### NOVOS MÉTODOS NO ESTUDO DA ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL DE MARSUPIAIS NEOTROPICAIS

Ana C. Delciellos 1,2, Diogo Loretto 1,3 & Marcus V. Vieira 1,4

<sup>1</sup> Laboratório de Vertebrados, Departamento de Ecologia, IB, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Cidade Universitária, CEP 21941-590, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, Caixa Postal 68020.

E-mails: <sup>2</sup> delciellos@biologia.ufrj.br , <sup>3</sup> diogoloretto@yahoo.com.br , <sup>4</sup> mvvieira@biologia.ufrj.br

#### **RESUMO**

Novos métodos vêm sendo desenvolvidos para o estudo da estratificação vertical dos pequenos mamíferos neotropicais, como alternativas aos métodos convencionais que usam armadilhas de captura de animais vivos. Nesta revisão descrevemos três métodos alternativos para estudar a estratificação vertical dos marsupiais didelfídeos nas florestas tropicais: testes de desempenho em uma abordagem ecomorfológica, carretel de rastreamento e ninhos artificiais. O histórico de uso de cada um é revisto, discutindo suas vantagens e desvantagens, e apresentando exemplos de resultados inéditos obtidos através de seu uso. Testes de hipóteses mais acurados sobre estruturação de comunidades locais e questões relacionadas à demografia de populações podem ser obtidos com a combinação destes novos métodos com métodos convencionais, que se complementem, minimizando suas deficiências.

Palavras-chave: Ecomorfologia, Carretel de Rastreamento, Ninhos Artificiais, Didelphidae, Técnicas.

#### **ABSTRACT**

#### NEW METHODS FOR THE STUDY OF VERTICAL STRATIFICATION OF NEOTROPICAL

**OPOSSUMS**. New methods have been developed for the study of vertical stratification on small neotropical mammals, alternative to traditional methods using live traps. We reviewed three such alternative methods to study vertical stratification of didelphid marsupials in tropical forests: performance tests in an ecomorphological approach, spool-and-line, and artificial nests. The history of each method was reviewed, discussing their advantages and pitfalls, and presenting examples of the unique results reac,hed. More accurate tests of hypothesis about assemblage structure and population demography can be obtained by combination of traditional and alternative methods, which complement each other, minimizing their limitations.

**Key-words:** Ecomorphology, Spool-and-line, Artificial Nests, Didelphidae, Techniques.

#### INTRODUÇÃO

A formação de estratos nas florestas tropicais, que pode ser definida como complexidade (*sensu* August 1983), é há décadas apontada como responsável por uma maior diversidade de recursos e conseqüentemente de espécies (Simpson 1964, August 1983, Malcolm 1995, Pianka 2000). Atualmente também é considerada um importante fator na coexistência não somente dos mamíferos não-voadores em geral (onde cerca de 50% são arborícolas ou escansoriais; Malcolm 1995), mas também das espécies simpátricas de pequenos mamíferos (Charles-Dominique *et al.* 1981, Miles *et al.* 1981, Malcolm

1991, Passamani 1995, Grelle 1996, Leite *et al.* 1996, Cunha & Vieira 2002, Graipel *et al.* 2003, Grelle 2003, Vieira & Monteiro-Filho 2003).

Os marsupiais neotropicais da Ordem Didelphimorphia são os únicos representantes atuais da Infraclasse Metatheria fora da região da Oceania. A maioria de seus representantes pertence à Família Didelphidae, que se distribui do sul da Argentina até o centro-sul dos Estados Unidos (Nowak 1999). Estão entre os mamíferos mais diversificados do Novo Mundo. No Brasil são reconhecidas atualmente 44 espécies de marsupiais (Fonseca *et al.* 1996). Dentre elas, as pequenas cuícas e catitas, estão entre os mais diversos na região Neotropical (Hershkovitz 1992, Nowak

1999).

Os marsupiais didelfídeos são animais predominantemente arborícolas em termos de sua morfologia (Szalay 1994). Utilizam suas garras durante deslocamentos rápidos sobre suportes arbóreos horizontais mais estreitos para aumentar o equilíbrio e prevenir quedas (Cartmill 1974). Ainda, possuem mãos e pés preênseis, estes com polegar verdadeiramente opositor, o que permite segurar e manipular objetos (Cartmill 1974). Além de suas garras, se valem também das caudas, que variam no grau de preensibilidade de acordo com o hábito locomotor da espécie. A cauda é utilizada como um quinto membro por espécies arborícolas, tal como a especialista de dossel Caluromys philander (Charles-Dominique et al. 1981). Em seus estudos morfológicos, Argot (2001, 2002, 2003) ressalta as relações entre as adaptações anatômicas do esqueleto axial e dos membros dos marsupiais didelfídeos e os diferentes tipos de locomoção.

Os marsupiais didelfídeos possuem dietas variadas, mas todos são onívoros em algum grau (Leite et al. 1996, Astúa de Moraes et al. 2003). Por isso, a dieta apenas não explica a coexistência de espécies simpátricas, pois há sobreposição na maior parte dos nichos alimentares (Miles et al. 1981). Diferenças de tamanho de corpo entre os gêneros de marsupiais didelfídeos são óbvias, embora difiram na forma apenas sutilmente (Vieira 1997, Lemelin 1999, Argot 2001, 2002, 2003). Mas as diferenças de tamanho de corpo se refletem em diferentes hábitos locomotores e no uso diferenciado dos estratos da mata (Leite et al. 1996). Isto também é conhecido para outros grupos de mamíferos, como por exemplo, o estudo de Feagle & Mittermeier (1980) com espécies de primatas no Suriname. A estratificação vertical é considerada o principal fator que permite a coexistência de espécies simpátricas de marsupiais didelfídeos, já que diferenças na estratificação vertical parecem mais nítidas. Esta foi a conclusão de estudos utilizando armadilhas colocadas em um ou no máximo dois estratos acima do solo (Charles-Dominique et al. 1981, Miles et al. 1981, Malcolm 1991, Passamani 1995, Leite et al. 1996, Cunha & Vieira 2002, Grelle 2003). Entretanto, o uso de armadilhas para estudar a estratificação vertical tem algumas limitações, pois a capturabilidade de cada espécie variará com o número de estratos possível de

ser amostrado, potencial da isca usada em atrair os animais para fora de seu microhabitat ou estrato usual e diferenças comportamentais espécie específicas. Técnicas alternativas têm permitido obter informações inéditas e detalhadas sobre a estratificação vertical de marsupiais didelfídeos (e.g. Charles-Dominique *et al.* 1981, Miles *et al.* 1981, Cunha & Vieira 2002, Moura *et al.* 2005, Delciellos & Vieira 2006, Loretto 2006).

O objetivo deste estudo é rever e descrever métodos novos, alternativos ao uso de armadilhas, para estudar a estratificação vertical na floresta por marsupiais didelfídeos. Embora as comunidades de marsupiais sejam os alvos principais da presente revisão, os métodos aqui expostos podem ser igualmente aplicados aos roedores.

### ABORDAGEM USADA EM PESQUISAS DE LABORATÓRIO

A ecomorfologia é uma abordagem utilizada em experimentos realizados em laboratório, que simulam características estruturais do meio utilizado pelas espécies. Essa abordagem contribui para o estudo da estratificação vertical na mata na medida em que possibilita o desenvolvimento de modelos sobre como seria a distribuição potencial das espécies de uma comunidade na ocupação dos estratos da mata. Comparando-se o nicho realizado com o potencial, indícios de relações ou interações entre as espécies podem ser levantados para futuros testes em campo. Ainda, nos estudos ecomorfológicos são avaliadas diferenças de desempenho entre espécies, e estas medidas podem ser facilmente testadas em relação à diferenças de tamanho corporal e à filogenia.

#### A ABORDAGEM ECOMORFOLÓGICA

A partir da década de 50, estudos que procuravam relacionar a morfologia funcional ou o fenótipo dos organismos com questões ecológicas ganharam ênfase (histórico em Bock 1994). Medidas morfológicas passaram a ser utilizadas como ferramentas na tentativa de elucidar questões tais como o conceito de nicho, partição de recursos e estrutura de comunidades (Bock 1994, Wainwright 1994). Surgia então, com Karr & James (1975), o termo ecomorfologia.

A ecomorfologia pode ser definida como uma

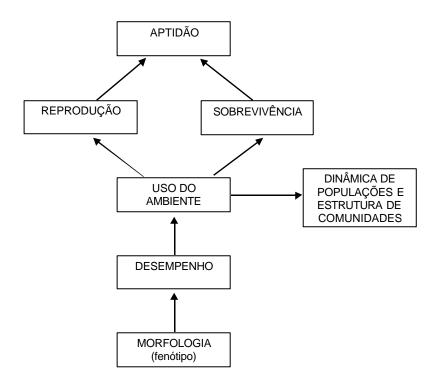


Figura 1. Caminhos que efeitos da morfologia seguem até afetar aptidão, ecologia de populações e comunidades. Modificado de Ricklefs & Miles (1994).

abordagem teórica que estuda a relação entre a forma funcional dos organismos e o seu meio (Moermond 1986, Schoener 1986, Losos 1990, Pounds 1991, Wainwright 1991, Ricklefs & Miles 1994). Segundo Bock (1994), a ecomorfologia difere da morfologia funcional tradicional em dois aspectos principais. O primeiro aspecto é que a ecomorfologia não tem como foco determinar a função de uma estrutura morfológica, mas sim as suas leis biológicas relacionadas à história de vida do organismo. O segundo é que, ao contrário da morfologia funcional, estudos ecomorfológicos necessitam de observações dos organismos no seu habitat natural, isto é, necessitam de medidas do nicho realizado.

A principal premissa da ecomorfologia é a suposição de que a relação entre a forma funcional dos organismos e o seu meio reflete ajustes ecológicos e evolutivos (Ricklefs & Miles 1994). Então, os principais objetivos dos estudos ecomorfológicos são: (1) fazer inferências ecológicas a partir de padrões morfológicos considerados adaptativos; (2) medir a correlação entre a morfologia e a ecologia dos organismos, principalmente entre espécies filogeneticamente próximas; e (3) avaliar como essa correlação é mediada

pelo comportamento e pelo desempenho do organismo no uso do habitat (Arnold 1983, Bock 1994, Ricklefs & Miles 1994).

Este último, o desempenho, é uma medida freqüentemente utilizada para estabelecer a ligação entre o fenótipo e a ecologia de um organismo (Arnold 1983, Bock 1994, Ricklefs & Miles 1994, Gasc 2001; Figura 1). Isso porque o fenótipo de um organismo limita o seu desempenho e este, por sua vez, determina os limites de utilização dos recursos do meio. Como e com que intensidade os recursos do meio são utilizados influenciam o sucesso reprodutivo e a sobrevivência do organismo, afetando por último a sua aptidão (Garland & Losos 1994, Wainwright 1994). Assim, o desempenho é definido por Wainwright (1991) como a habilidade de um organismo executar tarefas e comportamentos específicos ecologicamente relevantes, como captura de presa, fuga de predadores e obtenção de parceiros.

Experimentos para testar as conseqüências da variação na morfologia sobre o desempenho são facilmente elaborados em laboratório, representando situações encontradas na natureza. O objetivo desses experimentos é testar os limites da habilidade de um

indivíduo desempenhar um ato específico (Garland & Losos 1994, Wainwright 1994) como, por exemplo, a força máxima de mordida (estudo com morcegos: Aguirre et al. 2002). Essa quantificação do desempenho pode ser utilizada para estimar os limites do uso potencial de um recurso, podendo ser considerada uma medida do nicho potencial (Wainwright 1991, 1994). Segundo Hutchison (1957), o nicho potencial pode ser definido como o grupo de condições e recursos do meio que permitem que uma população persista quando não está sendo restringida por competição interespecífica ou predação, em uma situação hipotética. Em uma situação real, quando essas interações são adicionadas, temos o nicho realizado, cujo volume é mais restrito que o do nicho potencial.

Medidas do nicho potencial obtidas a partir dos experimentos de desempenho, quando comparadas com os padrões reais de uso dos recursos (isto é, com o nicho realizado), constituem inferências do efeito da morfologia de um organismo sobre a sua aptidão (Wainwright 1994). Se um organismo utiliza um recurso na sua capacidade máxima, o seu nicho potencial pode ser considerado semelhante ao realizado. Mas se ele não utiliza o meio na sua capacidade máxima, outros fatores podem estar atuando, de modo a restringir o nicho realizado da espécie (Wainwright 1994). Entre esses fatores, alguns autores apontam a competição interespecífica como o principal fator estruturador das comunidades (MacArthur & Levins 1967, Schoener 1989, Moermond 1986, Ricklefs & Miles 1994).

Segundo Arnold (1983), dois critérios devem ser levados em consideração na escolha das variáveis de desempenho que devem ser medidas. O primeiro critério é que a variável deve ser ecologicamente relevante, isto é, a variável deve ter um efeito sobre a aptidão do organismo ou estar sujeita a uma forte seleção estabilizadora. O segundo, é que a variável deve ser filogeneticamente relevante, isto é, deve ter herdabilidade e contribuir para a aptidão do indivíduo.

A locomoção de um organismo preenche esses dois requisitos (Karr & James 1975, Bennett 1989, Gasc 2001). Os animais precisam se locomover para realizar suas atividades diárias, tais como procura de alimento, captura de presas, fuga de predadores, procura de abrigos e parceiros para a reprodução (Moermond 1986, Bennett 1989, Bock 1994, Van Damme & Van

Dooren 1999). Diferenças na habilidade locomotora entre espécies podem originar diferentes graus de utilização dos estratos e microhabitats do seu habitat, colaborando para a partilha de recursos (Passamani 1995, Vieira 1997, Cunha & Vieira 2002, Grelle 2003). Além disso, espécies aparentadas possuem propriedades locomotoras adaptativas particulares, mas também compartilham atributos devido a um ancestral comum recente (Tsuji *et al.* 1989, Losos 1990).

Medidas dos limites do desempenho locomotor definem um volume que engloba todo o repertório locomotor de um animal. Qualquer ponto nesse volume é uma escolha potencial de comportamento que o animal pode exercer (Bennett 1989). A velocidade máxima, que é o resultado de um compromisso entre o comprimento e a freqüência de passada (Hildebrand 1995), é um dos limites do desempenho locomotor freqüentemente medido (Arnold 1983, Bennett 1989, Ricklefs & Miles 1994).

Para os marsupiais didelfídeos existem estudos sobre sua morfologia (e.g. Szalay 1994, Carvalho et al. 2000, Argot 2001, 2002, 2003, Carvalho 2003, Astúa de Morais 2004), ecologia (e.g. Charles-Dominique et al. 1981, Charles-Dominique 1983, Grelle 1996, Foley et al. 2000, Pires et al. 2002, Grelle 2003, Vieira & Monteiro-Filho 2003) e ecomorfologia (e.g. Vieira 1995, Lemelin 1999, Delciellos & Vieira 2002, Schmitt & Lemelin 2002, Delciellos 2005, Delciellos & Vieira 2006). A maioria dos estudos ecomorfológicos que utilizam medidas de desempenho locomotor são realizado com lagartos (e.g. Moermond 1979, 1986, Garland & Losos 1994, Bauwens et al. 1995, Jayne & Irschick 2000, Melville & Swain 2003). Em um levantamento na "Web of Science" (ISI Web of Knowledge), com as palavras-chave "performance" e "climbing", de 1946 a agosto 2006, foram encontradas 66 publicações, entre os anos de 1989 e 2006. Refinando-se o levantamento com a palavra-chave "mammals", foram encontradas apenas 4 publicações. Quando o levantamento foi feito utilizando-se as palavras-chave "performance", "arboreal" e "mammals", apenas 6 publicações foram encontradas, e utilizando-se a palavra-chave "ecomorphology" foram encontradas 174 publicações, de 1986 a 2006, destas apenas 15 com mamíferos.

Três tipos de experimentos de laboratório para a obtenção de medidas de desempenho locomotor foram

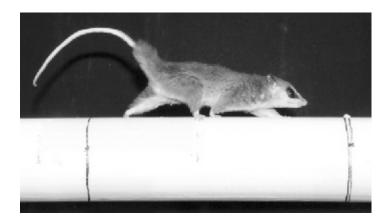


Figura 2. Indivíduo da espécie *Micoureus paraguayanus* no teste de desempenho em suporte cilíndrico de 10,54 cm de diâmetro, para medição do andar arborícola.

desenvolvidos e aplicados em marsupiais didelfídeos por Vieira (1995, 1997). Os experimentos simulavam diferentes situações e tipos de suportes encontrados na mata, para medição da velocidade máxima e da freqüência e comprimento de passada no andar arborícola e na escalada, e a distância máxima de salto na transposição de descontinuidades entre suportes. Nos testes os animais eram estimulados a atravessar na sua velocidade máxima, (1) cinco suportes horizontais cilíndricos de diferentes diâmetros, com três metros de comprimento, fixados a um metro de altura do chão (medição do andar arborícola; Figura 2), e (2) três suportes verticais feitos de corda de nylon de diferentes diâmetros, presos a uma roldana (escalada). Os testes de transposição de descontinuidades consistiam em estimular o animal a saltar distâncias cada vez maiores entre dois suportes de mesmo diâmetro (2,54 cm; Figura 3). A locomoção nos suportes

era gravada com uma câmera de vídeo NTSC standard (30 quadros completos • s-1; velocidade de abertura = 0,01 s) fixada a aproximadamente dois metros de distância do suporte, perpendicularmente ao plano de movimento do indivíduo. Os testes foram gravados durante o dia, no período da tarde, porque previamente não foram observadas diferenças de desempenho entre testes diurnos e noturnos (Vieira 1995). A metodologia dos testes de desempenho encontra-se detalhada em Delciellos & Vieira (2002) e Delciellos (2005).

Delciellos (2005) e Delciellos & Vieira (2006) aplicaram testes de desempenho locomotor para sete espécies de marsupiais didelfídeos da Mata Atlântica, com o objetivo de avaliar o uso potencial dos diferentes estratos da mata pelas espécies. Nesses estudos, não foram encontrados padrões de desempenho de acordo com o hábito (arborícola *vs.* terrestre) das espécies. Apesar das espécies muitas vezes atingirem



Figura 3. Indivíduo da espécie Micoureus paraguayanus no teste transposição de descontinuidades entre suportes.

velocidades relativas máximas semelhantes, esses são o resultado de diferentes combinações de freqüência e comprimento relativo de passada. Esses diferentes padrões resultam tanto da história evolutiva particular de cada espécie, como de adaptações relacionadas ao uso de determinados diâmetros de suporte. Por exemplo, Caluromys philander (especialista de dossel) diferiu das arborícolas que também frequentam o dossel (Gracilinanus microtarsus, Micoureus paraguayanus e Didelphis aurita), por sua baixa velocidade máxima no andar arborícola horizontal e na escalada, esta determinada principalmente pelo comprimento de passada, e por sua menor capacidade de saltar para transpor descontinuidades. Já Metachirus nudicaudatus (especialista terrestre) tem suas altas velocidades desenvolvidas no solo traduzidas nas mais baixas velocidades máximas nos suportes arbóreos entre os didelfídeos estudados. Entretanto, nesses suportes, aumenta tanto o comprimento como a frequência de passada, estando de acordo com o seu hábito cursorial.

A principal diferença observada foi entre o nicho potencial e realizado de *Philander frenatus*. Apesar de *P. frenatus* ser considerado mais terrestre que *D. aurita* (Cunha & Vieira 2002), apresenta um desempenho locomotor semelhante àquele de *C. philander*, sugerindo uma habilidade arborícola potencial maior do que o esperado pelo seu nicho realizado (Delciellos & Vieira 2006). Desempenho e comportamento semelhantes ao das espécies mais arborícolas foram observados para *P. frenatus* em outros estudos. Antunes (2003), em seu estudo sobre comportamento postural na locomoção em suportes verticais, observou que *P. frenatus* mantém o corpo afastado do suporte durante a escalada como as espécies arborícolas.

Em estudos futuros, a inclusão de novas variáveis, como (1) o comportamento postural durante a locomoção, e (2) o desempenho locomotor de indivíduos jovens, permitiria uma maior discriminação dos nichos. Medições de outras dimensões do nicho também podem ser adicionadas, como a variação temporal nos períodos de atividade das espécies e suas dietas alimentares. Ainda, o uso diferencial dos estratos verticais da mata por essas espécies pode ser modificado de acordo com a composição de espécies de uma dada área, que é função de vários fatores, tais

como altitude, histórico de fragmentação, interações interespecíficas e estrutura da vegetação.

## ABORDAGENS USADAS EM PESQUISAS NO CAMPO

Recentemente, vários autores têm estudado o padrão de uso do espaço (Atramentowicz 1982, Pires & Fernandez 1999, Cunha & Vieira 2002, Loretto & Vieira 2005) e a estratificação vertical em florestas tropicais (Malcolm 1991, Passamani 1995, Grelle 2003, Vieira & Monteiro-Filho 2003) dos pequenos mamíferos arborícolas. Apesar disto, estudar pequenos mamíferos, em especial os marsupiais, não é tarefa fácil. Comumente faz-se necessário o uso de armadilhas em razão de seus hábitos noturnos, pequeno tamanho corporal e hábito predominantemente arborícola (Russel 2003, Flowerdew *et al.* 2004). Por isso, novas técnicas vêm sendo aprimoradas, tais como a técnica do carretel de rastreamento e dos ninhos artificiais, expostas a seguir.

# CARRETEL DE RASTREAMENTO: HISTÓRICO E APLICAÇÕES

A técnica do carretel de rastreamento permite mapear em detalhe os movimentos de pequenos vertebrados não-voadores (roedores, marsupiais, anfíbios e répteis) ou mesmo animais de tamanho médio, entre 2 e 5 kg. Algumas vezes é incorretamente considerada uma alternativa barata ao radiorastreamento ("radiotracking"), mas na verdade permite obter um nível de detalhe dos movimentos que não é possível com o radio-rastreamento. O carretel de rastreamento permite estimar o uso do estrato vertical em ambientes florestais com dossel baixo ou, em florestas mais altas, a estratificação vertical de espécies semi-terrestres ou escansoriais. No seu estado atual, esta é uma limitação da técnica: não é possível rastrear a linha deixada pelo animal muitos metros acima do solo (o limite é ca 5 m). Entretanto, esta limitação pode vir a ser resolvida com alguma inventividade, por exemplo, conseguindo carretéis com linhas de cores fluorescentes ou brilhantes. Além da estratificação vertical, a técnica do carretel é apropriada para estimar a área de uso diário ("daily home range") (Cunha & Vieira 2002, Mendel & Vieira

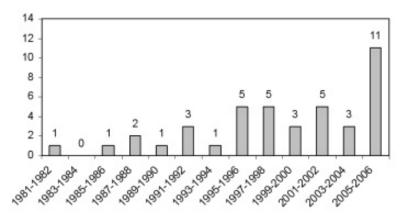


Figura 4. Freqüência bianual de artigos publicados utilizando carretel de rastreamento, de 1981 a 2006.

2003, Loretto & Vieira 2005), mas não a área de vida no sentido tradicional, já que em geral permite estimar apenas a área utilizada em uma noite de atividade do animal. A técnica permite também medidas do padrão de movimentos, sua tortuosidade, orientação, seleção de hábitat e sua intensidade de uso.

O carretel de rastreamento foi aplicado pela primeira vez no estudo de jabutis do leste da América do Norte ("eastern box turtles"), Terrapene carolina, em 1927 (Breder 1927). Até 1976 foi aplicado basicamente em tartarugas e anuros, sendo a referência mais citada os trabalhos de Stickel (Stickel 1950, 1954). Em pequenos mamíferos, Miles (1976) foi o precursor, aplicando a técnica pela primeira vez em pequenos mamíferos, na Amazônia brasileira. Uma variedade de tipos de carretéis foi testada por Miles (1976), incluindo casulos de linha enovelada sobre si mesma sem bobina. No casulo, a linha é liberada do interior do carretel para fora, mantendo o volume do carretel até próximo do final da linha. Miles (1976) e Miles et al. (1981) fixavam os carretéis e casulos por meio de fita adesiva, que dava duas ou três voltas em torno do corpo do animal. O carretel ou casulo ficava dentro de um invólucro rígido (carretel) ou flexível (casulo). O uso destes casulos em pequenos mamíferos foi posteriormente aperfeiçoado por Boonstra & Craine (1986), que passaram a fixar o casulo no dorso do animal através de uma cola de alta resistência, utilizada em cirurgias. Fita adesiva comum foi utilizada para envolver o casulo, evitando que a linha do casulo ficasse colada ou se emaranhasse na vegetação.

O artigo de (Miles *et al.* 1981) parece ter sido de fato um marco no uso do carretel de rastreamento.

Em um levantamento na "Web of Science" (ISI Web of Knowledge), com as palavras-chaves "spool-andline" e "thread trailing" (usada em Herpetologia), de 1945 a agosto de 2006, foram encontradas 41 publicações. Destas, 54% ocorreram depois de 1999 (Figura 4). O número de publicações utilizando carretel de rastreamento vem aumentando gradualmente desde 1981, mas em 2005-2006 houve um aumento significativo, atingindo 11 publicações nestes dois anos. Até então não havia passado de duas ou três por ano (Figura 4). O autor que mais tem utilizado a técnica, Marcus V. Vieira (Figura 5), é co-autor da presente revisão. Outros autores com pelo menos dois trabalhos publicados são da Austrália e Estados Unidos, mas a técnica tem sido empregada por pesquisadores da Inglaterra, Canadá, Espanha, Zimbábue, Alemanha, Japão e Holanda, nesta ordem.

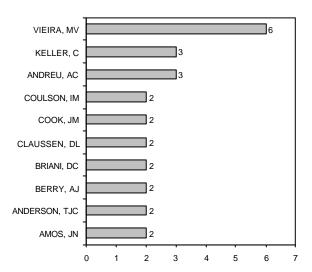


Figura 5. Autores com maior número de publicações utilizando carretel de rastreamento.

Após o artigo de Miles *et al.* (1981), houve um aumento gradativo do uso da técnica em pequenos mamíferos, sendo este o grupo onde a técnica é mais utilizada hoje em dia. Entre os 41 artigos encontrados de 1981 a 2006 na Web of Science, 30 são com pequenos mamíferos, nove com jabutis, um com cobra e um com anuro. Apesar de não constar nenhuma publicação na Web of Science entre 1945 e 1981, foram localizadas seis publicações deste período, todas com jabutis Norte-Americanos ("box turtles"). O artigo de Miles *et al.* (1981) é o mais citado, com 51 citações, seguido por Boonstra & Craine (1986), com 38 citações.

Entre os periódicos que mais freqüentemente publicam artigos utilizando o carretel, nota-se a predominância de periódicos ligados à Zoologia e aos grupos onde foi utilizada a técnica, mamíferos e répteis. Este viés reflete o interesse mais imediato que esta técnica desperta, simplesmente a obtenção de informações inéditas sobre a história natural de pequenos mamíferos e répteis, que outras técnicas mais usuais não permitem. Entretanto, o carretel também tem sido utilizado em estudos que envolvem teorias da Ecologia, já que houve publicações em periódicos como Journal of Tropical Ecology e Austral Ecology (Figura 6), além de Oikos, Ecological Research, Journal of Animal Ecology, Oecologia e Biological Conservation.

O dispositivo básico de Boonstra & Craine (1986) passou a ser o mais utilizado, com algumas modificações. Por exemplo, Ryan et al. (1993) e Key & Woods (1996) utilizaram cola a base de cianocrilato (tipo Superbonder®) em vez de cola cirúrgica. Cunha & Vieira (2002) utilizaram-no pela primeira vez para o estudo da estratificação vertical de marsupiais em uma localidade da Mata Atlântica. O casulo foi o mesmo de Boonstra & Craine (1986), mas foi envolvido em um filme de plástico de PVC, com uma volta de fita crepe para fixação do PVC e servindo de substrato para a cola. A seguir damos uma descrição mais detalhada deste dispositivo e seu uso, baseada em Cunha & Vieira (2002).

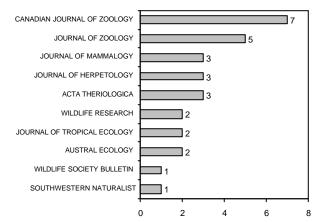


Figura 6. Periódicos com maior número de artigos utilizando carretel de rastreamento.

Animais capturados em estudos de capturamarcação-recaptura podem ser utilizados, já que a técnica não afeta a captura ou sobrevivência dos animais normalmente capturados em armadilhas (Steinwald *et al.* 2006). Como mencionado anteriormente, o carretel na verdade é um casulo de linha<sup>1</sup>, contendo apenas a linha, sem nenhum pino interior. A linha se solta a partir do interior do carretel, através de um dos dois orifícios, um em cada extremidade do carretel (Figura 7). Antes de ser colado ao animal, é necessário envolver o casulo com algumas

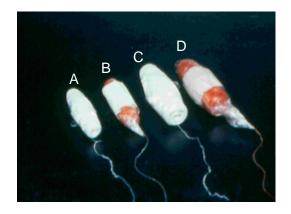


Figura 7. Carretéis de rastreamento utilizados. A - Casulo de fio de nylon pequeno. B - Carretel pequeno pronto. C - Casulo grande. D - Carretel grande pronto. Note que a linha sai de dentro do casulo/carretel, e que os carretéis são recobertos por filme de PVC e fita crepe.

O casulo não é encontrado facilmente no Brasil, aparentemente sendo utilizado apenas por algumas fábricas de colchões, para a costura interna do colchão. Recentemente, a empresa que importava passou a fabricar casulos de 160 m de fio polyester, mas apenas deste tamanho, sendo vendidos em caixas de 1kg, com cerca de 300 casulos, ao preço de R\$ 35,00 em maio de 2005 (E. N. Comércio Importação e Exportação Ltda; (11) 6954-4346, Sra. Milena, mbiagini@hotmail.com). Uma alternativa seria conseguir alguns de uma fábrica de colchões local. No exterior, estes casulos ("bobbinless cocoons") têm uma maior variedade de usos, a maioria ligados à indústria de um tipo de bordado especial, "quilting".

camadas de filme de PVC, usado para embrulhar alimentos para congelamento. Em volta do filme deve ainda ser passada uma volta de fita crepe, para garantir que o filme não se solte e que haja maior aderência quando for colado à pele/pêlo do animal.

Os animais escolhidos recebem o carretel (envolto ao PVC e a fita crepe) nas costas, entre as escápulas, que é aderido ao local com cola Superbonder. Antes de colar o carretel, é preciso "abrir" o pêlo do animal para colá-lo o mais diretamente na pele possível, envolvendo-o e colando-o também com os pêlos. Para os diferentes tamanhos de animais são usados dois tamanhos diferentes de carretéis: um grande, com 4,8g de peso e 480 m de comprimento e um pequeno, com 1,7 g de peso e 170 m de comprimento. Estes valores são para um carretel feito de nylon trançado, que tem mais elasticidade, é mais fino e leve que o algodão. Os carretéis são tingidos de cores diferentes para que a partir da sua colocação nas costas do animal, este seja passível de identificação pela cor do carretel.

Os animais são soltos nos pontos onde foram capturados e o começo da linha é preso a algum tronco próximo, de modo que conforme o animal caminhe, seu caminho fique marcado pela linha. Para mapear estes caminhos utilizamos bússola, trena, prancheta e protocolos de campo. As medidas são tomadas alinhando a bússola com a direção da linha ao próximo ponto onde haja uma grande mudança de direção. O valor "grande" não pode ser definido, mas pode ser percebido no campo como uma mudança significativa na tendência geral da direção seguida pelo animal. Definido o próximo ponto de mudança de direção, mede-se a distância linear entre os pontos com a trena. Os valores de distância ao próximo ponto e azimute (coordenadas polares) são passados para uma planilha e transformados em coordenadas cartesianas (x, y), resultando em um gráfico bidimensional (exemplo na Figura 8). As coordenadas dos pontos de mudança de direção do animal são usadas para calcular a área de uso diário, através da área do polígono convexo mínimo

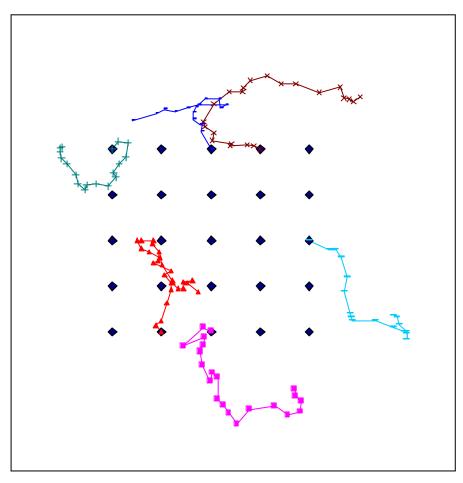


Figura 8. Estações de captura (25) formando uma grade de 5 x 5, e caminhos mapeados de indivíduos de *Philander frenatus* (triângulos) e *Didelphis aurita* capturados e liberados com carretel de rastreamento na localidade do Garrafão, Serra dos Órgãos, RJ. Os indivíduos foram liberados nas estações de captura onde se iniciam seus caminhos. O espaçamento entre estações de captura foi de 20 m.

("Minimum Convex Polygon" – MCP) contendo esses pontos. O traçado deste polígono e sua área são calculados em um programa como CALHOME (Kie *et al.* 1996).

A linha vai sendo recolhida à medida que vai sendo mapeada, mantendo separada a linha coletada no solo daquela coletada acima do solo, de cada indivíduo. Para avaliar o uso vertical do habitat são utilizadas várias categorias de classificação dos movimentos: D descendo; S - subindo; H - horizontal e C - chão. Estas categorias são utilizadas cada vez que os animais utilizaram algum tipo de suporte, sendo para subir (S), descer (D), realizando movimentos em galhos ou lianas que se aproximam de um deslocamento na horizontal (H), ou utilizando algum tipo de suporte caído no chão (C). Além disso, a espessura, altura em relação ao solo e angulação dos suportes são medidas. Qualquer peculiaridade do trajeto pode ser anotada. Estão incluídos aí características de composição do solo, quantidade de folhiço, inclinação do terreno, descrição do local por onde a linha passa, descrição de abrigos utilizados, pontos de referência (pontos das grades, trilhas, etc.), e o que for considerado relevante.

Este delineamento específico do método tem sido aplicado no estudo dos movimentos de marsupiais da Mata Atlântica, na Serra dos Órgãos, RJ, na localidade do Garrafão (município de Guapimirim, RJ). Inicialmente foi estudada a estratificação vertical das quatro espécies de marsupiais mais abundantes, Didelphis aurita, Marmosops incanus, Philander frenatus e Metachirus nudicaudatus (Cunha & Vieira 2002). O nível de detalhe no uso dos estratos da floresta permitiu diferenciar formas diferentes de "arborealidade": M. incanus é considerado arborícola na literatura, mas nunca sobe à copa, restringindo seus movimentos ao solo e sub-bosque, enquanto D. aurita é uma espécie semi-terrestre, mas quando usa estratos superiores sobe à copa mais frequentemente que M. incanus. Além disso, foi possível descartar a hipótese de que para D. aurita a copa seria utilizada principalmente por jovens: indivíduos de todas as idades analisadas usam a copa, embora os indivíduos mais jovens tendam a usar a copa mais frequentemente (Cunha & Vieira 2005). Tal nível de detalhe só foi possível em um estudo anterior na Guiana Francesa, com observações noturnas diretas dos animais (Charles-Dominique et al. 1981). Recentemente, Leiner (2005), usou a mesma metodologia para estudar o uso da floresta por *Marmosops paulensis* em uma área de Mata Atlântica do Estado de São Paulo. A técnica tem sido utilizada também para localização e descrição de ninhos de pequenos mamíferos (Briani *et al.* 2000, Loretto *et al.* 2005), sazonalidade na área de uso diário e sua intensidade de uso (Loretto & Vieira 2005), escala onde ocorre de seleção de habitats (Moura *et al.* 2005) e área efetiva para estimativas de densidade (Mendel & Vieira 2003).

### NINHOS ARTIFICIAIS: HISTÓRICO E APLICAÇÕES

Fazendo uma busca no "Web of Science" (ISI Web of Knowledge), de 1946 até agosto de 2006, com as palavras-chave "artificial nests" e selecionando somente os artigos e/ou revisões com os temas mais relacionados a ecologia ou zoologia, encontramos 495 resultados. Apesar de ser um tema comum na literatura mundial apenas nos últimos dez anos que o número de publicações sobre o assunto se intensificou com ca 83% das publicações identificadas na busca (Figura 9). A América do Sul, região de reconhecida biodiversidade, possui uma das menos representativas parcelas de participação neste assunto, com apenas 21 artigos (4,2%) publicados desde 1970. Os países com maior número de publicações são EUA, Canadá, Austrália e Inglaterra, com aproximadamente 76%. De todos os resultados obtidos, 35% estão diretamente

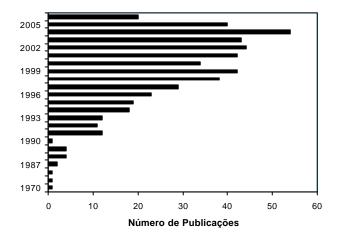


Figura 9. Número de publicações sobre o tema "ninhos artificiais" de 1970 a agosto de 2006. Os anos de 1971 até 1980, de 1982 a 1984 e o ano de 1986 não foram representados, pois não houve nenhuma publicação. A intensificação nas publicações sobre o assunto acontece de 1996 até 2006.

ligados ao tema "Ornitologia" e apenas 3% destes resultados mencionam a palavra "mamífero". Apesar disso, os mamíferos são mencionados nestes estudos apenas como predadores de ninhos ou relacionados ao controle populacional de alguma espécie.

A grande dificuldade enfrentada pelos pesquisadores ao estudar os pequenos mamíferos são seus hábitos crípticos e noturnos. Isto inviabiliza ou torna extremamente difícil acompanhar tais espécimes para descrever sua biologia comportamental. No Brasil e no resto do mundo, a saída mais usada para este problema é o uso de armadilhas, que iscadas ou não, capturam os indivíduos e os mantêm presos até a chegada do pesquisador durante o dia. O uso destes artefatos permite que o pesquisador estude não somente o número de indivíduos de uma dada espécie, mas também questões relacionadas à demografia e ainda as relações existentes entre as espécies estudadas e o habitat em que são capturadas.

Em estudos de captura-marcação-recaptura, as armadilhas de captura de animais vivos são as mais usadas no Brasil, em estudos de curto (Fonseca & Robinson 1990, Passamani 1995, Grelle 2003) e longo prazo (Macedo et al. no prelo). Mesmo assim, ainda que os estudos sejam bem sucedidos e possuam um grande número de capturas provenientes de diversas espécies, existem sabidas distinções entre a capturabilidade dos pequenos mamíferos em diferentes estratos da mata (Stallings et al. 1990, Malcolm 1991). Esta é outra dificuldade enfrentada: estudar os pequenos mamíferos, em especial os marsupiais, que possuem hábitos arborícolas em diferentes graus. Normalmente, a colocação de armadilhas no subbosque ou no dossel da mata (Graipel & Astúa de Moraes 2004) resulta em maior abundância de indivíduos (Graipel 2003), assim como maior riqueza de espécies (Passamani 1995, Grelle 2003), principalmente em habitats diversos como as matas tropicais. A partir do conhecimento de tais evidências, as perguntas parecem ter sido ampliadas e o enfoque das pesquisas mudado, passando a considerar maneiras de desenvolver métodos para o acesso de comportamentos ainda desconhecidos. Tais comportamentos poderiam estar diretamente relacionados às diferenças de riqueza e abundância descritas anteriormente, para os diferentes estratos das matas tropicais.

Os primeiros artigos científicos que citam o uso de ninhos artificiais datam da década de 70. Este método, desenvolvido inicialmente para aves, era utilizado para estimar parâmetros populacionais, tal como quantidade de ovos postos, e taxa de predação destes ninhos por outros animais. Já a partir da década de 90, foram publicados dois estudos em periódicos nacionais de modesta circulação que discutem o uso de ninhos artificiais (Monteiro-Filho & Marcondes-Machado 1996) e naturais (Cáceres & Pichorim 2003) por marsupiais. Outros estudos feitos no Brasil contribuíram para o aumento do conhecimento acerca do comportamento das espécies de marsupiais arborícolas, porém sem o uso da técnica dos ninhos. Eles comentam e descrevem o comportamento de algumas espécies de marsupiais neotropicais, e por vezes identificam e descrevem sítios de abrigo e descanso destes animais (e.g. Moraes Jr. 2004, Moraes Jr. & Chiarello 2005a, b). Estes estudos, principalmente sobre ninhos, abriram uma nova perspectiva no estudo dos marsupiais neotropicais, pois descreveram comportamentos e hábitos ligados a escolha de um dos locais mais importantes para estas espécies. Parte do tempo do cuidado parental depende em muito de um abrigo apropriado para a sobrevivência dos filhotes. Relevante ainda é o fato de que a escolha e uso do espaço e sítios de abrigos podem também ser dependentes do comportamento e da estratificação vertical que as espécies de marsupiais neotropicais podem experimentar nas matas.

Apesar desta grande oportunidade de estudar e descrever situações inéditas, pouco foi feito desde então, e somente no ano de 2000 o uso da técnica dos ninhos artificiais foi sistematicamente estruturado em um estudo cujo alvo era uma espécie de marsupial (Tubelis 2000). Com inspeções periódicas durante 30 meses o autor desenvolveu um método simples e barato para o estudo dos pequenos marsupiais arborícolas. Com apenas 36 ninhos artificiais colocados a três metros de altura em uma área de 12,25 ha registrou 15 ninhos de *Gracilinanus microtarsus*, uma espécie que normalmente não é abundantemente capturada em estudos populacionais que usam armadilhas. Em nove destas ocasiões o ninho artificial estava habitado por fêmeas com filhotes recém-natos.

Com a perspectiva de conseguir melhorar a acurácia no estudo dos marsupiais arborícolas e de

registrar particularidades no uso dos estratos relacionados aos seus abrigos, Diogo Loretto, que é co-autor desta revisão, começou a partir de junho de 2003 um estudo com ninhos artificiais para os pequenos marsupiais encontrados na área de Mata Atlântica do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro. Com pequenas modificações na conformação dos ninhos artificiais e no desenho amostral de Tubelis (2000), esperava-se obter um maior número de registros, além de avaliar se existia estratificação vertical no uso de abrigos pelas espécies. Outra importante questão avaliada seria a comparação das informações obtidas a partir dos ninhos artificiais em conjunto com o programa de Captura-marcação-erecaptura (CMR) desenvolvido na mesma área de estudo.

Colmos de bambu gigante (*Bambusa vulgaris* var. *vittata* Schrad) foram usados para fazer os ninhos artificiais, assim como no estudo de Tubelis (2000) (Figura 10). O bambu foi cortado aproveitando um dos nós para formar o fundo, e o buraco na parte de cima do colmo aproveitado como janela (detalhes em Loretto 2006; Figura 10). No fundo dos colmos foram feitos pequenos furos para evitar o acúmulo de água da chuva. Cada colmo recebeu um pedaço de folha de compensado fixada com uma dobradiça para formar a tampa da janela de inspeção. A entrada dos ninhos artificiais era de 51 mm de diâmetro, similar a um dos diâmetros usados por Tubelis (2000) (50 mm). Em seu estudo, Tubelis (2000) usou diversos diâmetros de

Janela de inspeção

Ponto de fixação da dobradiça

Ponto de fixação na árvore

Figura 10. Desenho esquemático do ninho artificial.

entradas para avaliar possíveis preferências no uso dos ninhos. Como nosso objetivo era de estudar mais de uma espécie de marsupial arborícola usamos um tamanho de entrada que permitisse que todas pudessem entrar e sair com facilidade.

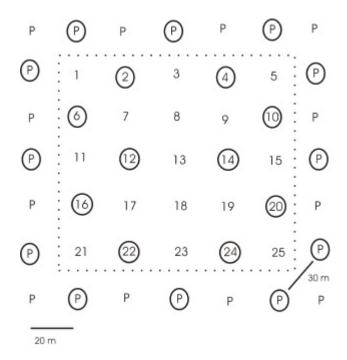


Figura 11. Desenho esquemático do posicionamento das estações de ninhos artificiais. Os círculos assinalam os pontos que receberam ninhos, os números marcam os pontos do estudo de CMR. A linha pontilhada demarca a área da grade do estudo de CMR. Os pontos 8 e 18 não receberam ninhos por questões logísticas relacionadas ao local em que estão localizados.

Os ninhos artificiais foram colocados em três grades de formato 7 x 7, com 20 m de distância entre estações (Figura 11), formato próximo ao de Tubelis (2000) (6 x 6), porém com distâncias entre ninhos diferentes (70 m). Eles foram colocados a 0, 2,5 e 5 m de altura (Figuras 12), com o objetivo de verificar a existência de estratificação vertical das espécies que fossem registradas quanto ao uso de abrigos e ninhos. Em cada grade foram escolhidas 22 das 49 estações disponíveis, de modo que a menor distância entre as estações de ninhos artificiais foi de 30 m e a maior de 40 m, totalizando 43.200 m², sendo 14.400 m² por grade. As distâncias entre estações foram adotadas tomando como referência estudos que rastreiam os animais no campo, com o uso de carretéis de rastreamento desenvolvidos na mesma área, e informações disponíveis na literatura (e.g. Julien-Laferrière 1995, Moraes Jr. & Chiarello 2005a).

As árvores que receberam os ninhos artificiais foram escolhidas em função da sua conectividade com outras árvores, da presença de sub-bosque fechado e do seu tamanho, pois deveriam suportar uma escada de madeira e o peso do pesquisador. Cada estação recebeu uma escada de madeira (Figura 12) presa em

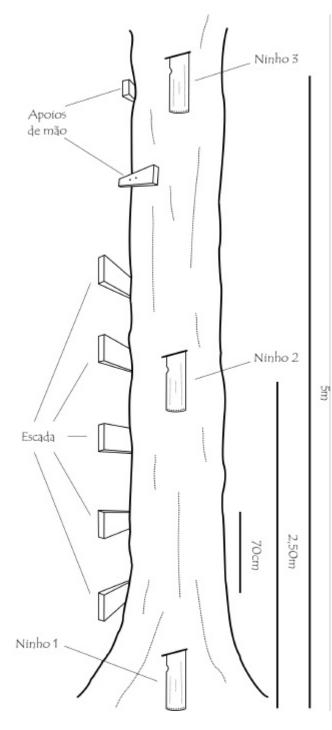


Figura 12. Desenho esquemático da disposição dos ninhos artificiais na árvore.

uma ou duas árvores. Além disso, dois apoios para as mãos foram acrescentados acima do último degrau (Figura 12).

Após 39 meses de monitoramento (desde junho de 2003), com 189 ninhos artificiais colocados em 63 árvores, em um total de 5451 verificações-ninho, foram registrados 63 indivíduos pertencentes a seis espécies em 112 ocasiões, um sucesso total de 2,05%. As espécies registradas foram Caluromys philander, Didelphis aurita, Gracilinanus microtarsus, Marmosops incanus, Micoureus paraguayanus e Rhipidomys sp. Foram ainda registrados 139 ninhos abandonados ou desocupados momentaneamente, dentre eles sete ninhos suspeitos de pertencerem a uma sexta espécie, Sciurus aestuans, e um de uma outra espécie de roedor não identificada. Juntos, os sucessos de registro para todas as espécies de pequenos mamíferos foram de 4,6%. Os ninhos abandonados ou desocupados tiveram as folhas neles encontradas coletadas assim como nos que os animais estavam dentro.

Dos animais registrados nos ninhos artificiais podese tomar nota das mesmas informações obtidas em estudos de CMR. Cada indivíduo recebeu um número de identificação através de brincos numerados (National Band and Tag Co., Newport, Kentucky), além do registro da estação e altura do ninho artificial, peso, tamanho do corpo e da cauda, sexo, condição reprodutiva, descrição geral do formato do ninho, e medição e pesagem das folhas contidas no ninho. Estas últimas informações se revelaram extremamente relevantes na identificação dos ninhos que ao serem vistoriados estavam desocupados. Com o uso da Análise Discriminante, 70% dos ninhos desocupados puderam ser identificados através das medidas, peso e características das folhas usadas para forrar os ninhos artificiais. Isto é importante porque duplicou as informações disponíveis no estudo, principalmente no que se refere à estratificação vertical das espécies (Loretto 2006).

O método permite ainda que fêmeas lactantes ou acompanhadas de filhotes sejam registradas em um único ninho. Como a maior parte das espécies de marsupiais arborícolas não possui marsúpio e é de difícil capturabilidade em armadilhas, esta se torna uma grande vantagem do método, pois com ele podemos ter acesso à classe etária recrutante mais jovem. Dos

filhotes lactentes encontrados nos ninhos artificiais pode-se tomar as mesmas informações que em estudos de CMR, marcando-os através de corte de falange (*toe clipping*) e obtendo as medidas morfológicas e anotando as características do desenvolvimento de machos e fêmeas recém-natos.

Nos primeiros 19 meses de trabalho, durante o qual ainda fazíamos a expansão do número de ninhos artificiais no campo o sucesso de registros foi baixo, de apenas 2,21%. Nos 20 meses seguintes o sucesso foi perceptivelmente mais elevado, chegando a 6,63%. Isto deixou evidente que a grande deficiência do método é sua impropriedade para estudos de curto prazo, pois a montagem dos aparatos no campo é trabalhosa e demorada. Além disso, os animais parecem precisar de um período de tempo para acostumar-se com os artefatos colocados em seu ambiente. Este período de tempo observado foi de aproximadamente 18 meses, que representa grande parte do tempo de vida ou até o tempo de geração das espécies estudadas (Nowak 1999).

Além de permitir amostrar os indivíduos mais jovens da população dos marsupiais arborícolas, o uso da técnica dos ninhos artificiais na mesma área do programa de CMR nos permitiu perceber quão inadequadas ou subestimadas podem estar as populações estudadas apenas com o uso de armadilhas. Isto ficou evidente, pois 52 (82,6%) dos 63 indivíduos registrados nos ninhos artificiais nunca foram capturados por armadilhas. Espécies que deixaram de ser capturadas em armadilhas na área de estudo, como *C. philander* e *G. microtarsus*, poderiam ser

consideradas ausentes da comunidade local (Loretto 2006). Entretanto, são frequentemente registradas através dos ninhos artificiais e exibem por vezes densidades de aproximadamente 4 ind/ha, como no caso de *C. philander* (Loretto 2006).

A amostragem de uma maior parcela das populações de marsupiais através do método dos ninhos artificiais foi decisiva para o sucesso na avaliação do uso do espaço pelas diferentes espécies, que demonstraram estratificação vertical no uso dos ninhos. Caluromys philander foi a espécie que mais usou os ninhos artificiais colocados a 5 m de altura (86% dos registros) (Tabela I). Micoureus paraguayanus demonstrou o mesmo padrão de uso, com 80% dos registros no ninho mais alto. Os três indivíduos de D. aurita que usaram os ninhos artificiais eram jovens recém-desmamados e usaram preferencialmente os ninhos no estrato médio. Gracilinanus microtarsus esteve mais presente nos ninhos artificiais do estrato médio (60% dos registros), e *M. incanus* foi a única espécie registrada em todos os ninhos, e também a única a usar o ninho colocado à altura do solo. Apesar disso, o maior número de registros da espécie ocorreu no estrato inferior e médio (88,24%), onde destes, 67,65% ocorreram no estrato médio (Tabela I). Rhipidomys sp. apesar de ser reconhecidamente uma espécie arborícola só foi registrada nos ninhos artificiais uma única vez (no mais alto).

Um outro aspecto interessante, revelado pela análise dos dados obtidos a partir das folhas coletadas nos ninhos artificiais desocupados, foi a manutenção

Tabela I. Proporção de registros por estrato arbóreo para as quatro espécies de marsupiais didelfídeos na localidade do Garrafão, Rio de Janeiro. Estão representados os indivíduos registrados dentro de seus ninhos, sua freqüência de utilização e entre parênteses o número de observações para tal estrato.

·	<del></del>	:	
	N1 (0 m)	N2 (2,5 m)	N3 (5 m)
Caluromys philander (N=50)	0	14% (7)	86% (43)
Micoureus paraguayanus (N=15)	0	20% (3)	80% (12)
Didelphis aurita (N=3)	0	66,67% (2)	33,33% (1)
Gracilinanus microtarsus (N=10)	0	60% (6)	40% (4)
Marmosops incanus (N=34)	20,59% (7)	67,65% (23)	11,76% (4)

dos padrões de uso do espaço quando estes também foram considerados. A soma dos ninhos desocupados aos ocupados revelou o mesmo padrão de uso do espaço descrito no parágrafo anterior, o que mostra que o método desenvolvido para a classificação dos ninhos desocupados e que o tamanho das folhas usadas pelos indivíduos são representativos de cada espécie estudada (Loretto 2006).

Os resultados obtidos mostram que apesar de trabalhoso e de mais indicado para estudos de médiolongo prazo, o método é eficiente no estudo das populações de marsupiais neotropicais e, principalmente, no uso do espaço e estratificação vertical. Marmasops incanus foi, assim como em outros estudos (Grelle 2003, Passamani 1995, Macedo et al. no prelo), a espécie menos registrada nos ninhos no estrato mais elevado da mata (Tabela I), um padrão já sugerido em um estudo de locomoção feito na mesma área de estudo (Cunha & Vieira 2002). Caluromys philander, considerada uma espécie mais especialista de dossel (Cartmill 1974, Charles-Dominique et al. 1981, Miles et al. 1981, Emmons 1990, Antunes 2003, Grelle 2003), capturada por armadilhas mais frequentemente nos estratos mais elevados da floresta (Passamani 1995, Grelle 2003, Macedo *et al.* no prelo), também foi majoritariamente registrada nos ninhos artificiais mais elevados (Tabela I). Micoureus paraguayanus e Gracilinanus microtarsus, consideradas arborícolas de dossel e subbosque (Charles-Dominique 1983, Passamani 1995, Cunha & Vieira 2002, Grelle 2003, Vieira & Monteiro-Filho 2003), usaram os ninhos de modo menos estrito, o que pode estar relacionado a comportamentos menos especialistas de dossel, uma vez que podem ser também capturados em armadilhas no sub-bosque e no chão (Passamani 1995, Vieira & Monteiro-Filho 2003, Macedo et al. no prelo). Os três jovens indivíduos de D. aurita que usaram os ninhos artificiais também reafirmam um comportamento já descrito para a espécie (Cunha & Vieira 2005), onde os jovens usam com maior frequência os estratos verticais da floresta.

Fica claro, portanto, que o uso de métodos alternativos, como os ninhos artificiais, além de complementar informações obtidas através de métodos tradicionais, ainda é capaz de revelar aspectos inéditos sobre a biologia das espécies estudadas, como os exemplificados nesta revisão. Além de proporcionarem

um acesso mais eficiente às populações de marsupiais, os resultados obtidos mostram que o tipo de informação obtida é semelhante às de estudos que usam métodos convencionais. Isto demonstra que o método dos ninhos artificiais pode ser usado em concomitância com outros métodos de estudo de populações de marsupiais neotropicais, principalmente os relacionados ao uso do espaço e estratificação vertical das espécies nas florestas.

#### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Nesta revisão enfocamos três métodos nos quais obtivemos experiência e sucesso na sua aplicação. Isto não esgota as possibilidades de desenvolvimento de novos métodos de amostragem. O uso de pófluorescente, por exemplo, é uma alternativa ao carretel (Lemen & Freeman 1985). Fornece o mesmo tipo de dado, exige uso de luz ultravioleta intensa para rastreamento no campo, e é mais demorado, mas para animais muito pequenos pode ser uma alternativa ao carretel. Novos testes de desempenho em atividades relacionadas à vida arborícola podem ser desenvolvidos, permitindo avaliar outros aspectos do nicho fundamental. Além dos ninhos artificiais, armadilhas de pegadas para pequenos mamíferos (Palma 2002), por exemplo, seria uma possibilidade.

Os três métodos aqui apresentados têm gerado dados inéditos e detalhados sobre a estratificação vertical e outros aspectos da biologia de marsupiais, podendo ser aplicados a pequenos mamíferos de forma geral. O uso de armadilhas em diferentes alturas da vegetação continuará a ser um método válido, mas como todos os métodos tem suas limitações. Testes de hipóteses sobre estruturação de comunidades locais dependem de informações acuradas da estruturação vertical, particularmente em marsupiais, e somente com a combinação de métodos diferentes as limitações de cada um podem ser superadas.

#### REFERÊNCIAS

AGUIRRE, L.F.; HERREL, A.; VAN DAMME, R. & MATTHYSEN, E. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society, London, B*, 269: 1271-1278.

- ANTUNES, V.Z. 2003. Comportamento postural e locomotor ao escalar de sete espécies de marsupiais (Didelphimorphia) da Mata Atlântica. Dissertação de MSc., Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- ARGOT, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*, 247:51-79.
- ARGOT, C. 2002. Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of*. *Morphology*, 253:76-108.
- ARGOT, C. 2003. Functional-adaptive anatomy of the axial skeleton of some extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*, 255:279-300.
- ARNOLD, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23:347-361.
- ASTÚA DE MORAES, D. 2004. Evolução morfológica do crânio e elementos pós-cranianos dos marsupiais americanos (Didelphimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria). Tese de DSc. Universidade de São Paulo.
- ASTÚA DE MORAES, D.; SANTORI, R.T.; FINOTTI, R. & CERQUEIRA, R. 2003. Nutricional and fibres contents of laboratory-established diets of Neotropical opossums (Didelphimorphia, Didelphidae). Pp 229-237. *In*: M. Jones, C. Dickman & M. Archer, (eds.), Predators with pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials. CSIRO Publishing, Sydnei.
- ATRAMENTOWICZ, M. 1982. Influence du milieu sur l'activite locomotrice et la reproduction de *Caluromys philander*. *Revie d'Ecologie (Terre Vie)*, 36: 373-395.
- AUGUST, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.
- BAUWENS, D.; GARLAND JUNIOR, T.; CASTILLA, A.M. & VAN DAMME, R. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, and behavioral covariation. *Evolution*, 49(5): 848-863.
- BENNETT, A.F. 1989. Integrated studies of locomotor performance. Pp 191-202. *In*: D.B.Wake & G. Roth, (eds.), Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates. Wiley & Sons Ltd.
- BOCK, W.J. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of. Biosciences*, 19(4): 403-413.
- BOONSTRA, R.E. & CRAINE, I.T.M. 1986. Natal nest location and small mammals tracking with a spool and line technique.

- Canadian Journal of Zoology, 64: 1034-1036.
- BREDER, R.B. 1927. Turtle trailing: a new technique for studying the life habits of certain Testudinata. *Zoologica (N. Y.)*, 9: 231-243.
- BRIANI, D.C.; VIEIRA, E.M. & VIEIRA, M.V. 2000. Nest selection by two species of neotropical rodents. *Acta Theriologica*, 44: 331-334.
- CÁCERES, N.C. & PICHORIM, M. 2003. Use of an abondoned Mottled Piculet *Picumnus nebulosus* (Aves, Picidae) nest by the Brazilian Gracile Mouse Opossum *Gracilinanus microtarsus* (Mammalia, Didelphidae). *Biociências*, 11(1): 97-99.
- CARTMILL, M. 1974. Pads and claws in arboreal locomotion. Pp 43-83. *In*: F.A. JENKINS JUNIOR, (ed.), Primate locomotion. Academic Press, New York.
- CARVALHO, R.V.C. 2003. Tamanho e forma de corpo em marsupiais didelfídeos arborícolas e terrestres (Marsupialia: didelphimorphia). Dissertação de MSc., Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- CARVALHO, R.V.C.; DELCIELLOS, A.C. & VIEIRA, M.V. 2000. Medidas externas dos membros de marsupiais didelfideos: uma comparação com medidas do esqueleto póscraniano. *Boletim do Museu Nacional*, 438: 1-8.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1983. Ecology and social adaptations in didelphid marsupials: comparison with eutherians of similar ecology. *American Society of Mammalogists Special Publication*, 7: 395-422.
- CHARLES-DOMINIQUE, P.; ATRAMENTOWICZ, M.; CHARLES-DOMINIQUE, M.; GÉRARD, H.; HLADIK, A.; HLADIR, C.M. & PRÉVOST, M.F. 1981. Les memifères frugivores arboricols nocturnes d'une forêt guyanaise: Interrelations plantes-animaux. *Revue d' Ecologie (Terre et Vie)*, 35: 341-435.
- CUNHA, A.A. & VIEIRA, M.V. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Zoology*, London, 258: 419-426.
- CUNHA, A.A. & VIEIRA, M.V. 2005. Age, season, and arboreal movements of the opossum (*Didelphis aurita*) in an Atlantic rainforest of Brazil. *Acta Theriologica*, 50(4): 551-560.
- DELCIELLOS, A.C. 2005. Desempenho arborícola e nicho locomotor potencial de sete espécies de marsupiais (Didelphimorphia) da Mata Atlântica. Dissertação de MSc. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- DELCIELLOS, A.C. & VIEIRA, M.V. 2002. Modelos ecomorfológicos para vertebrados arborícolas: o caso do marsupial *Philander frenata. HOLOS Environment*, 2(2): 195-

207.

- DELCIELLOS, A.C. & VIEIRA, M.V. 2006. Arboreal walking performance in seven didelphid marsupials as an aspect of their fundamental niche. *Austral Ecology*, 31: 449–457.
- EMMONS, L.H. 1990. *Neotropical forest mammals: a field guide*. University of Chicago Press, Chicago.
- FEAGLE, J.G. & MITTERMEIER, R.A. 1980. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 52: 301-314.
- FLOWERDEW, J.R., SHORE, R.F., POULTON, S.M.C. & SPARKS, T.H. 2004. Live trapping to monitor small mammals in Britain. *Mammal Review*, 34(1): 31-50.
- FOLEY, W.J.; CHARLES-DOMINIQUE, P. & JULIEN-LAFERRIERE, D. 2000. Nitrogen requirements of the didelphid marsupial *Caluromys philander*. *Journal of Comparative Physiology B*, 170: 345-350.
- FONSECA, G.A.B.; HERMANN, G.; LEITE, Y.L.R.; MITTERMEIER, R.A.; RYLANDS, A.B. & PATTON, J.L. 1996. Lista anotada de mamíferos do Brasil. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 4:1-36.
- FONSECA, G.A.B. & ROBINSON, J.G. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammals communities., *Biological Conservation*, 53: 265-294.
- GARLAND JUNIOR, T. & LOSOS, J.B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. Pp 240-302. *In*: P.C. Wainwright & S.M. Reilly, (eds.), Ecological morphology: integrative organismal biology. University of Chicago Press, Chicago.
- GASC, J-P. 2001. Comparative aspects of gait, scaling and mechanics in mammals. *Comparative Biochemistry Physiology Part A*, 131: 121-133.
- GRAIPEL, M.E. 2003. A simple ground-based method for trapping small mammals in the forest canopy. *Mastozoología Neotropical*, 10(1): 177-181.
- GRAIPEL, M.E. & ASTÚA DE MORAES, D. 2004. Capturando pequenos mamíferos arborícolas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, 39 (1): 1-2.
- GRAIPEL, M.E., CHEREM, J.J., MILLER, P.R.M. & GLOCK, L. 2003. Trapping small mammals in the forest undestory: a comparison of three methods. *Mammalia*, 67(4): 551-558.
- GRELLE, C.E.V. 1996. Análise tridimensional de uma comunidade de pequenos mamíferos. Dissertação de MSc. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- GRELLE, C.E.V. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic Forest, Southeastern

- Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 38(2): 81-85.
- HERSHKOVITZ, P. 1992. The South American gracile mouse opossums, genus Gracilinanus Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): a taxonomy review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology*, 70: 1-56.
- HILDEBRAND, M. 1995. *Análise da estrutura dos vertebrados*. Atheneu, São Paulo.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia in Quantative Biology*, 22: 415-427.
- JAYNE, B.C. & IRSCHICK, D.J. 2000. A field study of incline use and preference speeds for the locomotion of lizards. *Ecology*, 81(11): 2969-2983.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D. 1995. Use of space by the woolly opossum *Caluromys philander* (Marsupialia, Didelphidae) in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1280-1289.
- KARR, J.R. & JAMES, F.C. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pp 258-291. *In*: M.L. Cody & J.M. Diamond, (eds.), Ecology and evolution of communities. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- KEY, G.E. & WOODS, R.D. 1996. Spool-and-line studies on the behavioral ecology of rats (*Rattus* spp.) in the Galapagos Islands. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 733-737.
- KIE, J.G., BALDWIN, J.A & EVANS, C.J. 1996. CALHOME: a program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin*, 24: 342-344.
- LEINER, N.O. 2005. Ecologia alimentar e reprodutiva de Marmosops paulensis (Didelphimorphia: Didelphidae) em uma área de Mata Atlântica no Sudeste de São Paulo. Dissertação de MSc., Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- LEITE, Y.L.R.; COSTA, L.P. & STALLINGS, J.R. 1996. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 435-440.
- LEMELIN, P. 1999. Morphological correlates of substrate use in didelphid marsupials: implications for primates origins. *Journal of Zoology*, London, 247: 165-175.
- LEMEN, C.A. & FREEMAN, P.W. 1985. Tracking of mammals with fluorescent pigments: a new technique. *Journal of Mammalogy*, 66: 134-136.
- LORETTO, D. 2006. Demografia e seleção de habitat de marsupiais arborícolas neotropicais com o uso de ninhos artificiais. Dissertação de MSc. Universidade Federal do Rio

- de Janeiro, Rio de Janeiro.
- LORETTO, D.; RAMALHO, E. & VIEIRA, M.V. 2005. Defense behavior and nest architecture of *Metachirus nudicaudatus* Desmarest, 1817 (Marsupialia, Didelphidae). *Mammalia*, 69: 417-419.
- LORETTO, D. & VIEIRA, M.V. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy*, 86: 287-293.
- LOSOS, J.B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs.*, 60: 369-388.
- MACARTHUR, R.H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101: 377-385.
- MACEDO, J., LORETTO, D., MELLO, M.C.S., FREITAS, S.R., VIEIRA, M.V. & CERQUEIRA, R. *no prelo*. História Natural dos mamíferos de uma área perturbada do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brasil. *In*: Ciência e Conservação da Serra dos Órgãos.
- MALCOLM, J.R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy*, 72: 188-192.
- MALCOLM, J.R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of neotropical small mammals. Pp 179-197. *In*: M.D. Lowman & Nadkarni (eds), Forest Canopies. Academic Press, EUA.
- MELVILLE, J. & SWAIN, R. 2003. Evolutionary correlations between escape behaviour and performance ability in eight species of snow skinks (*Niveoscincus: Lygosominae*) from Tasmania. *Journal of Zoology, London*, 261: 79-89.
- MENDEL, S.M. & VIEIRA, M.V. 2003. Movement distances and density estimation of small mammals using the spooland-line technique. *Acta Theriologica*, 48: 289-300.
- MILES, M.A. 1976. A simple method of tracking mammals and locating triatomine vectors of *Trypanosoma cruzi* in Amazonian forest. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 25: 671-675.
- MILES, M.A.; SOUSA, A.A. & PÓVOA, M.M. 1981. Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with an improved spool-and-line device. *Journal of Zoology*, 195: 331-347.
- MOERMOND, T.C. 1979. Habitat constraints on the behavior, morphology, and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology*, 60: 152-164.
- MOERMOND, T.C. 1986. A mechanistic approach to the structure of animal communities: *Anolis* lizards and birds. *American Zoologist*, 26: 23-37.

- MONTEIRO-FILHO, E.L.A. & MARCONDES-MACHADO, L.O.M. 1996. The utilization of nest-boxes by small mammals. *Ciência e Cultura*, 48(4): 221-224.
- MORAES Jr., E.A. & CHIARELLO, A.G. 2005a. Sleeping sites of wolly mouse opossum *Micoureus demerarae* (Thomas) (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(4): 1-5.
- MORAES Jr., E.A. & CHIARELLO, A.G. 2005b. A radio tracking study of home range and movements of the marsupial *Micoureus demerarae* (Thomas) (Mammalia, Didelphidae) in the Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22 (1): 85–91.
- MORAES Jr., E.A. 2004. Radio tracking of one *Metachirus nudicaudatus* (Desmarest, 1817) individual in Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Nova Série)*, 17: 57-64.
- MOURA, M.C.; CAPARELLI, A.C.; FREITAS, S.R. & VIEIRA, M.V. 2005. Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 337-342.
- NOWAK, R.M. 1999. *Walker's mammals of the world*. (Sixth edition). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- PALMA, A.R.T. 2002. Estrutura de comunidades de pequenos mamíferos no Cerrado. Tese de Doutorado, Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília.
- PASSAMANI, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill forest. Mammalia, 59(2): 276-279.
- PIANKA, E.R. 2000. *Evolutionary Ecology* (Sixth Edition). Addison Wesley Longman, Inc. San Franscisco, CA.
- PIRES, A.S. & FERNANDEZ, F.A.S. 1999. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest fragments in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 279-290.
- PIRES, A.S.; LIRA, P.K.; FERNANDEZ, F.A.S.; SCHITTINI, G.M. & OLIVEIRA, L.C. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. Biological Conservation, 108: 229-237.
- POUNDS, J.A. 1991. Habitat structure and morphological patterns in arboreal vertebrates. Pp 109-119 *In*: S.S. Bell, E.D. McCoy & H.R. Mushinsky, (eds.), Habitat structure: the physical arrengement of objects in space. Chapman & Hall, London and New York.
- RICKLEFS, R.E. & MILES, D.B. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perpective. Pp 13-41. *In*: P.C. Wainwright & S.M. Reilly, (eds.), Ecological Morphology: integrative organismal biology.

- Chicago University Press, Chicago.
- RUSSEL, J. 2003. A recent survey of methods for closed populations of small mammals. www.stat.auckland.ac.nz/~jrussell/files/smallmammals.pdf em dezembro de 2005.
- RYAN, J.M.; CREIGHTON, G.K. & EMMONS, L.H. 1993. Activity patterns of two species of *Nesomys* (Muridae: Nesomyinae) in a Madagascar rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 101-107.
- SCHMITT, D. & LEMELIN, P. 2002. Origins of Primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum. *American Journal of Physical Anthropology*, 118: 231-238.
- SCHOENER, T.W. 1986. Mechanistic approaches to community Ecology: a new reductionism? *American Zoologist*, 26: 81-106.
- SCHOENER, T.W. 1989. The Ecological Niche. Pp 79-113. In: J. M. Cherret, (ed.), Ecological Concepts: the contribution of Ecology to an understanding of the natural world. British Ecological Society / Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SIMPSON, G.C. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13: 57-73.
- STALLINGS, J.R., PINTO, L.P.S., AGUIAR, L. & SÁBATO,
  E.L. 1990. A importância de distúrbios intermediários na manutenção da diversidade da fauna em uma floresta tropical.
  In: Atas do Encontro de Ecologia Evolutiva. Eds. Martins,
  ACIESP, Rio Claro, SP. 43-58 pp.
- STEINWALD, M.C.; SWANSON, B.J. & WASER, P.M. 2006. Effects of spool-and-line tracking on small desert mammals. *Southwestern Naturalist*, 51: 71-78.
- STICKEL, L.F. 1950. Populations and home range relationships of the Box Turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus). *Ecological Monographs*, 20: 353-378.
- STICKEL, L.F. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 35: 1-35.
- SZALAY, F.S. 1994. Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters. Cambridge University Press, Cambridge.
- TSUJI, J.S.; HUEY, R.B.; VAN BERKUM, F.H.; GARLAND JUNIOR, T. & SHAW, R.G. 1989. Locomotor performance of hatchling fence lizards (*Sceloporus occidentalis*): quantitative genetics and morphometric correlates. *Evolutionary Ecology*, 3: 240-252.
- TUBELIS, D.P. 2000. Aspects of the breeding biology of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* in a second growth forest in southeastern Brazil. *Papéis Avulsos do Museu de Zoologia da USP*, 41: 173-185.
- VAN DAMME, R. & VAN DOOREN, J.M. 1999. Absolute

- versus per unit body length speed of prey as an estimator of vulnerability to predation. *Animal Behaviour.*, 57: 347-352.
- VIEIRA, E.M. & MONTEIRO-FILHO, E.L.A. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 501-507.
- VIEIRA, M.V. 1995. Ecomorphology of two neotropical marsupials: body size, form, climbing and walking the tight rope. PhD. Dissertation, University of Kansas, Lawrence, Kansas, U.S.A.
- VIEIRA, M.V. 1997. Body size and form in two neotropical marsupials, *Didelphis aurita* and *Philander opossum* (Marsupialia, Didelphidae). *Mammalia*, 61: 245-254.
- WAINWRIGHT, P.C. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *American Zoologist*, 31: 680-693.
- WAINWRIGHT, P.C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. Pp 42-59. *In*: P.C. Wainwright & S.M. Reilly, (eds.), Ecological Morphology: integrative organismal biology. Chicago University Press, Chicago.

Submetido em 15/09/2006 Aceito em 22/12/2006