estação anterior, mas havia uma



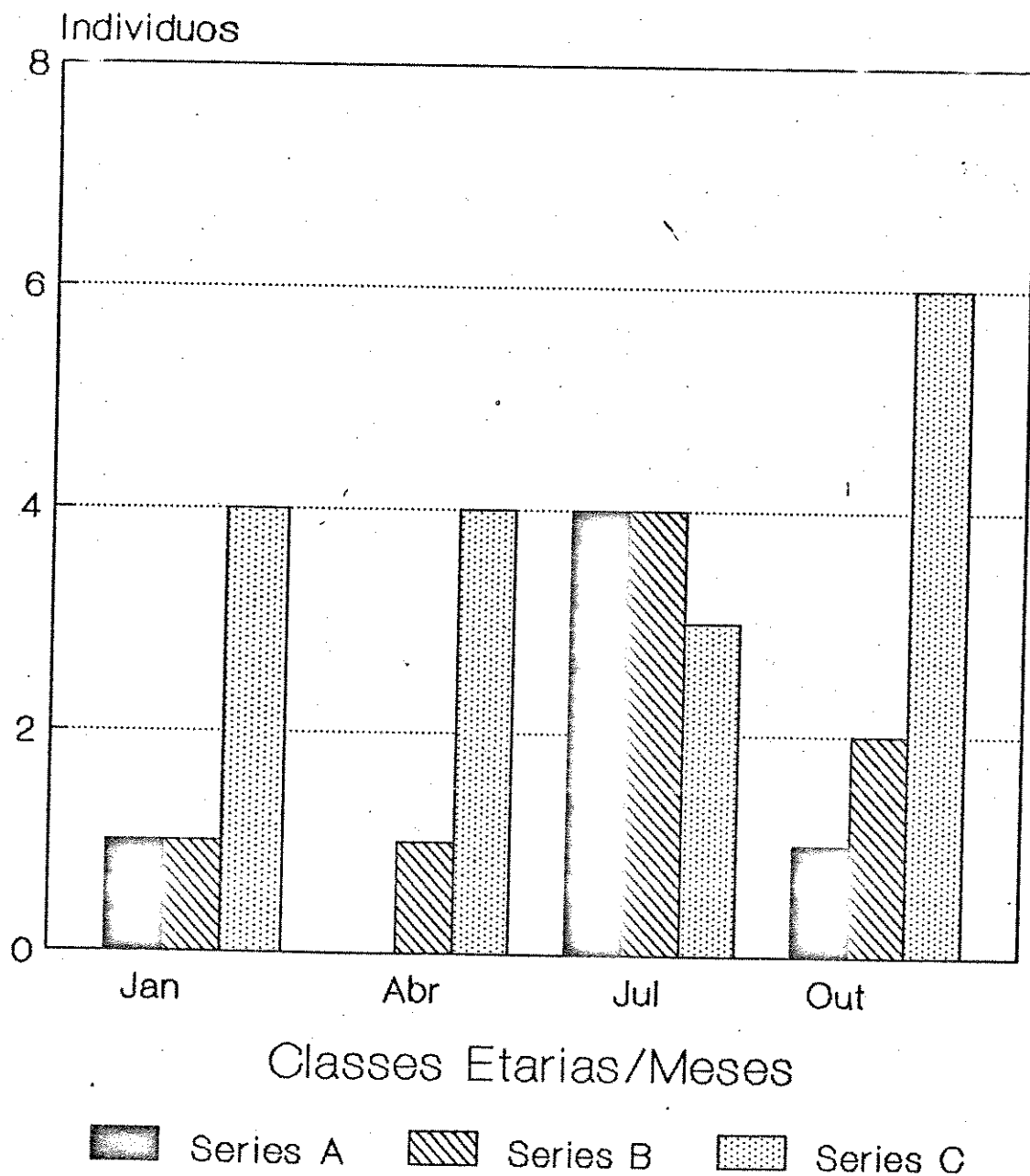
Series A = Cl. Etaria I; B = II; C = III

FIGURA 13 - Estrutura etária da população de *Philander opossum*, nas diferentes épocas do ano. Foram reunidos os dados dos anos de 1986 e 1987.



Series A = Classe Et. I; B = II; C = III

FIGURA 14 - Estrutura etária de população de *Akodon arviculoides*, nas diferentes épocas do ano. Foram reunidos os dados dos anos de 1986 e 1987.



Series A = Classe et. I; B = II; C = III

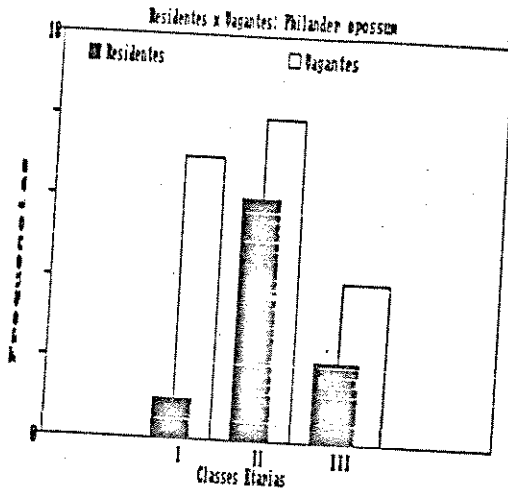
FIGURA 15 - Estrutura etária da população de *Proechimys theringi*, nas diferentes épocas do ano. Foram reunidos os dados dos anos de 1986 e 1987.

proporção considerável de adultos (Figura 13c). Finalmente, em outubro continuaram não aparecendo jovens e a classe mais numerosa da população já era a de adultos (Figura 13d). Neste período, a população estava em plena atividade reprodutiva e os jovens resultantes disto apareceriam na estação seguinte, fechando o ciclo.

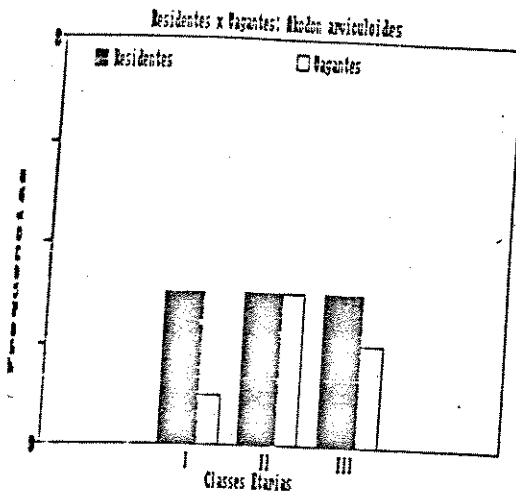
Para os roedores, os padrões são muito menos nítidos. Em *A. arviculoides*, jovens apareceram na população em todas as estações, embora sejam poucos em janeiro, que parece ser o período em que a população era mais velha (Figura 14). No entanto as estruturas etárias dos demais meses não são distintamente diferentes e não é possível distinguir o ciclo de substituição da população. Em *P. iheringi* houve jovens em todos os períodos, mas a proporção foi maior em julho, época do maior pico populacional, em 1987. De modo geral, *P. iheringi* mostra uma população bastante velha: com exceção justamente de julho, a classe mais frequente foi sempre a dos adultos (Figura 15).

Distribuições Etárias dos Residentes e dos Vagantes - As distribuições etárias dos indivíduos residentes e vagantes dessas mesmas três espécies são comparadas na Figura 16. Nos casos de *Phyllander opossum* e *Proechimys iheringi*, as distribuições etárias de residentes e vagantes diferem significativamente (Teste G; *P. opossum*, $G = 8,9968$, $p < 0,05$; *P. iheringi*, $G = 12,4766$, $p < 0,01$). Em ambos os casos, a diferença principal entre as distribuições é que a

a)



b)



c)

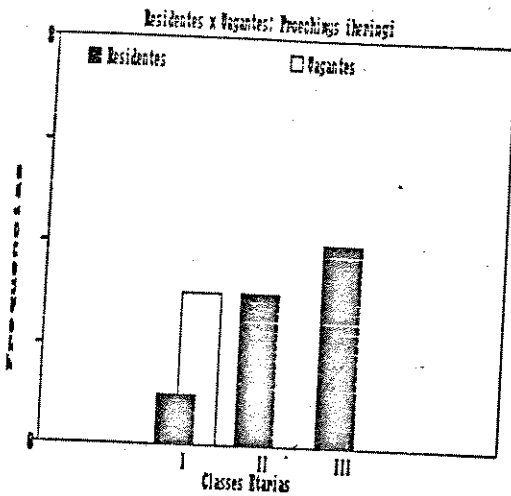


FIGURA 16 - Comparação entre as distribuições etárias dos indivíduos residentes e vagantes. a) *Philander opossum*; b) *Akodon arviculoides*; c) *Proechimys iheringi*.

frequência de jovens é muito maior entre os vagantes que entre os residentes, sendo que em *P. iheringi* todos os indivíduos vagantes eram jovens. Já em *A. arviculoides* as distribuições etárias de residentes e vagantes não diferem significativamente (Teste G, $G = 1,0466$, NS).

3.4 - Áreas de Vida e Deslocamentos

Áreas de Vida - Estimativas de áreas de vida pelo método do mínimo polígono convexo foram obtidas para os 14 indivíduos de *Philander opossum*, 6 de *Akodon arviculoides*, 4 de *Proechimys iheringi* e 3 de *Didelphis aurita* (Tabela 9). O método é exemplificado na Figura 17, que mostra as distribuições de capturas de alguns indivíduos e as estimativas de áreas de vida resultantes.

As áreas de vida médias das espécies (Tabela 9) seguem a seguinte ordem decrescente: *D. aurita* (média \pm desvio-padrão, $1,29 \pm 0,26$ hectares), *P. iheringi* ($0,36 \pm 0,22$ ha), *P. opossum* ($0,32 \pm 0,20$ ha) e *A. arviculoides* ($0,18 \pm 0,09$ ha). Não foi verificada diferença significativa entre as áreas de vida de machos e fêmeas de *P. opossum* (Teste de Mann-Whitney, $U = 46$, NS) e *A. arviculoides* ($U = 6,5$, NS). Para as restantes espécies, o número amostral disponível não permite este tipo de comparação.

Em alguns casos, a distribuição de capturas sugere que há mudanças estacionais de áreas de vida. O exemplo mais

TABELA 9. Áreas de vida estimadas pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MPC): estimativas individuais e médias (\pm desvio-padrão) por espécie e por sexo. Valores em hectares.

Espécie/Indivíduo	No. Capturas	Área de Vida (ha)
<i>Philander opossum</i>		
Ph3 (macho)	5	0,14
Ph12	7	0,29
Ph13	7	0,52
Ph18	6	0,11
Ph19	16	0,63
Ph21	7	0,32
Ph23	7	0,13
Ph26	5	0,19
Ph1 (fêmea)	9	0,47
Ph4	13	0,33
Ph9	6	0,10
Ph15	7	0,17
Ph17	11	0,33
Ph27	7	0,70
<i>P. opossum</i> , machos	7,50	0,291 \pm 0,193
<i>P. opossum</i> , fêmeas	8,83	0,350 \pm 0,216
<i>P. opossum</i> , total	8,07	0,316 \pm 0,197
<i>Akodon arviculoides</i>		
Ak4 (macho)	12	0,235
Ak7	5	0,270
Ak16	6	0,115
Ak9 (fêmea)	6	0,110
Ak14	6	0,060
Ak20	6	0,270
<i>A. arviculoides</i> , machos	7,67	0,207 \pm 0,081
<i>A. arviculoides</i> , fêmeas	6,00	0,147 \pm 0,110
<i>A. arviculoides</i> , total	6,83	0,177 \pm 0,092
<i>Proechimys iheringi</i>		
Ec2 (macho)	10	0,64
Ec9	5	0,12
Ec10	7	0,32
Ec1 (fêmea)	9	0,35
<i>P. iheringi</i> , machos	7,33	0,360 \pm 0,262
<i>P. iheringi</i> , total	7,75	0,358 \pm 0,216
<i>Didelphis aurita</i>		
Di1 (macho)	6	1,30
Di5	6	1,03
Di2 (fêmea)	16	1,54
<i>D. aurita</i> , total	9,33	1,290 \pm 0,255

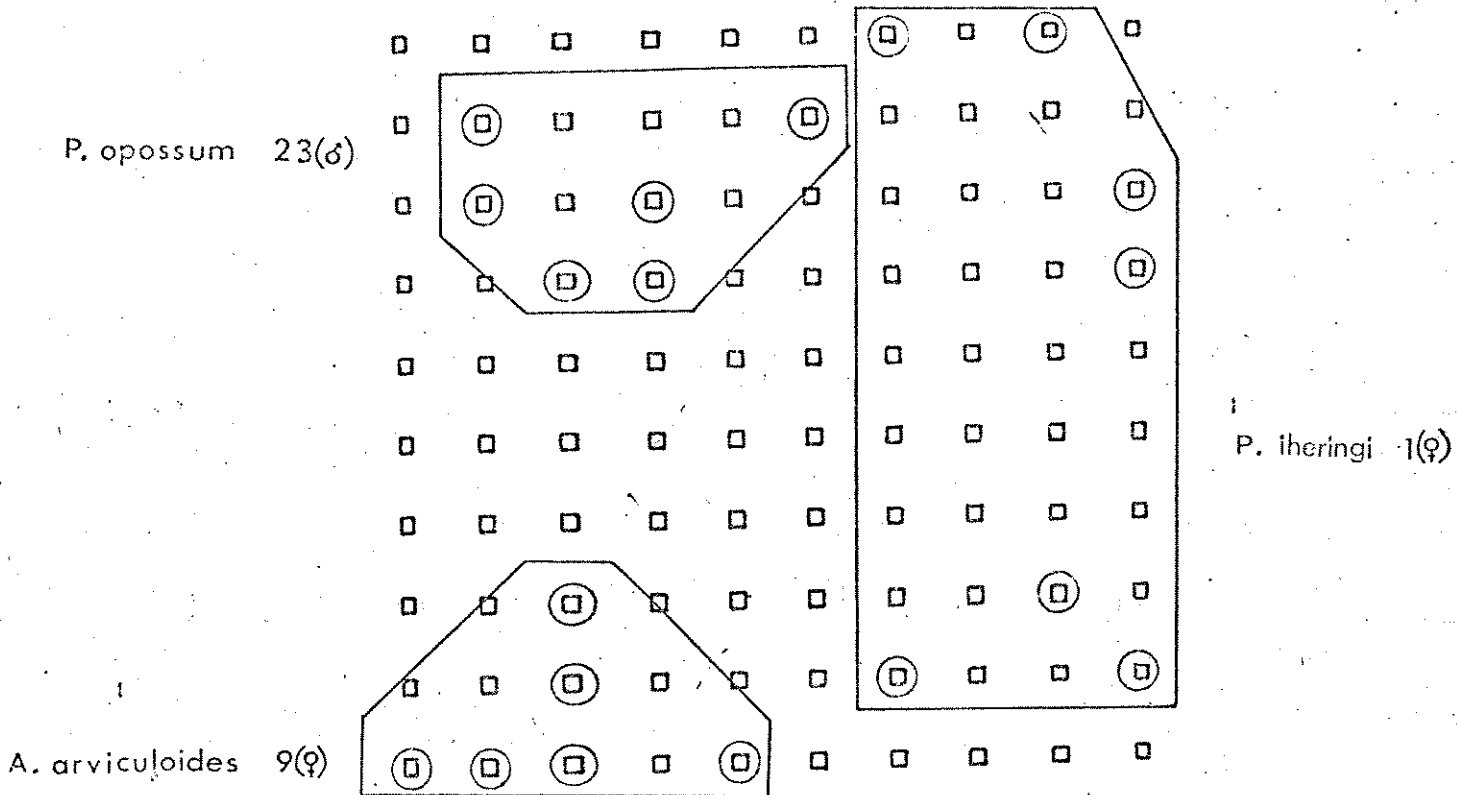


FIGURA 17 - Área de vida dos indivíduos Ph23 (*Philander opossum*, macho), Ak9 (*Akodon arviculoides*, fêmea) e Eci (*Proechimys iheringi*, fêmea), estimadas pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MPC). Os círculos indicam os pontos de captura.

nítido disto é o indivíduo Ak4, um *A. arviculoides* macho, cuja distribuição e a sequência de capturas são ilustradas na Figura 18. Ak4 teve 5 capturas em dois pontos vizinhos na extremidade Norte na grade durante a excursão de julho de 1986. Na excursão seguinte (outubro-86) foi recapturado na extremidade oposta (Sul) da grade, a uma distância de 82 metros da última captura anterior. Daí em diante, foi recapturado mais 6 vezes na extremidade Sul, até desaparecer em janeiro de 1987. Casos similares porém menos documentados (devido ao fato de indivíduos em questão terem menor número de capturas) aconteceram com mais dois indivíduos de *A. arviculoides* (Ak5 e Ak7) e um de *P. iheringi* (Ec2), todos machos.

Distância Média entre Capturas Sucessivas (DMCS) - Na primeira coluna da Tabela 10 são apresentadas as estimativas "gerais" das DMCS, ou seja, usando todos os deslocamentos, independente de serem registrados dentro da mesma excursão ou entre excursões diferentes. As estimativas mostraram um padrão similar ao revelado pelas áreas de vida: a espécie com maior DMCS foi *D. aurita*, seguida por *P. iheringi*, *Metachirus nudicaudatus*, *P. opossum* e *A. arviculoides*. Excetuando *M. nudicaudatus*, para o qual não são disponíveis estimativas da área de vida, a ordem da maior para a menor DMCS é idêntica à ordem apresentada pelas áreas de vida das mesmas espécies. A correlação entre DMCS e área de vida das

A. arviculoides 4(♂)

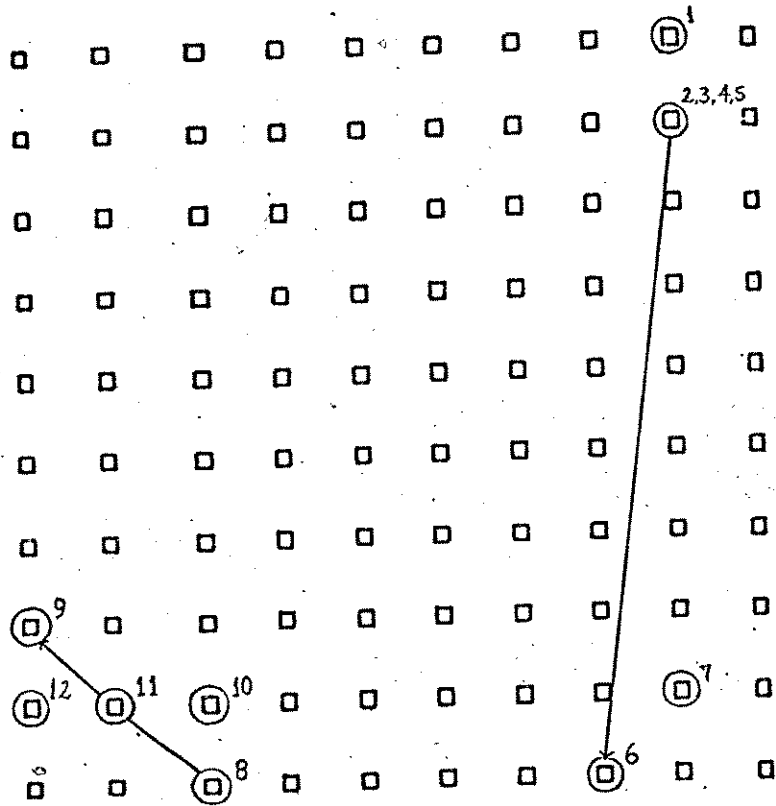


FIGURA 18 - Pontos de captura do indivíduo Ak4 (*Akodon arviculoides*, macho), indicando um caso aparente de mudança de área de vida. Os círculos indicam os pontos de captura; os números sobre cada ponto indicam a ordem das capturas; as setas indicam os deslocamentos entre cada excursão e a seguinte.

TABELA 10a. Valores de Distâncias Médias entre Capturas Sucessivas (DMCS) para os mamíferos de Barra de Maricá.

Em cada caso é fornecida a média \pm desvio-padrão, em metros.

	Geral	Mesma excursão	Entre excursões	Machos (Geral)	Fêmeas (Geral)
<i>P. opossum</i>	33,3 \pm 22,6	33,1 \pm 21,7	34,6 \pm 29,0	32,5 \pm 23,6	35,4 \pm 25,2
<i>A. arviculoides</i>	27,6 \pm 28,4	23,2 \pm 26,6	46,1 \pm 29,8	29,5 \pm 32,7	28,1 \pm 23,4
<i>P. iheringi</i>	47,2 \pm 33,5	46,0 \pm 29,5	49,2 \pm 40,3	50,5 \pm 32,8	41,1 \pm 35,1
<i>D. aurita</i>	99,5 \pm 104,3	91,5 \pm 101,1	124,8 \pm 120,1	136,3 \pm 129,8	74,9 \pm 78,9
<i>M. nudicaudatus</i>	43,0 \pm 26,5	43,0 \pm 26,5	-	43,0 \pm 26,5	-

TABELA 10b. Valores obtidos no teste t comparando as DMCS na mesma excursão contra as entre excursões, e as DMCS de machos contra fêmeas. Tamanho das amostras entre parênteses.

	Mesma excursão x Entre excursões		Machos x Fêmeas	
<i>P. opossum</i> (104)	t = 0,2231	p > 0,50 NS	t = 0,6616	p > 0,50 NS
<i>A. arviculoides</i> (58)	t = 2,5137	p < 0,01 **	t = 0,1664	p > 0,50 NS
<i>P. iheringi</i> (40)	t = 0,2927	p > 0,20 NS	t = 0,8493	p > 0,20 NS
<i>D. aurita</i> (25)	t = 0,6758	p > 0,20 NS	t = 1,4752	0,10 (p < 0,20 NS

várias espécies foi muito elevada e significativa ($r = 0,9891$, $p < 0,01$).

A DMCS dentro de uma mesma excursão e entre excursões diferentes só diferiu significativamente no caso de *A. arviculoides* (Teste t, $t = 2,5137$, $p < 0,01$; Tabela 10), sugerindo que apenas para esta espécie são comuns mudanças estacionais de áreas de vida.

Não houve diferenças significativas entre as DMCS de machos e fêmeas de nenhuma das espécies (Tabela 10). No caso do gambá, parece haver tendência a que os movimentos dos machos sejam maiores que os das fêmeas, mas esta tendência não chegou a ser significativa (teste t, $t = 1,4752$, $0,10 < p < 0,20$).

3.5 - Uso do Espaço

Áreas Não-Utilizáveis e o Papel das Clareiras - Uma distribuição de frequências de pontos com 0, 1, 2, ..., k capturas das quatro espécies mais frequentes foi construída. Esta distribuição observada foi então comparada com a distribuição de Poisson descrevendo as frequências de pontos com 0, 1, 2, ..., k capturas que deveríamos esperar caso 283 capturas (o número real) fossem distribuídas aleatoriamente pela grade (Tabelas 11 e 13). Foi encontrada diferença significativa entre as distribuições (Teste de qui-quadrado, $X^2 = 67,87$, $p < 0,01$). Verificou-se que o número observado

TABELA 11. Frequências de pontos com 0, 1, 2, 3, k capturas de pequenos mamíferos, na grade em Barra de Maricá: comparação entre as frequências observadas e as previstas por uma distribuição de Poisson.

No. de capturas por ponto (x)	No. de pontos com x capturas	No. previsto (Dist. Poisson)	
0	22	5,9012	
1	15	16,7006	
2	15	23,6314	
3	16	22,2923	
4	8	15,7718	
5	8	8,9268	
6	8	4,2105	
7 - 12	8	2,5654	
	100	100,0000	$X^2 = 67,87, p < 0,01$

TABELA 12 - Correlações entre os números de capturas obtidas em cada ponto, para cada par de espécies. Símbolos para a significância dos valores como na Tabela 2.

a) Todos os pontos:

	<i>P. opossum</i>	<i>A. arviculoides</i>	<i>P. iheringi</i>
<i>A. arviculoides</i>	0,2260 *		
<i>P. iheringi</i>	0,3079 ***	0,0998 NS	
<i>D. aurita</i>	-0,0124 NS	-0,0330 NS	-0,0350 NS

b) Pontos efetivamente utilizáveis (84 pontos):

	<i>P. opossum</i>	<i>A. arviculoides</i>	<i>P. iheringi</i>
<i>A. arviculoides</i>	0,1428 NS		
<i>P. iheringi</i>	0,2315 *	0,0421 NS	
<i>D. aurita</i>	-0,1133 NS	-0,0887 NS	-0,0933 NS

TABELA 13 - Altura da cobertura vegetal e número de capturas de pequenos mamíferos verificadas em cada ponto da grade. O número de cima se refere ao número de capturas e o de baixo à altura da cobertura vegetal, em metros.

		N										
10		1 3,4	4 2,8	5 3,3	0 3,4	1 2,8	1 0	1 2,5	3 3,1	4 1,9	7 4,4	01
		8 1,4	7 2,3	6 3,9	2 2,6	1 3,9	3 0,8	3 2,8	6 3,3	5 2,9	9 2,7	
		1 1,8	3 4,3	2 0	2 2,6	1 0	0 0	2 3,8	6 3,7	2 3,6	12 3,2	
		1 0	4 4,1	1 4,0	1 2,6	0 0	2 2,3	1 3,5	2 1,0	2 3,9	6 1,8	
		1 3,4	0 2,8	4 3,6	4 2,9	2 1,7	3 2,9	3 3,4	1 2,2	0 0	3 2,0	
		0 0,8	2 0	3 3,7	4 3,8	0 0	0 0,4	0 2,1	2 2,1	2 1,1	5 2,5	
		0 2,2	3 3,6	0 4,3	1 1,8	0 1,3	0 1,3	0 2,6	3 2,2	0 3,5	5 2,4	
		1 3,2	8 2,8	3 2,2	0 1,0	0 1,4	2 2,9	0 1,1	2 2,5	3 2,6	6 2,2	
		5 2,1	5 3,1	4 2,7	4 2,9	0 1,7	0 3,8	3 1,7	3 3,4	5 2,6	5 3,2	
100		5 2,5	6 3,2	7 2,7	3 2,6	1 0,8	1 2,0	2 2,6	6 0,5	11 1,5	8 3,2	91

S

de pontos com zero capturas ("pontos nulos") foi de 22, enquanto seria previsto que fôsse apenas de 6. Esta foi a maior diferença absoluta entre as duas distribuições (Tabela 11). Os seis pontos nulos previstos foram interpretados como decorrência natural do tamanho da amostra; já o excesso de 16 pontos nulos foi interpretado como correspondendo a áreas da grade não utilizáveis pelas espécies em questão. As análises seguintes foram então calculadas usando a distribuição de capturas na grade toda (100 pontos) e na parte da grade considerada como efetivamente utilizável (84 pontos).

De modo geral, os pontos nulos parecem corresponder a: a) clareiras de areia branca, com solo descoberto; b) pontos na periferia de moitas, próximos a clareiras. Em termos de números de capturas, os pontos do segundo tipo parecem tão ineficientes quanto os do primeiro, sendo provavelmente similares para os animais. Portanto, os pontos de clareiras propriamente ditos e os de borda de moitas são coletivamente referidos daqui em diante como "clareiras". A análise realizada até aqui mostra que há áreas da grade não-utilizáveis para mamíferos, mas não permite avaliar a validade da impressão do observador de que estas áreas correspondem a clareiras.

A única variável de habitat medida (altura da cobertura vegetal sobre o ponto, Tabela 13) fracassou no que se refere à caracterização das clareiras. Uma vez que as moitas terminam de maneira abrupta e suas bordas são quase

verticais, em muitos casos grandes alturas de cobertura vegetal foram registradas em pontos de borda de moita, que parecem se comportar como clareiras quanto à eficiência de captura (vide parágrafo anterior). É o caso, por exemplo, dos pontos 62, 70, 85 e 86, todos com medidas elevadas de altura de cobertura vegetal, mas adjacentes a clareiras; em nenhum destes pontos foi obtida uma só captura (Tabela 13).

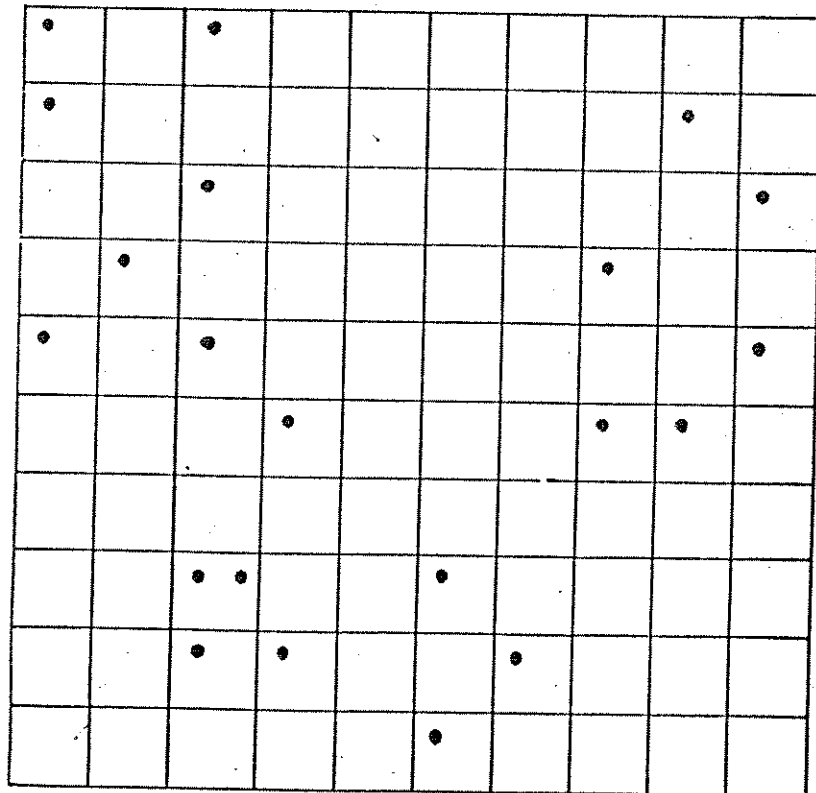
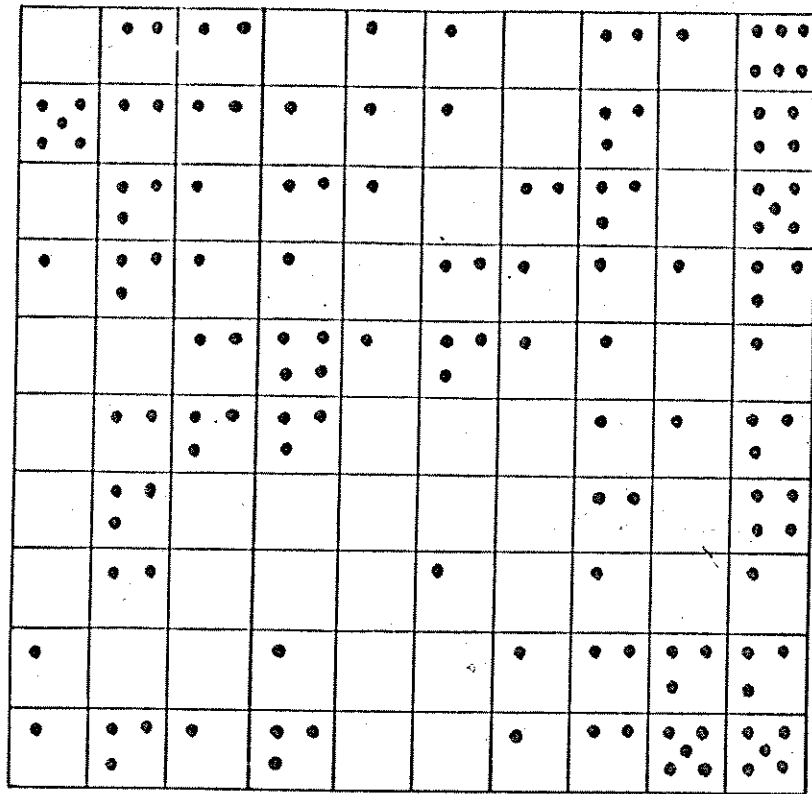
Uma maneira alternativa de avaliar a relação entre pontos não-utilizáveis e clareiras é a análise da eficiência de captura dos pontos com finais 5 e 6 ("pontos de trilha"). Estes pontos se situam ao longo da trilha central da grade; a maioria deles se situam na própria trilha ou na borda dela, e portanto correspondem à definição dada acima para clareiras. Nove dos 20 pontos de trilha foram pontos nulos, contra 13 dos 80 pontos restantes; as proporções diferem significativamente das esperadas caso a eficiência de captura dos dois tipos de pontos fosse igual (teste de qui-quadrado com correção de Yates, $X^2 = 4,78$, $p < 0,05$). Este resultado fornece uma evidência indireta da associação entre pontos nulos (pontos sem nenhuma captura) e clareiras.

Distribuição Espacial das Capturas de Cada Espécie - O índice de Agregação de Morisita foi calculado para as quatro espécies mais frequentes, tanto usando as distribuições de capturas por toda a grade como usando apenas o número de pontos considerados efetivamente utilizáveis (84 pontos). Os resultados obtidos foram os seguintes:

	Área Total (100 pontos)	Área Utilizável (84 pontos)
<i>Phyllander opossum</i>	1,3847	1,1632
<i>Akodon arviculoides</i>	3,0175	2,5347
<i>Proechimys iheringi</i>	2,0408	1,7143
<i>Didelphis aurita</i>	0,7143	0,6000

Os valores obtidos usando todos os pontos indicam que a distribuição de capturas na grade é agregada nos casos de *P. opossum*, *A. arviculoides* e *P. iheringi* (I > 1; Figuras 19 e 20). Já a distribuição de *D. aurita* (Figura 19) tende a uniforme: I é menor que 1 (distribuição aleatória), embora seja maior que zero (distribuição perfeitamente uniforme).

Quando são excluídos os pontos não utilizáveis, os valores dos índices de todas as espécies diminuem, mostrando que uma parte da agregação verificada se devia à simples existência de áreas utilizáveis e não utilizáveis dentro da grade. No caso de *P. opossum*, uma vez removido o efeito das áreas não-utilizáveis, o valor do índice se aproxima muito de 1 (distribuição aleatória). Os índices dos dois roedores continuam bem acima de 1, indicando que mesmo dentro da área considerada utilizável ambas estas espécies têm distribuições espaciais agregadas. O índice para o gambá diminui de 0,7143 para 0,6000, o que equivale a dizer que sua distribuição espacial se aproxima um pouco mais de uma



S

FIGURA 19 - Distribuição espacial das capturas de *Philander opossum* (em cima) e *Didelphis aurita* (em baixo) na grade.

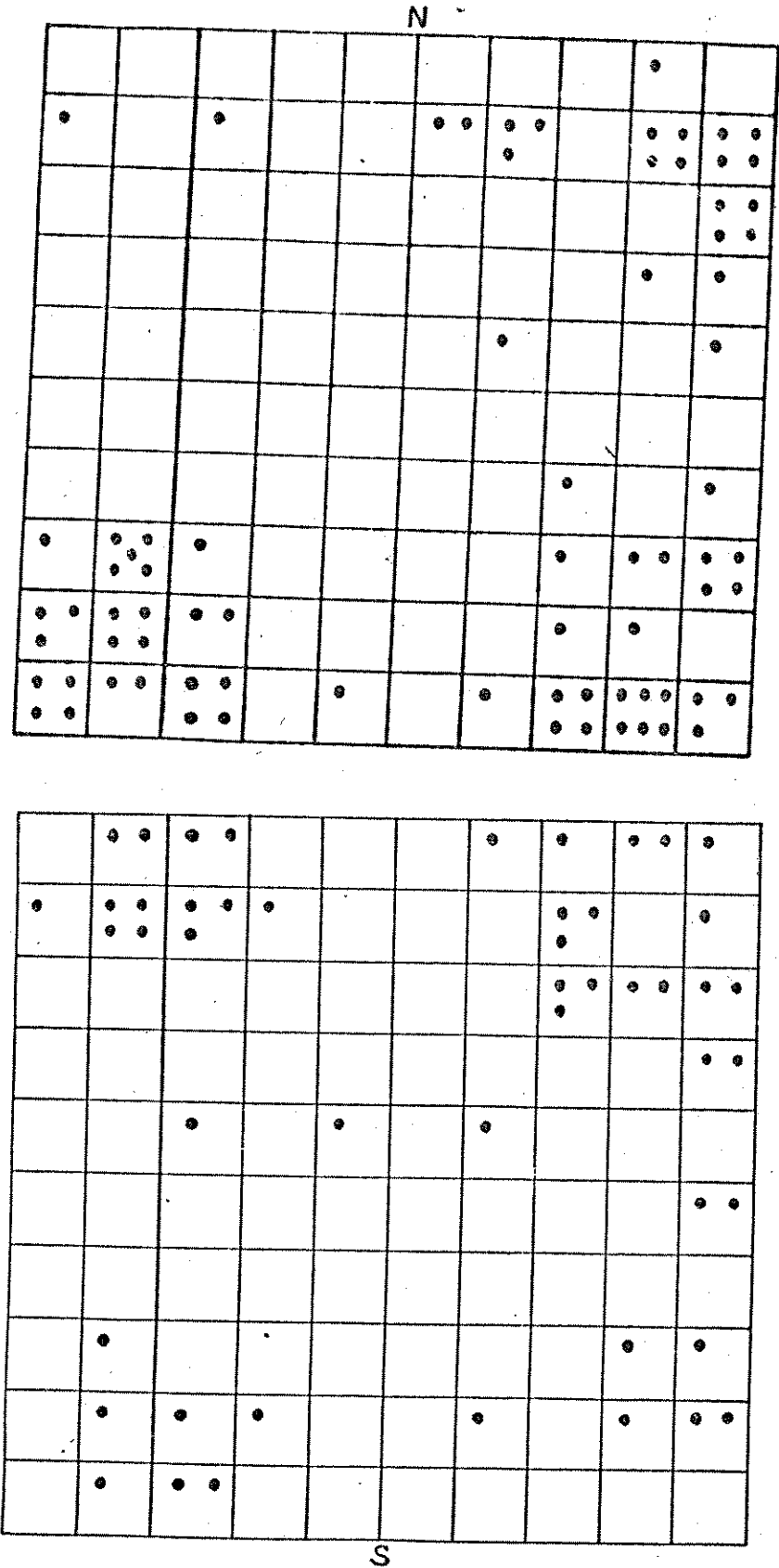


FIGURA 20 - Distribuição espacial das capturas de *Akodon arviculoides* (em cima) e *Proechimys theringi* (em baixo) na grade.

distribuição uniforme se consideramos apenas as áreas utilizáveis.

A ordem dos índices, do maior para o menor, é a mesma em ambas as análises: *A. arviculoides* - *P. iheringi* - *P. opossum* - *D. aurita*.

Distribuições Conjuntas das Espécies, Par a Par - As correlações obtidas entre os números de capturas em cada ponto, para cada par de espécies, também foram calculadas com todos os pontos e usando apenas o número de pontos considerados efetivamente utilizáveis (84). As correlações obtidas são apresentadas na Tabela 12.

Usando todos os pontos, foram verificadas correlações positivas e significativas entre os números de capturas de *P. opossum* e *A. arviculoides* ($r = 0,2260$, $p < 0,05$) e entre *P. opossum* e *P. iheringi* ($r = 0,3079$, $p < 0,001$). Assim sendo, as distribuições espaciais de capturas destas espécies são mais similares entre si do que se fossem aleatoriamente distribuídas uma em relação à outra. Para todos os outros pares possíveis, as correlações obtidas foram muito baixas (menores que 0,10), de modo que não há nenhuma relação evidente entre suas distribuições.

Usando apenas os pontos considerados como efetivamente utilizáveis, as correlações mais altas diminuíram (Tabela 12) e apenas a correlação positiva entre *Philander opossum* e *Proechimys iheringi* permaneceu significativa ($r = 0,2315$, $p < 0,05$). A correlação *P. opossum* x *A. arviculoides* continuou

positiva e mais alta que as demais, mas não foi significativa desta vez. As restantes correlações continuaram muito baixas e não-significativas.

Estes resultados não fornecem nenhuma evidência de que haja segregação espacial dentro de qualquer par de espécies presentes na área. Por outro lado, os números de capturas de *P. opossum* foram positivamente correlacionados com os de cada um dos roedores, indicando que esta cuíca utiliza preferencialmente os mesmos pontos que eles. Não foi evidente nenhuma relação entre as distribuições dos dois roedores ou entre o gambá e cada uma das outras espécies, não sendo possível rejeitar a hipótese de que estas espécies se distribuam independentemente umas das outras.

Relação Densidades x Cobertura Vegetal - Foi encontrada correlação positiva e significativa entre a altura da cobertura vegetal e o número de capturas obtidas em cada ponto (Tabela 13; $r = 0,2547$, $n = 100$, $p < 0,05$). Ilustrando isto, o histograma tridimensional do número total de capturas em cada ponto e o gráfico tridimensional de altura de vegetação em cada ponto são muito parecidos (compare as Figuras 21 e 22). Este resultado indica que a densidade de mamíferos neste habitat está relacionada com a altura da vegetação.

Heterogeneidade de Capturas ao Longo do Cordão Primário - A comparação das eficiências de captura das duas metades da

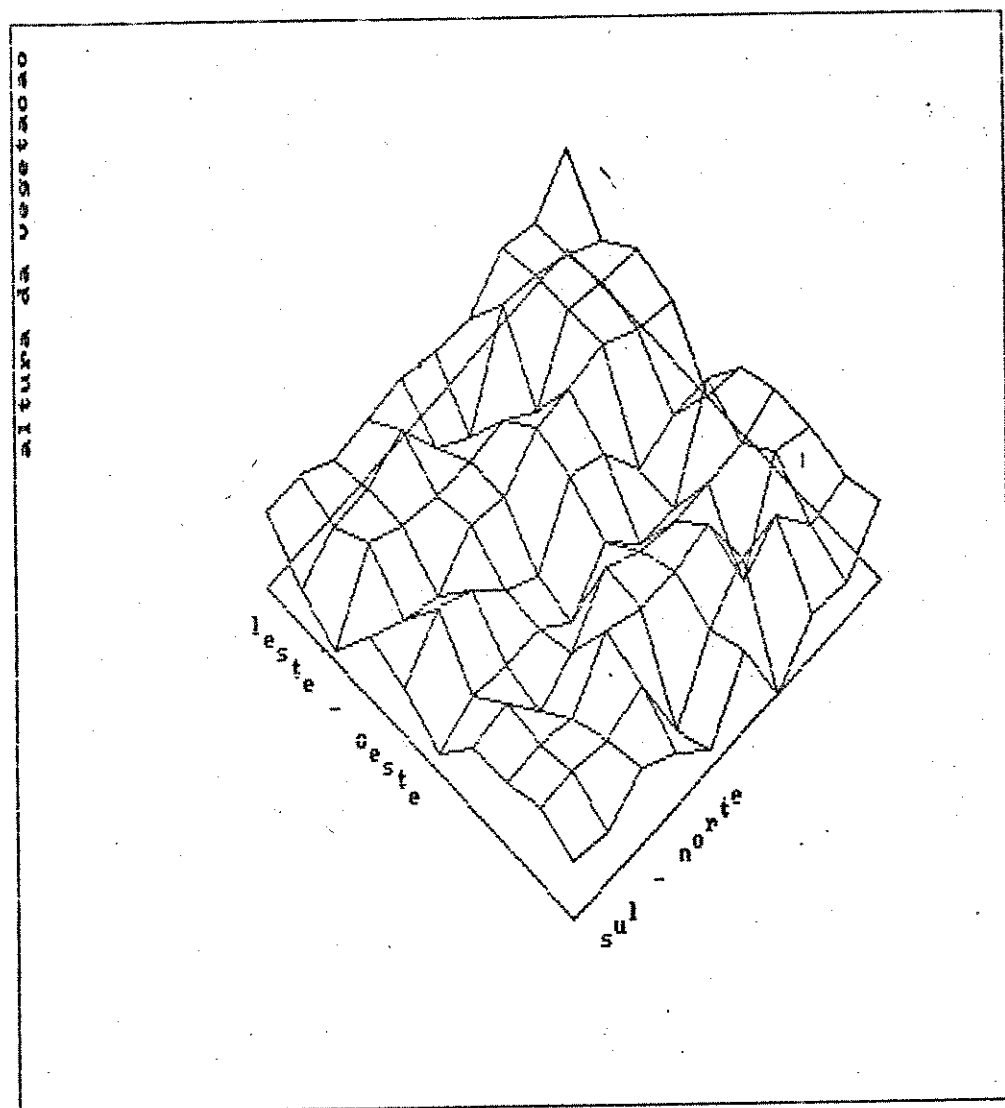


FIGURA 21 - Gráfico tridimensional mostrando a variação da altura da cobertura vegetal na grade. O gráfico se baseia nas medidas de altura da vegetação obtidas em cada ponto, que estão relacionadas na Tabela 13.

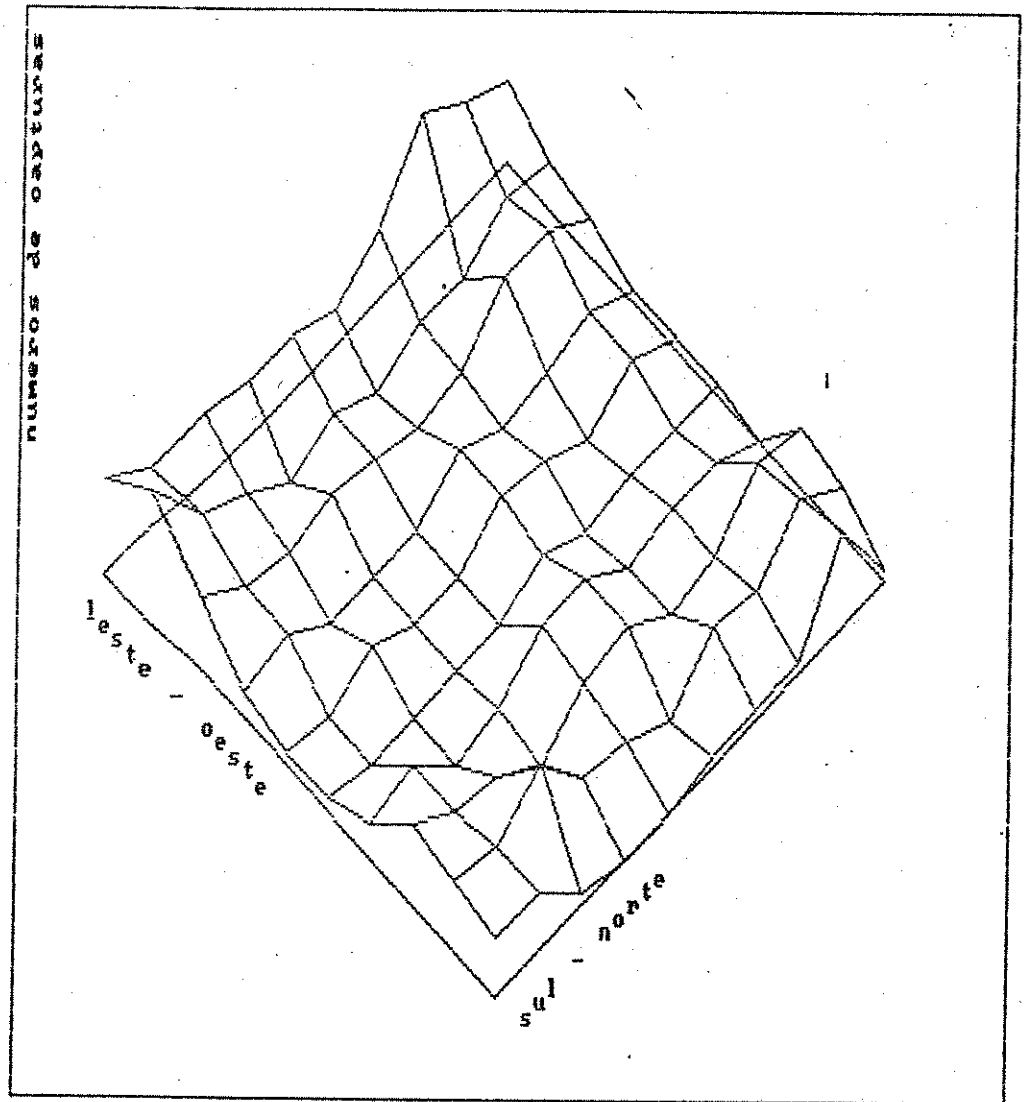


FIGURA 22 - Histograma em três dimensões mostrando a distribuição espacial das capturas de pequenos mamíferos na grade. No eixo vertical estão os números de capturas obtidas em cada ponto, que se baseiam nos dados apresentados na Tabela 13.

grade e das linhas de avaliação mostra que existe um gradiente onde a eficiência de captura decresce, de modo geral, à medida que se vai do Leste para o Oeste da área amostrada (Figura 23). A eficiência de captura foi significativamente maior nas linhas de avaliação do lado Leste que nas do lado Oeste (Teste de qui-quadrado, $X^2 = 15,75$, $p < 0,001$). Dentro da grade, a eficiência também foi maior no lado Leste que no Oeste, mas a diferença não chegou a ser significativa ($X^2 = 3,78$, $0,05 < p < 0,10$). Analisando conjuntamente a distribuição das capturas nas quatro áreas (linhas de avaliação Leste e Oeste, metades Leste e Oeste da grade), a hipótese de igual eficiência de captura nas quatro áreas claramente não se ajustou aos dados e foi rejeitada ($X^2 = 23,67$, $p < 0,001$). Estas análises indicam que a eficiência de captura ao longo do Cordão Primário foi variável decrescendo no sentido Leste-Oeste.

Variação Temporal no Uso do Espaço - Os dados disponíveis permitiram avaliar as mudanças na distribuição espacial de *P. opossum*, *A. arviculoides* e *P. iteringi* ao longo do estudo. No caso de *P. opossum*, houve uma nítida mudança em sua distribuição espacial apenas uma vez, em outubro de 1986, quando todas as 21 capturas desta espécie ocorreram na metade Leste da grade e nenhuma na metade Oeste (Tabela 14). A diferença entre esta distribuição e o padrão geral da espécie foi altamente significativa (Teste G, $G = 23,67$, $p < 0,001$).

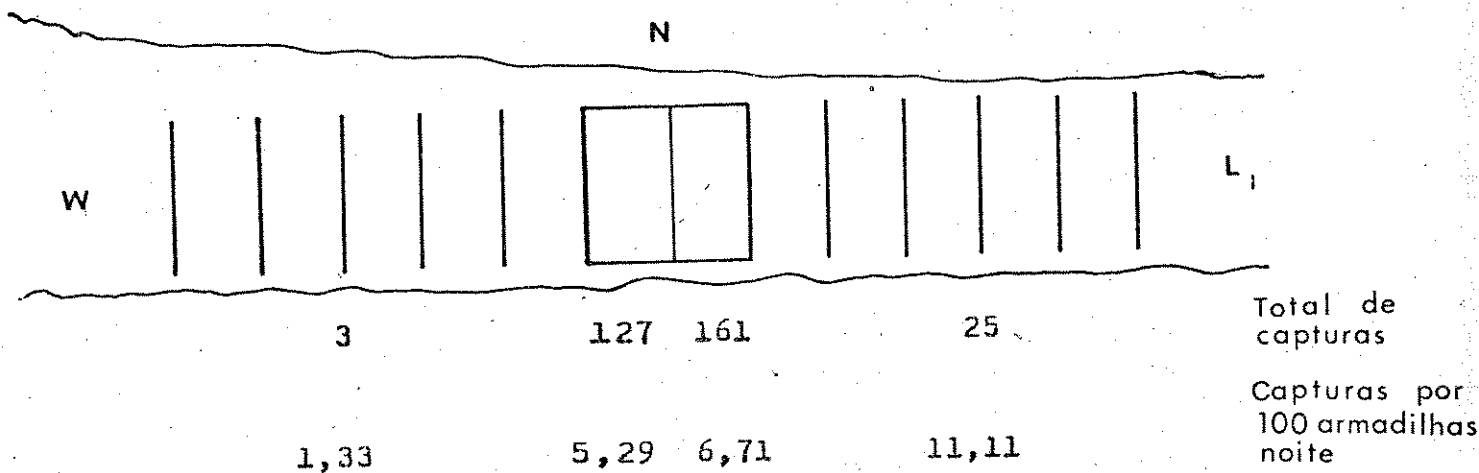


FIGURA 23 - Variação do sucesso de captura ao longo do cordão primário. Na primeira linha, está o número total de capturas realizadas em cada área, e na segunda, o número de capturas obtidas por 100 armadilhas noite em cada uma delas.

TABELA 14 - Variação temporal da localização das capturas, em *Philander opossum*. O quadro maior indica a distribuição do total de capturas desta espécie entre os quatro quadrantes: Noroeste (NW), Nordeste (NE), Sudoeste (SW) e Sudeste (SE). Os quadros menores indicam a distribuição de capturas verificada em cada um dos oito períodos de amostragem. Os valores do teste G comparando a distribuição geral com as de cada período são indicados abaixo dos respectivos períodos; símbolos para a significância dos valores como na Tabela 2.

GERAL

NW	NE
36	42
SW	SE
23	36

JANEIRO - 86

2	1
0	3

G = 3,5912 NS

ABRIL - 86

5	1
3	4

G = 4,2130 NS

JULHO - 86

9	6
7	10

G = 2,4882 NS

OUTUBRO - 86

0	11
0	10

G = 23,6712 * * *

JANEIRO - 87

4	6
4	1

G = 4,2654 NS

ABRIL - 87

11	12
5	6

G = 1,8478 NS

JULHO - 87

5	4
4	2

G = 2,2478 NS

OUTUBRO - 87

0	1
0	0

G = 2,3644 NS

Em *A. arviculoides*, houve três casos em que foram verificadas mudanças em relação ao padrão geral: em julho de 1986 e em julho e outubro de 1987, apresentando um padrão diferente em cada ocasião. Por exemplo, o quadrante Sudeste, subutilizado em julho-87 (uma captura em 18), foi onde se concentraram mais de dois terços das capturas (10 em 14) no mês de outubro seguinte (Tabela 15). Em todos os três casos as diferenças em relação ao padrão geral foram significativas (Teste G; julho-86, $G = 10,09$; julho-87, $G = 9,92$; outubro-87, $G = 10,50$; todos os três, $p < 0,05$).

No caso de *P. iberingi*, só foi verificada uma mudança de distribuição, em julho de 1987, quando 17 das 19 capturas observadas se deram na metade Norte da grade (Tabela 16), diferindo significativamente do padrão geral (Teste G, $G = 8,37$, $p < 0,05$).

Todas as cinco mudanças significativas nas distribuições das três espécies ocorreram nos meses de julho ou outubro, ou seja, durante a estação seca.

Utilização do Estrato Arbóreo - A proporção de vezes que os indivíduos foram vistos subindo em árvores quando liberados, para cada uma das espécies, foi a seguinte:

TABELA 15 - Variação temporal da localização das capturas, em *Akodon arviculoides*. Símbolos como na Tabela 14.

GERAL

NW	NE
2	22
SW	SE
27	25

JANEIRO - 86

0	0
1	1

$G = 1,5210 \text{ NS}$

ABRIL - 86

0	0
1	2

$G = 2,6986 \text{ NS}$

JULHO - 86

0	6
0	3

$G = 10,0900 *$

OUTUBRO - 86

0	0
2	2

$G = 3,0422 \text{ NS}$

JANEIRO - 87

0	3
8	5

$G = 2,3488 \text{ NS}$

ABRIL - 87

0	3
6	1

$G = 4,1202 \text{ NS}$

JULHO - 87

2	7
88	1

$G = 9,9208 *$

OUTUBRO - 87

0	3
1	10

$G = 10,4970 *$

TABELA 16 - Variação temporal da localização das capturas, em *Proechimys iheringi*. Símbolos como na Tabela 14.

GERAL	
NW 15	NE 19
SW 7	SE 8

JANEIRO - 86	
0	1
1	0

$G = 3,0142 \text{ NS}$

ABRIL - 86	
0	2
1	0

$G = 3,8632 \text{ NS}$

JULHO - 86	
1	1
1	0

$G = 1,5628 \text{ NS}$

OUTUBRO - 86	
1	1
1	1

$G = 0,6884 \text{ NS}$

JANEIRO - 87	
1	2
1	3

$G = 3,0444 \text{ NS}$

ABRIL - 87	
0	2
0	0

$G = 3,7912 \text{ NS}$

JULHO - 87	
10	7
0	2

$G = 0,3728 *$

OUTUBRO - 87	
2	3
2	2

$G = 0,8126 \text{ NS}$

	No. total de liberações	No. de fugas por árvores	Porcentagem
<i>P. opossum</i>	141	14	9,9
<i>A. arviculoides</i>	78	0	0,0
<i>P. iheringi</i>	56	0	0,0
<i>D. aurita</i>	31	1	3,2
<i>M. nudicaudatus</i>	4	0	0,0
<i>F. catus</i>	1	0	0,0

Observa-se que apenas duas das espécies (*P. opossum* e *D. aurita*) foram vistas utilizando árvores, sendo que esta última apenas uma vez. Em *P. opossum* o uso de árvores foi mais frequente, ocorrendo em cerca de um décimo das liberações. Os roedores *A. arviculoides* e *P. iheringi* aparentemente são animais apenas de chão, não utilizando o estrato arbóreo. *Metachirus nudicaudatus* também não foi visto subindo em árvores durante este estudo, mas devido ao pequeno número de capturas não se pode afirmar que não utilize o estrato arbóreo em Maricá. *Felis catus* evidentemente está no mesmo caso.

3.6 - Uso do Tempo

Aspectos Qualitativos - O número de capturas de cada espécie verificadas em cada faixa horária é apresentado na Tabela

17. Pode-se notar que em todos os casos o maior número de capturas foi registrado na primeira faixa horária. No entanto, como discutido na Seção 2.6, isto não necessariamente implica que a atividade seja maior nesta faixa, devido às características do método utilizado (sem liberar os animais a cada inspeção).

A comparação dos dados obtidos com o modelo nulo exponencial mostra que não há um só padrão, como à primeira vista poderia parecer, mas pelo menos dois padrões bastante distintos (Tabela 19).

No caso de *Phylander opossum*, o ajuste dos dados ao modelo nulo exponencial foi excelente (análise de regressão, $F = 125,11$, $p < 0,001$). Os desvios entre os valores calculados a partir do modelo nulo e os observados foram pequenos (sempre menores que 0,15). Assim sendo, o modelo nulo exponencial se ajusta bem aos dados no caso desta espécie (Figura 24). Este resultado sugere que *P. opossum* apresenta atividade constante ao longo da noite, que é a condição para a validade do modelo nulo.

Akodon arviculoides ilustra bem o padrão oposto (Tabela 19 e Figura 24). O ajuste ao modelo nulo exponencial foi ruim ($F = 0,096$, $p > 0,75$, NS). Assim sendo o modelo nulo, que indicaria atividade constante ao longo da noite, foi rejeitado para esta espécie. Os desvios dos valores observados em relação aos previstos pelo modelo nulo foram grandes (sempre maiores que 1); foram positivos para a primeira e para a última faixa horária (indicando picos bem

TABELA 17 - Número de capturas de cada espécie verificadas em cada uma das faixas horárias da noite. Os números se referem ao horário aproximado do início e do término de cada faixa horária, em horas.

	18-21	21-00	00-03	03-06
<i>P. opossum</i>	17	5	2	0
<i>A. arviculoides</i>	15	1	1	7
<i>P. iheringi</i>	12	2	2	3
<i>D. aurita</i>	9	1	3	0
<i>N. nudicaudatus</i>	3	1	0	0

TABELA 18 - Comparação entre as distribuições horárias das primeiras capturas de cada indivíduo (1) com as das capturas da segunda em diante (2+), para cada espécie. D_{max} é o valor obtido no teste de Kolmogorov-Smirnov avaliando a significância da diferença entre as distribuições.

	18-21	21-00	00-03	03-06	D_{max}
<i>P. opossum</i> (1)	5	1	1	0	
(2+)	12	4	1	0	2,43 NS
<i>A. arviculoides</i> (1)	1	0	0	2	
(2+)	14	1	1	5	-
<i>P. iheringi</i> (1)	3	0	1	2	
(2+)	9	2	1	1	4,50 NS
<i>D. aurita</i> (1)	0	0	2	0	
(2+)	9	1	1	0	-

TABELA 19 - Comparação entre as distribuições horárias das capturas das espécies mais comuns e os padrões previstos pelo modelo nulo exponencial (vide texto). São dadas as equações lineares de melhor ajuste e a significância das respectivas regressões, bem como os desvios entre os números de capturas (em logaritmos) observados e calculados, em cada faixa horária.

a) *Philander opossum*

$$\ln \text{capturas} = 3,6375 - 0,9415 \cdot \text{tempo} \quad F = 125,11 \quad p < 0,01$$

Faixa Horária	Capturas Observadas	Capturas Calculadas	Desvio
1 (18-21 hs)	2,833	2,696	0,137
2 (21-00 hs)	1,609	1,755	-0,146
3 (00-03 hs)	0,693	0,813	-0,120
4 (03-06 hs)	0,000	-0,129	0,129

b) *Akodon arviculoides*

$$\ln \text{capturas} = 1,7350 - 0,2286 \cdot \text{tempo} \quad F = 0,096 \quad p > 0,75$$

Faixa Horária	Capturas Observadas	Capturas Calculadas	Desvio
1 (18-21 hs)	2,708	1,506	1,202
2 (21-00 hs)	0,000	1,278	-1,278
3 (00-03 hs)	0,000	1,049	-1,049
4 (03-06 hs)	1,946	0,821	1,125

TABELA 19 (Continuação)

c) *Proechimys iheringi*

In capturas = $2,2820 - 0,4158 \cdot \text{tempo}$ $F = 1,326$ $p > 0,35$

Faixa Horária	Capturas Observadas	Capturas Calculadas	Desvio
1 (18-21 hs)	2,485	1,866	0,619
2 (21-00 hs)	0,693	1,450	-0,757
3 (00-03 hs)	0,693	1,035	-0,342
4 (03-06 hs)	1,099	0,619	0,480

d) *Didelphis aurita*

In capturas = $2,1970 - 0,5492 \cdot \text{tempo}$ $F = 1,566$ $p > 0,30$

Faixa Horária	Capturas Observadas	Capturas Calculadas	Desvio
1 (18-21 hs)	2,197	1,648	0,549
2 (21-00 hs)	0,000	1,099	-1,099
3 (00-03 hs)	1,099	0,549	0,550
4 (03-06 hs)	0,000	0,0002	-0,0002

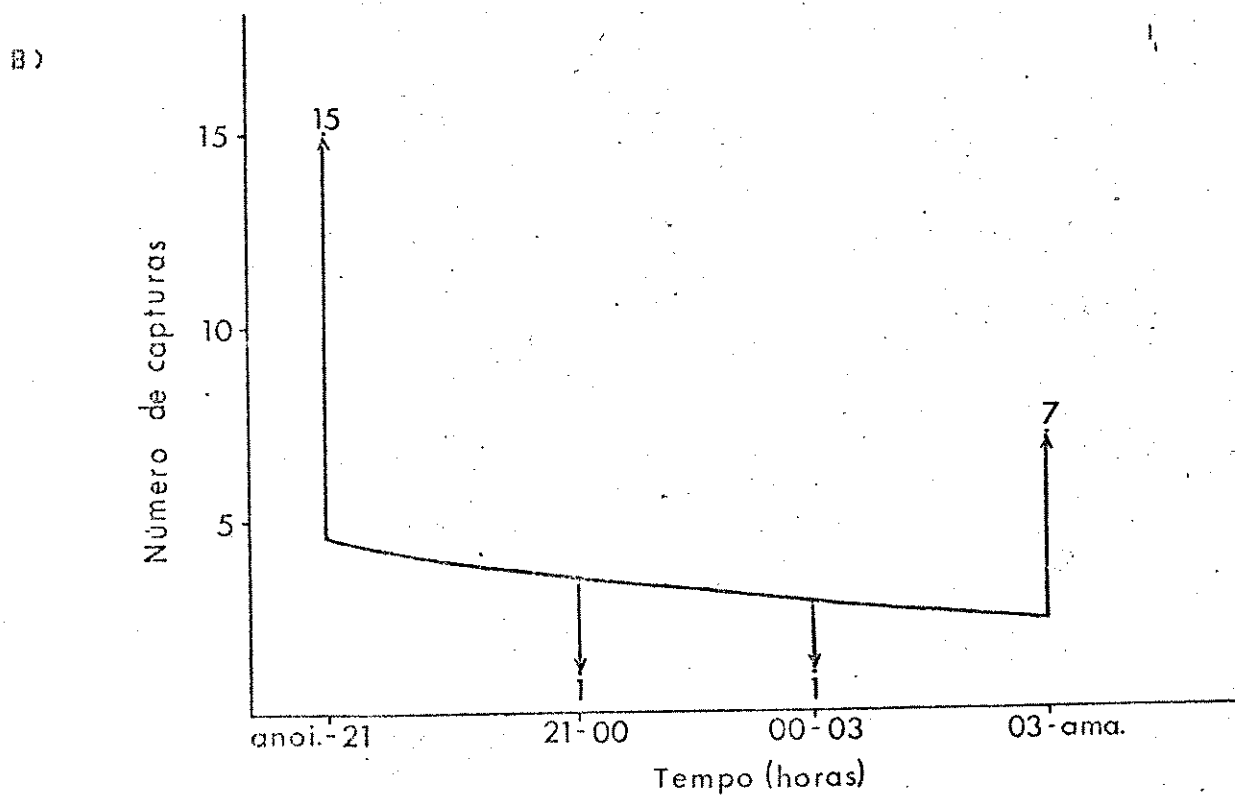
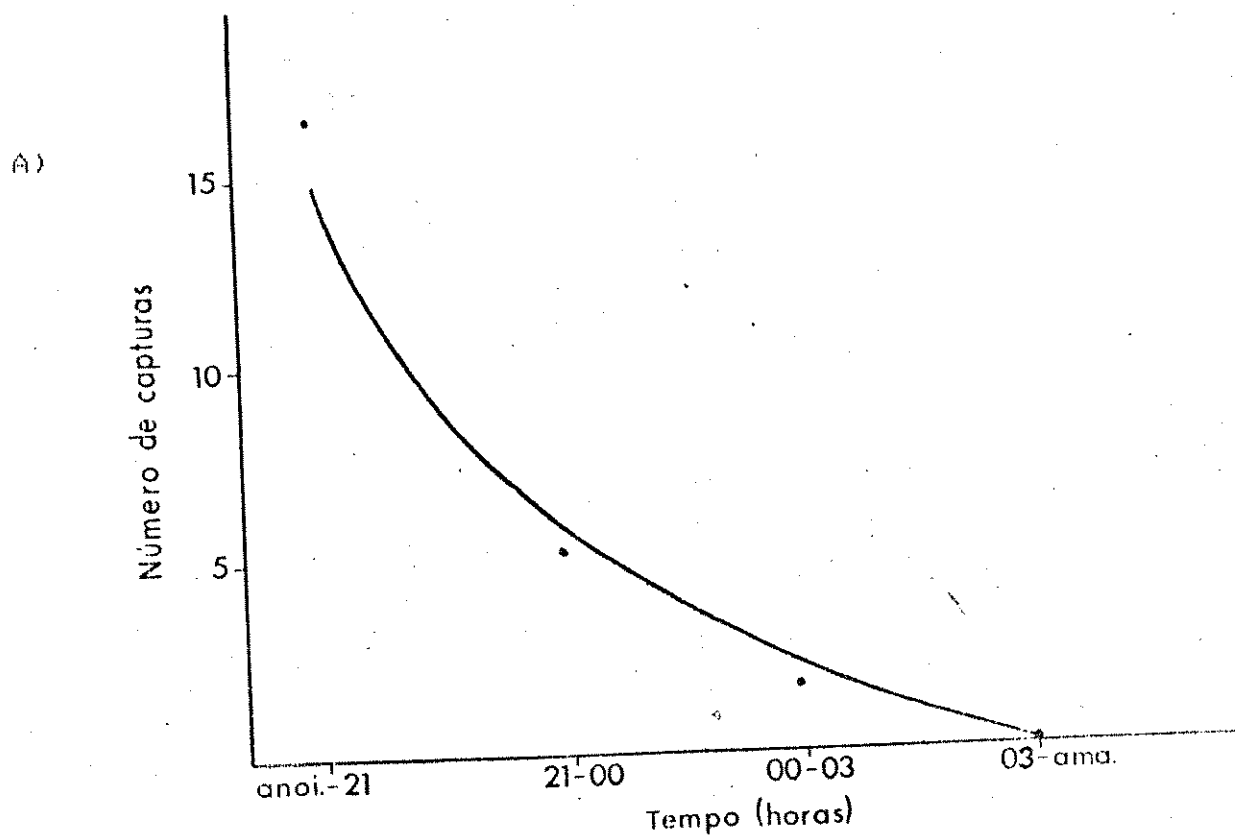


FIGURA 24 - Desvios verificados entre os números de capturas obtidas em cada faixa horária e os previstos pelo modelo nulo exponencial, exemplificando os dois padrões básicos de atividade. Anoi. = anoitecer; Ama. = amanhecer. A) *Phyllander opossum*, espécie com atividade regularmente distribuída ao longo da noite. B) *Akodon arviculoides*, espécie com atividade crepuscular (vide texto).

marcados de atividade nestes períodos) e negativos nas duas faixas intermediárias, indicando que o animal é pouco ativo nestas faixas (Figura 24). Estes resultados sugerem que *A. arviculoides* em Maricá apresenta atividade crepuscular.

Proechimys theringi apresentou um padrão de atividade similar em linhas gerais ao de *A. arviculoides*, embora menos nítido. O ajuste dos dados ao modelo nulo exponencial foi ruim ($F = 1,326$, $p > 0,30$, NS), indicando que a atividade desta espécie não é constante ao longo da noite. Os desvios entre os valores observados e os previstos no modelo nulo foram grandes, indo de $0,34$ a $0,76$ aproximadamente; os sinais do primeiro e do último foram positivos e os dos dois intermediários, negativos, assim como em *A. arviculoides*. Os resultados sugerem que *P. theringi* em Maricá também apresenta atividade crepuscular, embora sua atividade não seja tão concentrada nas horas iniciais e finais da noite quanto a de *A. arviculoides*.

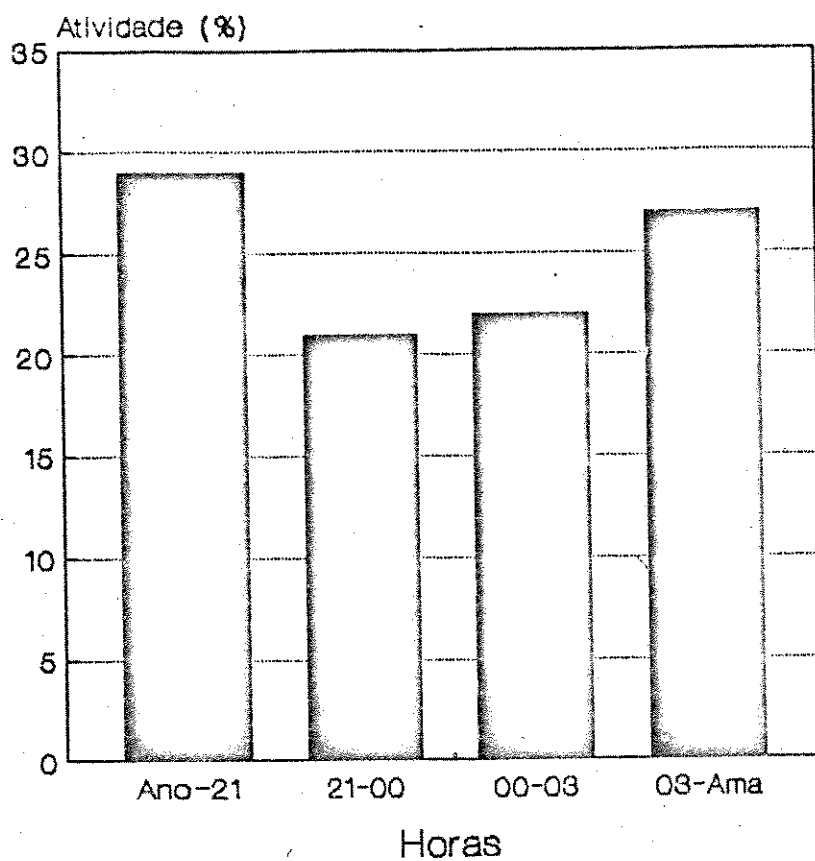
O padrão de atividade apresentado pelo gambá, *Didelphis aurita*, não se encaixa com clareza em nenhum dos dois tipos exemplificados acima. O ajuste dos dados ao modelo nulo exponencial não foi bom ($F = 1,666$, $p > 0,30$, NS) e os desvios, à exceção do último, foram grandes. Por outro lado, a ordem dos sinais dos desvios não confere com o que seria esperado para uma espécie crepuscular: o primeiro e o terceiro desvio foram positivos, o segundo negativo, e o último praticamente nulo. Isto indicaria uma maior atividade na primeira faixa horária (18-21 hs) e na terceira (00-03

hs). Assim sendo, os dados disponíveis não permitem discernir com clareza qual o padrão de atividade de *D. aurita* em Maricá.

Aspectos Quantitativos - Os resultados da quantificação deixam mais claros os padrões esboçados na análise qualitativa. *P. opossum* mostrou uma atividade distribuída de maneira muito regular ao longo de toda a noite (Figura 25a). *A. arviculoides* representou bem o padrão aqui denominado crepuscular (Figura 25b). *P. iteringi* apresentou um padrão tendendo a crepuscular, mas com uma atividade nas horas centrais da noite um pouco maior que a de *A. arviculoides* (Figura 26a). Já *D. aurita* mostrou uma atividade irregular e cuja relação com os horários crepusculares não é clara (Figura 26b).

Testes dos Possíveis Vícios do Método - Foi testada a hipótese de que os animais "viciados" (acostumados a cair em armadilhas) tenham comportamento diferente dos restantes (por exemplo, sejam capturados mais cedo) e portanto introduzam um erro na análise. Foi então comparada a distribuição horária das primeiras capturas dos animais com a distribuição das capturas da segunda em diante (correspondentes aos animais já acostumados a cair em armadilhas). Os resultados desta comparação, para cada uma das espécies, são apresentados na Tabela 18. Os números amostrais permitiram testar a significância das diferenças

A)



B)

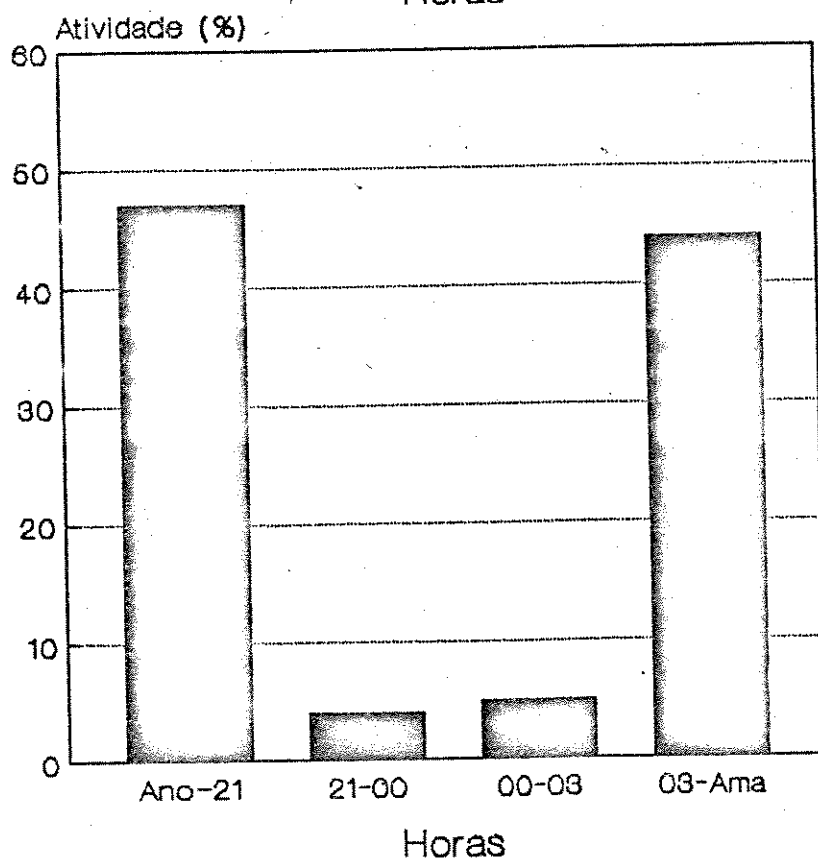
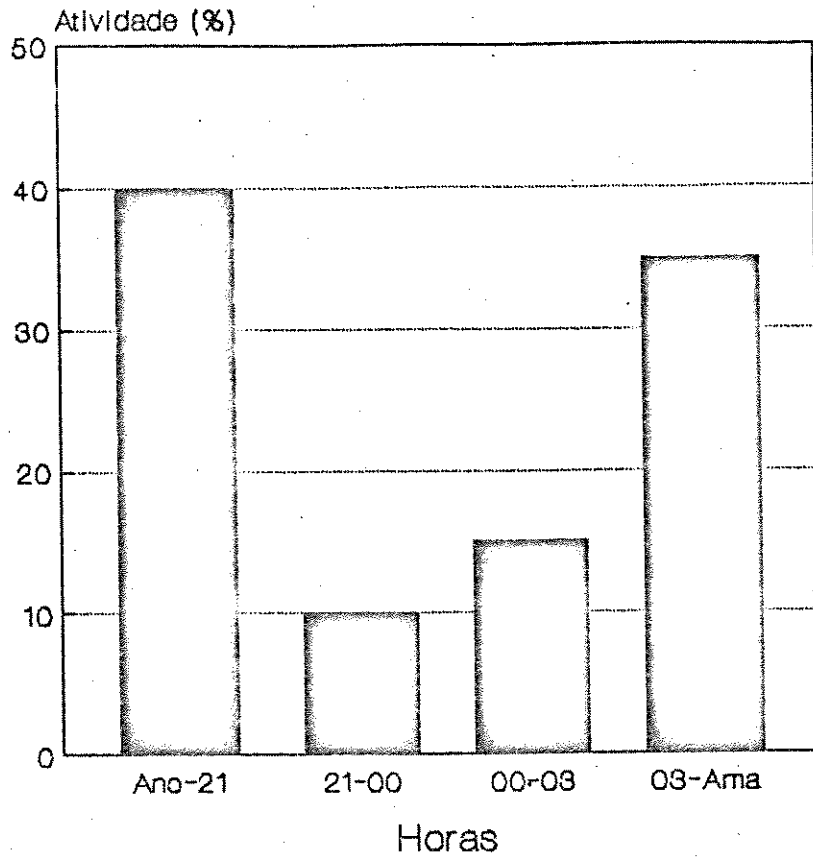


FIGURA 25 - Estimativa da distribuição da atividade ao longo das quatro faixas horárias. Ano = anoitecer; Ama = amanhecer. A) *Philander opossum*, N = 24 (tamanho da amostra); B) *Akodon arviculoides*, N = 24.

A)



B)

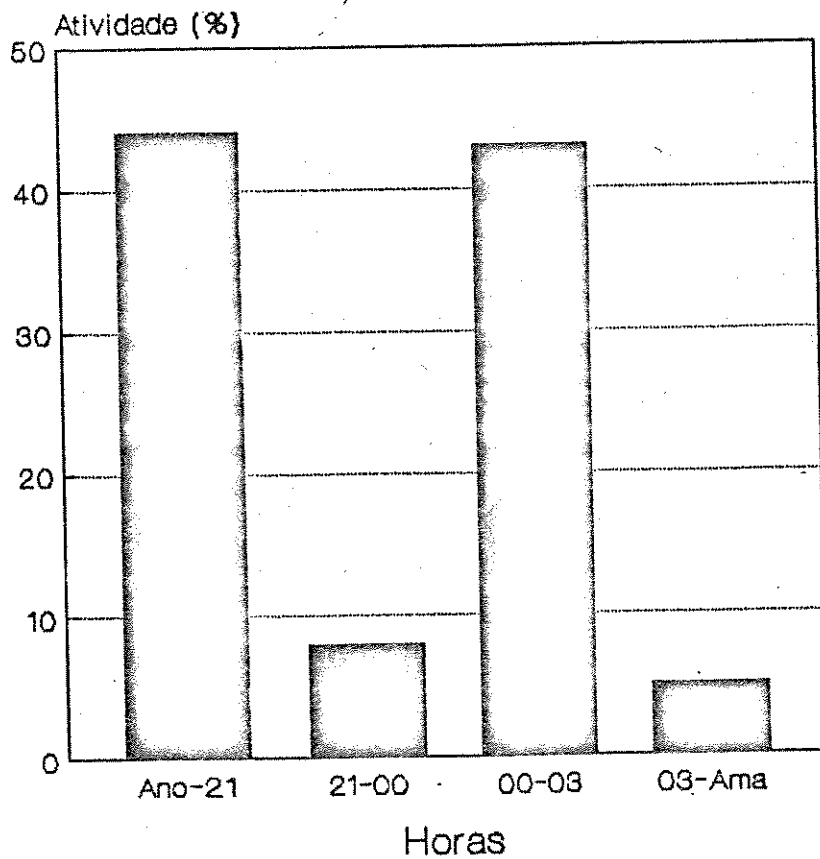


FIGURA 26 - Estimativa da distribuição da atividade ao longo das quatro faixas horárias. Ano = anoitecer; Ama = amanhecer. A) *Proechimys iberingi*, N = 19 (tamanho da amostra); B) *Didelphis aurita*, N = 13.

nos casos de *P. opossum* e *P. iheringi*. Em ambos os casos não houve diferenças significativas entre as distribuições (teste de Kolmogorov-Smirnov para distribuições descontínuas; *P. opossum*, $D_{max} = 2,43$, NS; *P. iheringi*, $D_{max} = 4,50$, NS). Em *A. arviculoides* pareceu haver uma tendência a que os "viciados" caíssem em armadilhas mais cedo que os capturados pela primeira vez. No entanto esta diferença não pode ser testada estatisticamente porque a amostra das primeiras capturas foi muito pequena, assim como ocorreu no caso do gambá.

Foi testado também se a realização de inspeções noturnas alterava o número de capturas obtido em cada noite. Para este teste comparou-se o número de capturas obtidas nas noites com e sem inspeções noturnas, durante o período em que estas últimas foram realizadas (abril a outubro de 1987). Os números de capturas foram os seguintes:

Noites sem inspeção noturna: 2, 3, 5, 7, 7, 8, 9, 9

Média: 6,25

Noites com inspeção noturna: 5, 6, 7, 7, 7, 9, 9, 10, 10, 11

Média: 8,10

O número médio de capturas foi até maior nas noites com inspeção que nas sem inspeção; no entanto, devido à grande variância existente em ambas as amostras, a hipótese nula da igualdade do número de capturas nos dois casos não pode ser rejeitada (Teste de Mann-Whitney, $U = 55,5$, NS). Assim

sendo, não há evidência de que a realização de inspeções noturnas altere o número de capturas obtidas.

4 - DISCUSSÃO

4.1 - Observações de Campo

Perda da cauda em *Proechimys iheringi* - A perda da cauda parece ser relativamente comum em roedores do gênero *Proechimys* (Walker, 1975). Nos casos descritos em detalhe até agora (*P. cuvieri*, *P. guyanensis*, Dubost & Gasc, 1987; *P. semispinosus*, Fleming, 1970) ocorre autotomia total, ou seja, a cauda é toda perdida e a ruptura se dá sempre no mesmo ponto, que é determinado com precisão pelas próprias características das vértebras do animal (Dubost & Gasc, 1987). Em *P. cuvieri*, por exemplo, o rompimento se dá sempre entre a quinta e a sexta vértebras caudais. Não é claro o significado adaptativo desta característica, mas é possível que se trate de uma resposta à predação (Walker, 1975). Supõe-se que o animal seria capaz de deixar a cauda na boca de um predador que o segurasse por ela e escapar. Fleming (1971, 1972) encontrou a cauda de um *P. semispinosus* no estômago de um *Philander opossum* no Panamá, mas não esclarece se havia a cauda toda ou só parte dela.

No presente estudo foi encontrado um indivíduo de *Proechimys iheringi* com a cauda cortada, porém alguns centímetros abaixo da base. Em alguns indivíduos desta espécie mantidos em cativeiro, já foi observada perda de

parte da cauda, quando os animais eram seguros por ela (R. Cerqueira, comunicação pessoal). Aparentemente *P. iheringi* também possui capacidade de autotomizar a cauda, mas trata-se de um processo distinto (do ponto de vista anatômico) do que foi descrito para as espécies congêneras, pois o rompimento se dá longe do corpo, muito depois da quinta vértebra caudal. São precisos mais estudos para elucidar o mecanismo anatômico e o significado adaptativo desta característica de *P. iheringi*.

Locomoção aos saltos em *P. iheringi* - Esta característica de *P. iheringi*, facilmente observável durante o estudo, só foi descrita muito recentemente (Cerqueira et al., submetido). Este tipo de locomoção poderia ser uma etapa na evolução de uma locomoção bipedal, entremeada de saltos, que é frequente em roedores de deserto como os da família norte-americana Heteromyidae (e.g. Brown, 1975). A locomoção bipedal pode ser interpretada como uma adaptação para a regulação térmica, por reduzir o contato entre o animal e um substrato quente. Aparentemente este não é o caso de *P. iheringi*, que tem hábitos crepusculares e noturnos (Seção 3.6); no entanto cabe lembrar que vários Heteromídeos também são noturnos. Dada a grande extensão dos saltos dos animais, que dificultaria muito sua perseguição por eventuais predadores, pode ser proposta a hipótese de que esta adaptação tenha também uma função anti-predatória. Alternativamente, o bipedalismo poderia estar relacionado com a textura do solo

na Restinga, conforme sugerido por A.S. Abe (comunicação pessoal). Em solo arenoso solto, como em Barra de Marica, a corrida quadrupede com movimentos rápidos poderia levar mais a escavar o solo do que a deslocar o animal, e nestas condições a locomoção bipedal seria vantajosa.

Abrigos Temporários em *Akodon arviculoides* - Foram observados *A. arviculoides* escavando abrigos temporários no folheto, ao ser libertados pela manhã. Este comportamento pode ser adaptativo por evitar deslocamentos diurnos, durante os quais os indivíduos desta espécie poderiam estar muito vulneráveis a eventuais predadores. Mais estudos são necessários para saber se este é ou não um comportamento habitual de *A. arviculoides* em condições naturais.

Sucesso de Captura - O resultado obtido no presente estudo, cerca de seis por cento, é similar ao que normalmente se obtém em coletas (com remoção dos animais) em mata atlântica (R. Cerqueira, comunicação pessoal, e experiência prévia do autor). Como o sucesso de captura tende a ser maior em estudos de marcação e recaptura, devido ao efeito dos animais acostumados às armadilhas, o rendimento obtido na mata de restinga pode ser considerado inferior ao de estudos em matas e muito inferior ao de alguns estudos em áreas abertas neotropicais (e.g., 45% em Pefaur et al, 1979). É possível que isto se deva ao pequeno espaçamento que foi usado entre as armadilhas (10 metros). O uso de uma grande

distância entre armadilhas é frequentemente recomendado como meio de aumentar o sucesso de captura (Flowerdew, 1976; Smith *et al.*, 1975). Por outro lado o pequeno espaçamento aqui utilizado representou uma opção por amostrar a comunidade com "malha fina" procurando assegurar que em cada período de amostragem todos ou quase todos os indivíduos de cada espécie presentes na área fossem capturados, o que garantiria o bom funcionamento dos métodos de estimativas populacionais. Esta função do pequeno espaçamento parece ter sido cumprida a contento (Seção 4.4), sendo o baixo sucesso de captura um preço disto.

4.2 - Composição Taxonômica e Riqueza de Espécies

Composição Taxonômica - A comunidade de pequenos mamíferos da mata de restinga em Barra de Maricá é basicamente constituída de roedores e marsupiais, como é o padrão geral das comunidades de mamíferos terrestres neotropicais (Fleming, 1975). À exceção das espécies invasoras ou introduzidas (*Felis catus* e *Callithrix jacchus*), as espécies encontradas são típicas da Floresta Atlântica. De fato, a fauna da restinga de Barra de Maricá como um todo parece ser um subconjunto daquela da Floresta Atlântica e não um conjunto com identidade própria, não sendo conhecida nenhuma espécie de mamífero endêmico das restingas (Cerqueira *et al.*,

submetido). À exceção do lagarto *Liolaemus lutzae* (Rocha, 1986), a falta de endemismo da fauna de restinga é válida também para répteis, assim como para aves (Silva Porto & Teixeira, 1984).

A presença de espécies invasoras é uma característica de todos os tipos de habitats da restinga de Barra de Maricá e a mata de restinga parece ser ainda um dos habitats menos afetados pelas invasões. Por exemplo, no brejo em Maricá uma das duas espécies mais abundantes é a ratazana, *Rattus norvegicus* (Cerqueira et al, 1988); este tipo de habitat, portanto, parece ter sido mais afetado pelas invasões que a mata de restinga.

Riqueza de Espécies - é possível comparar a riqueza de espécies de pequenos mamíferos da mata de restinga de Barra de Maricá com a de outras comunidades neotropicais desde que sejam estabelecidos alguns critérios. Em primeiro lugar só podem ser usados para as comparações dados referentes a diversidades Alfa (Whittaker, 1969), ou seja, dados de outros estudos pontuais. Numerosos levantamentos regionais encontrados na literatura se referem a um outro tipo de diversidade (diversidade regional ou diversidade Beta, Whittaker, 1969), que não é comparável com diversidade Alfa. Em segundo lugar, por razões metodológicas, grande parte dos estudos de pequenos mamíferos terrestres neotropicais se restringe a roedores e marsupiais, não mencionando as espécies de outras ordens (e.g. carnívoros e primatas)

ainda que estejam presentes na área de estudo e sejam de pequeno porte. Assim sendo, deve-se adotar uma "delimitação operacional" das comunidades de modo a incluir apenas roedores e marsupiais, para que os dados sejam comparáveis entre si. Felizmente, esta delimitação possui um certo sentido biológico, uma vez que roedores e marsupiais são de modo geral os componentes principais da diversidade de pequenos mamíferos em comunidades neotropicais (Fleming, 1975) e ocupam zonas adaptativas bem características e distintas das de primatas e de carnívoros (Van Valen, 1971).

Na área de mata de restinga amostrada no presente estudo ocorrem seis espécies entre roedores e marsupiais. Os números de espécies (roedores + marsupiais) em várias outras comunidades locais de pequenos mamíferos na Região Neotropical são relacionados na Tabela 20. A mata de restinga aparece como uma comunidade muito menos diversa que a maioria das formações florestais neotropicais, como as matas úmidas (geralmente com 15 a 22 espécies), as matas de galeria (geralmente mais de 10, podendo ultrapassar 20 espécies) e as matas secas da Costa Rica e Panamá (com 16 a 22 espécies).

Por outro lado, o número de espécies na mata de restinga é comparável com os que são encontrados em formações abertas neotropicais, como o cerrado "sensu strictu" (5 a 10 espécies), o campo cerrado (4 a 9 espécies) e vários tipos de formações arbustivas do Chile, Argentina e

TABELA 20 - Números de espécies de pequenos mamíferos (roedores e marsupiais apenas) encontrados em estudos locais de comunidades Neotropicais.

Tipo de Vegetação	Local	No. de Espécies	Fonte
Mata de Restinga	Barra de Maricá, Brasil	6	Este estudo
Mata Úmida Tropical	Costa Rica	20	Fleming, 1973
Mata Úmida Tropical	IBC, Panamá	22	Fleming, 1970, 1972
Mata Úmida Tropical	Teresópolis (RJ), Brasil	17	Davis, 1945a
Mata Úmida Submontana	Venezuela	12	Diaz de Pascual, 1984
Mata Úmida Submontana	Guatopo, Venezuela	20	Eisenberg <i>et al</i> , 1979
Mata Úmida Submontana	Altamira, Venezuela	15	Handley, 1976
Mata Úmida Temperada	Chile	6	Meserve <i>et al</i> , 1982
Mata de Galeria	Brasília, Brasil	16	Mares <i>et al</i> , 1986
Mata de Galeria	Brasília, Brasil	10	Nitikman & Mares, 1987
Mata de Galeria	Brasília, Brasil	24	Alho <i>et al</i> , 1986
Mata de Galeria	Cajuru (SP), Brasil	8	D'Andrea & Lagamba, 1987
Mata Seca	Costa Rica	16	Fleming, 1973
Mata Seca	IBC, Panamá	22	Fleming, 1970, 1972
"Cerradão"	Brasília, Brasil	10	Alho <i>et al</i> , 1986
Cerrado <i>Sensu Strictu</i>	Brasília, Brasil	9	Mares <i>et al</i> , 1986
Cerrado SS	Brasília, Brasil	10	Alho <i>et al</i> , 1986
Savana	Venezuela	1	August, 1983
Veg. Arbustiva Úmida	Zapallar, Chile	8	Glanz & Meserve, 1982
Veg. Arbustiva Semiárida	Chile	6 a 7	Fulk, 1975
Chaparral	Los Dominicos, Chile	4 a 6	Jaksic <i>et al</i> , 1981
Chaparral	Tiltit, Chile	10	Glanz & Meserve, 1982
Campo Sujo	Brasília, Brasil	8	Mares <i>et al</i> , 1986
Campo Seco ("Medano")	Venezuela	4	August, 1983
Campo Úmido ("Bajio")	Venezuela	6	August, 1983
Campo Úmido	Brasília, Brasil	11	Alho <i>et al</i> , 1986
Campo	Brasília, Brasil	9	Alho <i>et al</i> , 1986
Brejo	Brasília, Brasil	3	Mares <i>et al</i> , 1986
Desertos	Chile (9 localidades)	3 a 8	Meserve & Glanz, 1978
Caatinga	Exu (PE), Brasil	2 a 6	Streilen, 1982b

IBC = Ilha de Barro Colorado (Panamá)

Venezuela (4 a 10 espécies). A caatinga, com 2 a 6 espécies, parece ter uma diversidade ainda menor que a restinga.

Assim sendo, embora em muitas áreas de Barra de Maricá a mata de restinga seja uma vegetação tão densa que é muito difícil locomover-se dentro dela, sua riqueza de espécies é mais característica de uma formação aberta que de uma mata.

Podem ser propostas quatro hipóteses para explicar este padrão:

1) Fatores limitantes fisiológicos. É possível que hajam na mata de restinga condições ambientais severas que constituam limitantes fisiológicos à ocorrência de muitas espécies. O fator limitante que tem sido mais frequentemente proposto em restingas é a pouca disponibilidade de água livre (Araújo, 1984, 1985). Se isto é correto, a situação da Restinga seria similar à da caatinga, o tipo de ambiente mais pobre em mamíferos entre todos os listados na Tabela 20. Cabe notar que a restinga lembra muito alguns tipos de caatinga, do ponto de vista fisionômico (R. Cerqueira, comunicação pessoal). No entanto, na restinga a precipitação é várias vezes maior que na caatinga e a água livre estocada nas bromélias está disponível durante quase todo o ano; alguns indivíduos de *Phyllanthus opossum* foram inclusive vistos bebendo água de bromélias ao serem liberados. Os mamíferos da mata de restinga são, em sua maioria, espécies características de habitats úmidos e não possuem adaptações fisiológicas para condições hídricas severas (Fonseca & Cerqueira, em preparação). É interessante notar que os

mamíferos da caatinga também não possuem adaptações fisiológicas à aridez, mas isto não se deve à inexistência de condições hídricas severas e sim ao fato de que lá os mamíferos se adaptam a estas condições por mecanismos de escolha de habitat e não por fatores fisiológicos (Mares et al., 1985; Streilen, 1982a). Quanto à restinga, os indícios disponíveis sugerem que a limitação de água livre, embora possa contribuir para explicar a baixa diversidade de mamíferos, não deve ser uma de suas causas mais importantes.

2) Baixo grau de estratificação vertical da mata de restinga. Mesmo muito fechada, a mata de restinga é uma formação baixa (raramente ultrapassa 4 metros de altura em Barra de Maricá) e nela não há vários estratos arbóreos distintos como frequentemente ocorre em formações florestais. Uma relação direta entre a diversidade de mamíferos e a complexidade (grau de estratificação vertical) dos habitats foi encontrada por Eisenberg et al. (1979) e August (1981, 1983) na Venezuela e por Alho (1981) no Cerrado de Brasília. Mares et al. (1986) sugerem que a maior riqueza de espécies de mamíferos da mata de galeria, em relação aos demais habitats do cerrado, seria explicada por ser a primeira um ambiente muito mais estratificado que os últimos. Estes autores sugerem que a maior complexidade do habitat permitiria maior diversificação dos tipos de nicho, permitindo assim a coexistência de um número maior de espécies. Mais estudos são necessários para que se possa avaliar o quanto este padrão é geral na Região Neotropical.

No caso da mata de restinga, observa-se que entre os pequenos mamíferos verificados não se incluem espécies de vários gêneros tipicamente arborícolas comuns na Floresta Atlântica, como os marsupiais *Marmosa* e *Caluromys* e o roedor cricetídeo *Rhipidomys*. Também não ocorre nenhuma espécie do gênero *Dryzomys*, que tem várias espécies arborícolas comuns nas matas brasileiras (Alho, 1982), inclusive na Floresta Atlântica (Davis, 1945a). É possível que estes gêneros não tenham sido registrados porque foram colocadas armadilhas apenas no chão. No entanto foi possível verificar a presença de espécies arborícolas como *Callithrix jacchus* e *Sphiggurus insidiosus*. Assim sendo, e tendo em vista o esforço de captura e o número de horas de observação dispendidas na área, é provável que houvesse evidências dos gêneros acima citados, caso ocorressem na área. Se sua ausência na Restinga se confirmar, então a comunidade de pequenos mamíferos da mata de restinga poderia ser interpretada como uma comunidade de mata atlântica truncada pela falta de uma parte substancial de seus elementos arborícolas, devido à menor complexidade da vegetação. São necessários mais estudos, incluído coletas extensivas acima do solo, para que esta hipótese possa ser adequadamente avaliada.

3) Ação antrópica. Embora a caça tenha certamente dizimado várias espécies de maior porte em Barra de Maricá, os pequenos mamíferos são muito menos vulneráveis a seus efeitos que os grandes. Ainda assim, podem ser afetados pelas alterações artificiais na fisionomia dos habitats,

especialmente pelo aumento da proporção de áreas abertas na mata de restinga. Esta possibilidade será discutida em detalhe ao ser avaliado o papel das clareiras, na Seção 4.6.

4) Isolamento de outras áreas similares. Tem sido proposto por vários autores que o fracionamento de habitats ocasiona diminuição do número de espécies devido à redução da área contínua das comunidades e ao aumento do seu isolamento em relação a outros habitats similares que sejam fontes de colonizadores potenciais (Arnold, 1983; Diamond & May, 1976; Harris, 1985; Wilson & Willis, 1975; Wilcox, 1980). Neste caso as extinções são decorrência direta de processos populacionais característicos desencadeados pelo próprio evento do isolamento, sem que seja necessária mais nenhuma influência humana além do isolamento por si. No litoral Norte do estado do Rio ocorreram profundas transformações de origem antrópica nas últimas décadas, inclusive a destruição de quase todas as restingas ao Sul de Cabo Frio (Lacerda & Araújo, 1987). Como resultado deste processo, a área contínua de mata de restinga em Barra de Maricá provavelmente foi muito reduzida, enquanto que aumentou seu isolamento em relação às áreas que seriam fontes de colonizadores potenciais, ou seja, as demais restingas e a Floresta Atlântica.

As quatro hipóteses não são mutuamente exclusivas e é provável que vários destes fatores estejam atuando em conjunto para determinar a baixa diversidade de mamíferos da mata de restinga.

4.3 - Preferências por Iscas e por Armadilhas

Preferências por Iscas e Inferências sobre os Hábitos Alimentares das Espécies - O fato de que todas as espécies tem preferências de iscas bem definidas sugere que estas características de cada espécie podem ser utilizadas para algumas inferências sobre seus hábitos alimentares no campo.

A preferência por iscas dos dois marsupiais mais comuns (*P. opossum* e *D. aurita*) foi muito parecida. Ambas as espécies utilizaram de maneira mais ou menos equitativa alimentos de origem animal e vegetal, o que é similar ao padrão descrito para estas espécies em laboratório (Périssé et al., 1988) e para *P. opossum* e *D. marsupialis* na Guiana Francesa (Atramentowicz, 1988).

Os dois roedores, *A. arviculoides* e *P. iheringi*, também parecem ter hábitos alimentares semelhantes, mas toucinho foi uma isca eficiente apenas para a primeira espécie. Isto sugere que alimentos de origem animal têm peso considerável na dieta de *A. arviculoides*, mas não na de *P. iheringi*. Provavelmente estes alimentos de origem animal seriam insetos e outros invertebrados do folheto, pois Alho (1982) menciona insetos como um componente importante da dieta de *A. arviculoides* e sabe-se que as várias espécies chilenas de *Akodon* utilizam-se de insetos com frequência (Glanz, 1984; Le Boulengé & Meserve, 1984; Meserve, 1981c). De fato, vestígios de insetos foram encontrados em fezes de *A. arviculoides* de Maricá (M. Périssé, comunicação pessoal).

Quanto a *P. iheringi*, não há nenhum estudo sobre a alimentação desta espécie, mas outras espécies do gênero *Proechimys* comem alimentos de origem vegetal, principalmente sementes e frutos caídos no solo (Emmons, 1982; Fleming, 1971). O padrão apresentado por *P. iheringi* em Maricá, onde milho é uma isca eficiente e toucinho nunca é utilizado, é consistente com estas observações.

Caso haja relação entre similaridades nas preferências por iscas e similaridades entre os hábitos alimentares na natureza, o tipo de alimento não deve separar bem os nichos entre competidores potenciais na restinga. Ainda assim, isto não impediria que diferenças na alimentação pudessem ser importantes para permitir a coexistência destas espécies, desde que utilizem alimentos de tamanhos bem distintos. Ou seja, dentro da dimensão de nicho "alimento" pode haver separação por tamanho de alimento (exemplos em Schoener, 1974). Esta separação pode ser alcançada se há diferenças expressivas de tamanho entre os competidores potenciais, uma vez que o tamanho de presa é geralmente correlacionado com o tamanho do predador. Hutchinson (1959) propôs que uma diferença de 1,3 vezes no comprimento, equivalente a duas vezes em peso, geralmente seria o bastante para garantir a coexistência entre espécies que utilizam alimentos do mesmo tipo mas de tamanhos diferentes. É discutível se o valor de 1,3 (a "razão Hutchinsoniana") representa bem a faixa de valores deste tipo que são encontrados em comunidades naturais, mas de qualquer modo há evidências de que

diferenças de porte são importantes para permitir a coexistência entre espécies que utilizam tipos de alimentos similares em comunidades naturais (e.g. Bowers & Brown, 1982; Grant & Schluter, 1984). Diferenças de tamanho consideráveis ocorrem nos dois pares de competidores potenciais em Barra de Maricá: *D. aurita* (974,5 g) é 2,6 vezes maior que *P. opossum* (378,6 g), enquanto *P. iteringi* (236,3 g) é 5 vezes maior que *A. arviculoides* (47,1 g). Assim sendo, mesmo com preferências alimentares semelhantes, diferenças no tamanho dos itens alimentares poderiam ser suficientes para explicar a coexistência destas espécies, independente do efeito das restantes dimensões de nicho (e.g. espaço e tempo).

Preferências por Armadilhas - Como não houve preferências por armadilhas na maioria dos casos, pode-se supor que a comunidade de pequenos mamíferos da mata de restinga foi amostrada de forma relativamente homogênea na grade, com exceção do gambá para o qual as armadilhas grandes foram mais eficientes. Esta preferência tem uma nítida relação com o seu porte, o maior entre as quatro espécies mais frequentes. Alguns dos maiores indivíduos de *D. aurita* simplesmente não caberiam nas armadilhas pequenas.

4.4 - Dinâmica de Populações

Comentários Sobre os Métodos - Embora testado em algumas localidades de regiões temperadas (e.g. Nichols *et al.*, 1984), o modelo de estudo de populações proposto por Pollock (1982) nunca havia sido empregado na Região Neotropical antes do presente estudo e do de Vinicius (em preparação). Em vários casos os dados disponíveis não permitiram o uso deste modelo para estimativas populacionais, como também não permitiriam o uso de qualquer outro dos métodos estatísticos aperfeiçoados atualmente existentes. Por outro lado, uma vez que não houve evidência contra a validade de seus pressupostos em 42 dos 44 testes realizados, o modelo Mh pode ser considerado um estimador confiável no presente estudo, mesmo dispondo quase sempre de amostras pequenas.

As estimativas obtidas pelo tosco método da enumeração foram sempre mais baixas mas de modo geral bastante próximas das obtidas pelo modelo Mh. Uma boa precisão do método de enumeração é esperada apenas em casos em que quase toda a população foi capturada (Hilborn *et al.*, 1976). Esta parece ser a situação que ocorreu no presente estudo. A diferença entre o número de indivíduos efetivamente capturados em cada excursão (que não é igual à estimativa de tamanho populacional por enumeração, vide Krebs, 1966) e a estimativa de tamanho populacional correspondente pelo modelo Mh foi sempre muito pequena, sugerindo que de fato quase toda a população havia sido capturada. Como mencionado

acima, capturar sempre uma alta proporção da população era um dos objetivos do sistema de amostragem escolhido.

Uma falha de método bastante clara ocorreu com as estimativas de sobrevivência e recrutamento de *Phyllander opossum* no período de outubro de 1986 a janeiro de 1987. Tanto a sobrevivência como o recrutamento foram estimadas como zero neste período, mas logo depois ocorreu o maior pico populacional desta espécie. Esta incoerência se deve a um artifício do método de Jolly-Seber, decorrente do fato de não ter sido capturado em janeiro de 1987 nenhum dos indivíduos marcados na excursão anterior. Isto levou (naturalmente) a uma estimativa de sobrevivência nula, e (menos naturalmente) a um estimativa de recrutamento também nula, embora cinco novos indivíduos tenham aparecido na população em janeiro de 1987. Claramente o recrutamento real não foi zero, mas a estimativa de recrutamento no Jolly-Seber se baseia numa estimativa do número de indivíduos marcados presentes na população, e esta por sua vez depende de que indivíduos marcados sejam recapturados (vide Begon, 1979). O não preenchimento desta condição gerou a estimativa absurda. A probabilidade de um erro deste tipo tende a ser maior quando se tem amostras pequenas e/ou intervalos de tempo grandes entre as coletas; infelizmente ambas estas condições ocorreram no presente estudo. Mesmo assim estimativas nulas de recrutamento aconteceram em poucos outros casos, e sempre coincidindo, de fato, com o não aparecimento de indivíduos novos nas respectivas populações.

Assim sendo, o método de Jolly-Seber parece ter funcionado bem na maioria dos casos, apesar da falha no caso do pico de *P. opossum*.

Quanto às estimativas de áreas reais de amostragem, é interessante notar que o método de Schroeder (1981), muito mais recente e sofisticado que o de Dice, não apresentou bons resultados. A partir dos resultados obtidos pelo método de Schroeder se consideraria, por exemplo, que a área real ocupada pela população de *A. arviculoides* seria quase o dobro da ocupada pela população de gambás (Seção 3.3). No entanto os deslocamentos de *A. arviculoides* são muito pequenos, enquanto os gambás apresentam os maiores deslocamentos e áreas de vida entre todas as espécies estudadas (Seção 3.4). Uma vez que há uma clara relação entre a intensidade do "efeito de borda" e a extensão dos deslocamentos dos animais, os resultados obtidos por este método não parecem confiáveis.

Podem ser propostas algumas hipóteses para explicar porque foram obtidos resultados discrepantes usando o método de Schroeder. O pressuposto básico do método é de que a área real de amostragem é tanto maior quanto mais concentradas estiverem as capturas nas linhas externas da grade, as quais deveriam estar recebendo os animais vindos de áreas adjacentes que causam o "efeito de borda". No entanto, esta correlação pode não ser válida se: 1) Os deslocamentos dos animais forem muito grandes em relação ao tamanho da grade, permitindo que os animais vindos de fora passem pelas linhas

externas e sejam capturados com frequência também nas internas. Esta pode ser a razão de o método ter estimado um pequeno "efeito de borda" e conseqüentemente uma pequena área real para os gambás. 2) O habitat for heterogêneo, de modo que a concentração de capturas nas linhas externas se deva a preferências de habitat por parte das espécies e não à entrada de animais vindos de fora. As capturas de *A. arviculoides* foram concentradas em uns poucos pontos da grade (foi a espécie que apresentou maior valor para o índice de agregação de Morisita, Seção 3.5). É possível que o fato de que maioria das capturas serem em linhas externas se deva simplesmente às preferências de habitat desta espécie. O pressuposto básico do método de Schroeder, portanto, só é válido se as espécies estudadas não tem preferências de habitat definidas dentro da área de estudo.

Independentemente de qual seja a razão correta dos maus resultados obtidos com o método de Schroeder, os valores obtidos pelo método de Dice foram bem mais consistentes com a informação disponível sobre os deslocamentos das espécies. Em uma revisão publicada um ano antes do método de Schroeder, Tanaka (1980) considera que nenhum dos métodos mais recentes e sofisticados desenvolvidos até aquela data era mais confiável que o de Dice, e no presente caso o de Schroeder parece também não ter se saído melhor. Por estas razões, o método de Dice foi preferido para as estimativas de áreas reais usadas nos cálculos de densidades.

Causas do "Efeito de Borda" - Por qualquer método de estimativa, as áreas reais foram frequentemente mais que o dobro da área de amostragem, indicando que o "efeito de borda" foi grande durante este estudo. Sob este aspecto, o tamanho escolhido para a grade não se mostrou adequado, ou seja, o espaçamento de 10 metros entre as armadilhas foi pequeno demais na restinga. Outro fator que possivelmente contribuiu para o "efeito de borda" foi o uso de dois dias de ceva antes do início de cada período de captura.

As lições aprendidas neste trabalho foram aplicadas na continuação do estudo de populações de mamíferos na área, que vem sendo desenvolvida por Paulo S. D'Andrea, usando uma grade de quatro hectares (espaçamento de 20 metros entre as armadilhas) e sem usar cevas. Pode-se supor que esta nova metodologia seja um avanço na direção de um compromisso mais satisfatório entre amostragem da população em "malha fina" e redução do "efeito de borda".

Densidades Populacionais - Os valores estimados para os pequenos mamíferos na mata de restinga são relativamente altos no caso dos marsupiais, mas não no dos roedores. A densidade média estimada de *Phyllander opossum* em Barra de Maricá (3,04 por hectare) é maior que as que foram registradas em matas úmidas no Panamá e no Suriname (Tabela 21). Não são conhecidas outras estimativas de densidade populacional de *Didelphis aurita*, mas o valor obtido pode ser comparado com várias dados disponíveis para *D.*

TABELA 21 - Densidades populacionais (número de indivíduos por hectare; média \pm desvio padrão ou média e extremos) encontradas em estudos dos gêneros *Philander*, *Didelphis*, *Akodon* e *Proechimys* em vários locais nos Neotrópicos.

Espécie	Local	Densidade (ind./ha)	Fonte
<i>Philander opossum</i>	Barra de Maricá	3,04 (1,4 - 4,8)	Este estudo
	Panamá	0,5 (0 - 0,65)	Fleming, 1972
	Guiana Fr.	(1,0 - 2,0)	Charles-Dominique et al, 1981
	Guiana Fr.	1,37 \pm 0,17	Atramentowicz, 1986
<i>Didelphis aurita</i>	Barra de Maricá	0,57 (0 - 0,9)	Este estudo
<i>Didelphis marsupialis</i>	Panamá	(0,09 - 1,32)	Fleming, 1972
	Venezuela	0,27 (0 - 2,5)	August, 1984
	Venezuela	(0,65 - 1,22)	Eisenberg et al, 1979
	Guiana Fr.	(0,25 - 0,50)	Charles-Dominique et al, 1981
	Venezuela	0,55 (0 - 2,5)	O'Connell, 1979
	Venezuela	1,22 (0,50 - 2,75)	O'Connell, 1979
	Venezuela	(1,0 - 2,0)	Sunquist et al, 1987
	Venezuela	(1,7 - 7,0)	Telford Jr. et al, 1979
	Guiana Fr.	0,45 \pm 0,24	Atramentowicz, 1986.
<i>Didelphis albiventris</i>	Cajuru, Brasil	(1,14 - 5,48)	D'Andrea & Lagamba, 1987
<i>Akodon arviculoides</i>	Barra de Maricá	2,30 (1,3 - 4,9)	Este estudo
<i>Akodon urichi</i>	Venezuela	2,0	Eisenberg et al, 1979
<i>Akodon olivaceus</i>	Chile	(15 - 45)	Meserve & Le Boulengé, 1987
	Chile	48,5 (6,3 - 97,0)	Fulk, 1975
<i>Akodon longilipis</i>	Chile	(3 - 10)	Meserve & Le Boulengé, 1987
	Chile	4,75 (0 - 8,7)	Fulk, 1975
<i>Akodon varius</i>	Argentina	21,5	Contreras & Rosi, 1980
<i>Akodon xanthorhinus</i>	Argentina	9,1 \pm 9,2	Lizarralde et al, 1986
<i>Proechimys iheringi</i>	Barra de Maricá	2,23 (0,7 - 4,1)	Este estudo
<i>Proechimys semispinosus</i>	Panamá	3,0 (0,4 - 5,6)	Fleming, 1971
	Panamá	8,5 (7,3 - 9,7)*	Gliwicz, 1973, apud Fleming, 1975
	Venezuela	2,0	Eisenberg et al, 1979
<i>Proechimys guyanensis</i>	Trinidad	13,6*	Everard & Tikasingh, 1973

* Populações insulares

marsupialis, que é a espécie filogeneticamente mais próxima de *D. aurita* segundo Cerqueira & Tribe (no prelo). A densidade estimada no presente estudo (0,57/ha) se situa na mesma faixa dos valores obtidos para *D. marsupialis*, com exceção de estudo de Telford et al. (1979), que encontraram nos Llanos da Venezuela densidades bem maiores que as registradas na restinga (Tabela 21).

No caso dos roedores, não há nenhuma outra estimativa de densidade das espécies tratadas neste estudo, restando apenas a opção de compará-las com os dados disponíveis para espécies próximas. A densidade média de *Akodon arviculoides* em Barra de Maricá (2,30/ha) é bem menor que as encontradas em outras espécies de *Akodon* em formações abertas no Chile e na Argentina, mas é similar ao valor registrado para *A. urichi* nos Llanos da Venezuela (Tabela 21).

Quanto a *Proechimys*, não há estimativas para espécies do subgênero meridional *Trinomys*, ao qual pertence *P. iheringi*. No entanto há várias estimativas para espécies do subgênero setentrional *Proechimys*, sempre em matas úmidas, onde é considerado um dos gêneros dominantes de mamíferos por ter densidades muito altas para um mamífero do seu porte (Díaz de Pascual, 1984; Eisenberg et al., 1979; Emmons, 1982). Em dois casos, estas estimativas anteriores (Tabela 21) são similares ao valor obtido para *P. iheringi* neste estudo (2,23/ha). Em dois outros casos (Gliwicz, 1973, apud Fleming, 1975: 8,5/ha; Everard & Tikasingh, 1973: 13,6/ha) os valores de literatura são bem maiores que as estimativas

obtidas em Maricá. No entanto, estes casos correspondem a estudos em ilhas (respectivamente Barro Colorado e Trinidad) e é esperado que em comunidades insulares, mais simples, as densidades de cada espécie sejam maiores devido ao efeito de "compensação de densidade" (Cody, 1975). Portanto, pode-se considerar a densidade populacional de *Proechimys* na restinga similar às que são comuns em matas úmidas. Levando-se em conta seu peso médio e sua densidade, é provável que a biomassa de *Proechimys iheringi* só seja superada pela de *Phyllander opossum* entre os mamíferos da mata de restinga. Assim como em matas úmidas, *Proechimys* parece ser um dos gêneros dominantes entre os mamíferos da restinga.

Um aparente paradoxo nos resultados obtidos é que *Phyllander opossum* tenha uma biomassa maior que a dos roedores estando um nível trófico acima destes, uma vez que preda pequenos vertebrados, inclusive provavelmente *A. arviculoides* e talvez mesmo *P. iheringi* (vide Seção 4.1). É esperado que a biomassa dos predadores seja menor que a das presas, principalmente em organismos endotérmicos (Ricklefs, 1979). No entanto, *P. opossum* parece ter um nicho alimentar muito amplo, utilizando muitos outros tipos de recursos. Esta espécie utilizou os quatro tipos de iscas disponíveis, inclusive usando uma fruta (banana) com uma frequência quase tão alta quanto a isca de origem animal, o toucinho (Tabela 2). Na Guiana Francesa cerca de 50% da alimentação desta espécie se constitui de frutos (Atramentowicz, 1988). Em laboratório *P. opossum* vindos da própria restinga de Barra

de Maricá mostraram uma dieta basicamente carnívora-insetívora, com frutos como complemento (Périssé et al., 1988). Assim sendo, *P. opossum* não depende apenas dos roedores para se manter, o que explica o aparente paradoxo de ter uma biomassa maior do que a deles.

Reprodução e Recrutamento - A reprodução dos marsupiais em Barra de Maricá é estacional, como é regra geral para a reprodução de marsupiais neotropicais (e.g. Atramentowicz, 1986; Cerqueira, 1984; Davis, 1945; Fleming, 1972, 1973; O'Connell, 1979; Streilen, 1982b).

O recrutamento na população de *Philander opossum* apresenta um padrão estacional menos nitido que o da reprodução. Por exemplo, o recrutamento é muito mais baixo no período abril-julho de 1987 que no período equivalente de 1986 (Tabela 6b). Esta diferença está relacionada com o declínio da população desta espécie durante o segundo ano do estudo, mencionado acima.

Ainda assim, é possível perceber uma certa relação entre a reprodução e recrutamento, mesmo que não seja evidente à primeira vista. Há um período entre julho de 1986 e janeiro de 1987 onde quase não há indivíduos novos sendo acrescentados à população. Esta época corresponde justamente à época reprodutiva, pois nesta fase os filhotes estão sendo gerados, amamentados ou acabaram de ser desmamados. Parece que os indivíduos recém-desmamados de *P. opossum* são ainda muito pequenos para cair nas armadilhas, uma vez que só

indivíduos de cerca de 100 g para cima são capturados. Provavelmente é por isso que a época de maior recrutamento ocorreu no primeiro semestre do ano, quando estavam sendo incorporados à população 'capturável' os indivíduos nascidos durante o segundo semestre do ano anterior.

Em roedores neotropicais há uma variação de padrões reprodutivos maior que nos marsupiais. A maioria das espécies apresenta reprodução estacional (e.g. Fleming, 1973; Fulk, 1975; Lizarralde et al., 1986; Karimi et al., 1976; Meserve & Le Boulengé, 1987; Murúa & González, 1985; Veiga-Borgeaud et al., 1987). Isto é válido inclusive para *Akodon arviculoides* na Floresta Atlântica (Davis, 1945a). No entanto há exceções, por exemplo em alguns roedores do Cerrado (Alho & Pereira, 1985; Mello, 1980) e caatinga (Cerqueira e Lara, no prelo; Streilen, 1982b) e em espécies da família Echimyidae (que inclui o gênero *Proechimys*). Estas espécies conservam a flexibilidade de poder se reproduzir em qualquer época do ano, mas o fazem quando em cada ano particular as condições se apresentam mais favoráveis. Algumas espécies de Equimídeos efetivamente se reproduzem ao longo de todo o ano: *Proechimys semispinosus* no Panamá (Fleming, 1971; Gliwicz, 1984), *P. guyanensis* em Trinidad (Everard & Tikasingh, 1973) e *P. iheringi* e *P. dimidiatus* em Teresópolis (Davis, 1945a). No entanto mesmo nestes casos a intensidade da reprodução pode variar consideravelmente de uma época do ano para outra (e.g. Gliwicz, 1984).

Para os roedores de Barra de Maricá, a evidência disponível sobre épocas reprodutivas é bastante frágil. Não apenas os sinais de estado reprodutivo observados nos roedores podem ser alterados pelos animais num espaço de tempo relativamente curto, como no caso de *P. iheringi* o número de indivíduos em estado reprodutivo pode estar subestimado devido a problemas de observação. Assim sendo, não é possível afirmar com certeza se a reprodução dos roedores em Barra de Maricá segue ou não um padrão estacional como o dos marsupiais. O recrutamento nas duas espécies de roedores também não apresenta nenhum padrão estacional nítido, estando relacionado aos seus respectivos picos populacionais, os quais variaram entre um ano e outro. Mais estudos em restingas são necessários para verificar se neste sistema *A. arviculoides* e *P. iheringi* tem padrões de reprodução similares aos que estas mesmas espécies e as espécies próximas apresentam em outros tipos de ambientes.

Longevidades e Substituição das Populações - As longevidades obtidas devem ser consideradas como estimativas mínimas, pois a maior parte dos indivíduos já eram adultos quando capturados pela primeira vez, e outros podem ter desaparecido da população por emigração e não por morte.

Os resultados encontrados são similares aos que foram obtidos para as mesmas espécies, ou espécies próximas, em outros tipos de ambientes. Por exemplo, Everard & Tikasingh (1973) registraram longevidades no campo de até 20 meses

para *Proechimys guyanensis* e Fleming (1971) afirma que em *P. semispinosus* no Panamá longevidades de 2 anos não são incomuns e a substituição de populações é bastante lenta. Ambas as observações coincidem com o que foi verificado para *P. iheringii* em Barra de Maricá. Substituição total de populações de *A. arviculoides* em um ano foi observada por Davis (1947), assim como no presente estudo. Atramentowicz (1986) menciona a substituição anual de 97% de uma população de *P. opossum* no Suriname, enquanto em Barra de Maricá houve sempre substituição total em um ano. A única discordância é quanto à longevidade do gambá, pois um gambá macho foi acompanhado durante quase dois anos no presente estudo, enquanto que em estudos de campo com *Didelphis marsupialis* dificilmente são registradas para os machos longevidades de mais de um ano (Atramentowicz, 1986; August, 1984; Fleming, 1973; O'Connell, 1979).

Padrões Demográficos das Espécies - Os resultados obtidos quanto a sobrevivência, recrutamento, longevidades, proporção de indivíduos em estado reprodutivo e intensidade de flutuações populacionais convergem para indicar que há dois padrões demográficos básicos entre os pequenos mamíferos da mata de restinga:

1) Taxas de sobrevivência baixas (frequentemente abaixo de 0,60 para o período de três meses), resultando em baixa longevidade (médias inferiores a seis meses e extremos nunca ultrapassando um ano); há substituição total da população de

um ano para o outro. A reprodução ocorre com intensidades muito variáveis ao longo do ano; há períodos em que uma alta proporção da população se encontra em estado reprodutivo simultaneamente. O recrutamento é irregular mas atinge com frequência valores muito altos. Conseqüentemente, as populações são instáveis, com frequentes flutuações. Este parece ser o padrão apresentado por *Philander opossum* e *Akodon arviculoides* na mata de restinga.

2) Taxas de sobrevivência altas (frequentemente próximas de 1,00 para o período de três meses), resultando numa longevidade alta (ultrapassando um ano com frequência); não ocorre substituição total da população de um ano para outro. A reprodução ocorre quase sempre com pouca intensidade: só uma pequena parte dos indivíduos da população está em estado reprodutivo a cada momento. O recrutamento é quase sempre muito baixo, embora possa atingir valores muito elevados na época de picos populacionais. Estes últimos são intensos mas raros; durante a maior parte do tempo a população permanece relativamente estável. Este parece ser o padrão apresentado por *Proechimys theringi*.

French et al. (1975) caracterizaram três tipos básicos de padrões demográficos de pequenos mamíferos, os quais podem ser comparados com os aqui apresentados, embora estes autores tenham analisado apenas roedores em sua revisão.

O primeiro padrão aqui descrito é similar ao que French et al. atribuíram ao "tipo cricetíneo", caracterizado por taxas de sobrevivência e de recrutamento intermediárias, e

por densidades populacionais bem menores que os Microtíneos ("voles" e similares) das regiões temperadas. Este padrão se ajusta bem a *A. arviculoides*, que de fato é um Cricetíneo (subfamília Cricetinae), mas também ao marsupial *Phyllander opossum*, o que sugere que a classificação proposta por French *et al.* (1975) poderia ter uma aplicação mais ampla.

O segundo padrão acima corresponde em linhas gerais ao que é atribuído por estes autores aos roedores Heteromídeos, ou seja, baixa taxa reprodutiva, alta taxa de sobrevivência e baixa densidade populacional. Este tipo é o que melhor se ajusta ao padrão observado para *P. iteringi*, embora a densidade populacional desta espécie não seja assim tão baixa. Deve-se notar que French *et al.* incluíram *Proechimys semispinosus* dentro do "tipo heteromídeo", mesmo sendo uma das cinco espécies com maiores densidades populacionais entre as dezoito relacionadas por eles para este tipo. Aparentemente as espécies do gênero *Proechimys*, que atingem densidades elevadas, tem padrões demográficos mais similares às de espécies que geralmente atingem densidades bem menores.

Num plano mais geral, pode-se analisar os padrões demográficos destas espécies de pequenos mamíferos usando o conceito de estratégias r e K (*sensu* Pianka, 1970). Estes conceitos tem sido criticados pois não é evidente a relação entre os dois conjuntos de características bionômicas atribuídas aos "estrategistas" r e K e os tipos de ação da seleção natural que haviam sido propostos por MacArthur &

Wilson (1967) na formulação original do conceito (Boyce, 1984). Há também modelos alternativos que poderiam explicar melhor os padrões observados em certos casos (revisão em Stearns, 1977). Apesar destas limitações, o conceito de estratégias r e K permite agrupar atributos bionômicos em dois grupos distintos ("síndromes" r e K) de características que geralmente aparecem associadas; isto facilita a análise dos padrões, independentemente de as causas desta polarização serem aquelas que haviam sido originalmente propostas. Colocado assim, não há dúvida que na restinga os parâmetros demográficos de *P. iheringi* agrupam atributos característicos da síndrome K (alta sobrevivência e longevidade, esforço reprodutivo pequeno em relação a seu porte, populações de lenta substituição e geralmente estáveis). Já *A. arviculoides* e *P. opossum* agrupam atributos da síndrome r (baixa sobrevivência, pequena duração de vida, elevado esforço reprodutivo, populações instáveis e de rápida substituição). A única nota discrepante é o rápido pico de população de *P. iheringi* em julho de 1987, que difere do esperado dentro de uma síndrome K.

Estruturas Etárias: Variação ao Longo do Ano - A variação ao longo do ano da estrutura etária da população de *Phyllorhynchus opossum* é simples e fácil de ser relacionada com a reprodução desta espécie. A cada ano, indivíduos jovens são incorporados à população capturável apenas no primeiro semestre, como resultado da reprodução ocorrida no segundo

semestre do ano anterior. No segundo semestre observa-se o envelhecimento da população, mas não há indivíduos jovens sendo acrescentados pois os que estão sendo gerados justamente nesta época são ainda lactantes ou então pequenos demais para cair nas armadilhas. Deve-se notar que os filhotes encontrados como lactantes dentro das bolsas não são incluídos nas estimativas de recrutamento, que se baseiam apenas em indivíduos capturados independentemente.

Nos roedores estudados não há padrões nítidos, o que pode ser atribuído a várias causas. Primeira, a reprodução e o recrutamento não são nitidamente estacionais nos roedores, conforme discutido acima. Segunda, as amostras são menores, o que pode dificultar a detecção de um padrão. Terceira, e aparentemente a mais provável, é que as distribuições etárias dos roedores se basearam em classes de peso e não propriamente em classes de idade cronológica. É possível, e até provável, que haja variações estacionais do peso dos indivíduos da população, independente da idade. Há necessidade de critérios mais precisos de determinação de idades no campo para os roedores neotropicais. Critérios para determinação de idade em *Proechimys* foram testados por Gliwicz (1983), mas o critério mais preciso encontrado por ela (peso da lente do olho) não é aplicável no campo.

Apesar das limitações do critério utilizado, é bem claro que *Proechimys itaringi* apresenta uma população bem mais velha que as restantes espécies, com uma proporção de adultos muito maior. Isto é uma decorrência natural do

padrão demográfico desta espécie, caracterizado por taxas de sobrevivência muito elevadas e lenta substituição da população, conforme discutido no item anterior.

Estrutura Etária de Residentes e Vagantes - Em pequenos mamíferos, frequentemente os indivíduos que dispersam são jovens (Gaines & McClenaghan, 1980). William Magnusson (comunicação pessoal) sugeriu que isto deveria ocorrer com *Akodon arviculoides* e que poderia ser testado no presente estudo. Curiosamente, a evidência que os animais de fato se dispersam quando jovens foi obtida apenas nas outras duas espécies testadas (*Phyllander opossum* e *Proechimys theringi*), nas quais a maioria dos indivíduos vagantes eram jovens. Em *A. arviculoides*, que motivou o teste, isso não foi verificado. É possível que a dispersão de *A. arviculoides*, o qual tem pouca movimentação, ocorra dentro da grade e seja a causa das mudanças de área de vida observadas nesta espécie (vide Seção 4.5).

Flutuações Populacionais - Para nenhuma das espécies mais frequentes há um padrão estacional nítido de flutuações populacionais. Não é clara a razão disto, uma vez que o clima de Barra de Maricá apresenta variações estacionais, quanto à precipitação por exemplo. A precipitação tem sido frequentemente relacionada com as flutuações populacionais nos mamíferos neotropicais (e.g. Cerqueira, 1984; Cerqueira

& Lara, no prelo; Clark, 1980; Fleming, 1973; Pearson, 1975; Veiga-Borgeaud et al, 1987).

No entanto, mesmo no caso em que a reprodução é estacional (*Phyllander opossum*), a quantidade de indivíduos acrescentada à população em cada época do ano varia de um ano para outro. Além disso, nesta espécie os tamanhos populacionais parecem estar relacionados não só com o recrutamento mas também com as taxas de sobrevivência (vide seção 3.3 e Figura 9). Ambos estes fatores sem dúvida contribuem para que um padrão estacional de flutuação não seja nítido, assim como acontece com os roedores, cujos padrões de recrutamento e mortalidade são muito irregulares, principalmente no caso de *Akodon arviculoides*.

Existe ainda a possibilidade de que o estudo tenha se dado em anos atípicos, de tal modo que padrões sazonais poderiam eventualmente ser evidenciados por um estudo de mais longa duração. Uma vez que o acompanhamento destas populações vem sendo continuado, brevemente haverá dados que permitirão testar esta hipótese.

Uma tendência nítida é a diminuição gradual da população de *P. opossum* ao longo do segundo ano de estudo, o que pode representar parte de um ciclo plurianual. Ciclos plurianuais tem sido verificados em estudos recentes de pequenos mamíferos neotropicais (Murúa & González, 1985, 1986; Murúa et al, 1986), mas nestes casos os ciclos plurianuais são superpostos a ciclos estacionais, o que não foi possível notar aqui.

É interessante notar que durante o ano de 1988, após o fim do estudo, a população de *P. opossum* continuou baixa, mas *Metachirus nudicaudatus*, a espécie mais similar a *P. opossum* e que somente havia aparecido no final do presente estudo, tornou-se abundante na área (P. S. D'Andrea, comunicação pessoal). É tentador especular que os dois fenômenos possam ter entre si uma relação causal; Handley (1966) notou que "onde *Metachirus nudicaudatus* e *Philander opossum* ocorrem juntos um é sempre muito mais abundante do que o outro". Não há dúvida que determinar a natureza desta relação é uma questão ecológica interessante, mas que ainda está em aberto.

Correlações entre as Densidades Populacionais - Não há evidência de que as interações entre as espécies mais frequentes sejam importantes para regular suas populações, uma vez que não foram encontradas correlações significativas entre suas densidades. Em estudos com pequenos mamíferos na Venezuela e no Chile, August (1981) e Murúa *et al* (1987) tiveram resultados similares ao que foi aqui obtido.

Estes resultados aparentemente não estão de acordo com a visão tradicional de que competição é uma força importante na estruturação das comunidades de vertebrados (e.g. Cody & Diamond, 1975). No entanto, competição entre organismos taxonomicamente distantes pode ser uma força importante em comunidades naturais (Brown *et al*, 1986). Tradicionalmente os pesquisadores são especialistas em um grupo taxonômico e

mais aptos a procurar interações dentro do seu grupo, mas estas barreiras taxonômicas não parecem ser tão efetivas para os organismos quanto o são para os ecólogos.

Alternativamente, a competição pode de fato não ser importante nesta comunidade. A generalidade da importância da competição entre mamíferos neotropicais ainda está longe de ser estabelecida (August & Fleming, 1984). Ao mesmo tempo, estudos com vários outros grupos de organismos tem mostrado que a importância da competição é uma lei muito menos geral do que se acreditava nos anos 70 (e.g. Diamond & Case, 1986; Strong et al., 1984). Outros tipos de interações ecológicas não avaliadas no presente estudo, como predação, parasitismo ou mutualismo, podem ter um papel importante, ou as comunidades podem ter uma estrutura muito menos determinística do que antes se acreditava.

4.5 - Áreas de Vida e Deslocamentos

Coerência entre Áreas de Vida e Distâncias Médias entre Capturas Sucessivas (DMCS) - A ordem em que as espécies se distribuem, da maior para a menor área de vida, é idêntica à ordem das Distâncias Médias entre capturas Sucessivas (DMCS). Isto indica que os dois tipos de análise apresentam resultados coerentes, como seria de esperar pela relação que claramente existe entre o tamanho da área de vida e a

extensão dos deslocamentos. Esta coerência sugere que a DMCS, bem mais simples de medir, poderia ser usada como um índice de áreas de vida válido para comparações qualitativas entre espécies. No entanto, isto não legitima a quantificação de áreas de vida a partir de DMCS como já foi feito por alguns autores (e.g. O'Connell, 1979), uma vez que esta quantificação pressupõe que a área de vida seja circular e isto está longe de ser sempre correto.

Tamanho das Áreas de Vida: Análise e Comparações - Sabe-se que a extensão da área de vida tem correlação positiva com o tamanho dos animais e está relacionada também com seus hábitos alimentares: animais "caçadores" ("hunters", McNab, 1963), que precisam se deslocar para procurar sua comida, tem áreas de vida maiores que os "coletores" ("croppers", McNab, 1963) que usam gramíneas ou outros alimentos agrupados em grandes concentrações. Em animais terrestres os coletores são sempre herbívoros e os caçadores geralmente (mas nem sempre) carnívoros.

De modo geral, a ordem crescente de áreas de vida nos mamíferos de Maricá é similar à ordem de pesos médios, conforme esperado. No entanto, parece estranho que a área de vida de *Proechimys iheringi* seja maior que a de *Philander opossum*, que é um predador e tem peso maior que *P. iheringi*. Aqui, três fatores devem ser considerados. 1) Como discutido na Seção 4.4, uma proporção considerável da dieta de *P. opossum* é de origem vegetal, de modo que não é correto dizer

que esta cuíca está um nível trófico acima de *P. iheringi*. 2) Alimentando-se de sementes e grãos esparsamente distribuídos, *P. iheringi* é tão "caçador" (*sensu* McNab) quanto *P. opossum*, ainda que não "cace" no sentido estrito da palavra. 3) *P. opossum* utiliza-se de árvores (Seção 3.5), de modo que sua "área de vida" é um espaço tridimensional enquanto *P. iheringi* usa apenas um espaço bidimensional. Animais com áreas de vida tridimensionais usam o ambiente numa extensão muito maior do que é sugerido apenas pelas projeções no solo de suas áreas de vida (Meserve, 1977). Este é também o caso de *Didelphis aurita*, cuja área de vida além de ser a maior de todas é também tridimensional, conforme o esperado para uma espécie com hábitos carnívoros e o maior porte entre as estudadas.

De modo geral, as estimativas de áreas de vida do presente estudo estão dentro da faixa das obtidas para espécies destes mesmos gêneros em outros tipos de habitats (Tabela 22). Concordam também com as observações de Davis (1945b) de que *Akodon arviculoides* apresenta deslocamentos muito pequenos.

Em vários casos, as faixas de variação das estimativas disponíveis são muito grandes. Isto deve ser atribuído não só a diferenças entre espécies e habitats como também ao fato de que as estimativas de áreas de vida dependem muito dos métodos utilizados, particularmente do espaçamento entre armadilhas nos estudos de mapeamento (Mohr, 1947). A dependência do método é bem ilustrada pelo fato que o único

TABELA 22 - Áreas de vida (em hectares) encontradas em estudos dos gêneros *Philander*, *Didelphis*, *Akodon* e *Proechimys* em vários locais nos Neotrópicos.

Espécie	Área de Vida (ha)	Método	Fonte
<i>Philander opossum</i>	0,316 ± 0,197 0,198	MPC (FEI) Não mencionado	Este estudo Alho et al, 1986
<i>Didelphis aurita</i>	1,290 ± 0,255	MPC (FEI)	Este estudo
<i>Didelphis marsupialis</i>	0,201 ± 0,124	MPC	August, 1984
"	0,30	MPC	Sunquist et al, 1987
"	2,2 a 2,5	Mapeamento	Telford Jr. et al, 1979
"	0,43	Via DNCS	Fleming, 1972
" (machos)	122,7 ± 60,8	Radiotelemetria	Sunquist et al, 1987
" (fêmeas)	12,1 ± 6,5	Radiotelemetria	Sunquist et al, 1987
<i>Didelphis albiventris</i>	0,702	Área mínima	Streilen, 1982b
"	0,21 ± 0,09	Polígono mínimo	D'Andrea & Lagamba, 1987
<i>Akodon arviculoides</i>	0,177 ± 0,092 0,015	MPC (FEI) Polígono mínimo	Este estudo D'Andrea & Lagamba, 1987
<i>Akodon cursor</i>	0,10 a 0,40	Não mencionado	Alho et al, 1986
<i>Akodon varius</i>	0,021	MPC (FEI)	Contreras & Rosi, 1980
<i>Proechimys iheringi</i>	0,358 ± 0,216	MPC (FEI)	Este estudo
<i>Proechimys semispinosus</i>	0,882	Não mencionado	Fleming, 1971
<i>Proechimys brevicauda</i>	0,406	Observação direta	Emons, 1982
<i>Proechimys guyanensis</i>	0,188	MPC (FEI)	Everard & Tikasingh, 1973
"	0,15 a 1,4	MPC	Causey, apud Everard & Tikasingh, 1973

Métodos: MPC = Mínimo Polígono Convexo (FEI = com Faixa Externa Incluída)

Área mínima refere-se ao método de Stickel, 1954.

Via DNCS = a Distância Média entre Capturas Sucessivas (DNCS) é usada para estimar a área de um círculo, que é então considerada como sendo a área de vida.

caso extremamente discrepante foi registrado no único estudo disponível usando outro método que não mapeamento. Por radiotelemetria, Sunquist *et al* (1987) obtiveram para machos de gambá uma estimativa de área de vida que é duas ordens de grandeza maior que as obtidas neste e nos restantes estudos. Pode ser que esta diferença se deva aos hábitos "nômades" do gambá (vide item seguinte) e que diferenças menores ocorressem com outras espécies. De qualquer forma, parece claro que os métodos de estimativas usando grades geralmente subestimam as áreas de vida. Assim sendo, estes métodos tem valor mais para comparações entre espécies estudadas de maneira similar do que propriamente como estimativas do valor absoluto das áreas.

Permanência Diferencial de Machos e Fêmeas e "Nomadismo" em *Didelphis* - Diversos autores (D'Andrea & Lagamba, 1987; Davis, 1945b; Fleming, 1972; Monteiro Filho, 1987; O'Connell, 1979; Telford *et al*, 1979) observaram que as fêmeas de gambá (especialmente as lactantes) tendem a ser recapturadas várias vezes na mesma área, enquanto os machos raramente são recapturados. Este tipo de observação sustenta inclusive a crença de que os gambás, especialmente os machos, são "nômades", sem área de vida fixa.

No presente estudo este padrão também foi verificado. Uma das fêmeas de gambá, capturada numa linha lateral, não foi mais vista, mas a outra, Di2 - da qual foram acompanhadas duas ninhadas - foi capturada 16 vezes. Dois

dos quatro machos, mesmo sendo capturados pela primeira vez na grade, nunca mais apareceram; os dois restantes foram capturados 6 vezes cada. É verdade que a maior longevidade foi registrada por um macho, Di1, que esteve presente na primeira e na última excursão. No entanto, entre estes dois períodos, Di1 esteve ausente da área de estudo por um ano e meio. Portanto seu exemplo reforça, mais do que contesta, a idéia de que os machos são nômades. Isto não é refletido em maiores áreas de vida: a maior área de vida registrada foi a da fêmea Di2. No entanto, a estimativa de área de vida por MPC é influenciada pelo número de capturas que como vimos é muito maior em Di2 que nos machos. Além disso, é provável que nos seus períodos de ausência os machos estivessem até mesmo vagando além das linhas laterais de modo que suas áreas de vida devem estar subestimadas (vide acima).

Quanto a se os gambás são "nômades", é interessante notar que isto tem sido utilizado como sinônimo de não ter área de vida fixa, ou seja, se deslocar ao acaso e não repetitivamente dentro de uma área circunscrita. No entanto a definição clássica de área de vida ("home range"), de Burt (1943), é: "a área utilizada pelo animal nas suas atividades normais de forrageamento, acasalamento e cuidado da prole". Por esta definição, se o animal se desloca ao acaso ao forragear, acasalar-se e cuidar da prole, então este deslocamento determina uma área de vida, ou seja, a área de vida é um conceito empírico que é tão válido para um animal nômade (que se desloca ao acaso) como para aquele que se

restringe aos sinais familiares nas proximidades da toca. Gambás teriam áreas de vida grandes mas não ausência de áreas de vida. Assim, a oposição entre ser nômade e ter uma área de vida parece um equívoco, pelo menos se usarmos a definição de Burt, que é muito popular mesmo em trabalhos recentes (e.g. Monteiro Filho, 1987; Souza & Alho, 1980). A questão palpável é se os deslocamentos dos animais são ao acaso ou se restringem a uma área característica escolhida pelo animal (o que, no caso presente com o gambá, não pode ser determinado). Já o conceito de área de vida aguarda uma definição mais precisa.

Mudanças de Áreas de Vida - Foram observadas mudanças de áreas de vida em *A. arviculoides*, e possivelmente também em um único caso em *P. iberingi*. Como os indivíduos envolvidos eram adultos, não é provável que se trate de dispersão de jovens (pré-reprodutivos) procurando um local para estabelecer sua área, como ocorre com outras espécies de pequenos mamíferos (Gaines & McClenaghan, 1980).

Um "experimento acidental" interessante ocorreu quando Ak16, um *A. arviculoides* macho, foi encontrado morto na armadilha após ter sido capturado quatro vezes em noites consecutivas nos pontos 91, 93 e 94. Na noite seguinte, Ak19, uma fêmea que até então só havia sido capturada em pontos distantes dali, apareceu no ponto 91. Esta observação sugere que as mudanças de áreas de vida podem estar

relacionadas a aspectos da estrutura social das populações, os quais não foram avaliados no presente estudo.

Outra hipótese é que as mudanças de áreas de vida estejam relacionadas a mudanças na localização dos recursos, e então seriam meramente parte das mudanças de distribuição apresentadas pela espécie como um todo (vide Seção 4.6).

Alternativamente, as aparentes mudanças de áreas de vida podem ser um artifício do método empregado. Em estudos com armadilhas, o deslocamento que o animal normalmente realizaria durante a noite é interrompido no momento da captura; a seguir o animal é solto neste mesmo ponto e não no ponto onde estaria no início da noite seguinte caso não tivesse acontecido a captura. Deste modo, as posições sucessivas onde são registradas as capturas não constituem na verdade observações independentes, o que contraria um dos pressupostos básicos dos métodos de mapeamento. Esta limitação dos movimentos teria efeito apenas sobre os deslocamentos dentro de uma mesma excursão, mas não sobre os deslocamentos entre excursões (quando as capturas não são em dias sucessivos). Além disso, é de se esperar que tivesse maior efeito sobre um animal com atividade crepuscular (que teria a maioria das capturas logo no início da noite e portanto maior restrição aos movimentos; vide seções 2.6 e 3.6). Portanto, esta hipótese é consistente com a observação de que deslocamentos maiores entre excursões do que na mesma excursão, assim como mudanças de áreas de vida, foram

registrados justamente para *A. arviculoides*, a espécie mais nitidamente crepuscular (seção 3.6).

4.6 - Uso do Espaço

O Papel das Clareiras e sua Relação com a Diversidade - Há evidências de que os pequenos mamíferos evitam as clareiras na mata de restinga. Em pequena escala, isto se reflete em suas distribuições de capturas na grade. Numa escala maior, isto pode ser uma das razões para a densidade de pequenos mamíferos ser aparentemente muito menor no lado Oeste da área de estudo (onde as clareiras são muito frequentes) que no lado Leste (onde quase não há clareiras). Este resultado é oposto ao encontrado por Jáksic et al. (1981) no chaparral chileno, mas no chaparral as áreas abertas apresentam vegetação de gramíneas (que tem alta produtividade) enquanto as clareiras da mata de restinga em Barra de Maricá não tem gramíneas.

Uma vez que há uma relação entre o número total de organismos e a diversidade das comunidades, através das distribuições de abundâncias relativas das espécies (May, 1975), presume-se que uma redução da densidade total de organismos deva levar a uma redução da diversidade. Alguns ecólogos vegetais consideram que a atual fisionomia aberta de grande parte da mata de restinga do cordão primário em

Barra de Maricá seja resultado de influência antrópica, principalmente extrativismo vegetal; a fisionomia original seria uma vegetação mais alta e mais fechada (R. Cerqueira, comunicação pessoal). Se isto é correto, então a influência antrópica poderia ser uma das razões da baixa riqueza de espécies de mamíferos da mata de restinga (Seção 4.2), pois a nova fisionomia comportaria menor densidade total de mamíferos e conseqüentemente menor diversidade.

Distribuições Espaciais de Cada Espécie - Os valores acima de 1 do índice de Agregação de Morisita podem ser interpretados como um índice do grau de especialização em habitat das espécies. Distribuições muito agregadas presumivelmente estariam ligadas a preferências das espécies por variáveis ambientais de distribuição muito restrita - ou seja, as espécies em questão seriam muito especialistas em termos de habitat. Assim sendo, *Akodon arviculoides* pode ser considerada a espécie mais especialista em habitat, vindo a seguir *Proechimys iheringi*. Estas espécies não apenas evitam clareiras mas também mostram preferências definidas por certos locais em relação a outros dentro da área efetivamente utilizável. Já *Philander opossum* é menos especialista que os dois roedores; há evidência de que esta espécie evita as clareiras, mas não de que demonstre preferências de habitat dentro da área efetivamente utilizável.

No caso do gambá, a distribuição tende a ser regular. Este padrão normalmente se deve a interações intraespecíficas (territorialidade, por exemplo). Este certamente não é o caso do gambá, uma espécie cuja área de vida estimada é maior que a própria extensão da grade (Seção anterior). Se interações deste tipo existirem, sem dúvida serão numa escala muito maior do que entre pontos da grade. Se a grade pudesse ser considerada apenas um ponto em relação à escala do uso do espaço por *D. aurita*, se esperaria que a distribuição de capturas desta espécie na grade fôsse aleatória, ou seja, o índice de Morisita não diferiria de 1. É provável, portanto, que a diferença observada seja casual e tenha ocorrido em função do pequeno tamanho da amostra desta espécie (21 capturas na grade).

Índices de Agregação de Morisita para mamíferos neotropicais só foram calculados anteriormente por Paula (1983), numa área com vários tipos de habitats no Parque Nacional de Brasília. Este autor encontrou distribuições agregadas para quase todos os roedores da área (inclusive *Proechimys longicaudatus*). Para *Phyllander opossum* foi encontrada distribuição agregada mas com valores mais baixos que para os roedores (2 casos) ou distribuição ao acaso (1 caso). Estes resultados são consistentes, de modo geral, com os obtidos na mata de restinga.

Relações Espaciais entre as Espécies - Não há qualquer evidência de segregação espacial entre as espécies mais

frequentes na grade. Entre *P. opossum* e os roedores há indícios de preferências similares de habitat ao invés de segregação (correlações positivas entre os números de capturas em cada ponto, Tabela 12). Uma análise mais fina dos microhabitats, como vem sendo desenvolvida pela equipe do Laboratório de Vertebrados da UFRJ, sem dúvida revelaria diferenças sutis entre as preferências de habitats destas espécies. No entanto, as diferenças aparentemente não são suficientes para garantir segregação.

Este resultado é um pouco surpreendente pois uma generalização comum é que segregação espacial seja um mecanismo importante para permitir a coexistência de espécies de pequenos mamíferos (Grant, 1972; Meserve, 1981a; Simonetti *et al.*, 1985). Por outro lado já há na Região Neotropical alguns casos onde segregação espacial não foi verificada (Le Boulenger & Meserve, 1984; Meserve, 1981b). No caso de Barra de Maricá, a partilha do espaço pode estar ocorrendo numa escala maior, ou seja, as espécies se separariam mais por diferenciação a nível de habitats que de microhabitats; uma evidência disto é que os habitats mata de restinga, campina suja e brejo apresentam faunas de mamíferos bem distintas (Cerqueira *et al.*, 1988). Há também alternativas possíveis para permitir a coexistência sem depender de segregação espacial. Por exemplo, as espécies podem ser separadas quanto à alimentação (Meserve, 1981b). Já foi sugerido que isto é teoricamente possível em Barra de

Maricá em função das diferenças de porte que existem dentro dos pares de competidores potenciais (seção 4.3).

Outra possibilidade é que os pequenos mamíferos da mata de restinga tenham suas populações controladas por outros fatores ecológicos que não competição, de modo que esta última simplesmente não seria tão importante. Neste caso, não seriam cruciais as adaptações para evitá-la, como a segregação espacial. Esta hipótese é consistente com a ausência de correlações entre as densidades populacionais (Seção 4.4), mas só poderá ser adequadamente testada quando forem disponíveis mais dados sobre esta comunidade.

Relação entre Densidades de Mamíferos e Altura e Densidade da Vegetação - Os números de capturas de mamíferos em cada ponto são correlacionados com a altura da cobertura vegetal. De modo similar, as densidades parecem ser mais altas no lado Leste do cordão primário, onde a vegetação é não apenas mais fechada mas também bem mais alta que no lado Oeste.

Como as espécies estudadas são terrestres ou usam árvores com pouca frequência (vide abaixo), tudo indica que este padrão não está relacionado com o uso das árvores por si. No entanto, espécies terrestres podem usar recursos vindos das árvores como por exemplo sementes e frutos caídos no solo, e isto certamente ocorre na mata de restinga, a julgar pelo que é conhecido da alimentação das espécies. A altura das árvores parece estar relacionada com a densidade da vegetação, e esta por sua vez seria um índice aproximado

da quantidade de recursos disponíveis em cada ponto. A vegetação mais densa, propiciando maior cobertura vegetal, poderia ser importante também por reduzir vulnerabilidade a predação (Harris, 1984).

Uma vez que nas áreas mais abertas (com mais clareiras) a altura das árvores é bem menor, a correlação entre densidade de capturas e altura da vegetação é uma evidência adicional do papel das clareiras na redução da densidade total de mamíferos. Como vimos acima, é provável que isto evidencie também o papel do homem na redução das densidades e diversidades de mamíferos na mata de restinga, via modificação da fisionomia em direção a uma vegetação mais aberta.

Variação Temporal no Uso do Espaço - As mudanças das distribuições espaciais de capturas na grade foram observadas sempre nos meses de julho e outubro, ou seja, durante a estação seca. É provável que estejam relacionadas a mudanças na distribuição dos recursos dos quais as espécies se utilizam. Algumas medidas de microhabitat apresentam variações estacionais na grade (M. A. Silva Neto, comunicação pessoal). Uma única árvore de grande porte frutificando em um determinado ponto da grade poderia ser vista como uma "mancha" temporária de recursos capaz de influenciar a distribuição microespacial das espécies de pequenos mamíferos. Não é ainda possível determinar quais os

recursos que poderiam estar envolvidos, ou seja, quais os que alteram sua distribuição durante a estação seca.

Utilização do Estrato Arbóreo pelas Espécies - À julgar pelas observações das suas fugas, os roedores *Akodon arviculoides* e *Proechimys theringi* são animais apenas de chão, que não sobem nas árvores. Estes resultados coincidem com as informações disponíveis sobre estes gêneros em outros tipos de habitats, tanto no caso de *Akodon* (Alho, 1982; Davis, 1947; Nitikman & Mares, 1987) como no de *Proechimys* (Carvalho, 1965; Fleming, 1971; Handley, 1966, 1976). Everard & Tikasingh (1973) afirmam que *P. guyanensis* pode subir em árvores até uma altura de 10 pés (3 metros), mas reconhecem que isto acontece muito raramente.

Já *Philander opossum* e *Didelphis aurita* utilizam árvores na mata de restinga, sendo que a primeira espécie com uma frequência maior que a segunda. São portanto espécies escansoriais, ou seja, que passam a maior parte de tempo no chão mas que facultativamente se utilizam também do estrato arbóreo. Este resultado coincide com os dos estudos com estes animais em outros habitats (Atramentowicz, 1986; Charles-Dominique *et al.*, 1981; Davis, 1947; Handley, 1966), com exceção de O'Connell (1979) que observou uma utilização mais intensa das árvores por *D. marsupialis* nos Llanos da Venezuela.

O segmento verdadeiramente arborícola da comunidade de mamíferos da mata de restinga inclui *Sphiggurus insidiosus* e *Callithrix jacchus*, que foram observados sempre em árvores.

Quanto a *Metachirus nudicaudatus*, existem algumas dúvidas. Há controvérsia na literatura quanto aos hábitos desta espécie. Alguns autores (Collins, 1973, *apud* Tribe, 1987, e Walker, 1975) afirmam que *M. nudicaudatus* é arborícola. Handley (1966, 1976) e Miles *et al* (1981) o consideram exclusivamente terrestre no Panamá, Venezuela e Brasil respectivamente, sendo que estes últimos autores salientam que sua cauda não é preênsil e sua coloração dorsal fornece uma camuflagem muito eficiente quando o animal se desloca no folheto. Grand (1983), analisando aspectos anatômicos de vários didelfídeos, conclui que a cauda pouco muscular e as patas longas de *M. nudicaudatus* são características de um animal terrestre.

Há tão poucas informações disponíveis sobre os hábitos alimentares de *M. nudicaudatus* que é difícil saber se esta espécie e *Philander opossum* são competidores potenciais na restinga. Se forem, é possível que *M. nudicaudatus* seja mesmo arborícola como afirma Walker e só tenha descido ao solo quando a população de *P. opossum* diminuiu, o que explicaria sua ocorrência tardia na área.

Por outro lado, *M. nudicaudatus* fugiu pelo solo nas quatro libertações em que foi observado e em 1988 passou a ser capturado com frequência na área, mesmo continuando a dispor apenas de armadilhas no chão (P.S. D'Andrea, comunicação pessoal). Neste último período as fugas continuaram a ser pelo solo. Além disso, em uma ocasião o animal foi colocado em uma árvore para ser fotografado, mas

logo após a foto (Figura 5b) o animal desceu trôpegamente para o chão, parecendo muito pouco à vontade na árvore. Assim sendo, a Figura 5b parece ilustrar mais os preconceitos do autor do presente estudo (influenciado por Walker, 1975) que os hábitos do animal.

Deve-se levar em conta que a liberação é uma situação excepcional e estressante na qual o animal poderia apresentar um comportamento diferente do desempenhado em condições naturais (A.S. Abe, comunicação pessoal). Ainda assim, a maioria das evidências até agora disponíveis indicam que *M. nudicaudatus* é terrestre na mata de restinga e não foi coletado antes de outubro de 1987 por ser de fato raro neste período e não por ser arborícola.

4.7 - Uso do Tempo

Horários de Atividade - *Philander opossum* é uma espécie estritamente noturna na mata de restinga, do mesmo modo que em matas úmidas (Davis, 1947; Charles-Dominique *et al.*, 1981). Já *Akodon arviculoides* tem atividade crepuscular, também concordando com as informações da literatura (Alho, 1982; Davis, 1947). No caso de *Proechimys iheringi*, no entanto, o padrão de atividade observado na mata de restinga parece ser crepuscular, enquanto todas as espécies deste gênero que já foram estudadas são consideradas noturnas

(Carvalho, 1965; Emmons, 1982; Fleming, 1971; Gliwicz, 1984). No entanto, excetuando um estudo por observação direta (Emmons, 1982), estes autores consideram os ratos-de-espinho "noturnos" apenas por não haver capturas claramente diurnas. Não foram feitas inspeções noturnas das armadilhas e portanto não se pode avaliar se a atividade dos animais se concentrava em algumas horas da noite ou não. Assim sendo, é possível que padrões similares ao que foi observado neste estudo fôssem descobertos em outras espécies de *Proechimys* se estudadas com o método aqui proposto. Alternativamente, é possível que *P. iheringi* apresente em Barra de Maricá um padrão de atividade único no seu gênero, por razões que não são claras mas que podem estar ligadas a particularidades do habitat (uma vez que não há nenhum estudo anterior com *Proechimys* em restingas).

Didelphis aurita parece apresentar um padrão peculiar, com atividade maior na primeira faixa horária (do anoitecer às 21 horas) e na terceira (de meia-noite às 03 horas). Em função das pequenas amostras disponíveis para esta espécie, este pode ser um padrão apenas aparente. Por outro lado, é interessante notar que um padrão de atividade semelhante foi observado para esta espécie na mata de Santa Genebra, no estado de São Paulo (I. Sazima, comunicação pessoal).

Horários de Atividade e Separação de Nichos - São bastante similares os horários de atividade dos dois roedores, embora o padrão crepuscular seja mais marcado em *A. arviculoides*

que em *P. iheringi*, *P. opossum* tem atividade constante ao longo da noite e *D. aurita* provavelmente também, embora os dados sejam poucos para que haja um padrão nítido no caso do gambá. Assim sendo, não há nenhuma evidência de que a dimensão "tempo" seja importante para a separação de nichos entre competidores em potencial nesta comunidade. Isto não deixa de ser esperado. Caso houvesse diferenças entre os horários de atividade, estas não deveriam de qualquer forma ser eficientes para a separação de nichos, exceto no caso particular de recursos renováveis muito rapidamente (Marinho Filho & Sazima, no prelo).

Comentários Sobre o Método - Uma das limitações que o método aqui proposto provavelmente apresenta é que ele, assim como os métodos de estimativas de tamanhos populacionais, também deve ser afetado pelo "efeito de borda". Se uma grande proporção dos animais presentes na grade for capturada durante a noite, é possível que perto do final desta a maior parte dos animais já estejam dentro de armadilhas e portanto a área estaria sub-utilizada. Nestas condições, animais das áreas adjacentes poderiam entrar na grade no final da noite e "inchar" os números de capturas correspondentes às últimas faixas horárias. Isto naturalmente só ocorreria se: 1) Em cada noite a maioria dos animais presentes na grade fôsse capturados; 2) Os animais de fora pudessem perceber rápido que "o espaço está vago". Comparando as estimativas de densidades populacionais (Tabela 7) com os números de

capturas obtidas nas noites com observações noturnas (Seção 3.6), conclui-se que a primeira condição certamente ocorre. Se a segunda condição ocorre ou não é difícil de avaliar.

De qualquer modo, este problema poderia ser minimizado em estudos futuros por algumas das soluções indicadas para reduzir o efeito de borda em estudos populacionais, ou seja, a grade deve ter forma quadrada e a maior área possível, afim de minimizar a relação perímetro/área.

Outro possível problema é que a realização de inspeções afetasse o número de capturas. Isto poderia ocorrer, por exemplo, se a presença humana na área durante a noite inibisse a atividade dos animais. Pelo menos no caso do presente estudo, no entanto, este problema não ocorreu, uma vez que o número de capturas nas noites com e sem inspeções noturnas não diferiu significativamente.

Também não há evidência de que os animais 'viciados' tenham um comportamento diferente dos demais, de modo a introduzir um erro na análise. No entanto, todas as distribuições horárias de primeiras capturas tem amostras muito pequenas (Tabela 18). Neste caso, portanto, falta de evidência não deve ser confundida com evidência de falta.

Para a generalização do método visando estudos futuros, é recomendável que: 1) Se usem grades de área maior, mas mantendo-se a forma quadrada. 2) Haja maior número de noites de inspeção, de modo a aumentar os números amostrais. 3) Caso sejam verificadas diferenças entre os horários de

captura dos "viciados" e dos demais, use-se apenas os dados referentes às primeiras capturas de cada indivíduo.

Outro aperfeiçoamento possível seria estimar o erro causado pelo eventual efeito de borda através do uso de simulações matemáticas, utilizando dados sobre a extensão dos deslocamentos dos animais durante uma noite e assumindo que a direção destes movimentos seja ao acaso dentro do habitat.

4.8 - A Comunidade de Pequenos Mamíferos da Restinga Vista Como um Todo

No que diz respeito aos "atores", a comunidade de pequenos mamíferos de mata de restinga à primeira vista se assemelha a uma comunidade de mata atlântica um tanto desfalcada, ou seja, com algumas espécies a menos. Os desfalques não parecem estar distribuídos ao acaso pelo "elenco"; ao contrário, parecem ter atingido com mais intensidade as espécies arborícolas.

Se o número de espécies é relativamente pequeno, o mesmo não acontece com as densidades populacionais da cada espécie, que parecem de modo geral estar na mesma faixa das que costumam ser encontradas em matas neotropicais.

No que diz respeito à "peça", há poucas evidências de que os processos populacionais destas espécies estejam

ligados a ciclos estacionais, sugerindo que se há variações cíclicas estas devem estar ligadas a escalas de tempo maiores.

Uma questão geral de interesse se refere à intensidade e ao papel das interações bióticas dentro deste segmento particular ("comunidade de pequenos mamíferos terrestres") da biocenose da restinga. Até onde este estudo foi, há poucos indícios que as interações bióticas entre os próprios mamíferos (particularmente a competição) sejam importantes na estruturação desta comunidade. A densidade populacional de cada espécie parece depender das densidades das espécies restantes, e não há evidências de separação de nichos entre competidores potenciais na dimensão espaço (horizontal e vertical) e nem na dimensão tempo. A possibilidade da separação de nichos na dimensão alimento continua em aberto. Por outro lado, há relações nítidas entre a diversidade de mamíferos e a estrutura da vegetação.

Pode ser proposto que interações ecológicas "frouxas" é o que se deveria esperar numa comunidade depauperada, com baixo grau de "empacotamento" das espécies ("species packing"). É possível, mas podemos conceber também que muitas das interações bióticas mais relevantes não ocorram dentro do próprio segmento da biocenose que escolhemos para o estudo, mas sim entre ele e outros segmentos. A questão é complexa e claramente o presente estudo está longe de poder resolvê-la, assim como várias outras questões ecológicas gerais relativas a esta comunidade.

No entanto, espero que este estudo, mais do que reponder algumas questões sobre a ecologia de uma comunidade de mamíferos de restinga, sirva para gerar novas perguntas úteis para o aperfeiçoamento dos nossos conhecimentos sobre este sistema.

5 - CONCLUSÕES

Entre as conclusões do presente estudo, podem ser destacadas as seguintes:

1) A comunidade de pequenos mamíferos terrestres da mata de restinga em Barra de Maricá é composta por espécies características da Floresta Atlântica.

2) A riqueza de espécies desta comunidade é baixa (nove espécies no total, sendo seis entre roedores e marsupiais, e apenas quatro comuns). Isto pode ser explicado por fatores fisiológicos, pelo baixo grau de estratificação vertical da restinga, por modificações antrópicas na fisionomia da vegetação, pelo isolamento da área ou por uma soma destes fatores.

3) Os métodos empregados para estimativas populacionais (Modelo Mh e método de Jolly-Seber) foram adequados às características do estudo na maioria dos casos, mas a área da grade utilizada (um hectare) mostrou-se pequena demais.

4) Entre os métodos de estimativa de área real de amostragem, o de Dice (1930) apresentou resultados mais satisfatórios que o de Schroeder (1981), aparentemente porque a precisão das estimativas deste último é prejudicada pela heterogeneidade do habitat.

5) As densidades populacionais médias estimadas para os marsupiais *Philander opossum* e *Didelphis aurita* (3,04 e 0,57 indivíduos por hectare, respectivamente) são similares ou

mais altas que as observadas em matas úmidas. Já as dos roedores *Akodon arviculoides* e *Proechimys theringi* (2,30 e 2,23 ind/ha, respectivamente) são iguais ou menores que as verificadas para outras espécies destes gêneros em outros tipos de ambientes.

6) A densidade de *P. opossum* é maior que a dos roedores que são suas presas potenciais, mas isto pode ser explicado pelos hábitos alimentares generalistas desse marsupial, que pode usar vários outros tipos de presas além dos roedores.

7) A reprodução dos marsupiais na restinga é claramente estacional e se estende de julho a fevereiro. No caso dos roedores não é ainda possível determinar se sua reprodução é estacional ou não.

8) *P. theringi* apresenta um padrão demográfico caracterizada por alta longevidade, baixo recrutamento, lenta substituição de populações e flutuações populacionais pouco pronunciadas. Já *A. arviculoides* e *P. opossum* tem baixas longevidades, alto recrutamento, rápida substituição de populações e intensas flutuações populacionais.

9) A substituição da população pode ser facilmente acompanhada pela variação estacional da estrutura etária em *P. opossum* (única espécie para a qual existe um sistema confiável de classes de idade cronológica). O mesmo não foi possível no caso dos roedores.

10) Não há qualquer evidência de que haja padrões estacionais nas flutuações das densidades populacionais das espécies mais frequentes.

11) Não foi encontrada nenhuma correlação significativa entre as densidades populacionais das espécies. No entanto, a população de *P. opossum* declinou acentuadamente perto do final do estudo, quando as populações das demais espécies estão crescendo e aparecem duas espécies novas para a área, *Metachirus nudicaudatus* e *Felis catus*.

12) O gambá, *D. aurita*, apresentou a maior área de vida (média de 1,29 hectare) e os maiores deslocamentos. Seguiram-se, pela ordem, *P. iheringi* (0,36 ha), *P. opossum* (0,32 ha) e *A. arviculoides* (0,18 ha). As características do método parecem indicar que estes valores estão na verdade subestimados.

13) Parece haver mudanças estacionais de área de vida em *A. arviculoides*, mas este padrão aparente pode ser um artifício do método usado para analisar os deslocamentos.

14) Todas as espécies de pequenos mamíferos evitam as áreas mais abertas dentro da mata de restinga. Em *P. opossum* a seleção de habitat parece praticamente se restringir a isso, mas os roedores mostram preferências de habitat bem definidas mesmo dentro das áreas fechadas.

15) Não foi encontrada qualquer evidência de segregação espacial entre as espécies nesta comunidade.

16) Há evidência de que a abundância de pequenos mamíferos está correlacionada com a altura da vegetação na mata de restinga.

17) Em todas as espécies mais comuns foram encontradas algumas mudanças em seus padrões de distribuição ao longo do

estudo. Em todos os casos estas mudanças ocorreram na estação seca (julho ou outubro).

18) *P. opossum* e *D. aurita* por vezes usam as árvores na restinga, mas *A. arviculoides*, *P. iheringi* e provavelmente também *M. nudicaudatus* são animais apenas de chão.

19) *P. opossum* é noturno em Barra de Maricá e *D. aurita* talvez também o seja, embora a evidência sobre esta espécie seja pouco conclusiva. Já *A. arviculoides* (e provavelmente também *P. iheringi*) tem atividade crepuscular. Tempo não parece ser um fator importante para separar nichos de competidores potenciais nesta comunidade.

6 - NOTA

Quase ao final da redação desta tese chegou a notícia que grande parte da Restinga de Barra de Maricá, onde foi feito o presente estudo, foi liberada para loteamento pelo novo Plano Diretor aprovado pela FEEMA. O argumento de que se trata de lotes grandes e só parcialmente edificáveis é absolutamente irrelevante. A derrubada da vegetação nativa e seu fracionamento por muros determinariam, sem dúvida, a devastação definitiva desta que é uma das últimas áreas remanescentes de restinga no estado do Rio de Janeiro. Isto é ainda mais lamentável se levarmos em conta a importância científica da área. Apenas no que se refere a vertebrados, por exemplo, em Barra de Maricá foram desenvolvidos nos últimos anos diversos estudos com anfíbios (Silva *et al.*, 1988a, 1988b), lagartos (Araújo, 1984, 1985; Rocha, 1985, 1986, 1989), aves (Silva Porto & Teixeira, 1984) e agora com mamíferos (Cerqueira *et al.*, submetido, e o presente estudo). Há vários estudos em pleno andamento com uma ampla variedade de taxa. Não há nenhuma outra restinga no Brasil que seja tão importante para o conhecimento de ecologia de restingas quanto Barra de Maricá. Sua perda portanto seria profundamente lamentável tanto pelo que representa como área natural remanescente de um ecossistema quase destruído como pelo que representa para o avanço da ciência nas áreas de Ecologia, Zoologia e Botânica. Mais uma vez, todos nós ficaríamos um pouco mais pobres.

REFERÊNCIAS

- ALHO, C. J. R., 1981. Small mammal populations of Brazilian Cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Rev. Bras. Biol.*, 41(1): 223-230.
- ALHO, C. J. R., 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. In M.A. Mares & H.H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America*. Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, Univ. Pittsburgh, Vol. 6, pp. 143-166.
- ALHO, C. J. R., & L. A. PEREIRA, 1985. Population ecology of a Cerrado rodent community in central Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, 45(4): 597-607.
- ALHO, C. J. R., L. A. PEREIRA & A. C. PAULA, 1986. Patterns of habitat utilization by small mammal populations in Cerrado biome of central Brazil. *Mammalia*, 50(4): 447-460.
- ARAÚJO, A. F. B., 1984. Padrões de divisão de recursos em uma comunidade de lagartos de restinga. In L. D. Lacerda, D. S. D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (q.v.), pp. 327-342.
- ARAÚJO, A. F. B., 1985. *Partilha de Recursos em uma Guilda de Lagartos de Restinga (Sauria)*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- ARAÚJO, D. S. D. de, & R. P. B. HENRIQUES, 1984. Análise florística das Restingas do estado do Rio de Janeiro. In L.D. Lacerda, D. S. D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (q.v.), pp. 159-193.
- ARNOLD, R. A., 1983. *Ecological studies of six endangered butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae): island biogeography, patch dynamics, and design of habitat preserves*. University of California Press.
- ATRAMENTOWICZ, M., 1986. Dynamique de population chez trois marsupiaux didelphidés de Guyane. *Biotropica*, 18(2): 136-149.
- ATRAMENTOWICZ, M., 1988. La frugivorie opportuniste de trois marsupiaux didelphidés de Guyane. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 43: 47-57.
- AUGUST, P. V., 1981. Population and community ecology of small mammals in Northern Venezuela. PhD Thesis, Boston University.
- AUGUST, P. V., 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507.
- AUGUST, P. V., 1984. Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela. *Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ.*, 22: 74-104.
- AUGUST, P. V., & T. H. FLEMING, 1984. Competition in Neotropical small mammals. *Acta Zoologica Fennica*, 172: 33-36.

- BEGON, M., 1979. *Investigating Animal Abundance: Capture-Recapture for Biologists*. Edward Arnold, London.
- BOWERS, M. A., & J. H. BROWN, 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology*, 63(2): 391-400.
- BOYCE, M. S., 1984. Restitution of r and K selection as a model of density-dependent natural selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 427-447.
- BRANT, D. H., 1962. Measures of the movement and population densities of small rodents. *University of California Publications in Zoology*, 62: 105-184.
- BRASIL, 1969. *Atlas Climatológico do Brasil*. Ministério da Agricultura, Escritório de Meteorologia, Rio de Janeiro.
- BROWER, J.E., & J.H. ZAR, 1984. *Field and Laboratory Methods for General Ecology (Second Edition)*. Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa.
- BROWN, J.H., 1975. Geographical ecology of desert rodents. In M.L. Cody & J.M. Diamond, (q.v.), pp. 315-341.
- BROWN, J.H., D.W. DAVIDSON, J.C. MUNGER & R.S. INOUE, 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. In J.M. Diamond & T.J. Case (q.v.), pp. 41-61.
- BROWN, J.H., & J.C. MUNGER, 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, 66(5): 1545-1563.
- BURHAM, K.P., & W.S. OVERTON, 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities varies among animals. *Ecology*, 60(5): 927-936.
- CARVALHO, C.T. de, 1965. Bionomia de pequenos mamíferos em Boracéia. *Rev. Biol. Trop.*, 13(2): 239-257.
- CERQUEIRA, R., 1984. Reproduction de *Didelphis albiventris* dans le Nord-est du Brésil (Polyprotodontia, Didelphidae). *Mammalia*, 48(1): 95-104.
- CERQUEIRA, R., & C.J. TRIBE, no prelo. Genus *Didelphis*. In S. Anderson & A.L. Gardner (Eds), *Mammals of South America*, University of Chicago Press, Chicago.
- CERQUEIRA, R., F.A.S. FERNANDEZ & M.F.S. QUINTELA, submetido. Mamíferos da restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro. *Papéis Avulsos do Museu de Zoologia (São Paulo)*.
- CERQUEIRA, R., & M.C. LARA, no prelo. Rainfall and reproduction of cricetid rodents in Northeastern Brazil. *Proc. XVIII Congr. Int. Union. Game Biology*.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., M. ATRAMENTOWICZ, M. CHARLES-DOMINIQUE, H. GERARD, Á. HLADICK, C.M. HLADICK & M.F. PREVOST, 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35: 341-435.
- CODY, M.L., 1975. Towards a theory of continental species diversity: bird distributions over Mediterranean

- habitat gradients. In M.L. Cody & J.M. Diamond (q.v.), pp. 214-257.
- CODY, M.L., & J.M. DIAMOND (Eds), 1975. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- CONTRERAS, J.R., 1972. El home range en una poblacion de *Oryzomys longicaudatus philippi* (Landbeck) (Rodentia, Cricetidae). *Physis*, 31(83): 353-361.
- CONTRERAS, J.R., & M.I. ROSSI, 1980. Comportamiento territorial y fidelidad al habitat en una poblacion de roedores del centro de la provincia de Mendoza. *Ecologia (Argentina)*, 5: 17-29.
- D'ANDREA, P.S. & R. LAGAMBA, 1987. *Estudos Preliminares sobre a Ecologia de Populaco de Pequenos Mamiferos em um Trato Florestal Isolado, na Fazenda Santa Carlota, Municipio de Cajuru, So Paulo*. Monografia de Bacharelado, Faculdade de Filosofia, Cincias e Letras de Ribeiro Preto.
- DAVIS, D.E., 1945a. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds, and mammals in two Brazilian forests. *Ecological Monographs*, 15(3): 243-295.
- DAVIS, D.E., 1945b. The home range of some Brazilian mammals. *J. Mammalogy*, 26: 119-127.
- DAVIS, D.E., 1947. Notes on the life histories of some Brazilian mammals. *Bol. Museu Nacional (Zoologia)*, 76: 1-8.
- DELANY, M.J., 1974. *The Ecology of Small Mammals*. Studies in Biology, No. 51, Edward Arnold, London.
- DIAMOND, J.M., & R.M. MAY, 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. In R.M. May (Ed). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell, Oxford, pp. 163-186.
- DIAMOND, J.M., & T.J. CASE, 1986. *Community Ecology*. Harper & Row, New York.
- DIAZ DE PASCUAL, A., 1984. Componentes y variaciones numericas en una comunidad submontana Andina de pequenos mamiferos Venezolanos. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 19(2): 89-98.
- DUBOST, G., & J.P. GASC, 1987. The process of total tail autotomy in the South American rodent, *Proechimys*. *J. Zool. (Lond.)*, 212: 563-572.
- EISENBERG, J.F., M.A. O'CONNELL & P.V. AUGUST, 1979. Density, productivity and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. In J.F. Eisenberg (Ed.), *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Smithsonian Press, Washington, pp. 187-207.
- EMMONS, L.H., 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in Southeastern Peru. *Tropical Ecology*, 23(2): 280-290.
- EMMONS, L.H., 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16(3): 210-222.
- EVERARD, C.O.R., & E.S. TIKASINGH, 1973. Ecology of the rodents, *Proechimys guyanensis trinitatis* and

- Dryomys capieo velutinus*, on Trinidad. *J. Mamm.*, 54(4): 875-886.
- FERNANDEZ, F.A.S., no prelo. O uso de um modelo exponencial negativo para avaliar horários de atividade de pequenos mamíferos. *Anais do Encontro Interdisciplinar de Ecologia Matemática*.
- FERNANDEZ, F.A.S., R. CERQUEIRA & C.J. TRIBE, 1988. On the mammals collected on coastal islands of Rio de Janeiro state, Brazil. *Mammalia*, 52(2): 219-224.
- FLEMING, T.H., 1970. Comparative biology of temperate-tropical rodent counterparts. *Amer. Midl. Natur.*, 83: 462-471.
- FLEMING, T.H., 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan*, 143: 1-77.
- FLEMING, T.H., 1972. Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mamm.*, 53(3): 619-623.
- FLEMING, T.H., 1973. The reproductive cycles of three species of opossums and other mammals in the Panama Canal Zone. *J. Mamm.*, 54(3): 439-455.
- FLEMING, T.H., 1975. The role of small mammals in Tropical ecosystems. In F.B. Golley, K. Petrusewicz & L. Ryszkowski (Eds.). *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*. IBP 5, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 269-298.
- FLOWERDEW, J.R., 1976. Techniques in Mammalogy 4: Ecological Methods. *Mammal Review*, 6(4): 123-159.
- FONSECA, C.R.S.D., & R. CERQUEIRA, em preparação. Water and salt balance in a South American opossum, the four-eyed *Phylander opossum*.
- FONSECA, G.A.B., & K.H. REDFORD, 1984. The mammals of the IBGE's Ecological Reserve, Brasília, and an analysis of the role of gallery forests in increasing diversity. *Rev. Bras. Biol.*, 44(4): 517-523.
- FOX, B.J., 1981. Niche parameters and species richness. *Ecology*, 62(6): 1415-1425.
- FRANCO, A.C., D.M. VALERIANO, F.A. MAES DOS SANTOS, J.D. HAY, R.P.B. HENRIQUES & R.A. MEDEIROS, 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro. In L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (q.v.), pp. 413-425.
- FRANCO, S.M.S., 1987. *Zonação microclimática e vegetacional na Restinga de Barra de Maricá, RJ*. Monografia de Bacharelado, Universidade Estadual do Rio de Janeiro.
- FRENCH, N.R., D.M. STODDART & B. BOBEK, 1975. Patterns of demography in small mammal populations. In F.B. Golley, K. Petrusewicz & L. Ryszkowski (Eds), *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*. IBP 5, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 73-102.

- FULK, G.W., 1975. Population ecology of rodents in the semiarid shrublands of Chile. *Occ. Pap. Mus., Texas Tech. Univ.*, 33: 1-40.
- GAINES, M.S., & L.R. McCLENAGHAN, Jr., 1980. Dispersal in small mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 163-196.
- GLANZ, W.E., 1984. Ecological relationships of two species of *Akodon* in Central Chile. *J. Mamm.*, 65(3): 433-441.
- GLANZ, W.E., & P.L. MESERVE, 1982. An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. *Proc. Symp. on Dynamic and Management of Mediterranean-type ecosystems, San Diego*: 220-226.
- GLIWICZ, J., 1983. Age indicators in the spiny rat, *Proechimys semispinosus*. *Trop. Ecol.*, 24(2): 299-304.
- GLIWICZ, J., 1984. Population dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island, Panama. *Biotropica*, 16(1): 73-78.
- GRAND, T.I., 1983. Body weight: its relationship to tissue composition, segmental distribution of mass, and motor function. III: The Didelphidae of French Guiana. *Aust. J. Zool.*, 31(3): 299-312.
- GRANT, P.R., 1972. Interspecific competition among rodents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 79-106.
- GRANT, P.R., & D.H. SCHLUTER, 1984. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. In D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle (q.v.), pp. 201-233.
- HANDLEY, Jr., C.O., 1966. Checklist of the mammals of Panama. In R.L. Wensel & V.J. Tipton (Eds), *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago, pp. 753-793.
- HANDLEY, Jr., C.O., 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young Univ. Sci. Bull. (Biol. Series)*, 20(5): 1-91.
- HARRIS, J.H., 1984. An experimental analysis of desert rodent foraging ecology. *Ecology*, 65(5): 1579-1584.
- HARRIS, L.D., 1985. *The fragmented forest: island biogeographic theory and the preservation of biotic diversity*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- HENRIQUES, R.P.B., D.S.D. de ARAÚJO & J.D. HAY, 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Rev. Bras. Botânica*, 9: 173-189.
- HILBORN, R., J.A. REDFIELD & C.J. KREBS, 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Can. J. Zool.*, 54: 1019-1024.
- HUTCHINSON, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.*, 93(870): 145-159.
- HUTCHINSON, G.E., 1975. Variations on a theme by Robert MacArthur. In M.L. Cody & J.M. Diamond (q.v.), pp. 492-521.

- JAKSIC, F., J.L. YANEZ & E.R. FUENTES, 1981. Assessing a small mammal community in Central Chile. *J. Mamm.*, 62(2): 391-396.
- JENNRICH, R.J., & F.B. TURNER, 1969. Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology*, 22: 227-237.
- JOLLY, G.M., 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52: 225-247.
- KARIMI, Y., C. RODRIGUES DE ALMEIDA & F. PETTER, 1976. Note sur les rongeurs du Nord-Est du Brésil. *Mammalia*, 40(2): 257-266.
- KREBS, C.J., 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monographs*, 36(3): 239-273
- LACERDA, L.D., & D.S.D. ARAÚJO, 1987. A natureza das restingas. *Ciência Hoje*, 6(33): 42-48.
- LACERDA, L.D., D.S.D. ARAÚJO, R. CERQUEIRA & B. TURCO (Orgs.), 1984. *Restingas: Origem, Estrutura, Processos*. CEUFF, Niterói.
- LACHER, Jr., T.E., & M.A. MARES, 1986. The structure of Neotropical mammal communities: an appraisal of current knowledge. *Rev. Chilena de Historia Natural*, 59: 121-134.
- LE BOULENGÉ, E., & P.L. MESERVE, 1984. Population dynamics, habitat utilization, and resource partitioning in a Northern Chilean small mammal community. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 114(1): 109.
- LIDICKER, W.Z., Jr., 1966. Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction. *Ecol. Monographs*, 36: 27-50.
- LIZARRALDE, M., N.O. BIANCHI & J.A. GOLDENBERG, 1986. Ecología de dos poblaciones de roedores de Tierra del Fuego. I: Dinámica poblacional. *Physis, Secc. C*, 44: 63-72.
- MAC ARTHUR, R.H., 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
- MAC ARTHUR, R.H., & E.O. WILSON, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MARES, M.A., K.A. ERNEST & D.D. GETTINGER, 1986. Small mammal community structure and composition in the Cerrado Province of Central Brazil. *J. Trop. Ecology*, 2: 289-300.
- MARES, M.A., M.R. WILLIG & T.E. LACHER, Jr., 1985. The Brazilian Caatinga in South American zoogeography: tropical mammals in a dry region. *J. Biogeography*, 12: 57-69.
- MARINHO-FILHO, J.S., & I. SAZIMA, no prelo. Activity patterns of six phyllostomid bat species in Southeastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.*
- MAY, R.M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In M.L. Cody & J.M. Diamond (q.v.), pp. 81-120.

- MC NAB, B.K., 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *Amer. Natur.*, 97: 133-140.
- MELLO, D.A., 1980. Estudo populacional de algumas espécies de roedores do Cerrado (Norte do município de Formosa, Goiás). *Rev. Bras. Biol.*, 40(4): 843-860.
- MESERVE, P.L., 1977. Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *J. Mamm.*, 58(4): 549-558.
- MESERVE, P.L., 1981a. La utilización de recursos en roedores simpátridos: el papel del habitat. *Medio Ambiente*, 5(1-2): 96-114.
- MESERVE, P.L., 1981b. Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *J. Anim. Ecol.*, 50: 745-757.
- MESERVE, P.L., 1981c. Trophic relationship among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *J. Mamm.*, 62(2): 304-314.
- MESERVE, P.L., R. MURÚA, O. LOPETEGUI & J.R. RAU, 1982. Observations on the small mammal fauna of a primary temperate rain forest in Southern Chile. *J. Mamm.*, 63(2): 315-317.
- MESERVE, P.L., & E. LE BOULENGÉ, 1987. Population dynamics and ecology of small mammals in the Northern Chilean semi-arid region. *Fieldiana Zool., New Ser.*, 39: 413-431.
- MESERVE, P.L., & W.E. GLANZ, 1978. Geographical ecology of small mammals in the Northern Chilean arid zone. *J. Biogeography*, 5: 135-148.
- MILES M.A., A.A. SOUZA & M.M. PAVOA, 1981. Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with an improved spool-and-line device. *J. Zool. (Lond.)*, 175: 331-347.
- MOHR, C.O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Amer. Midl. Natur.*, 37: 223-249.
- MONTEIRO FILHO, E.L.A., 1987. *Biologia Reprodutiva e Espaço Domiciliar de Didelphis albiventris em uma Área Perturbada na Região de Campinas, Estado de São Paulo (Mammalia - Marsupialia)*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- MOTTA, M.F.D., 1988. *Estudo do Desenvolvimento Extra-uterino de Didelphis aurita Wied, 1826, em Cativeiro - Investigação de Critérios para Estimativa de Idade*. Tese de Mestrado, Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- MURÚA, R., & L.A. GONZALEZ, 1985. A cycling population of *Akodon olivaceus* (Cricetidae) in a temperate rain forest in Chile. *Acta Zool. Fennica*, 173: 77-79.
- MURÚA, R., & L.A. GONZALEZ, 1986. Regulation of numbers in two Neotropical rodent species in Southern Chile. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 59: 193-200.
- MURÚA, R., L.A. GONZALEZ & P.L. MESERVE, 1986. Population ecology of *Dryomys longicaudatus philippii* (Rodentia, Cricetidae) in Southern Chile. *J. Anim. Ecol.*, 55: 281-293.

- MURÓA, R., P.L. MESERVE, L.A. GONZÁLEZ & C. JOFRÉ, 1987. The small mammal community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between species. *J. Mamm.*, 68(4): 729-738.
- NICHOLS, J.D., K.H. POLLOCK & J.E. HINES, 1984. The use of a robust capture-recapture design in small mammal population studies: a field example with *Microtus pennsylvanicus*. *Acta Theriologica*, 29: 357-365.
- NJMER, E., 1979. *Climatologia do Brasil*. FIBGE/SUPREN, Rio de Janeiro.
- NITIKMAN, L.Z., & M.A. MARES, 1987. Ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *Annals of Carnegie Museum*, 56: 75-95.
- O'CONNELL, M.A., 1979. Ecology of didelphid marsupials from Northern Venezuela. In J.F. Eisenberg (Ed.), *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Smithsonian Press, Washington, pp. 73-87.
- O'FARRELL, N.J., D.W. KAUFMAN & D.W. LUNDAHL, 1977. Use of live-trapping with the assessment line method for density estimation. *J. Mamm.*, 58(4): 575-582.
- OTIS, D.L., K.P. BURHAM, G.C. WHITE & D.R. ANDERSON, 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62: 1-135.
- PAULA, A.C., 1983. *Relações espaciais de pequenos mamíferos em uma comunidade de mata de galeria do Parque Nacional de Brasília*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília.
- PEARSON, D.P., 1975. An outbreak of mice in the coastal desert of Peru. *Mammalia*, 39(3): 375-386.
- PÉFAUR, J.E., J.L. YANEZ & F.M. JAKSIC, 1979. Biological and environmental aspects of a mouse outbreak in the semi-arid region of Chile. *Mammalia*, 43(3): 313-322.
- PÉRISSE, M.D., R. CERQUEIRA & C.R. SORENSEN, 1988. A alimentação na separação de nicho entre *Philander opossum* e *Didelphis aurita* (Polyprotodontia, Didelphidae). *An. Sem. Reg. Ecol. (São Carlos)*, 6: 283-294.
- PERRIN, P., 1984. Evolução da costa fluminense entre as pontas de Itacoatiara e Negra: preenchimentos e restingas. In L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (q.v.), pp. 65-73.
- PIANKA, E.R., 1970. On r and K selection. *Amer. Natur.*, 104: 592-597.
- POLLOCK, K.H., 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *J. Wildl. Manage.*, 46(3): 752-757.
- RICKLEFS, R.E., 1979. *Ecology (2nd Edition)*. Chiron Press, New York.
- ROCHA, C.F.D., 1985. *Ecologia de Lialaemus lutzii (Sauria, Iguanidae) na Restinga de Barra de Maricá, RJ*. Monografia de Bacharelado, Universidade Estadual do Rio de Janeiro.

- ROCHA, C.F.D., 1986. Distribuição geográfica de *Liolesemus Iutzae*, um lagarto endêmico do estado do Rio de Janeiro. *Bol. FBCM*, 21: 163-167.
- ROCHA, C.F.D., 1989. *Estratégia e Ciclo Reprodutivo de Liolesemus Iutzae (Sauria, Iguanidae) na Restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- SCHALLER, G.B., 1983. Mammals and their biomass on a Brazilian ranch. *Arquivos de Zoologia (São Paulo)*, 31(1): 1-36.
- SCHOENER, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- SCHROEDER, G.D., 1981. Using edge effect to estimate animal densities. *J. Mamm.*, 62(3): 568-573.
- SEBER, G.A.F., 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52: 249-259.
- SILVA, H.R., M.C. BRITTO-PEREIRA, U. CARAMASCHI & R. CERQUEIRA, 1988a. Anfíbios anuros da restinga de Maricá, Rio de Janeiro: levantamento e observações preliminares sobre a atividade reprodutiva das espécies registradas. *An. Sem. Reg. Ecol. (São Carlos)*, 6: 295-306.
- SILVA, H.R., M.C. BRITTO-PEREIRA, U. CARAMASCHI & R. CERQUEIRA, 1988b. Utilização de *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) como abrigo diurno por anfíbios anuros na restinga de Maricá, Rio de Janeiro. *An. Sem. Reg. Ecol. (São Carlos)*, 6: 307-318.
- SILVA PORTO, F.C., & D.M. TEIXEIRA, 1984. Um estudo comparativo preliminar sobre as avifaunas das restingas do leste do Brasil. In L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turca (q.v.), pp. 343-349.
- SIMONETTI, J.A., E.R. FUENTES & R.D. DTAIZA, 1985. Habitat use by two rodent species in the high andes of Central Chile. *Mammalia*, 49(1): 19-25.
- SMITH, M.H., R.H. GARDNER, J.B. GENTRY, D.W. KAUFMAN & M.H. O'FARRELL, 1975. Density estimations of small mammal populations. In F.B. Golley, K. Petrucewicz & L. Ryszkowski (Eds.). *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*. IBP 5, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 25-53.
- SOUZA, M.J., & C.J.R. ALHO, 1980. Distribuição espacial do roedor silvestre *Zygodontomys Iasiurus* em habitat natural do Cerrado. *Brasil Florestal*, 44: 31-74.
- STEARNS, S.C., 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-171.
- STICKEL, L.F., 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mamm.*, 25(1): 1-15.
- STREILEN, K.E., 1982a. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. II: Water relations. *An. Carnegie Museum*, 51: 109-126.

- STREILEN, K.E., 1982b. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. III: Reproductive biology and population ecology. *An. Carnegie Museum*, 51: 251-269.
- STREILEN, K.E., 1982c. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. IV: Habitat selection. *An. Carnegie Museum*, 51: 331-343.
- STRONG, D.R., D. SIMBERLOFF, L.G. ABELE & A.B. THISTLE (EDS.), 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- SUNQUIST, M.E., S.N. AUSTAD & F. SUNQUIST, 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *J. Mamm.*, 68(1): 173-176.
- TANAKA, R., 1980. Controversial problems in advanced research on estimating population densities of small rodents. *Res. Pop. Ecol. (Kyoto University)*, Sup 2: 1-67.
- TELFORD, Jr., S.R., J. GONZALEZ & R.J. TONN, 1979. Densidad, área de distribución y movimiento de poblaciones de *Didelphis marsupialis* en los llanos altos de Venezuela. *Bol. Dir. Malariaología y Saneamiento Ambiental*, 17(3-4): 119-128.
- TRIBE, C.J., 1987. *A Mastofauna do Estado do Rio de Janeiro, com Especial Referência à Ordem Polyprotodontia (Marsupiais)*. Tese de Mestrado, Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- TWIGG, G.I., 1975. Techniques in mammalogy. 3: Marking mammals. *Mammal Review*, 5(3): 101-116.
- TYNDALE-BISCOE, C.H., & R.B. MACKENZIE, 1976. Reproduction of *Didelphis marsupialis* and *Didelphis albiventris* in Colombia. *J. Mamm.*, 57(2): 249-265.
- VALLEJO, L.R., & M.S. VALLEJO, 1981. Contribuição ao estudo ecológico dos microartrópodos do "litter" na restinga de Maricá, RJ. *Rev. Bras. Biol.*, 41(3): 535-543.
- VAN VALEN, L., 1971. Adaptive zones and the orders of mammals. *Evolution*, 25(2): 419-428.
- VEIGA-BORGEAUD, T., C.R. LEMOS & C.B. BASTOS, 1987. Etude de la dynamique de population d'*Holochilus brasiliensis* (Rongeurs, Cricetidés), réservoir sauvage de *Schistosoma mansoni* (Baixada du Maranhão, São Luiz, Brésil). *Mammalia*, 51(2): 249-257.
- VINICIUS, M., em preparação. *Variação Sazonal de Densidade, Reprodução, Nichos e Seleção de Microhabitats numa Comunidade de Roedores do Cerrado Brasileiro*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- WALKER, E.P., 1975. *Mammals of the World (3rd Edition)*, Vol. i. Johns Hopkins Press, Baltimore.
- WILCOX, B.A., 1980. Insular ecology and conservation. In M.E. Soulé & B.A. Wilcox (Eds.), *Conservation*

Biology. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 95-117.

WILSON, E.O., & E.O. WILLIS, 1975. Applied biogeography. In M.L. Cody & J.M. Diamond (q.v.), pp. 522-534.

WHITTAKER, R.H., 1969. Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 178-196.

ZAR, J.H., 1984. *Biostatistical Analysis* (2nd Edition). Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

APENDICE 1

Lista das espécies de mamíferos que ocorrem na Restinga de Barra de Maricá, segundo Cerqueira et al. (submetido).

Ordem Polyprotodontia

Família Didelphidae

Philander opossum
Metachirus nudicaudatus
Didelphis aurita

Ordem Chiroptera

Família Noctilionidae

Noctilio leporinus

Família Phyllostomidae

Glossophaga soricina

Ordem Primates

Família Callithrichidae

Callithrix jacchus

Ordem Edentata

Família Dasypodidae

Euphractus sexcinctus

Ordem Carnivora

Família Canidae

Canis familiaris

Família Procyonidae

Procyon cancrivorus

Família Felidae

Felis catus

Ordem Lagomorpha

Família Leporidae

Sylvilagus brasiliensis

Ordem Rodentia

Família Muridae

Mus musculus
Rattus rattus
Rattus norvegicus

Família Cricetidae

Akodon arviculoides

Família Echimyidae

Proechimys iheringi

Família Caviidae

Cavia fulgida

Família Erethizontidae

Sphiggurus insidiosus

APENDICE 2

Quando a presente tese já se encontrava pronta, o Dr. Rui Cerqueira e eu fomos levados a reconsiderar o nome correto a ser dado à espécie denominada *Akodon arviculoides* ao longo de todo o texto. Uma crítica do Dr. Paulo Vanzolini a um artigo de nossa autoria (Cerqueira et al., submetido) nos indicou que é mais seguro usar para a espécie que ocorre em Barra de Maricá a denominação provisória de *Akodon* sp do grupo *cursor*. São necessários mais estudos sobre a sistemática deste gênero para que se determine com segurança a que espécie pertence a população de Barra de Maricá. Para mais detalhes sobre a discussão taxonômica envolvida, vide Cerqueira et al. (submetido). De qualquer modo, na ausência de tempo hábil para realizar as correções em toda a tese, o nome *Akodon arviculoides* foi mantido ao longo do texto.