ESTUDOS EMPÍRICOS DE LONGO PRAZO DE PEQUENOS MAMÍFEROS: A CONTRIBUIÇÃO DO PROFESSOR RUI CERQUEIRA À BIOLOGIA DE POPULAÇÕES

Rosana Gentile^{1} e Maja Kajin²*

¹ Fundação Oswaldo Cruz, Instituto Oswaldo Cruz, Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Av. Brasil 4365, CP 926, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, CEP 21040-360.

² Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - IBRAG, Departamento de Ecologia, Rua São Francisco Xavier 524, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Brasil, CEP 20550-900. E-mails: rgentile@ioc.fiocruz.br; majakajin@gmail.com

RESUMO

Este artigo é uma revisão sobre a trajetória de desenvolvimento do pensamento científico nos estudos de biologia de populações de pequenos mamíferos liderados pelo Prof. Rui Cerqueira ao longo da sua carreira. A multidisciplinaridade juntando ecologia, demografia, genética, epidemiologia, biogeografia, taxonomia e sistemática, e as abordagens diferenciadas norteadas por perguntas ecológicas relevantes sempre estiveram presentes em seus projetos de pesquisa, o que permitiu os avanços de conhecimento aqui descritos. São relatados três estudos empíricos de biologia de populações de longo prazo: o estudo na Restinga de Barra de Maricá, RJ, pioneiro em diversos aspectos na época; o estudo no Município de Sumidouro, RJ, desenvolvido em conjunto com a Fundação Oswaldo Cruz, RJ, relacionado à participação dos roedores silvestres na dinâmica de transmissão da esquistossomose; e o estudo na localidade do Garrafão, Município de Guapimirim, RJ. Este surgiu a partir de idéias geradas no trabalho da Restinga de Barra de Maricá sobre os movimentos e estruturas populacionais de algumas espécies de marsupiais, e ainda está em andamento, sendo um dos estudos de dinâmica populacional de pequenos mamíferos mais longos realizados no Brasil. Resultados importantes e inéditos foram obtidos nestes três projetos a partir da técnica de captura-marcação-recaptura que permitiram a obtenção de dados de alta qualidade. Os estudos do Prof. Cerqueira fizeram com que a mastozoologia brasileira, e em especial a biologia de populações de pequenos mamíferos, atingisse um nível de excelência internacional, tanto em termos de geração de conhecimentos novos e formação de recursos humanos, quanto em termos de progresso e sofisticação das metodologias e análises.

Palavras-chave: demografia; dinâmica de populações; genética de populações; marsupiais; roedores.

ABSTRACT - LONG TERM EMPIRICAL STUDIES OF SMALL MAMMALS: THE CONTRIBUTION OF PROFESSOR RUI CERQUEIRA TO POPULATION BIOLOGY

This article is a review of the developmental trajectory of the scientific reasoning on population biology in small mammal studies led by Prof. Rui Cerqueira throughout his career. The multidisciplinary joining ecology, demography, genetics, epidemiology, biogeography, taxonomy and systematics, and the different approaches guided by relevant ecological questions have always been present in his research projects which led to the progress of the knowledge described here. We report three empirical studies of long-term population biology: the study

in Restinga de Barra de Marica, RJ, a pioneer study in many aspects at the time; the study in Sumidouro, RJ, developed in collaboration with the Fundação Oswaldo Cruz, RJ, related to the role of wild rodents in the transmission dynamics of schistosomiasis; and the study in Garrafão, municipality of Guapimirim, RJ. The latter arose from ideas generated in the study of Restinga de Barra de Marica on movements and population structure of some marsupial species and is still in progress, being one of the longest population dynamics studies of small mammals in Brazil. New and important results were obtained in these three projects using the capture-mark-recapture technique that permitted to obtain high quality data. The contribution of Prof. Cerqueira raised the field of mammalogy and in particular the population biology of small mammals in Brazil to a level of international excellence, both in terms of generating new knowledge and training human resources, as well as in terms of progress and sophistication of methodologies and analyses.

Keywords: demography; marsupials; population dynamics; population genetics; rodents.

INTRODUÇÃO

Em um de seus diversos artigos sobre os desafios da ciência no Brasil, o Prof. Rui Cerqueira cita os pontos mais importantes para a os estudos de mamíferos, que são: conhecer as espécies, suas distribuições geográficas, seus hábitos básicos, sua fisiologia elementar e suas abundâncias populacionais (Cerqueira 2008). Além do grande esforço da coleta de animais para incremento das coleções e dados biogeográficos, sempre foi clara a sua preocupação com os estudos de ecologia de populações de longo prazo e acúmulo de dados em séries temporais. A necessidade de quantificação das populações e compreensão de suas variações, sempre foi uma das questões centrais em seus projetos com mamíferos.

Desde seu ingresso no departamento de Ecologia da UFRJ como chefe do Laboratório de Vertebrados (LabVert) no início da década de 1980, sua proposta de estudos em biologia de populações se deu a partir de questões relacionadas à estruturação de comunidades,

como estes processos acontecem em diversas escalas espaço-temporais, e quais são os fatores determinantes dos mesmos. A ecologia de comunidades representa um campo de conhecimento que relaciona-se diretamente com a ecologia e a genética de populações, a epidemiologia, dentre outras áreas. As ideias que deram origem aos primeiros projetos em biologia populacional do Prof. Cerqueira surgem a partir das publicações no panorama internacional sobre ecologia evolutiva e ecologia de comunidades surgidas no começo do século XX (Clements 1916, Gleason 1917), e que ganharam força a partir da década de 1970 com abordagens mais pluralísticas envolvendo as interações ecológicas (McArthur 1972, Cody e Diamond 1975, Connor e Simberloff 1979, Case 1983). Análises quantitativas com a finalidade de se entender a variação nos padrões de comunidades passaram a ser exigência nos estudos ecológicos, percebendo-se que a fonte de variação destes padrões observados provém dos processos populacionais. Observou-se que os fatores bióticos e

abióticos que atuam nos organismos diferem entre comunidades, entre espécies, e entre populações de uma mesma espécie, uma vez que estes fatores variam no espaço e no tempo (Lidicker 1988). Deste modo, a determinação da importância dos diversos fatores foi o fio condutor dos estudos de ecologia de populações e comunidades no mundo na época.

As respostas às questões relacionadas à estruturação de comunidades deveriam ser estudadas através de um conjunto de estudos de longo prazo sobre o crescimento populacional de diversas espécies, procurando-se compreender em detalhe os processos ecológicos que estão ocorrendo dentro de uma área ao longo do tempo, paralelamente a uma abordagem geográfica, que procura entender que padrão geral emerge da soma dos eventos locais (Lacher e Mares 1986). Os dois tipos de abordagem fornecem resultados complementares. O conjunto de estudos de biologia de populações e ecologia de comunidades desenvolvidos pelo Prof. Cerqueira a partir da década de 1980 foi baseado neste pensamento. Desta forma, as linhas de pesquisa do Prof. Cerqueira foram desenvolvidas em três níveis: local, geográfico, e de biogeografia e sistemática. Os objetivos iniciais dos projetos foram os estudos de ecologia de populações através de captura-marcação-recaptura (CMR), de ecologia de comunidades em nível local, e em escala maior, os estudos geográficos através de comparações entre comunidades e populações de diversas localidades envolvendo coletas de remoção. Nestes últimos, estavam inseridas as abordagens biogeográficas

e taxonômicas, complementares às questões locais.

Abordagens de genética de populações tornaram-se imprescindíveis a partir de um certo momento, visando investigar padrões do fluxo gênico existente entre populações com diferentes graus de isolamento, o que se refletiu na inclusão dos mesmos dentro dos estudos de biologia de populações desenvolvidos pelo Prof. Cerqueira. As primeiras contribuições para o desenvolvimento destas novas abordagens em dinâmica de populações no panorama mundial foram os trabalhos de Andrewartha e Birch (1954), e posteriormente, Levins (1969) e Wright (1978), que enfatizaram que a estrutura de uma população envolvia conjuntos de populações locais conectadas por migração e que uma população é quebrada em pequenos grupos de indivíduos, formando uma metapopulação. Decorrente deste pensamento, definiu-se posteriormente que grupos de organismos habitando áreas menores podem ser referidos como populações locais ou subpopulações, e grupos destas subpopulações ocupando áreas maiores, como metapopulação (Hanski e Gaggiotti 2004). A abordagem do ponto de vista sistêmico nos estudos populacionais leva à compreensão dos mecanismos de dinâmica populacional intrínsecos e extrínsecos, e à identificação do fator mais importante para a regulação populacional (Turchin 1995, Berryman 1999). Com isso, a caracterização da estrutura genética das populações tornou-se mais uma ferramenta, atualmente fundamental, nas análises de dinâmica populacional, uma vez que a sobrevivência a longo prazo das populações está diretamente

relacionada ao seu grau de conectividade e à diferenciação genética.

Dentro destas questões, cabe mencionar também o interesse do Prof. Cerqueira em mais uma área onde os conhecimentos de biologia de populações e ecologia de comunidades podem ser aplicados: as questões epidemiológicas e as zoonoses. As coletas e os bancos de dados resultantes de trabalhos de vigilância epidemiológica feitos pelo Ministério da Saúde, especialmente os do Serviço Nacional da Peste coordenados pelo primeiro mastozoólogo do país, João Moojen, sempre tiveram uma enorme contribuição para a mastozoologia (Oliveira e Franco 2005), não apenas com os espécimes de mamíferos coletados e depositados nos museus, mas também pela importância dos bancos de dados de séries temporais das populações de mamíferos gerados nestas coletas. Além de valorizar as séries temporais de dados, o Prof. Rui também sempre mostrou interesse pelas abordagens ecológicas relacionadas à compreensão da transmissão de patógenos causadores de doenças. O uso de modelos matemáticos na biologia e os estudos de dinâmica populacional de parasitos surgiram para responder questões epidemiológicas desde o início do século XX na Inglaterra (Ross 1911). Posteriormente, as idéias desenvolvidas por Pavlovsky (1966), abordando o conceito de focos naturais em doenças transmissíveis, passaram a ganhar mais espaço na década de 1990, quando o parasitismo passou a receber maior importância nos estudos ecológicos de estruturação de comunidades, regulação de populações e funcionamento

dos ecossistemas (Hudson *et al.* 1992, Poulin 1995, Thomas *et al.* 1999).

Os estudos sob a coordenação do Prof. Cerqueira começaram a abordar as populações de pequenos mamíferos de forma sistêmica e cada vez mais de um ponto de vista multidisciplinar, ampliando o poder das análises ecológicas, integrando-as a outras áreas como genética, zoologia, evolução, parasitologia e epidemiologia. O presente artigo constitui-se de uma revisão dos três principais estudos de biologia de populações de longo prazo de pequenos mamíferos coordenados pelo Prof. Cerqueira, abordando o desenvolvimento do pensamento científico que desencadeou estes estudos. Este é um relato de como se deu a evolução das ideias, o embasamento teórico, os principais resultados e conclusões obtidos nestes estudos, e os principais avanços e proposições teóricas e metodológicas em relação à dinâmica populacional de pequenos mamíferos no Brasil que estes estudos proporcionaram. O primeiro foi um trabalho de dinâmica de populações de pequenos mamíferos realizado na Restinga de Barra de Maricá, Município de Maricá, RJ, sendo pioneiro em diversos aspectos na época. O segundo foi desenvolvido no Município de Sumidouro, RJ, em conjunto com a Fundação Oswaldo Cruz, RJ, relacionado à dinâmica de transmissão da esquistossomose, onde abordou-se a importância dos conhecimentos de ecologia das espécies nas questões relacionadas ao ciclo de transmissão de um parasito. O terceiro, realizado no Garrafão, no Município de Guapimirim, RJ, surgiu a partir de idéias geradas no

estudo de Maricá, e ainda está em andamento, sendo um dos monitoramentos de pequenos mamíferos mais longos realizados no Brasil.

OS ESTUDOS DE BIOLOGIA DE POPULAÇÕES DE LONGO PRAZO COORDENADOS PELO PROF. CERQUEIRA

Projeto Maricá

No Brasil, estudos de ecologia de mamíferos eram, até o início da década de 1980, recentes e pontuais realizados no Cerrado (Alho 1981, Fonseca e Redford 1984), Amazônia (Emmons 1984), Caatinga (Streilen 1982) e Pantanal (Schaller 1983). Estes estudos eram praticamente inexistentes na Mata Atlântica, a exceção do estudo de Davis (1945). A fim de cobrir esta lacuna, o Prof. Cerqueira criou o projeto intitulado “Sistemática e Ecologia Geográfica de Mamíferos Neotropicais: Mamíferos do Leste do Brasil” (1982-1990), que fazia parte de um projeto integrado do Departamento de ecologia da UFRJ, realizado na Restinga de Barra de Maricá, RJ. A escolha do local foi determinada por dois fatores: a proximidade com a cidade do Rio de Janeiro e a criação da APA Maricá em 1984. Este estudo abordava diversas linhas de pesquisa. Os principais pontos focados foram: a) a dinâmica populacional, incluindo tendências nos parâmetros populacionais, reprodução, uso do espaço e do tempo dos pequenos mamíferos; b) a estruturação das comunidades de mamíferos e suas interações, divisão no uso do espaço, distribuição das espécies pelos mesohabitats, e dieta; c) e a ecologia fisiológica, utilizando ba-

lanço hídrico e a variação climática em relação a parâmetros populacionais. O monitoramento de populações de mamíferos de longo prazo através de captura-marcação-recaptura (CMR) começou efetivamente em janeiro de 1986 numa área estabelecida na vegetação predominante, a Mata de Restinga do cordão primário (22°57'50"S 42°51'30"W), após um inventário de espécies feito nos anos anteriores. Num segundo momento, aumentou-se o tamanho da área de amostragem e prosseguiu-se com o trabalho de CMR por mais dois anos e meio, após uma interrupção de seis meses, formando uma série de cinco anos de dados (1986 a 1990). O estudo apresentou um caráter pioneiro na época, uma vez que poucos estudos populacionais de pequenos mamíferos feitos no Brasil apresentavam mais de dois anos.

Os primeiros resultados foram apresentados após dois anos de trabalho na dissertação de mestrado de Fernandez (1989), que foi uma das primeiras pesquisas tratando de dinâmica populacional de mamíferos no Brasil a utilizar métodos probabilísticos para as estimativas de parâmetros populacionais. Considerando-se a série temporal de cinco anos, os padrões populacionais foram estudados para dois roedores e dois marsupiais (Cerqueira *et al.* 1993), contudo, cinco anos de estudo mostraram-se insuficientes para responder questões sobre ciclos e padrões demográficos. O marsupial *Philander frenatus* (Olfers, 1818) (Didelphimorphia, Didelphidae) e o roedor *Akodon cursor* (Winge, 1887) (Rodentia, Sigmodontinae) apresentaram baixas taxas de sobrevivência,

substituição total da população de um ano a outro e instabilidade nas flutuações populacionais, ao contrário do roedor *Trinomys iheringi* Thomas, 1911 (Rodentia, Echimyidae), que apresentou altas taxas de sobrevivência e longevidade, baixas taxas de recrutamento e maior estabilidade populacional. O marsupial *Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826 (Didelphimorphia, Didelphidae) foi capturado ocasionalmente em baixas densidades. Além da análise de dinâmica populacional e uso do espaço, também foram feitas análises de comunidades, de preferência por iscas e por armadilhas e de uso do tempo pelos pequenos mamíferos na primeira fase do estudo. Também aprimorou-se a análise de estrutura etária dos marsupiais, indispensável em qualquer estudo de populações, com uma proposta de estimativa de idade com base em fórmulas dentárias, que mostrou-se bastante eficiente (Gentile *et al.* 1995), obtidas a partir dados de criação em cativeiro que estavam sendo coordenados pelo Prof. Cerqueira.

Um dos resultados mais importantes deste estudo foi que as espécies de marsupiais *D. aurita* e *Metachirus nudicaudatus* (Desmarest, 1917) (Didelphimorphia, Didelphidae) apresentavam alta mobilidade, baixos coeficientes de agregação, sem apresentar centros populacionais permanentes dentro da escala estudada, estando ausentes nas capturas em diversos períodos, enquanto que as espécies de menor mobilidade, como *P. frenatus* e *A. cursor*, apresentavam maior agregação e constância local (Gentile e Cerqueira 1995, Gentile *et al.* 1997). Com isso, começou-se a levantar questões a res-

peito dos movimentos dos animais, considerando a possibilidade destas espécies apresentarem estruturas de metapopulações. A hipótese baseava-se no fato de que os movimentos dos animais são características espécie-específicas, e as espécies de grande mobilidade e baixa agregação teriam como unidade populacional a própria metapopulação, e populações locais estariam sendo extintas e recolonizadas ao longo do tempo. Paralelamente, um artigo comparativo da relação da massa dos animais com as densidades populacionais, baseado no trabalho de Damuth (1981), foi feito com os dados locais de Maricá e com dados de literatura de 112 espécies de mamíferos Neotropicals (Cerqueira *et al.* 1995). Este trabalho mostrou que a taxa de consumo de recursos seguia o padrão encontrado por Damuth para mamíferos de regiões temperadas ($\ln d = -0,75 (\ln W) + b$, onde d = densidade populacional, e W = massa corpórea), tanto para os dados compilados quanto para os dados locais de Maricá quando utilizadas as médias totais de densidades e massa corpórea das espécies presentes. Contudo, ao analisar-se esta relação ao longo do tempo para os dados de Maricá, o coeficiente de inclinação da regressão variava de -0,89 a 0,44, o que estaria influenciando nos tamanhos populacionais e riqueza de espécies num dado momento. Concluiu-se, então, que estas hipóteses poderiam ser testadas somente com estudos realizados em grandes escalas de espaço e de tempo, onde as metapopulações pudessem ser reveladas. Estas idéias deram origem ao estudo do Garrafão, detalhado em seguida.

Projeto Sumidouro

Em meados da década de 1980 havia um grupo de trabalho na FIOCRUZ, liderado pelo Dr. Luis Rey, interessado em entender a participação de roedores silvestres no ciclo de transmissão do *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 (Trematoda, Schistosomatidae) na natureza. Desta forma, procuraram o Prof. Cerqueira, que já era referência em estudos de ecologia de comunidades de mamíferos. O Prof. Cerqueira entendia que para se estudar ciclos de transmissão de patógenos envolvendo mamíferos reservatórios silvestres e resolver questões relacionadas a estas zoonoses era importante estudar a comunidade de mamíferos como um todo, avaliando a importância de cada espécie como hospedeiro ou reservatório potencial e suas relações. Assim, ele foi consultor e idealizador do projeto intitulado “Estudo ecológico e laboratorial de roedores silvestres em vista da sua participação na esquistossomíase mansônica”, sob a coordenação do Prof. Luis Rey, colocando um de seus então alunos, P.S. D’Andrea, responsável pela execução do projeto. Este projeto começou a ser desenvolvido na FIOCRUZ a partir de 1989, havendo uma colaboração efetiva de trabalho entre o LabVert e o LABPMR (Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios) da FIOCRUZ.

O projeto envolvia o estudo das populações de pequenos mamíferos da região de Sumidouro (22°02’S 42°39’W), com ênfase no roedor semi-aquático *N. squamipes*, encontrado naturalmente infectado por *S. mansoni*, e as interações parasitárias deste helminto com

o roedor. Este trabalho estava inserido num programa multidisciplinar cujos principais objetivos eram estudar aspectos ecológicos e parasitológicos do roedor *N. squamipes* e do hospedeiro intermediário, realizar monitoramento seguido de tratamento das infecções na população humana local, e desenvolver atividades de educação e promoção em saúde. Inicialmente foi feito um monitoramento de cinco anos (1991 a 1996) na localidade do Pamparrão (22°02’03”S 42°38’59”W), uma área de baixa endemicidade. Num momento posterior (2001 a 2006), foi estudada uma outra área no Município de Sumidouro (Encanto 22°02’17”S 42°39’33”W), onde a esquistossomose apresentava-se com média endemicidade. O projeto gerou duas séries temporais de dados de CMR de pequenos mamíferos de cinco anos em duas localidades próximas que resultaram em artigos de dinâmica populacional de pequenos mamíferos (Gentile *et al.* 2000, D’Andrea *et al.* 2007, Bonecker *et al.* 2009), além dos trabalhos relacionados à transmissão da esquistossomose.

Observou-se que os fatores relacionados à infecção do roedor eram a contaminação de esgoto humano nas áreas de vida dos roedores, a abundância do hospedeiro intermediário no local, e o padrão de movimentos dos roedores entre os sítios de transmissão. A população do parasito não regulava a do hospedeiro, e nem afetava a longevidade do animal, não comprometendo a sobrevivência do roedor. Este continuava a eliminar ovos viáveis do parasito por toda a vida. A infecção também não mostrou redução nas taxas de reprodução e deslocamento

dos indivíduos. A presença de animais infectados em locais distantes das áreas contaminadas por fezes humanas e os dados sobre deslocamentos dos roedores sugeriram que estes eram capazes de levar o *S. mansoni* a lugares de ausência de transmissão, podendo introduzir a infecção em novas áreas, criando novos focos e complicando o controle da doença (D'Andrea *et al.* 2000, Gentile *et al.* 2006). Os resultados enfatizaram a importância dos ratos-d'água como potenciais reservatórios silvestres do *S. mansoni* e o fato dele poder potencializar a transmissão da esquistossomose nas áreas endêmicas, e serem considerados como indicadores biológicos dos sítios de transmissão deste parasita (D'Andrea *et al.* 2000), contudo, apresentando diferentes graus de importância na transmissão do *S. mansoni* em cada área, mesmo numa pequena escala regional (Gentile *et al.* 2006).

Este estudo levantou algumas questões metodológicas e estruturais para sua realização. Uma das dificuldades foi a adequação dos métodos da ecologia e da parasitologia. Outra questão relevante foi a de se realizar em uma instituição de saúde pública um estudo de ecologia de longo prazo para compreender os processos de transmissão de um patógeno causador de uma doença infecciosa. Estudos de longo prazo podem mostrar tendências e dar soluções, mas não proporcionam respostas imediatas, porém necessitam de estabilidade institucional para sua execução e manutenção.

Projeto Garrafão

Os conhecimentos obtidos anteriormente, principalmente no projeto de

Maricá, levantaram a ideia de se testar os modelos ecológicos de estrutura populacional com o auxílio da caracterização da estrutura genética das populações e em escalas espaciais e temporais mais longas. Desta forma, a continuidade dos estudos sobre as populações das espécies de pequenos mamíferos passou a ser realizada numa abordagem mais abrangente que incluía os aspectos genéticos e demográficos em conjunto, e em larga escala de espaço e tempo, através dos métodos tradicionais e de marcadores moleculares.

O objetivo inicial da pesquisa realizada na área do Garrafão (22°28' 12"S, 42 59' 50"W), Município de Guapimirim, RJ, na Serra dos Órgãos, foi testar um modelo de estrutura populacional para o marsupial *D. aurita*. Isto se daria através de indicadores ecológicos e genéticos, caracterizando a variabilidade genética e a dinâmica intra e interpopulacionais, avaliando-se pelos marcadores moleculares de microssatélites o quanto as populações eram distintas ou relacionadas e discutindo-se o modelo a partir disto. O projeto iniciou-se em 1996 dentro do projeto financiado pelo MMA intitulado "A fragmentação sutil: um estudo na Mata Atlântica" (1988-2000) e paralelamente e integradamente com o já existente projeto "Mamíferos do Brasil: ecologia, geografia e sistemática (1994-1997 e 2000-2006). O trabalho de campo consistiu num monitoramento através de CMR bimestral de pequenos mamíferos terrestres em três áreas fixas, além de um trabalho de amostragens pontuais através de remoção em escala regional em diversas localidades próximas à

Serra dos Órgãos. O projeto foi levado adiante, construindo uma longa série temporal de dados de populações, além do número das localidades estudadas ter sido ampliado. O estudo do Garrafão completou 17 anos este ano, sendo um dos monitoramentos populacionais de pequenos mamíferos mais importantes realizados no Brasil, e pioneiro em diversas abordagens.

As principais conclusões da primeira etapa do estudo foram: a migração foi um fator de extrema importância no grau de variação genética encontrado, havendo correlação entre distância genética e geográfica; a evolução da diferenciação entre as populações poderia ser em decorrência do isolamento geográfico ou ecológico; e a espécie estudada seguiu um modelo de estrutura populacional de paisagem contínua formada por manchas de ambiente heterogêneo, com ausência de centros populacionais permanentes, mas persistindo regionalmente (Gentile 2000, Schneider *et al.* 2003, Gentile *et al.* 2004). Este conjunto das populações em manchas formava uma metapopulação, concordando com a hipótese levantada nos estudos de Maricá.

A proposta deste programa avançou entrando na modelagem ecológica, e os resultados foram analisados através de matrizes de projeção populacional e modelos matemáticos (Kajin 2008). Os principais resultados incluíram um estudo demográfico, gerando uma das primeiras tábuas de vida de um mamífero brasileiro (*D. aurita*) (Kajin *et al.* 2008), detalhadas taxas de crescimento populacional, e análises de elasticidade e sensibilidade (que permitem identifi-

car a importância de cada parâmetro de uma matriz populacional), métodos que requerem o acompanhamento de coortes (Kajin *et al.* 2010a e b). Os resultados destas análises foram coerentes e mostraram o momento de desmame como sendo o mais importante dentro do ciclo de vida deste marsupial. O mesmo método foi aplicado com sucesso também para os dados obtidos no estudo de longo prazo realizado em Sumidouro, RJ, com a mesma espécie de marsupial resultando no primeiro artigo onde utilizou-se matrizes populacionais e análises de elasticidade e sensibilidade para um marsupial Neotropical, *Didelphis aurita* (Ferreira *et al.* 2013). Os resultados encontrados concordaram com os resultados obtidos no Garrafão, onde a sobrevivência dos jovens apresentava grande efeito nas taxas de crescimento populacional, enquanto que os efeitos da fecundidade eram menores.

O assunto de fatores governantes da dinâmica populacional já havia sido abordado (Cerqueira 2005), contudo as influências de fatores abióticos puderam ser diagnosticadas em séries temporais dentro deste projeto após 10 anos de dados coletados. Neste tema, a principal conclusão foi a evidência de fortes mecanismos intrínsecos em forma de retroalimentações de primeira ordem, ou seja, dependência do crescimento populacional futuro em relação à densidade populacional atual. Estes mecanismos foram identificados como sendo mais fortes do que as influências de fatores externos às populações, como fatores climáticos, para diversas espécies de marsupiais, além do *D. aurita*. Entre os efeitos exógenos, ou abióticos, pela

primeira vez mostrou-se importâncias diferenciadas de fenômenos climáticos locais, como, por exemplo precipitação, e globais, como o Índice de Oscilação do Sul (ou El Niño). O último teve sua importância constatada na taxa de crescimento populacional e na sobrevivência de *D. aurita* (Kajin 2008). Os mesmos métodos foram aplicados para outras espécies de marsupiais. Em *Marmosops incanus* (Lund, 1841) (Didelphimorphia, Didelphidae) observou-se que fatores de dependência de densidade tiveram papel governante, mas identificou-se também influências do fenômeno global El Niño, enquanto a importância da precipitação local foi negligenciável (Zangrandi 2011). No mesmo trabalho verificou-se através das análises de sensibilidade e elasticidade que as importâncias de parâmetros vitais para a taxa de crescimento populacional podem mudar entre as estações. Já no caso do marsupial *Metachirus nudicaudatus* observou-se forte influência de processos de retroalimentação negativa de primeira ordem (denso-dependência), porém, ao contrário de *D. aurita* e *M. incanus*, observou-se influência do fator climático local, a precipitação (Ferreira 2011). As populações de *Philander frenatus* e *Marmosa paraguayana* (Tate, 1931) (Didelphimorphia, Didelphidae) também apresentaram fortes evidências de denso-dependência, porém, o tamanho da série temporal de dados ainda não permitiu determinar se a importância da denso-dependência seria maior do que a importância de algum fator exógeno (Santana 2012).

Este projeto apresentou outros desdobramentos. Um dos avanços foi no sentido de comparação de metodolo-

gias (Pacheco *et al.* 2013), o que só foi possível tendo um conjunto de dados ecológicos de alta qualidade. Esta condição permitiu, por exemplo, comparar o desempenho de diferentes métodos de estimativas de parâmetros populacionais, comparando abordagens (probabilística ou determinista), localidades de características diferentes, desenhos amostrais variados e espécies diferentes. No mesmo contexto, avançando cada vez mais em termos de sofisticação das análises empregadas, o conhecimento teórico avançou e as teorias ecológico-evolutivas puderam ser cada vez mais compreendidas e abordadas não apenas empiricamente (Kajin *et al.* 2012, Almeida e Vieira 2012). Além disso, outras abordagens de populações foram realizadas dentro deste projeto, sob a coordenação do Prof. M. V. Vieira, também do LabVert. Entre elas destacam-se os trabalhos com ninhos artificiais nas estimativas populacionais (Loreto e Vieira 2011) e o uso de carretéis de rastreamento para o estudo dos movimentos dos animais (Almeida *et al.* 2010, Loreto e Vieira 2005).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Entender as variações nos processos populacionais de uma espécie e suas relações ecológicas e evolutivas (portanto, variações nas comunidades) depende da análise dos parâmetros populacionais (Julliard *et al.* 1999). Obter estimativas sobre parâmetros populacionais e índices acurados de abundância são tarefas difíceis estudando-se populações de pequenos mamíferos uma vez que pequenos mamíferos, são dificilmente

capturáveis quando comparados com outros taxa, e são necessários estudos de CMR com uma razoável taxa de recaptura dos animais (White e Burnham 1999). Apenas os delineamentos amostrais de alta qualidade irão permitir isto em função dos objetivos de cada estudo, que por sua vez podem ou não proporcionar o uso de modelos mais elaborados de estimativas de parâmetros populacionais e índices de abundância, como os modelos probabilísticos (Burnham e Anderson 2002).

O conhecimento da biologia das espécies estudadas foi fundamental para a obtenção dos resultados inéditos e conclusões obtidas nos projetos citados, uma vez que permitiu as estimativas de idade dos indivíduos no campo, por exemplo. A marcação dos marsupiais ainda dentro da bolsa materna foi também um dos fatores determinantes para as análises demográficas dos marsupiais (Loretto *et al.* 2013). É apenas a partir deste tipo de dado ecológico, que por sua vez é de difícil obtenção e requer planejamentos detalhados e focados em perguntas específicas, que as respostas sobre dinâmica de populações silvestres e demografia podem ser obtidas. Assim sendo, além da obtenção de dados demográficos idade-específicos de várias gerações consecutivas, recomenda-se a coleta de dados a longo prazo, com intervalos regulares e relativamente curtos, sempre em função do tempo de geração das espécies em questão, para que se possa inferir sobre processos de regulação populacional em animais. A padronização dos métodos de coleta envolvendo o esforço de captura no tempo, o delineamento espacial e a utilização

de marcadores moleculares também são de relevância em análises populacionais e para trabalhos de monitoramento de populações da vida silvestre e da biodiversidade.

A multidisciplinaridade, envolvendo ecologia, genética, zoologia, parasitologia, as abordagens diferenciadas e um pensamento norteado por perguntas ecológicas relevantes fundamentado em conhecimentos teóricos substanciais sempre estiveram presentes nos projetos liderados pelo Prof. Cerqueira. Durante mais de três décadas de atividades, as linhas de pesquisa se ampliaram e o conhecimento adquirido aumentou marcadamente, de forma pensada e planejada. A partir destes estudos relatados, surgiu uma rede efetiva de colaboração e projetos integrados entre diversos laboratórios abordando de forma multidisciplinar as questões relacionadas aos estudos de populações em mamíferos, com publicações, e uso de equipamentos em comum. Além disso, diversos projetos de iniciação científica, mestrado e doutorado foram orientados pelo Prof. Cerqueira dentro destas linhas e projetos, sendo que uma grande parte dos ecólogos de mamíferos e mastozoólogos do Estado do Rio de Janeiro e também de outras regiões do Brasil passaram em algum momento pela orientação do Prof. Cerqueira.

Além dos trabalhos de ecologia de populações, todos estes projetos também resultaram em publicações sobre mamíferos relacionadas à sistemática, biogeografia, história natural, distribuição e ocorrência das espécies, hábitos alimentares, demografia, reprodução e criação em cativeiro, bionomia, cresci-

mento e desenvolvimento, estimativas de idade, morfologia e morfometria, balanço hídrico, preferência de habitat, locomoção e uso do espaço, além de discussões filosóficas sobre ética, estado da arte da mastozoologia, políticas públicas de gestão e conservação da biodiversidade, saúde pública, etc. Alguns destes temas serão abordados em Vieira e colaboradores neste mesmo volume. Dentro destes temas, uma das preocupações constantes e meta de suas linhas de pesquisa que foram surgindo a partir destes estudos relatados foi buscar modelos padronizados para programas de monitoramento e gestão da biodiversidade, além de promover a conservação e ampliar os conhecimentos sobre a Biodiversidade no Brasil (Cerqueira e Fizon 1999, Cerqueira 2001, Fizon e Cerqueira 2006). Isto foi feito dentro do Programa Nacional de Ações Integradas Público-Privadas para a Biodiversidade (Probio) e do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) do Ministério do Meio Ambiente.

Os estudos de mamíferos brasileiros, e dentro destes, a biologia de populações, atingiram um nível de excelência internacional, tanto em termos de geração de conhecimentos novos e formação de recursos humanos, quanto em termos de progresso e sofisticação das metodologias e análises, o que em grande parte é resultado do conhecimento, curiosidade e insistência do seu precursor.

AGRADECIMENTOS

Gostaríamos de agradecer imensamente ao Prof. Rui Cerqueira pela oportunidade de poder ter trabalhado em sua equipe, pela valiosíssima orientação e contribuição durante nossa formação profissional, e

por ser nossa principal referência no mundo científico. Agradecemos também a P.S. D'Andrea por todas as discussões sobre biologia de populações ao longo destes anos e por comentários numa versão preliminar deste manuscrito; a F.A.S. Fernandez pela fundamental contribuição no Projeto Maricá, parte da orientação a RG e importantes discussões em diversos momentos; A M.V. Vieira pela participação na continuidade do projeto Garraão; a todos que participaram dos três projetos mencionados ao longo de todos estes anos; a A. Marcondes e N. Barros pelo apoio administrativo e técnico do LabVert; e a três revisores anônimos que contribuíram para a melhoria deste manuscrito. Agradecemos a CAPES, CNPq, FAPERJ, FINEP, FIOCRUZ/IOC, PROBIO/MMA, PPBio/MMA, PPG em Ecologia da UFRJ e PPG em Genética da UFRJ pelos financiamentos dos projetos realizados.

MATERIAL E MÉTODOS

Esta revisão foi feita com base nas experiências das autoras, que foram alunas do Prof. Rui Cerqueira, e que participaram dos estudos aqui descritos, nas publicações e orientações do Prof. Rui Cerqueira e colaboradores, e em consultas feitas a alguns pesquisadores relacionados aos projetos. Os artigos e capítulos de livro citados nesta revisão foram selecionados dentro do vasto conjunto de produção científica do Prof. Cerqueira e de seus alunos por representarem melhor as questões aqui abordadas, evitando-se, sempre que possível, citar teses e dissertações. Estes estudos, que tiveram caráter multidisciplinar, proporcionaram inúmeras publicações e permitiram diferentes desdobramentos que foram desenvolvidos por outros pesquisadores.

REFERÊNCIAS

Alho, C. J. R. 1981. Small mammal populations of Brazilian Cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia* 41:223-230.

- Almeida, P., M. V. Vieira, G. A. Forero-medina, M. Kajin, e R. Cerqueira. 2010. Indices of movement behaviour: conceptual background, effects of scale and location errors. *Zoologia* 27:674-680.
- Almeida, P. J. A. L., e M. V. Vieira. 2012. Mathematical models in ecological theory: a review by Brazilian researchers on its current status and perspectives. *Oecologia Australis* 16:9-12.
- Andrewartha, H. G., e L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. 782p. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Berryman, A. 1999. Principles of population dynamics and their application. 256p. Stanley Thornes Publishers Ltd, Cheltenham, United Kingdom.
- Bonecker, S. T., L. G. Portugal, S. F. Costaneto, e R. Gentile. 2009. A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. *Mammalian Biology* 74:467-477.
- Burnham, K., e D. Anderson. 2002. Model selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. 488p., 2th ed. Springer, New York.
- Case, T. J. 1983. Niche overlap and the assembly of island lizard communities. *Oikos* 41:427-433.
- Cerqueira, R. 2005. Fatores ambientais e a reprodução de marsupiais e roedores no leste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 63:29-39.
- Cerqueira, R. 2001. Um sistema de monitoramento e inventário da biodiversidade terrestre do Brasil. Páginas 385-398 in I. Garay e B. F. S. Dias, editores. *Conservação da biodiversidade em ecossistemas tropicais: Avanços conceituais e revisão de novas metodologias*. Editora Vozes, Petrópolis.
- Cerqueira, R., e J. Fiszson. 1999. Um Sistema de Monitoramento da Biodiversidade Terrestre do Brasil: Explorando Possibilidades. *Holos* 1:277-285.
- Cerqueira, R. 2008. O estudo de mamíferos no Brasil: do passado ao futuro. *Boletim da SBMZ* 53:2-4.
- Cerqueira, R., R. Gentile, F. A. S. Fernandez, e P. S. D'andrea. 1993. A five year population study of an assemblage of small mammals in Southeastern Brazil. *Mammalia* 57:507-517.
- Cerqueira, R., R. Gentile, e M. S. Guapyassú. 1995. Escalas, amostras, populações e a variação da diversidade. *Oecologia brasiliensis* 1:131-142.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. 242p. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Cody, M. L., e J. M. Diamond. 1975. *Ecology and Evolution of Communities*. 545p. Harvard University Press, Cambridge.
- Connor, E. F., e D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60:1132-40.
- D'andrea, P. S., L. S. Maroja, R. Gentile, R. Cerqueira, A. Maldonado Jr., e L. Rey. 2000. The parasitism of *Schistosoma mansoni* (Digenea-Trematoda) in a naturally infected population of water rats, *Nectomys squamipes* (Rodentia-Sigmodontinae) in Brazil. *Parasitology* 120: 573-582.
- D'andrea, P. S., R. Gentile, L. S. Maroja, F. A. Fernandes, R. S. Coura, e R. Cerqueira. 2007. Small mammal populations of an agroecosystem in the Atlantic Forest domain, Southeastern Brasil. *Brazilian Journal of Biology* 67:179-186.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290:699-700.
- Davis, D. E. 1945. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds and mammals in two Brazilian forests. *Ecological Monographs* 15:243-295.
- Emmons, L. H. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* 16:210-222.
- Fernandez, F. A. S. 1989. Dinâmica de populações e uso do espaço e do tempo em uma comunidade de pequenos mamíferos na Restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro. Departamento de Biologia Animal. Universidade Estadual de Campinas.
- Ferreira, M. S., M. Kajin, M. V. Vieira, R. Cerqueira, e R. Gentile. 2013. Life history of a Neotropical marsupial: Evaluating potential contributions of survival and reproduction to population growth rate. *Mammalian Biology* 76:406-411.
- Ferreira, M. S. 2011. Dinâmica de população e padrão de atividade do marsupial *Metachirus nudicaudatus* (Desmarest, 1817) em Mata Atlântica, no PARNA Serra dos Órgãos, RJ.

Departamento de Ecologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Fiszon, J. T., e R. Cerqueira. 2006. Monitoramento: reflexões a respeito de políticas públicas de conservação e gestão da biodiversidade. Páginas 239-245 in I. Garay e B. K. Becker, editores. Dimensões humanas da biodiversidade: o desafio de novas relações sociedade-natureza no século XXI. Editora Vozes, Petrópolis.

Fonseca, G. A. B., e K. H. Redford. 1984. The mammals of the IBGE's Ecological Reserve, Brasília and analysis of the role of gallery forest in increasing diversity. *Revista Brasileira de Biologia* 44:517-523.

Gentile, R., e R. Cerqueira. 1995. Movement patterns of five species of small mammals in a Brazilian Restinga. *Journal of Tropical Ecology* 11:671-677.

Gentile, R., P. S. D'andrea, e R. Cerqueira. 1995. Age structure of two marsupials in a Brazilian Restinga. *Journal of Tropical Ecology* 11:679-682.

Gentile, R., P. S. D'andrea, e R. Cerqueira. 1997. Home ranges of *Philander frenata* and *Akodon cursor* in a Brazilian Restinga (coastal shrub land). *Mastozoologia Neotropical* 4:105-112.

Gentile, R. 2000. Biologia de populações de *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae): Dinâmica e variabilidade genética de populações na Floresta Atlântica do Estado do Rio de Janeiro. Departamento de Genética. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Gentile, R., P. S. D'andrea, R. Cerqueira, e L. S. Maroja. 2000. Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five year study. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:1-9.

Gentile, R., R. Finotti, V. Rademaker, e R. Cerqueira. 2004. Population dynamics of four marsupials and its relation to resource production in the Atlantic Forest in Southeastern Brazil. *Mammalia* 68:109-119.

Gentile, R., S. F. Costa-neto, M. M. L. Gonçalves, S. T. Bonecker, F. A. Fernandes, J. S. Garcia, M. G. M. Barreto, M. S. Soares, P. S. D'andrea, J. M. Peralta, e L. Rey. 2006. An ecological field study of the water rat *Nectomys squamipes* as a wild reservoir indicator of *Schistosoma mansoni* transmission in an endemic

area. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 101:111-117.

Gleason, H. A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43:463-481.

Hanski, I. e O. Gaggiotti. 2004. Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. 696p. Elsevier, Academic Press, Amsterdam.

Hudson, P. J., D. Newborn, e A. P. Dobson. 1992. Regulation and stability of a freeliving host-parasite system: *Trichostrongylus tenius* in red grouse. Monitoring and parasite reduction experiments. *Journal of Animal Ecology* 61: 477-486.

Julliard, R., A. Prévot-julliard, H. Liers, N. C. Stenseth, N. Yoccoz, R. Verhagen, e W. Verheyen. 1999. Survival variation within and between functional groups of small mammal, the African multimammate rat *Mastomys natalensis*. *Journal of Animal Ecology* 68:550-561.

Kajin, M. 2008. Demografia, Dinâmica e Genética populacional de *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae) na Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro. Departamento de Genética. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Kajin, M., R. Cerqueira, M. V. Vieira, e R. Gentile. 2008. Nine-year demography of the black-eared opossum *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae) using life tables. *Revista Brasileira de Zoologia* 25:206-213.

Kajin, M., P. Almeida, R. Gentile, M. Pacheco, M. V. Vieira, e R. Cerqueira. 2010a. Tábuas de vida como métodos para estudos demográficos. I Conceitos e construção das tábuas. *Boletim da SBMz* 57:1-5.

Kajin, M., P. J. Almeida, R. Gentile, M. Pacheco, M. V. Vieira, e R. Cerqueira. 2010b. Tábuas de vida como métodos para estudos demográficos. II. Matrizes de projeção populacional e como calcular derivadas usando um ciclo de vida. *Boletim da SBMz* 58:1-4.

Kajin, M., P. J. A. L. Almeida, M. V. Vieira, e R. Cerqueira. 2012. The state of the art of population projection models: from the Leslie matrix to evolutionary demography. *Oecologia Australis* 16:13-22.

Lacher, T. E. Jr., e M. A. Mares. 1986. The structure of Neotropical mammal communities:

an appraisal of current knowledge. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:121-134.

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.

Lidicker, W. Z. Jr. 1988. Solving the enigma of microtine cycles. *Journal of Mammalogy* 69:225-235.

Loretto, D., e M. V. Vieira. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy* 86:188-194.

Loretto, D., e M. V. Vieira, 2011. Artificial nests as an alternative to studies of arboreal small mammal populations: a five-year study in the Atlantic Forest, Brazil. *Zoologia* 28:388-394.

Loretto, D., M. Weksler, A. Lazar, A. R. Percequillo, C. R. Bonvicino, J. L. Cordeiro, A. M. R. Bezerra, A. P. Carmignotto, A. C. Delciellos, A. F. Testoni, C. E. V. Grelle, D. Astúa, E. Z. F. Setz, E. M. Vieira, F. Melo, J. A. Prevedello, J. R. Marinho, J. C. Voltolini, M. Kajin, M. S. Ferreira, M. R. Alvarez, M. F. Dalloz, M. E. Graipel, M. Aragona, M. Perissé, N. Olifiers, P. Ferreira, P. S. D'andrea, P. L. Zangrandi, R. Crouzeilles, R. Moratelli, R. T. Santori, R. Gentile, R. Cerqueira, S. M. Pacheco, S. E. Ribeiro, e V. Rademaker. 2013. On the practice of toe clipping for small mammal studies in Brazil. *Boletim da SBMz* 65:1.

McArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in Distribution of Species*. 269p. Harper & Row, New York.

Oliveira, J. A., e S. M. S. Franco. 2005. A coleção de mamíferos do Serviço Nacional de Peste no Museu Nacional, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 63:13-20.

Pacheco, M., M. Kajin, R. Gentile, P. Zangrandi, M. V. Vieira, e R. Cerqueira. 2013. A comparison of abundance estimators for small mammal populations. *Zoologia* 30:182-190.

Pavlovsky, E. N. 1966. *Natural nidality of transmissible diseases*. 257p. University of Illinois Press, Illinois.

Poulin, R. 1995. Evolutionary and ecological parasitology: a changing of the guard? *International Journal for Parasitology* 25:861-862.

Ross, R. 1911. *The Prevention of Malaria*. 432p. E.P. Dutton & Co., New York.

Santana, A. M. 2012. Estudos de longa duração de pequenos mamíferos: Perspectiva histórico-mundial e a ecologia populacional da espécie *Marmosa paraguayana* (Tate, 1931) como estudo de caso. Departamento de Ecologia. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Schaller, G. B. 1983. Mammals and their biomass on a Brazilian ranch. *Arquivos de Zoologia (São Paulo)* 31:1-36.

Schneider, M. P. C., C. G. Batista, D. Carvalho, R. Cerqueira, A. Y. Ciampi, E. V. Franceschinelli, R. Gentile, E. C. Gonçalves, A. D. Grativol, M. T. Nascimento, J. R. Póvoa, G. M. P. Vasconcelos, L. H. Wadt, e H. C. Wiederhecker. 2003. Genética de Populações Naturais. Páginas 297-315 in D. M. Rambaldi e D.A.S. Oliviera, organizadores. *Efeitos da Fragmentação sobre a Biodiversidade: Recomendações de Políticas Públicas*, Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

Streilen, K. E. 1982. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. III: Reproductive biology and population ecology. *Annals of Carnegie Museum* 51:251-269.

Thomas, F., R. Poulin, T. de Meeus, J. F. Guégan, e F. Renaud. 1999. Parasites and ecosystem engineering: what roles could they play? *Oikos* 84:167-171.

Turchin, P. 1995. *Population Regulation: Old Arguments and a New Synthesis*. Population Dynamics. Academic Press, Inc.

White, G., e K. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-138.

Wright, S. 1978. *Evolution and the Genetic of Populations*. 590p. Volume 4 – Variability within and among populations. The University of Chicago Press, Chicago.

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

Submetido em 30/06/2014

Aceito em 26/01/2015