

# 11

## FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS DE PEQUENOS TETRÁPODES TERRESTRES NÃO VOADORES NA RESTINGA

Restrições Filogenéticas e de Hábitat

*Caryne Braga • Hudson Lemos*

*Ingrid Ribeiro Miguel • Luiz Fernando Carmo*

*Manoela Woitovicz Cardoso • Daniel Silva Fernandes*

*Pedro H. Pinna • Stephane Batista*

*Pablo Rodrigues Gonçalves*

### **Título Curto**

FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS DE PEQUENOS TETRÁPODES DO  
PARQUE NACIONAL DA RESTINGA DE JURUBATIBA

## RESUMO

As mudanças climáticas globais têm sido frequentemente apontadas como principal impacto futuro nas populações animais, afetando suas taxas de crescimento e elevando seu risco de extinção. Contudo, ainda não se sabe como as populações de pequenos vertebrados tetrápodes (anfíbios, répteis e pequenos mamíferos) de ecossistemas tropicais sujeitos ao estresse hídrico – como as restingas do litoral Norte Fluminense – responderiam a tais variações. Os pequenos mamíferos (roedores e marsupiais), anfíbios e répteis das formações florestais e abertas arbustivas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PNRJ) têm sido alvo de estudos populacionais dentro do programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD), permitindo avaliar possíveis mudanças em suas flutuações populacionais em função das variações climáticas abrangidas pelo período de estudo. A partir de séries temporais de dados climáticos e de abundância de tetrápodes (mamíferos: 2011-2018; anfíbios e répteis: 2013-2018) em formações abertas arbustivas de *Chusia* (FAC) e formações florestais de restinga (FFR), foi avaliado se a flutuação populacional das espécies foi sincrônica ou assincrônica antes e depois de uma estiagem prolongada em 2014, e qual fator climático influenciou as variações populacionais. Os resultados evidenciaram um grau muito limitado de sincronia populacional entre as espécies ao longo de todo o período de estudo, embora tenha sido observada alguma sincronia entre espécies dos três grupos em escalas temporais menores. As flutuações populacionais da maioria dos táxons exibiram uma forte regulação densidade-dependente negativa e uma influência menor dos fatores climáticos. Dentre os fatores climáticos, a temperatura máxima e a umidade se destacaram como os preditores mais influentes das taxas de crescimento populacional, especialmente em populações da FAC, possivelmente por regularem a disponibilidade de recursos e a fisiologia das espécies em um ambiente mais árido do que a FFR. A longa estiagem registrada em 2014 aparentemente teve um impacto nas populações, gerando maior sincronia entre as flutuações de mamíferos, répteis e anfíbios, nos anos seguintes à seca, e também promovendo uma posterior redução na amplitude de oscilação das populações de mamíferos. A fauna de tetrápodos não voadores da restinga provavelmente apresenta táxons com grande tolerância às variações dos parâmetros climáticos no período de estudo, mas que ainda são sensíveis a períodos prolongados de estiagem.

**Palavras-chave:** pequenos mamíferos; anfíbios; répteis; dinâmica populacional; estiagem.

## 11.1 INTRODUÇÃO

As populações de vertebrados da Terra estão declinando em uma velocidade alarmante, e estima-se que de 1970 a 2014 elas decresceram cerca de 60 % (Davis e Walsh 2018). Nesse contexto, monitoramentos de longo prazo são fundamentais para documentar esses decréscimos, entender suas causas e subsidiar medidas de conservação das espécies afetadas. Dentre os diversos impactos antropogênicos na biodiversidade, as mudanças climáticas globais frequentemente figuram entre os mais preocupantes para o futuro nas dinâmicas das populações (Sæther et al. 2000, Keith et al. 2008, Gilg et al. 2009, Román-Palacios e Wiens 2020). Desse modo, esforços têm sido feitos para compreender como diferentes aspectos do clima, tais como pluviosidade, temperatura e umidade, afetam o crescimento e o declínio das populações animais, subsidiando previsões sobre as respostas populacionais das espécies a climas futuros.

O primeiro princípio da ecologia de populações postula que “todas as populações crescem a uma taxa logarítmica constante –  $r$  – a menos que sejam afetadas por outras forças em seu ambiente” (Berryman 2003). Assim, para compreender e prever a dinâmica de qualquer população em particular, bem como para identificar alterações na sua dinâmica, é necessário identificar como a taxa de crescimento observada varia (Berryman e Turchin 2001). Essa variação pode ser causada por fatores ambientais que afetam a sobrevivência e a reprodução dos organismos, parâmetros que correspondem aos componentes básicos da taxa  $r$ . Alguns desses fatores afetam o crescimento da população, mas não são afetados de forma reversa por mudanças no tamanho da população afetada, como o clima. Outros fatores afetam o crescimento da população e, por sua vez, são influenciados de forma reversa pelas mudanças na população afetada, configurando assim um processo de retroalimentação (*feedback*). Esse é o caso de interações bióticas, como a predação ou a competição, em que as densidades de predadores, presas e competidores se influenciam mutuamente, gerando oscilações na taxa de crescimento (Hutchinson 1948, Milsum 1968, Berryman 1989).

De acordo com o quinto princípio da dinâmica de populações, o princípio de fatores limitantes, sempre haverá poucos fatores governando a dinâmica de uma determinada população, ainda que influências diversas de menor importância também possam contribuir para mudanças nos tamanhos populacionais (Forchhammer et al. 1998, Berryman 1999). O clima tem sido frequentemente evocado como um importante fator limitante, pois pode influenciar a flutuação populacional tanto direta como indiretamente, afetando a fisiologia reprodutiva ou modificando a disponibilidade de recursos para as espécies (Blaustein et al. 2001, Previtalli et al. 2009, Meserve et al. 2011, Mason-Romo et al. 2018). Em ambientes mais extremos, como os ecossistemas áridos (desertos), é esperado que o clima tenha influência mais direta sobre a flutuação populacional das espécies, devido às restrições hídricas e térmicas impostas aos organismos desses ambientes (Dickman et al. 1999, Previtalli et al. 2009).

Vertebrados apresentam estratégias diferentes para responder às variações climáticas. No caso específico da regulação térmica, anfíbios e répteis são ectotérmicos enquanto mamíferos são endotérmicos. Anfíbios têm pele e ovos permeáveis e, por isso, estão mais sujeitos à desidratação em caso de *deficit* hídrico quando comparados aos mamíferos e répteis. O impacto do aumento da temperatura média global nos animais ectotérmicos dependerá de como as mudanças na cobertura vegetal afetarão a disponibilidade de áreas sombreadas e também da capacidade dos animais de alterarem sazonalmente seus períodos de atividade e reprodução (Kearney et al. 2009). A temperatura corpórea é a variável ecofisiológica mais importante para os animais ectotérmicos, influenciando diferentes aspectos fisiológicos e de comportamento (Huey e Stevenson 1979). No entanto, em certos grupos de anfíbios, e principalmente répteis, a sensibilidade térmica é bastante variável. Por outro lado, nos táxons em que tal variação não é herdada ou a pressão de seleção é fraca, a fisiologia termal mostra-se muito mais conservativa (Angilletta et al. 2002).

Os lagartos, em especial, são um bom grupo para avaliar os riscos do aquecimento global porque sua biologia termal é bastante estudada (Huey et al. 2009). Espécies de lagartos de ambientes áridos e semiáridos, em geral, apresentam temperaturas corporais mais altas que espécies que habitam ambientes florestados, as quais são termoconformadoras e concentram suas atividades de forrageamento em períodos em que a temperatura do ambiente está mais baixa (Kohlsdorf e Navas 2006). Espécies termoconformadoras de ambiente florestado são mais vulneráveis ao aumento da temperatura por apresentarem temperaturas corporais mais baixas quando estão em atividade e por serem intolerantes a temperaturas mais altas (Huey et al. 2009). Além disso, existem diferenças no comportamento e no horário de atividade que podem influenciar na resposta ao clima.

Pequenos mamíferos e anfíbios tendem a ser mais ativos à noite, enquanto répteis tendem a estar ativos também durante o dia (Bogert 1949, Gerkema et al. 2013). Desse modo, os pequenos mamíferos e anfíbios tenderiam a evitar os períodos diários de maior temperatura para exercerem suas atividades, enquanto os répteis estariam ativos justamente durante períodos diários mais quentes. Por outro lado, pequenos mamíferos estão sujeitos à variação de recursos regulados pela temperatura, tais como a produção de frutos e sementes por espécies vegetais (Previtali et al. 2009, Meserve et al. 2011). Essas diferentes estratégias e padrões de atividades podem levar a diferenças nas respostas ao clima em diferentes escalas espaciais (ex.: diferentes tipos de hábitat) ou temporais (ex.: variação intra ou interanual). Répteis, por exemplo, estariam mais sujeitos às variações de temperatura máxima que pequenos mamíferos e anfíbios.

O PNRJ representa um laboratório natural para o estudo dos efeitos do clima sobre as populações de vertebrados, pois abriga um amplo gradiente ambiental ao longo de uma extensa planície litorânea. A heterogeneidade ambiental dessa área de restingas é reflexo da topografia de cordões arenosos, compostos por cristas e depressões formadas pelos ciclos de deposição de sedimentos fluvio-marinhos ao final do Quaternário (Flexor et al. 1984). Nas depressões situadas entre as cristas arenosas, o afloramento do lençol freático geralmente possibilita o desenvolvimento de FFR, como as matas periodicamente inundadas de restinga, e até mesmo brejos. Nesse ambiente, a variação de temperatura é menor, e há menor *deficit* hídrico ao longo do ano. Já nas cristas arenosas o *deficit* hídrico é maior, e a temperatura e a luminosidade são mais elevadas durante o dia. A vegetação nessas cristas geralmente está distribuída sob a forma de ilhas esparsas dominadas por *Aechmea nudicaulis* (bromélia), *Alagoptera arenaria* (palmeira-guriri), *Clusia hilariana* (clusia), *Protium icicariba* (breu), *Erythroxylum subsessile* e *Eugenia rotundifolia* (Zaluar 1997, Araujo et al. 2004). Essa formação vegetacional é chamada de FAC e ocupa a maior parte da planície arenosa (40 %) (Henriques et al. 1986). Dessa forma, a variação na temperatura e a escassez de água devem ser fatores limitantes mais fortes nas formações vegetais mais abertas, como a FAC, que nas FFR. Os mamíferos, os anfíbios e os répteis dessas formações têm sido alvo de estudos populacionais dentro do programa de PELD (Gonçalves et al. *in press*, Carmo et al. 2019), permitindo avaliar possíveis mudanças em suas flutuações populacionais em função das variações climáticas abrangidas pelo período de estudo.

Com base nas informações supracitadas, os objetivos deste capítulo são: (1) descrever o padrão de flutuação populacional de espécies de pequenos vertebrados terrestres na restinga; (2) avaliar se este varia entre diferentes formações vegetais (FAC e FFR), e se o padrão de variação observado é coeso filogeneticamente; (3) avaliar como as espécies responderam ao período de estiagem prolongada registrado durante o monitoramento. Desta forma, examinaremos se as espécies de determinada classe taxonômica de tetrápodos terrestres (répteis, anfíbios e mamíferos) apresentam um padrão de variação similar em cada ambiente (padrão coeso filogeneticamente e por hábitat); se o ambiente determina o padrão de flutuação populacional e todas as espécies respondem de maneira similar independente do grupo taxonômico a que pertencem (coesão pelo hábitat); ou se as respostas das espécies

são idiossincráticas. É esperado que: 1 – haja sincronia mais forte entre as populações da FAC, onde os fatores exógenos devem atuar com maior intensidade e de forma mais homogênea do que na FFR; e 2 – maior sincronia entre espécies mais próximas filogeneticamente, visto que táxons com menor grau de parentesco evolutivo poderiam apresentar respostas mais díspares aos fatores exógenos.

## 11.2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 11.2.1 Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido no PNRJ, em áreas de formações vegetais FAC e FFR no trecho localizado no município de Carapebus, Rio de Janeiro, Brasil. A FAC ocupa aproximadamente 32 % do PNRJ (Caris et al. 2013), sendo composta por moitas densas de vegetação intercaladas por espaços de areia onde a cobertura vegetal é esparsa. A FFR é composta por vegetação arbórea medindo entre 10 e 20 m de altura, ocupando cordões arenosos mais distantes do mar. Essa formação apresenta diferentes níveis de umidade, desde mata permanentemente inundada, passando pela mata periodicamente inundada até a mata de cordão arenoso (Araújo et al. 2004).

### 11.2.2 Delineamento Amostral

#### 11.2.2.1 Amostragem de pequenos mamíferos

As populações de pequenos mamíferos foram amostradas em duas fases. Na primeira fase as campanhas ocorreram trimestralmente entre maio de 2011 e junho de 2015, totalizando 17 campanhas de amostragem. Na segunda fase, as campanhas ocorreram bimestralmente, de julho de 2016 a janeiro de 2018, totalizando dez campanhas. Dessa forma, a amostragem de pequenos mamíferos para o período deste estudo foi de 27 campanhas. Todas as campanhas, em ambas as fases, tiveram sete noites consecutivas de duração.

As duas fases diferiram na disposição, na quantidade e na localização das armadilhas na FAC, porém, o delineamento da amostragem da FFR foi o mesmo durante todo o período do estudo. Na primeira fase, as estações de captura foram dispostas ao longo de transectos lineares, seguindo um espaçamento médio de 20 m entre elas, sendo duas transecções na FAC e duas na FFR. Na FFR, os transectos foram instalados paralelamente às margens de um brejo e canal (canal Campos-Macaé). Na FAC, as duplas de armadilhas (Sherman® 30 x 9 x 8 cm e Tomahawk® 45 x 16 x 15 cm) de cada ponto foram sempre dispostas dentro das moitas de vegetação, respeitando a distância de 20 m entre moitas.

Na segunda fase, a FAC passou a ser amostrada por meio de dez transecções lineares paralelas em vez de apenas duas, cada transecto composto por dez estações de capturas distanciadas 20 m entre si, configurando uma grade de aproximadamente 3,2 ha (180 m x 180 m). O *grid* da fase 2 foi instalado em uma área adjacente (ca. 800 m) aos transectos da fase 1. Em ambas as fases, cada estação de captura continuou constituída por duas armadilhas de captura viva. As armadilhas foram iscadas com uma mistura de banana, sardinha, flocos de milho, amendoim e mandioca para atração de pequenos mamíferos, sendo diariamente conferidas e reabastecidas de iscas durante as manhãs dos sete dias de campanha. O esforço amostral da fase 1 totalizou 16 320 armadilhas/noite, e da fase 2 totalizou 16 800 armadilhas/noite. Cada indivíduo capturado foi identificado até o nível específico, mensurado de acordo com DeBlase e Martin (1981), identificado quanto ao sexo, marcado com um brinco numerado e solto no local de captura.

### 11.2.2.2 Amostragem de anfíbios e répteis

Os trabalhos de campo ocorreram trimestralmente ao longo de cinco anos, de agosto de 2013 a junho de 2018 (exceto pelo quarto trimestre de 2016), totalizando 19 campanhas com duração de sete noites cada uma delas. A amostragem da herpetofauna foi realizada por meio de armadilhas de interceptação e queda (*pitfall traps*) – seguindo os procedimentos padrões de Cechin e Martins (2000) e do inventário completo de espécies (*sensu* Scott e Woodward, 2001).

Vinte e um conjuntos de *pitfalls* foram utilizados, cada um contendo quatro baldes de 60 litros. Na FAC, foram instaladas 11 armadilhas com baldes dispostos em forma de Y (um balde central ligado a outros três baldes periféricos formando ângulos aproximados de 120°). Na FFR foram dispostas oito armadilhas em Y e, adicionalmente, foi instalada uma armadilha de interceptação e queda formada por oito baldes dispostos em linha. Em todas as armadilhas de interceptação e queda os baldes foram conectados entre si por cercas-guia com 4 a 5 m de comprimento e 0,5 a 1 m de altura. Cada conjunto foi revisado uma vez por dia ao longo de sete dias, correspondendo a um esforço amostral total de 11 172 baldes/noite.

O inventário completo de espécies foi realizado em sete áreas amostradas em todas as campanhas, dentre as quais uma situa-se em FFR e as demais em FAC. Adicionalmente, cerca de 25 outros pontos foram amostrados ocasionalmente, a fim de maximizar o esforço amostral. Todas as noites o inventário completo de espécies foi realizado por três a cinco pesquisadores, durante duas horas, resultando em um esforço total de 722 h/pessoa.

### 11.2.3 Análises

Todos os pontos amostrados foram classificados em: I) FAC; ou II) FFR e agrupados de acordo com essa classificação independente da distância geográfica entre eles. Foram utilizados dados de 27 campanhas para pequenos mamíferos e de 19 campanhas para herpetofauna, sem discriminar o método de captura utilizado.

#### 11.2.3.1 Estimativas de abundância e crescimento populacional

As populações de pequenos mamíferos e do lagarto *Tropidurus torquatus* foram estudadas por meio do método de captura-marcação-recaptura (CMR; Krebs 1989). Nas espécies estudadas por meio deste método, a abundância foi calculada como o número de indivíduos sabidamente vivos para espécies marcadas (MNKA). Como na amostragem de mamíferos ocorreu variação no esforço amostral entre campanhas, o número de indivíduos registrados em cada campanha foi dividido pelo número de armadilhas  $\times$  noite empregados na campanha. Nas demais espécies de lagartos e anfíbios não estudadas pelo método de marcação-recaptura, a abundância foi calculada como o número de indivíduos registrados por campanha. Para cada área foi analisada a flutuação populacional de espécies com pelo menos 40 indivíduos capturados (excluindo então o roedor *T. eliasi*, que apresentou poucas capturas ao longo do estudo).

A taxa de crescimento populacional ( $r$ ) de cada espécie foi calculada da seguinte forma:

$$r = \log_e(N_t) - \log_e(N_{t-1}),$$

onde  $N_t$  é a abundância de uma dada espécie na campanha  $t$  e

$N_{t-1}$  é a abundância desta mesma espécie na campanha anterior à campanha  $t$ .

### 11.2.3.2 Variáveis climáticas

Os dados climáticos para o período de amostragem foram obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (Inmet 2019). A estação mais próxima da área de amostragem (~10 km) está localizada no município de Macaé (22°23' S, 41°49' W) e fornece os dados por hora. As variáveis analisadas foram: precipitação total acumulada, temperatura média e umidade média. Para avaliar o quão tardios foram os efeitos do clima na dinâmica populacional das espécies, as variáveis climáticas foram calculadas a partir de quatro períodos regressivos cumulativos: considerando os 30 dias regressivos a partir do último dia de amostragem (mês de amostragem), os 30 dias imediatamente anteriores ao mês de amostragem (um mês antes), os 60 dias imediatamente anteriores ao mês de amostragem (dois meses antes), os seis meses anteriores ao mês de amostragem (seis meses antes), os 12 meses anteriores ao mês de amostragem (um ano antes).

São necessárias algumas considerações com relação ao estudo populacional de anfíbios. Muitos anuros são noturnos, pequenos, de hábito secreto, e com coloração favorável à camuflagem (Izecksohn e de Carvalho 2001), o que os torna de difícil captura por meio de busca visual. A maioria das espécies registradas durante o monitoramento foi encontrada somente quando em atividade reprodutiva, agregada no entorno de corpos d'água ou em coros de machos emitindo vocalizações de anúncio na tentativa de atrair fêmeas e repelir outros machos, comportamento conhecido para anuros em geral (Gerhardt e Huber 2002, Wells 2007). Por outro lado, algumas espécies foram encontradas mais frequentemente em silêncio e/ou fora de agregados reprodutivos, como *Haddadus binotatus*, *Leptodactylus latrans* e *Nyctimantis brunoi*, e seus registros ao longo do monitoramento puderam ser interpretados como indicadores de flutuação populacional. Desse modo, as análises de variação temporal da taxa de crescimento em anfíbios foram feitas considerando apenas as populações dessas três espécies.

### 11.2.3.3 Correlações entre flutuações populacionais das espécies

Para avaliar se espécies filogeneticamente mais próximas ou espécies que ocupam o mesmo ambiente tendem a apresentar correlação em suas abundâncias, foram calculados índices de correlação de Spearman entre as abundâncias das espécies da herpetofauna (anfíbios e répteis) e de mastofauna (roedores e marsupiais), dentro e entre formações. Não foi avaliada a correlação entre as espécies da mastofauna e as espécies da herpetofauna porque as campanhas não foram simultâneas entre esses grupos.

Para avaliar os fatores que influenciam a flutuação das populações de cada espécie em cada ambiente, utilizamos uma abordagem de seleção de modelos lineares generalizados com base no critério Akaike de informação (AIC) (Burnham e Anderson 2002). De forma a incluir o efeito das variáveis dependentes de densidade, foi avaliado também o papel da abundância da espécie na campanha anterior. A variável resposta utilizada para cada espécie foi a taxa de crescimento populacional ( $r$ ), e como variáveis preditoras foram utilizadas as variáveis climáticas do mês de amostragem, as variáveis climáticas com atraso de 30 dias e a abundância da espécie na campanha anterior. Os modelos foram gerados utilizando a função *dredge* do pacote *MuMIn*, que avalia todas as combinações lineares de variáveis preditoras, incluindo um modelo nulo composto apenas pelo intercepto (Barton e Barton 2013). Todos os modelos seguiram a distribuição de Poisson e foram compostos por até duas variáveis preditoras. Desse modo, foram avaliados 190 modelos para cada espécie. Foram considerados verossímeis todos os modelos com delta AIC menor do que quatro, quando esse intervalo não incluía o modelo nulo. Posteriormente, foi realizada uma ponderação entre os modelos mais verossímeis (*model averaging*), utilizando a função *model.avg*, para estimativa dos coeficientes de regressão de cada variável preditora. Todas as análises foram realizadas no ambiente e programação R (R Core Team 2019).

A décima campanha de amostragem de mamíferos, realizada em agosto de 2013, foi removida das seleções de modelos porque não existem dados climáticos disponíveis para o período. A campanha de maio de 2015 (campanha 20) também foi removida, pois só houve amostragem na FAC. A campanha 21 foi a primeira depois do intervalo de amostragem entre os anos de 2015 e 2016 e, portanto, foi usada apenas para o cálculo da taxa de crescimento da campanha seguinte e como a variável dependente de densidade nas coletas de mamíferos.

#### 11.2.4 Influência da Seca sobre a Dinâmica e a Sincronia das Populações

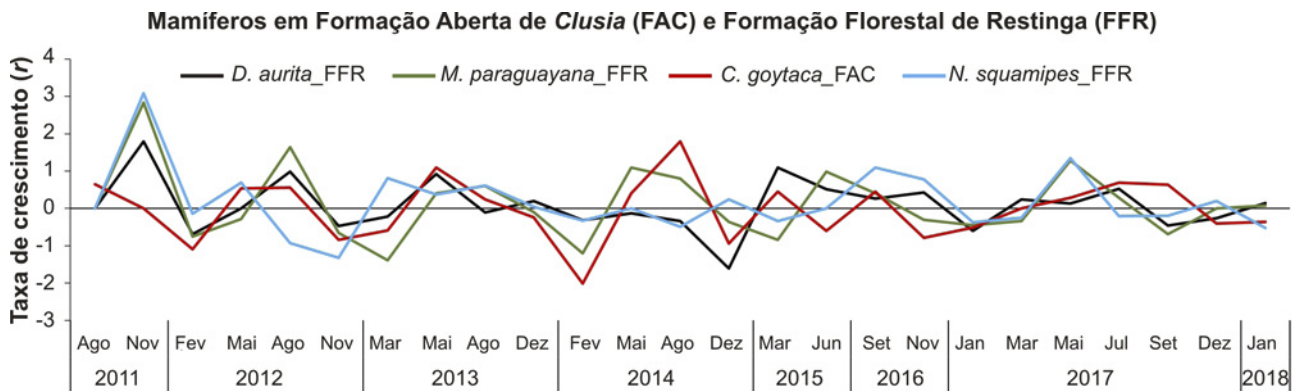
Como já apresentado no capítulo 9, durante o ano de 2014 foi identificada uma estiagem prolongada na região de estudo. De modo a investigar se esse fenômeno influenciou a sincronia das populações de tetrápodos, foi realizada uma análise de correlação de Spearman entre as taxas de crescimento das espécies em três períodos diferentes. Para pequenos mamíferos foi possível realizar a análise para um período anterior à estiagem (agosto de 2011 até maio de 2013), durante a estiagem (dezembro de 2013 a junho de 2015) e posterior à estiagem (setembro de 2016 a janeiro de 2018). Para anfíbios e répteis, a divisão foi feita de forma distinta porque não houve amostragem anterior à estiagem durante um período suficiente para a análise, mas foi realizada amostragem por mais tempo em relação aos mamíferos. Assim, foi considerado um período durante a estiagem (fevereiro de 2014 a maio de 2015), imediatamente posterior à estiagem, tratado de agora em diante como pós-estiagem (setembro de 2015 a março de 2017), e um último período aqui tratado como recuperação (junho de 2017 a setembro de 2018).

### 11.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 11.3.1 Dinâmicas Populacionais

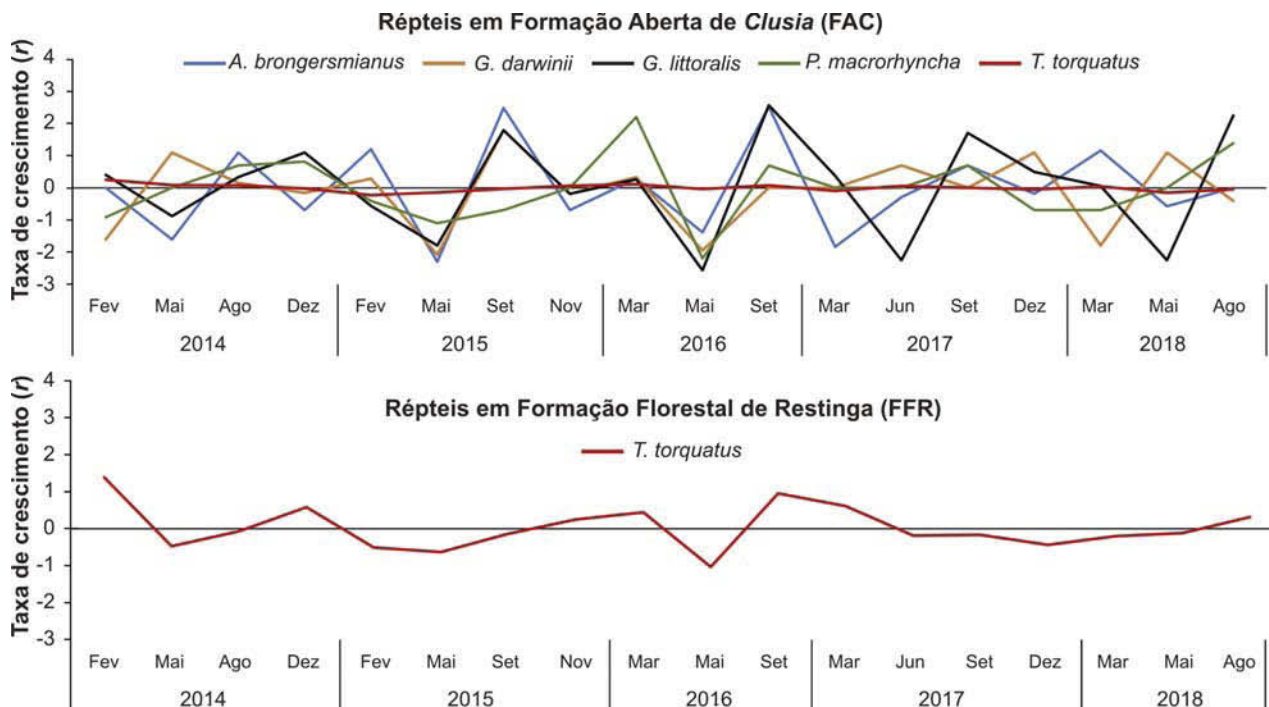
Os padrões de variação temporal na taxa de crescimento populacional ( $r$ ) foram diferentes para répteis, anfíbios e mamíferos. De maneira geral, para os mamíferos, houve crescimento populacional entre maio e agosto, e decréscimo entre novembro e março, com sincronia entre espécies na maior parte do tempo (figura 11.1). As taxas mais extremas de crescimento foram observadas em *Marmosa paraguayana* ( $r = 2,83$ ) e *Nectomys squamipes* ( $r = 3,09$ ), seguidas de *Cerradomys goytaca*, que apresentou sua maior oscilação em 2014. Já o gambá *Didelphis aurita* apresentou taxa de crescimento menos variável dentre os mamíferos, e, após 2014, sua população apresentou mais taxas positivas do que negativas de crescimento (figura 11.1).





**FIGURA 11.1** Taxa de crescimento populacional ( $r$ ) de pequenos mamíferos entre agosto de 2011 e janeiro de 2018 na FFR e na FAC do PNRJ.

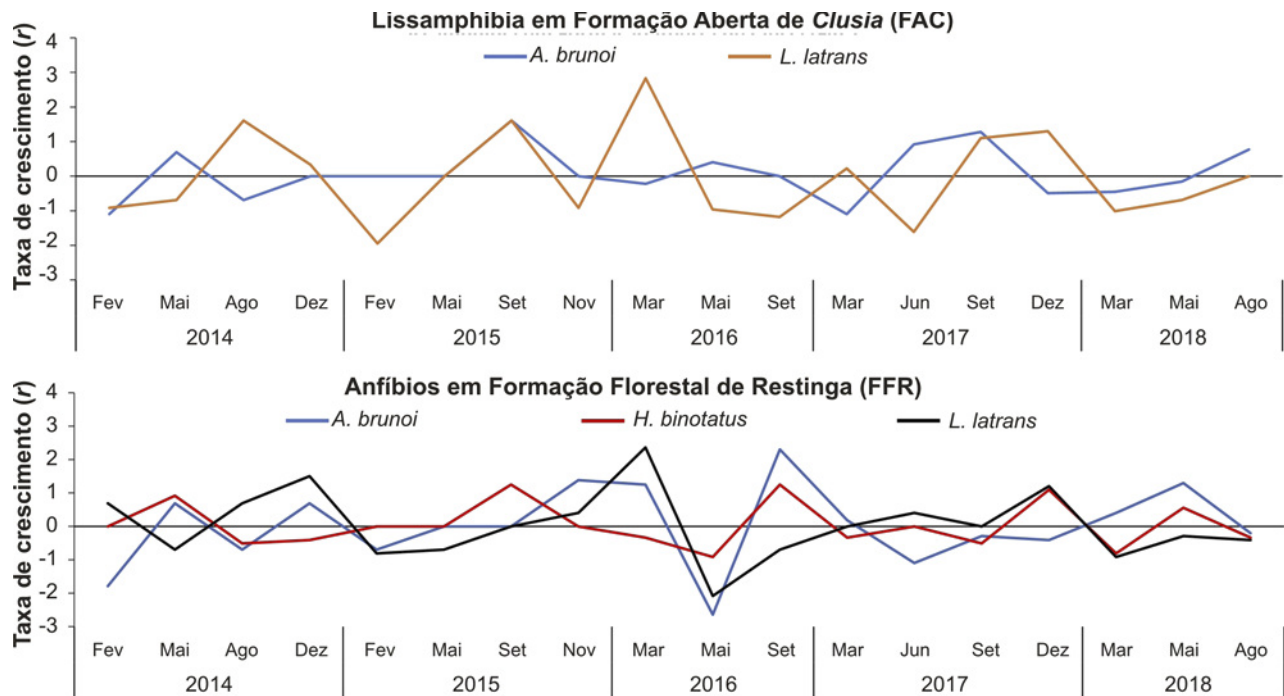
Os répteis apresentaram variação no período de crescimento populacional das espécies, com alguns anos mais sincrônicos (2015 e 2016), quando as populações apresentaram maiores taxas de crescimento em setembro ( $r = 2,48-2,56$ ), e outros assincrônicos (2014, 2017 e 2018), nos quais não é possível identificar um período de crescimento comum das populações (figura 11.2). Entretanto, observando a série temporal completa analisada, conclui-se que o padrão predominante de flutuação populacional dos répteis, ao contrário dos mamíferos, parece ser assincrônico. *Tropidurus torquatus* apresentou a taxa de crescimento mais estável dentre os répteis, especialmente na FAC.



**FIGURA 11.2** Taxa de crescimento populacional ( $r$ ) de répteis entre fevereiro de 2014 e agosto de 2018 na formação aberta de *Clusia* (FAC, gráfico superior) e na formação florestal de Restinga (FFR, gráfico inferior).

Os anfíbios apresentaram um padrão geral assincrônico de atividade reprodutiva, com poucas exceções (figura 11.3). Na FAC, todas as populações apresentaram redução na atividade reprodutiva em fevereiro de 2014. Posteriormente, em setembro de 2015, todas as populações de anfíbios da FAC

apresentaram aumento na atividade reprodutiva. As populações de anfíbios da FAC apresentaram nova sincronia em março e maio de 2018, quando reduziram sua atividade reprodutiva novamente. As populações de anuros, estudadas na FFR, apresentaram sincronia apenas em maio de 2016, quando todas apresentaram decréscimo na atividade reprodutiva.



**FIGURA 11.3** Taxa de crescimento populacional ( $r$ ) de anfíbios ao longo do tempo, gráfico superior, FAC, gráfico inferior, FFR.

As análises de correlação entre as taxas de crescimento populacional das espécies não revelaram coesão filogenética ou ambiental consistente para nenhum grupo. Foram detectadas poucas correlações significativas entre espécies de um mesmo grupo taxonômico ou entre espécies habitando mesma formação (tabelas 11.1 e 11.2). O número de correlações significativas entre espécies de habitats diferentes foi igual ao encontrado entre espécies no mesmo habitat para anfíbios, e maior entre espécies de habitats diferentes para répteis (tabela 11.1). Para os mamíferos houve apenas uma correlação significativa a mais entre espécies da mesma formação que entre espécies de formações diferentes (tabela 11.2). O grande número de correlações não significativas e a falta de um padrão filogenético ou ambiental indicam que as respostas populacionais à variação ambiental são idiossincráticas ao longo de todo o período de estudo, contrariando a hipótese inicial.

**TABELA 11.1** Correlação de Spearman entre as taxas de crescimento populacional (*r*) das espécies da herpetofauna em cada campanha de amostragem na FAC e na FFR. Em negrito são apresentadas as correlações significativas, com  $p < 0,05$ . O nome das espécies foi abreviado nas colunas, mas segue a mesma ordem dos nomes nas linhas, tendo início a partir da segunda espécie (*Leptodactylus latrans*) e finalizando com *Tropidurus torquatus*

			Anfíbios					Répteis				
			FAC		FFR			FAC				FFR
			<i>L.l.</i>	<i>N.b.</i>	<i>H.b.</i>	<i>L.l.</i>	<i>N.b.</i>	<i>G.d.</i>	<i>G.l.</i>	<i>P.m.</i>	<i>T.t.</i>	<i>T.t.</i>
Lissamphibia	FAC	<i>N. brunoi</i>	-0,11	-0,04	0,13	-0,3	0,07	0,15	0,03	0,1	-0,08	-0,36
		<i>L. latrans</i>		0,1	0,08	<b>0,61</b>	-0,02	0,29	0,4	0,34	0,05	0,21
	FFR	<i>N. brunoi</i>		°	0,31	0,04	-0,03	0,15	0,17	0,44	0,14	0,36
		<i>H. binotatus</i>	°	°	°	0,05	0,11	<b>0,58</b>	0,14	-0,14	-0,02	0,06
		<i>L. latrans</i>		°		°	-0,01	0,31	0,31	0,42	0,35	<b>0,54</b>
Reptilia	FAC	<i>A. bronngersmianus</i>		°	°	°	0,24	<b>0,52</b>	0,2	0,22	0,19	
		<i>G. darwinii</i>		°		°		0,05	0,23	-0,01	-0,03	
		<i>G. littoralis</i>		°		°			0,43	0,18	<b>0,6</b>	
		<i>P. macrorhyncha</i>	°	°	°	°	°	°	°	0,29	<b>0,55</b>	
	FFR	<i>T. torquatus</i>	°	°	°	°	°	°	°	°	0,43	

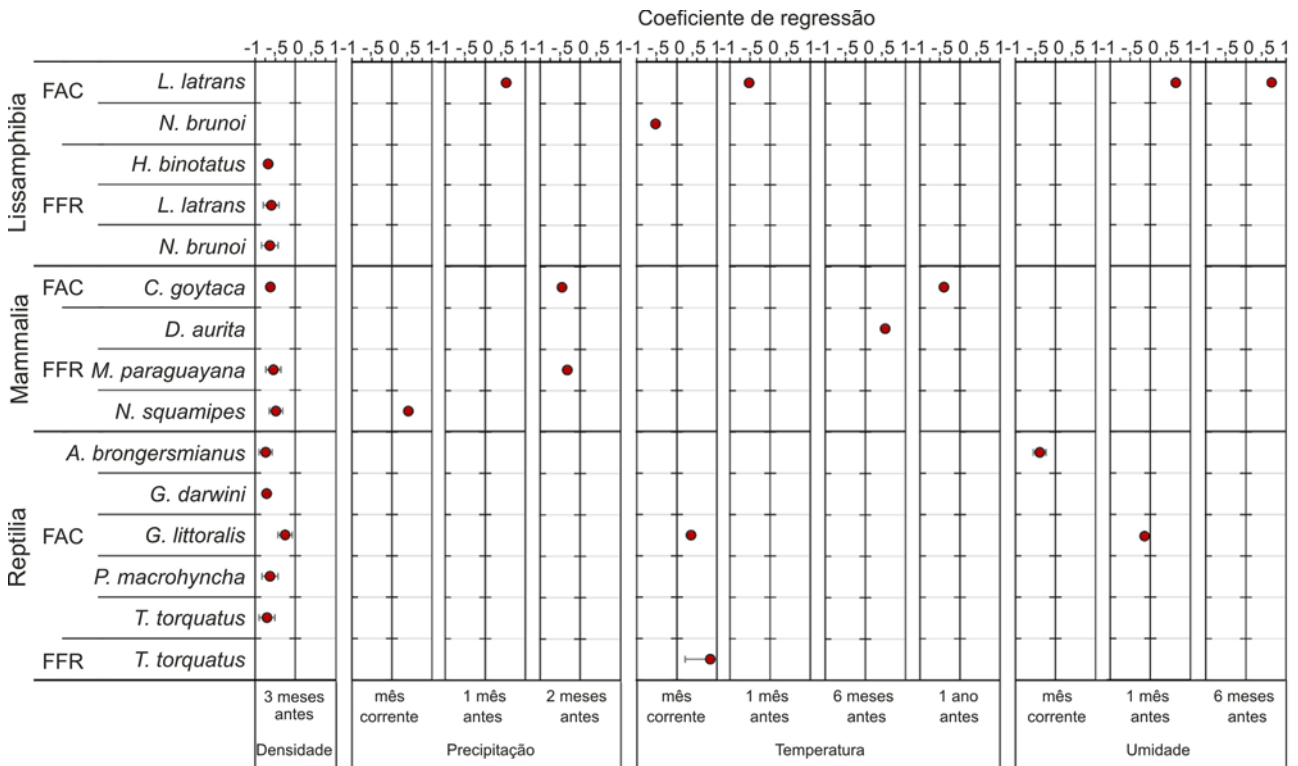
**TABELA 11.2** Correlação de Spearman entre as abundâncias das espécies de mamíferos em cada campanha de amostragem na FAC e FFR. Valores significativos ( $p < 0,05$ ) são mostrados em negrito

			FFR		FAC
			Didelphimorphia	Rodentia	
Ambiente	Ordem		<i>M. paraguayana</i>	<i>N. squamipes</i>	<i>C. goytaca</i>
FFR	Didelphimorphia	<i>D. aurita</i>	<b>0,71</b>	<b>0,40</b>	0,33
		<i>M. paraguayana</i>		0,34	<b>0,46</b>
	Rodentia	<i>N. squamipes</i>			0,02

### 11.3.2 Fatores Ambientais Determinantes das Dinâmicas Populacionais

Os modelos lineares que melhor se ajustaram aos dados indicaram que a abundância ou densidade do trimestre anterior à campanha foi o fator mais influente para o crescimento populacional da maioria dos táxons, uma vez que 11 dentre as 15 populações analisadas foram reguladas negativamente por esse parâmetro (figura 11.4). Essa regulação negativa tem sido interpretada como um indicativo de que fatores endógenos, tais como competição intraespecífica ou predação, são relevantes para a dinâmica das espécies (Berryman 1989). Nesse caso, a variação na oferta de recursos, por exemplo, pode aumentar ou diminuir a competição intraespecífica e, conseqüentemente, produzir padrões de flutuação populacional dependentes de abundância (Royama 1992, Berryman 2003). Fatores climá-

ticos também foram influentes para as taxas de crescimento de nove das 15 populações monitoradas, embora cada uma tenha respondido a parâmetros diferentes. Mesmo quando sensíveis ao mesmo fator climático, as espécies diferiram na temporalidade das respostas (figura 11.4). Os poucos fatores climáticos que determinaram respostas na mesma temporalidade em mais de duas populações foram a precipitação dois meses antes da campanha, a temperatura no mês corrente e a umidade no mês anterior.



**FIGURA 11.4** Coeficientes de regressão ( $\beta \pm$  erro-padrão) representando influências negativas e positivas das variáveis predictoras nas taxas de crescimento populacional das espécies de anfíbios (Lissamphibia), mamíferos (Mammalia) e répteis (Reptilia) do PNRJ.

Dentre os anfíbios, as populações da FAC foram suscetíveis a um maior número de fatores climáticos do que as populações da FFR (figura 11.4). Esse padrão é esperado, pois a FAC apresenta condições mais variáveis de umidade e temperatura que a FFR. *Leptodactylus latrans* foi a espécie na FAC com o maior número de variáveis climáticas, influenciando sua taxa de crescimento (figura 11.4). Já *N. brunoi* apresentou somente a temperatura do mês corrente como principal preditora de flutuação populacional, exercendo um efeito negativo na abundância dessa espécie arborícola (figura 11.4). O controle da temperatura corporal em anfíbios dá-se por meio de mecanismos comportamentais, como no caso de deslocamento entre mosaicos térmicos, ou fisiológicos, como a evapotranspiração (Stebbins e Cohen 1995). No caso específico do controle térmico por evapotranspiração, é esperado que espécies com menor permeabilidade cutânea apresentem um controle da temperatura corporal menos eficiente que espécies com peles mais permeáveis (Wygoda 1989). *Nyctimantis brunoi* é um hílideo arborícola pertencente a uma subfamília conhecida por apresentar baixa permeabilidade cutânea.

A dependência de poças para a reprodução (Haddad et al 2013) pode explicar por que a precipitação tardia (um mês antes) e a umidade tardia (um mês e seis meses antes) exerceram efeitos positivos na taxa de crescimento das populações de *L. latrans*. Embora *N. brunoi* também dependa de poças para a reprodução (Haddad et al. 2013), essa espécie apresenta duas características que possibilitam menor dependência de água para sobrevivência. *N. brunoi* apresenta comportamento fragmótico e co-ossificação na região do crânio (vide discussão em Blotto et al 2020). O comportamento fragmótico permite que menos água seja perdida por dessecação quando o indivíduo está abrigado em bromélias, em comparação a quando está exposto (Andrade & Abe, 1997). Adicionalmente, a cabeça, co-ossificada, é menos permeável à dessecação que o restante do corpo (Andrade & Abe, 1997). Desse modo, é esperado que essa espécie apresente fisiologia reprodutiva e crescimento populacional mais sensíveis à temperatura ambiental que à precipitação ou à umidade.

Dentre os mamíferos, o gambá *Didelphis aurita* foi a única espécie que não apresentou influência da abundância em sua flutuação populacional (figura 11.4), provavelmente por ser também o único mamífero que apresentou uma tendência positiva de crescimento ao longo da maior parte do período de monitoramento. Por outro lado, a temperatura seis meses antes da campanha influenciou positivamente o crescimento populacional de *D. aurita*. Conforme discutido no capítulo 9, é provável que o aumento gradual da temperatura ao longo do período de estudo tenha criado condições mais favoráveis para sobrevivência e reprodução de *D. aurita*, tais como maior disponibilidade de folhigo para forrageio e abrigo. A temporalidade de seis meses para resposta populacional de *D. aurita* a fatores ambientais e populacionais também foi obtida por Brigatti et al. (2016), que testaram diversos tempos de resposta da taxa de crescimento populacional a fatores dependentes de densidade. Todas as outras espécies de mamíferos apresentaram taxas de crescimento influenciadas tanto pela abundância como por diferentes parâmetros climáticos com diferentes tempos de resposta. A precipitação nos últimos dois meses antes da campanha foi o único parâmetro climático que influenciou mais de uma espécie com a mesma temporalidade e mesma direção. Nesse caso, *Cerradomys goytaca* e *Marmosa paraguayana* responderam negativamente ao incremento bimestral de chuvas. Ambas as espécies apresentaram declínio populacional mais acentuado durante as estações chuvosas (novembro a abril) e crescimento nas estações secas dos anos (maio a outubro) (figura 11.1), um padrão recorrente em várias espécies de pequenos mamíferos em climas sazonais da Mata Atlântica (da Fonseca e Kierulff 1989, Lemos e Gonçalves 2015). Por outro lado, *Cerradomys goytaca* respondeu negativamente também a temperaturas mais elevadas de um ano atrás antes, da campanha. Esse resultado é esperado devido à restrição de *C. goytaca* à FAC, um ambiente que, por possuir menor cobertura vegetal e solo arenoso, oferece maior exposição a temperaturas extremas. Outro resultado esperado foi a resposta positiva de *Nectomys squamipes* ao incremento de chuvas no mês da campanha, tendo em vista a preferência dessa espécie por ambientes mais úmidos e brejosos (Ernest e Mares 1986, Prevedello et al. 2010).

Estudos populacionais de pequenos mamíferos em ambientes áridos ou sazonais indicam que a variação climática regula a oferta de recursos dependentes de precipitação (plantas e insetos) que, conseqüentemente, resultariam em oscilações populacionais nas espécies consumidoras destes recursos (Previtali et al. 2009, Meserve et al. 2011, Mason-Romo et al. 2018). Batista (2018), de fato, demonstrou que as plantas da FAC com frutificação concentrada no inverno são as que mais contribuem com recursos alimentares para *C. goytaca*. Portanto, é possível que a temperatura e a precipitação, além de interferirem diretamente na fisiologia das espécies de pequenos mamíferos, regulem também a fenologia de recursos alimentares aos pequenos mamíferos, gerando respostas populacionais tanto a processos dependentes de densidade como a fatores extrínsecos, como o clima.

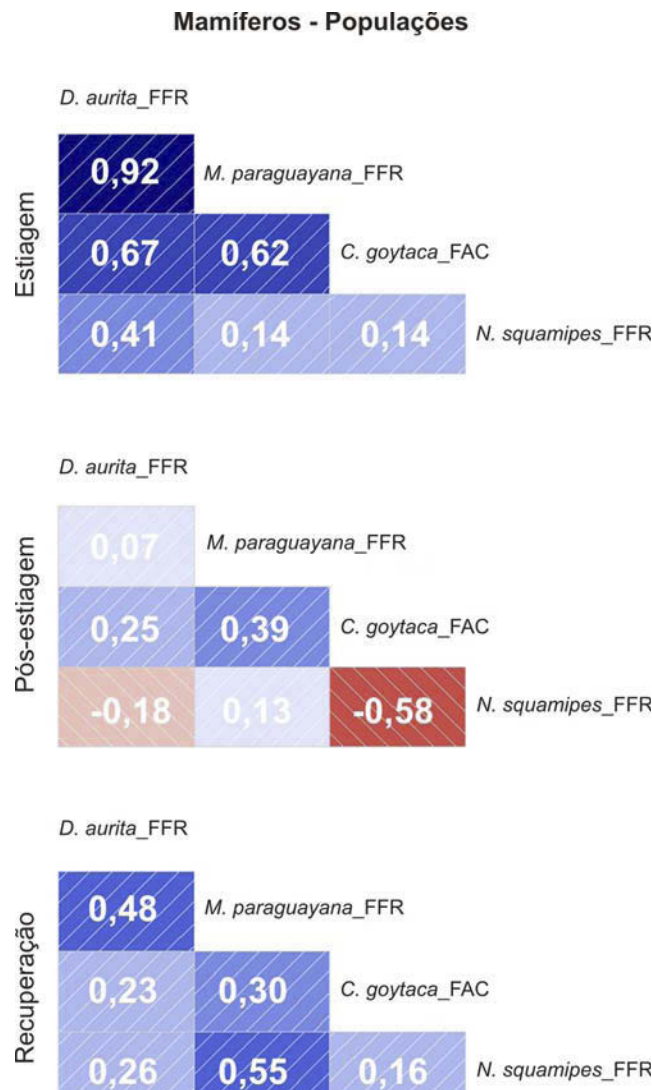
Para os répteis, a abundância representou o principal fator, influenciando a flutuação populacional. Os fatores climáticos de umidade e temperatura foram importantes para a dinâmica populacional de somente três das populações estudadas: *A. brongersmianus* e *G. littoralis*, na FAC, e *T. torquatus*, na FFR (figura 11.4). De forma geral, a temperatura é um fator importante para aspectos da história natural de répteis, particularmente dos lagartos, pois mudanças nessa variável podem alterar o ciclo de atividades desses animais, influenciando em sua taxa de sobrevivência e fecundidade (Adolph e Porter 1993, Meiri et al. 2013). Contudo, somente *G. littoralis* da FAC e *T. torquatus* da FFR apresentaram influência significativa da temperatura em suas dinâmicas populacionais. Espécies de lagartos de ambientes áridos e semiáridos (como é o caso principalmente da FAC da restinga de Jurubatiba), em geral, apresentam temperaturas corporais mais altas do que espécies que habitam ambientes florestados, as quais são termoconformadoras e estão ativas em temperaturas mais baixas (Kohlsdorf e Navas 2006). Espécies termoconformadoras são mais susceptíveis ao aumento da temperatura por apresentarem temperaturas corporais mais baixas quando estão em atividade e por serem intolerantes a temperaturas mais altas (Huey et al. 2009). O fato de as espécies de répteis aqui analisadas na FAC estarem em um ambiente mais árido e, portanto, tolerarem temperaturas relativamente mais altas, pode explicar a baixa influência das variáveis térmicas no padrão de flutuação populacional desses táxons. É importante também chamar atenção de que a espécie com maior número de capturas, *Tropidurus torquatus*, que apresenta elevada abundância na área de estudo durante todo o ano, respondeu à temperatura apenas no ambiente florestal (FFR), onde sua abundância é baixa. Na formação aberta (FAC), onde sua densidade é alta, a espécie não apresentou resposta significativa a nenhuma das variáveis climáticas analisadas. Isso pode ser explicado porque esta espécie, além de apresentar temperaturas corpóreas médias altas, aumenta o grau de termorregulação ativa – por meio de mecanismos comportamentais – conforme a elevação da temperatura do ambiente, de forma que sua temperatura corpórea não aumente excessivamente prejudicando seu metabolismo (Kiefer et al. 2005, 2007).

Kearney et al. (2009) argumentam que o principal desafio para a termorregulação de animais ectotérmicos terrestres frente às alterações climáticas é a manutenção de temperaturas corporais que não sejam tão altas a ponto de prejudicar seu padrão de atividades, principalmente nas regiões tropicais ou extremamente áridas. Isso implica que alterações na disponibilidade de cobertura vegetal, e consequentemente na umidade e na temperatura do ar, são cruciais para a permanência ou desaparecimento desses táxons nessas regiões (Kearney et al. 2009, Le Galliard et al. 2012). Outro aspecto é que a diminuição da umidade do ar pode influenciar o padrão de atividade de lagartos, diminuindo o tempo de atividades de forrageamento ou termorregulação (Lorenzon et al. 1999, Marquis et al. 2008, Le Galliard et al. 2010). Esses fatores podem explicar a alta importância da umidade simultânea aqui encontrada para o padrão de flutuação de algumas das espécies de répteis monitoradas.

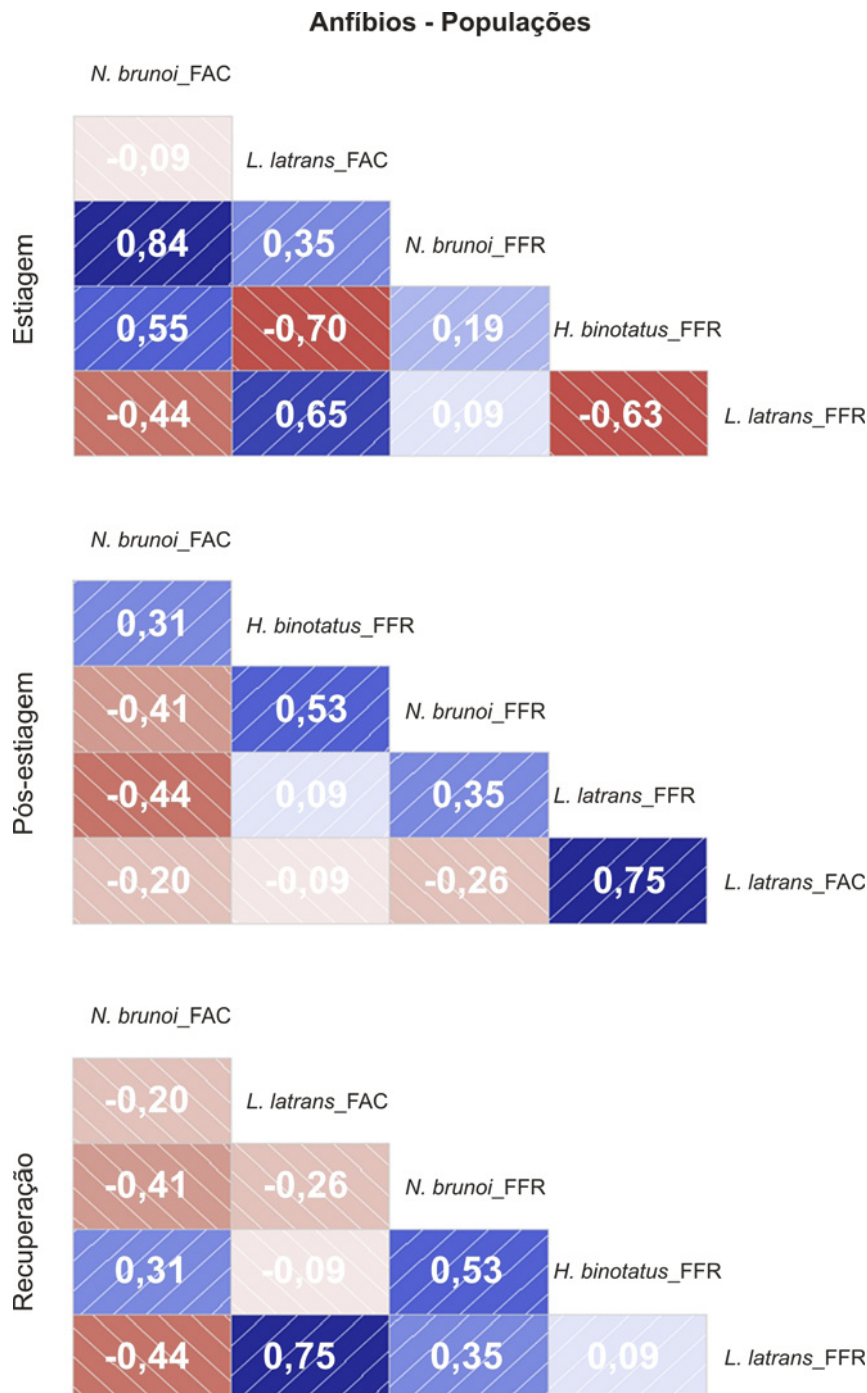
### 11.3.3 Influência da Seca sobre a Dinâmica e a Sincronia das Populações

Ao avaliar a dinâmica populacional das espécies ao longo do tempo, é possível notar impactos diferentes da estiagem de 2014 sobre a taxa de crescimento das espécies. O efeito é mais visível para mamíferos (figura 11.5) e répteis (figura 11.7), porque esses grupos já apresentavam padrões de correlação mais claros entre espécies ao longo de todo o período de estudo. As espécies de pequenos mamíferos estudadas apresentam correlações positivas fortes entre suas taxas de crescimento no período pré-estiagem, exibindo sincronia. Contudo, essas correlações se enfraquecem

ou assumem sinais opostos (positivos e negativos) durante o período de estiagem, caracterizando assincronia em suas flutuações. Após a estiagem, as correlações voltam a ser positivas, e a sincronia é retomada (figura 11.6). Para a herpetofauna não existem dados do período pré-estiagem, mas os répteis, como os mamíferos, apresentam correlações fracas e geralmente positivas no período de estiagem. No período pós-estiagem, as correlações tornam-se mais fortes e todas positivas, e no período de recuperação, as espécies apresentam tanto correlações negativas fracas e fortes quanto positivas fracas e fortes (figura 11.7). Assim, os répteis apresentaram dois períodos de flutuação populacional assincrônicos, entremeados por um período de sincronização das populações que ocorreu nos dois anos posteriores à estiagem (2015 e 2016). Os anfíbios da FAC apresentam padrão de resposta similar à dos répteis, com maior sincronia no período posterior à estiagem, e assincronia nos anos seguintes. Já as espécies de anfíbios da FFR não apresentaram sincronia em nenhum período (figura 11.6).

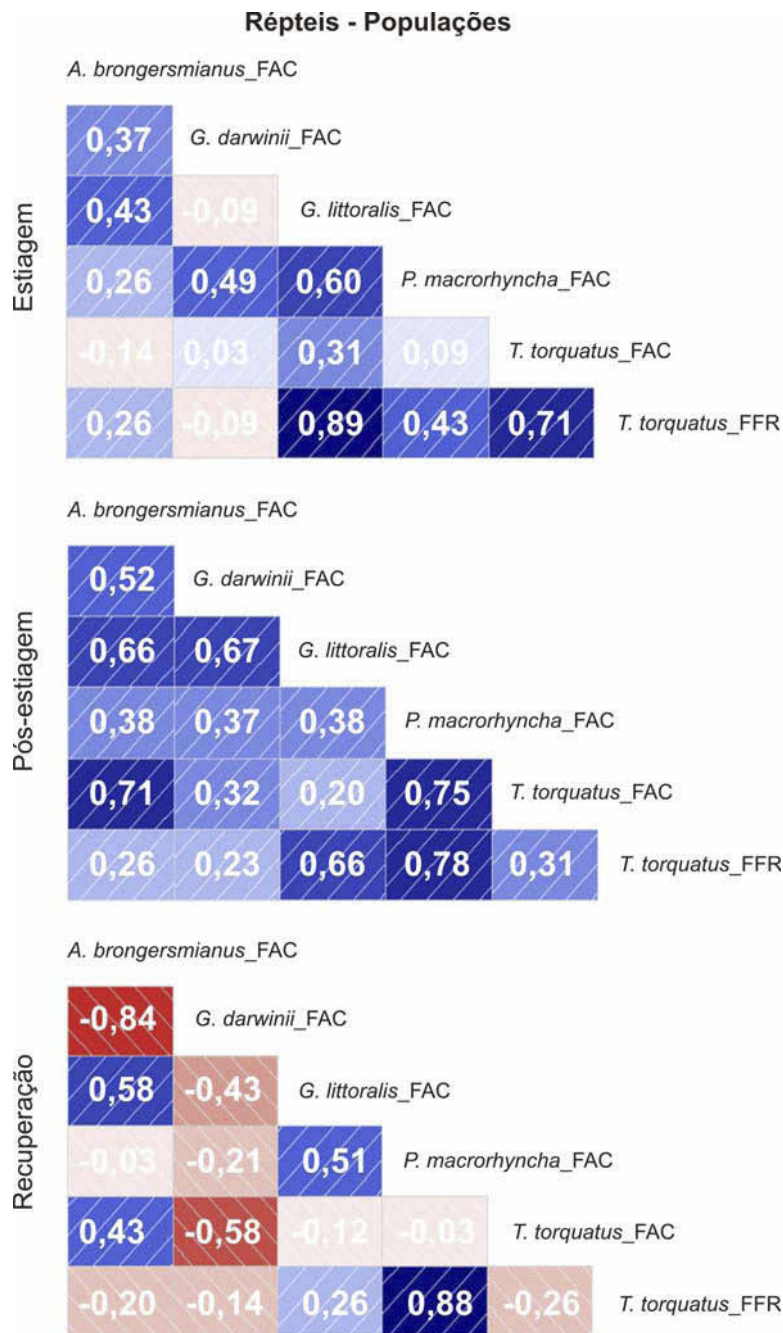


**FIGURA 11.5** Correlação de Spearman entre as taxas de crescimento R das populações de mamíferos de FAC e FFR em cada período: pré-estiagem (ago./2011 a maio/2013), estiagem (dez./2013 a jun./2015) e pós-estiagem (set./2016 a jan./2018). Vermelho representa correlações negativas e azul correlações positivas. Tons mais escuros e com asterisco representam correlações mais fortes.



**FIGURA 11.6** Correlação de Spearman entre as taxas de crescimento  $r$  das populações das espécies de anfíbios de FAC e FFR em cada período: estiagem (fev./2014 a maio/2015), pós-estiagem (set./2015 a mar./2017) e recuperação (jun./2017 a set./2018). Vermelho representa correlações negativas e azul correlações positivas. Tons mais escuros representam correlações mais fortes.





**FIGURA 11.7** Correlação de Spearman entre as taxas de crescimento R das populações das espécies de répteis de FAC e FFR em cada período: estiagem (fev./2014 a maio/2015), pós-estiagem (set./2015 a mar./2017) e recuperação (jun./2017 a set./2018). Vermelho representa correlações negativas e azul correlações positivas. Tons mais escuros representam correlações mais fortes.

Fatores limitantes exógenos como o clima são uma das causas que podem levar à sincronia espacial de populações observada na maioria dos táxons após a estiagem. A sincronia espacial refere-se a mudanças simultâneas na abundância ou atividade reprodutiva de populações geograficamente disjuntas. Esse fenômeno foi documentado tanto para populações de uma mesma espécie quanto para populações de espécies diferentes de diversos táxons (ver revisão de Liebhold et al. 2004). Sincroniza-

ções de flutuação populacional podem ser ocasionadas por perturbações ambientais estocásticas causadas por fatores extrínsecos, sendo esse fenômeno denominado como efeito Moran (Ranta et al. 1997, Hudson e Cattadori 1999, Liebhold et al. 2004, Raimondo et al. 2004). Isso pode ocorrer particularmente em populações que compartilham uma estrutura comum densidade-dependente (Moran 1953, Ranta et al. 1995, Greenville et al. 2016), como demonstrado pelos resultados do presente estudo para a maioria dos grupos. Eventos climáticos em diferentes escalas, e que afetam populações de um mesmo ou diferentes táxons, são exemplos desse fenômeno (Post e Forchhammer 2002, Weatherhead et al. 2002). Esses podem causar sincronismo interespecífico em populações sintópicas, mesmo que as espécies envolvidas não possuam interações tróficas diretas. Dessa forma, várias populações poderiam responder simultaneamente a alterações climáticas (Post e Forchhammer 2002, Liebhold et al. 2004). Em regiões áridas, alterações em escala regional, como uma sequência intensa de chuvas ou um período mais prolongado de seca, podem afetar diferentes populações de forma similar (Greenville et al. 2016). Embora a sincronia intraespecífica também possa ser causada por dispersão, é pouco provável que esse processo cause a sincronia interespecífica observada entre táxons filogenética e ecologicamente diversos como os aqui estudados (Liebhold et al. 2004). Com base no exposto acima, o período de estiagem no ano de 2014 parece ter ocasionado a sincronização da flutuação populacional das espécies de tetrápodos nas formações aqui estudadas.

Outra influência da grande estiagem, observada especialmente nos mamíferos, foi que em nenhum momento após a estiagem foram identificadas taxas de crescimento tão grandes quanto aquelas anteriores à estiagem. Esse resultado sugere que o impacto da estiagem sobre as populações de pequenos mamíferos foi forte. Esse impacto não pôde ser avaliado para os grupos da herpetofauna pela falta de dados anteriores à estiagem, mas é notável que répteis e anfíbios exibiram taxas de crescimento após a estiagem tão grandes quanto aquelas de mamíferos antes da estiagem. Esse resultado indica que o impacto da seca prolongada de 2014 deve ter sido menor para a herpetofauna que para os mamíferos avaliados, uma vez que as espécies de anfíbios e répteis já exibem sinais claros de recuperação de suas taxas de crescimento. Particularmente para os répteis, outro indício dessa recuperação do período de estiagem é a retomada do padrão assincronico de flutuação populacional após um período de sincronia. A sincronização entre populações de táxons díspares, como os tetrápodos analisados aqui, é importante do ponto de vista da conservação, dado que esse fenômeno pode aumentar o risco de extinção dessas populações em relação àquelas que variam assincronicamente e apresentam respostas populacionais mais idiossincráticas (Weatherhead et al. 2002).

#### 11.4 CONCLUSÃO

As flutuações populacionais dos mamíferos, anfíbios e répteis do PNRJ estudadas não apresentaram sincronia entre espécies filogeneticamente próximas ou entre espécies que ocupam o mesmo ambiente. As flutuações populacionais da maioria dos táxons exibiram uma forte regulação densidade-dependente negativa e uma influência menor dos fatores climáticos. Dentre os fatores climáticos, a temperatura máxima e a umidade destacaram-se como os preditores mais influentes das taxas de crescimento populacional, especialmente em populações da FAC, possivelmente por regularem a disponibilidade de recursos e a fisiologia das espécies em um ambiente mais árido que a FFR. Embora variação em parâmetros climáticos não seja um bom preditor, períodos prolongados de estiagem, como o registrado em 2014, impactam as populações, alterando o nível de sincronia das espécies. Os pequenos mamíferos representaram o grupo mais fortemente afetado pela estiagem prolongada e não recuperaram até o final do estudo as taxas de crescimento exibidas no início do monitoramento.

## AGRADECIMENTOS

Somos gratos aos inúmeros estagiários e estudantes de iniciação científica e pós-graduação que auxiliaram nos trabalhos de campo ao longo dos anos, às agências de fomento CAPES, FAPERJ e CNPq pelas bolsas de estudo e de pesquisa concedidas, à gestão do PNRJ pelo apoio às pesquisas com anfíbios, répteis e mamíferos no PNRJ, e finalmente ao PELD/CNPq pelo apoio e financiamento contínuo das pesquisas no Sítio RLaC.

## REFERÊNCIAS

- Adolph, S. C., & Porter, W. P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142(2), 273-295.
- Andrade, D. V., & Abe, A. S. 1997. Evaporative water loss and oxygen uptake in two casque-headed tree frogs, *Aparasphenodon brunoi* and *Corythomantis greeningi* (Anura, Hylidae). *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.*, 118(3), 685-689.
- Angilletta, M. J. et al. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. – *J. Therm. Biol.* 27: 249-268.
- Araujo, D. S. D. et al. 2004. Flora e estrutura de comunidades na Restinga de Jurubatiba-Síntese dos conhecimentos com enfoque especial para a Formação Aberta de *Clusia*. – *Pesqui. longa duração na Restin. Jurubatiba Ecol. história Nat. e Conserv.* Rima Ed. São Carlos, Bras. in press.
- Barton, K. e Barton, M. K. 2013. Package ‘MuMIn.’ – Version 1: 18.
- Batista, S. G. B. 2018. Respostas populacionais de *Cerradomys goytaca* Tavares, Pessôa e Gonçalves, 2011 (Rodentia: Cricetidae) à oferta de recursos frutíferos na formação aberta de *Clusia* da Restinga de Jurubatiba.
- Berryman, A. A. 1989. The conceptual foundations of ecological dynamics. – *Bull. Ecol. Soc. Am.* 70: 230-236.
- Berryman, A. A. 1999. *Principles of population dynamics and their application.* – Stanley Thornes (Publishers).
- Berryman, A. A. 2003. On principles, laws and theory in population ecology. – *Oikos* 103: 695-701.
- Berryman, A. e Turchin, P. 2001. Identifying the density dependent structure underlying ecological time series. – *Oikos* 92: 265-270.
- Blaustein, A. R. et al. 2001. Amphibian breeding and climate change. – *Conserv. Biol.* 15: 1804-1809.
- Blotto, B. L., Lyra, M. L., Cardoso, M. C., Trefaut Rodrigues, M., R. Dias, I., Marciano-Jr, E., & Faivovich, J. 2021. The phylogeny of the casque-headed treefrogs (Hylidae: Hyliinae: Lophohylini). *Cladistics*, 37(1), 36-72.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in Reptiles, A Factor in Evolution. – *Evolution* (N. Y). 3: 195-211.
- Brigatti, E. et al. 2016. Detecting and modelling delayed density-dependence in abundance time series of a small mammal (*Didelphis aurita*). – *Sci. Rep.* 6: 19553.
- Burnham, K. e Anderson, D. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: a practical information-theoretic approach.* – Springer.
- Caris, E. P. et al. 2013. Vegetation cover and land use of a protected coastal area and its surroundings, southeast Brazil. – *Rodriguésia*, 64 (4): Dec 2013. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000400006>.

- Carmo, L. F. et al. 2019. Amphibians of the Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, a sandy coastal environment in southeastern Brazil. – *Biota Neotrop.* 19: e20190727.
- Cechin, S. Z. e Martins, M. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. – *Rev. Bras. Zool.* 17: 729-740.
- da Fonseca, G. A. B. e Kierulff, M. C. M. 1989. Biology and Natural History of Brazilian Atlantic forest small mammals. – *Bull. Florida State Museum* 34: 99-152.
- Davis, E. e Walsh, K. 2018. WWF Report Reveals Staggering Extent of Human Impact on Planet. – WWF Press Releases
- DeBlase, A. F. e Martin, R. E. 1981. A manual of mammalogy with keys to families of the World. – Wm. C. Brown Company Publishers.
- Dickman, C. R. et al. 1999. Long-term dynamics of rodent populations in arid Australia: The influence of rainfall. – *Wildl. Res.* 26: 389-403.
- Ernest, K. A. e Mares, M. A. 1986. Ecology of *Nectomys squamipes*, the neotropical water rat, in central Brazil: home range, habitat selection, reproduction and behaviour. – *J. Zool. Londres* 210: 599-612.
- Flexor, J. et al. 1984. Gênese dos cordões litorâneos da parte central da costa brasileira. – In: Lacerda, L. et al. (eds), *Restingas: origem, estrutura, processos*. CEUFF, pp. 35-45.
- Forchhammer, M. C. et al. 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. – *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 265: 341-350.
- Gerhardt, H. C. e Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions*. – University of Chicago Press.
- Gerkema M. P., Davies WIL, Foster R. G., Menaker M., Hut R. A. 2013 The nocturnal bottleneck and the evolution of activity patterns in mammals. *Proc. R. Soc. B.* 280: 20130508. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0508>
- Gilg, O. et al. 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. – *Glob. Chang. Biol.* 15: 2634-2652.
- Gonçalves, P. R. et al. Pequenos mamíferos não voadores do Parque Nacional Da Restinga de Jurubatiba: 10 anos de estudos e a influência de variações climáticas plurianuais na abundância das espécies. – In: *Mudanças ambientais e o funcionamento dos ecossistemas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba*. in press.
- Greenville, A. C. et al. 2016. Spatial and temporal synchrony in reptile population dynamics in variable environments. – *Oecologia* 182: 475-485.
- Haddad, C. F. et al. 2013. *Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia*. – Anolis books.
- Henriques, R. P. B. et al. 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de carapebus, Rio de Janeiro. – *Rev. Bras. Botânica* 9: 173-189.
- Hudson, P. J. e Cattadori, I. M. 1999. The Moran effect : a cause of population synchrony *Diversitas : an international programme of biodiversity science*. – *Tree* 14: 98-99.
- Huey, R. B. e Stevenson, R. D. 1979. Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms: A Discussion of Approaches Department. – *Am. Zool.* 19: 357-366.
- Huey, R. B. et al. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. – *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276: 1939-1948.

- Hutchinson, G. E. 1948. Circular causal systems in ecology. – *Ann. NY Acad. Sci* 50: 221-246.
- INMET 2019. BDMEP – Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa.
- Izecksohn, E. e Carvalho-e-Silva, S. P. 2001. Anfíbios do município do Rio de Janeiro. – Editora UFRJ.
- Kearney, M. et al. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. – *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106: 3835-3840.
- Keith, D. A. et al. 2008. Predicting extinction risks under climate change: Coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. – *Biol. Lett.* 4: 560-563.
- Kiefer, M. C. et al. 2005. Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: Do body temperatures vary along their geographic range? – *J. Therm. Biol.* 30: 449-456.
- Kiefer, M. C. et al. 2007. Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: An estimate of passive and active thermoregulation in lizards. – *Acta Zool.* 88: 81-87.
- Kohlsdorf, T. e Navas, C. A. 2006. Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropidurinae lizards. – *Evol. Ecol.* 20: 549-564.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. – Harper & Row.
- Le Galliard, J. F. et al. 2010. Cohort variation, climate effects and population dynamics in a short-lived lizard. – *J. Anim. Ecol.* 79: 1296-1307.
- Le Galliard, J. F., Massot, M., Baron, J.-P., & Clobert, J. 2012. Ecological effects of climate change on European reptiles.. In J. F. Brodie, E. S. Post, & D. F. Doak (Eds.), *Wildlife conservation in a changing climate* (pp. 179–203). University of Chicago Press.
- Lemos, H. de M. e Gonçalves, P. R. 2015. Population dynamics of *Cerradomys goytaca* Tavares, Pessôa and Gonçalves, 2011 (Rodentia: Cricetidae), a species endemic to Brazilian coastal sandy plains. – *Oecologia Aust.* 19: 195-214.
- Liebold, A. et al. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 467-490.
- Lorenzon, P. et al. 1999. Effect of water constraint on growth rate, activity and body temperature of yearling common lizard (*Lacerta vivipara*). – *Oecologia* 118: 423-430.
- Marquis, O. et al. 2008. Intergenerational Effects of Climate Generate Cohort Variation in Lizard Reproductive Performance Author(s): Olivier Marquis, Manuel Massot and Jean François Le Galliard Published by: Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL: – *Ecology* 89: 2575-2583.
- Mason-Romo, E. D. et al. 2018. Long-term population dynamics of small mammals in tropical dry forests, effects of unusual climate events, and implications for management and conservation. – *For. Ecol. Manage.* 426: 123-133.
- Meiri, S., Bauer, A. M., Chirio, L., Colli, G. R., Das, I., Doan, T. M., Feldman, A., Castro-Herrera, F., Novosolov, M., Pafilis, P., Pincheira-Donoso, D., Powney, G., Torres-Carvajal, O., Uetz, P. & Van Damme, R. 2013. Are lizards feeling the heat? A tale of ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecology & Biogeography* 22, 834-845.
- Meserve, P. L. et al. 2011. Global climate change and small mammal populations in north-central Chile. – *J. Mammal.* 92: 1223-1235.

- Milsum, J. H. 1968. Positive feedback; a general systems approach to positive/negative feedback and mutual causality. – Pergamon.
- Moran, P. A. P. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. – *Aust. J. Zool.* 1: 291-298.
- Navas, C. A. et al. 2002. Water economy in the casque-headed tree-frog *Corythomantis greeningi* (Hylidae): Role of behaviour, skin, and skull skin co-ossification. – *J. Zool.* 257: 525-532.
- Post, E. e Forchhammer, M. C. 2002. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. – *Nature* 420: 168-171.
- Prevedello, J. A. et al. 2010. Habitat selection by two species of small mammals in the Atlantic Forest, Brazil: Comparing results from live trapping and spool-and-line tracking. – *Mamm. Biol.* 75: 106-114.
- Previtali, M. et al. 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. – *Ecology* 90: 1996-2006.
- R Core Team 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. in press.
- Raimondo, S. et al. 2004. Population synchrony within and among Lepidoptera species in relation to weather, phylogeny, and larval phenology. – *Ecol. Entomol.* 29: 96-105.
- Ranta, E. et al. 1995. Synchrony in population dynamics. – *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 262: 113-118.
- Ranta, E. et al. 1997. Nordic Society Oikos The Moran Effect and Synchrony in Population Dynamics. – *Oikos* 78: 136-142.
- Román-Palacios, C. e Wiens, J. J. 2020. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117: 4211-4217.
- Royama, T. 1992. Analytical Population Dynamics. – Springer Netherlands.
- Sæther, B. E. et al. 2000. Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. – *Science* (80-. ). 287: 854-856.
- Scott, N. e Woodward, B. 2001. Técnicas Estándar para Inventarios y Monitoreos. – Editorial Universitaria de la Patagonia.
- Stebbins, R. C. e Cohen, N. W. 1995. Temperature Characteristics. – In: *A Natural History of Amphibians*. Princeton University Press, pp. 89-100.
- Weatherhead, P. J. et al. 2002. Synchronous variation and long-term trends in two populations of black rat snakes. – *Conserv. Biol.* 16: 1602-1608.
- Wells, K. D. 2007. Anuran vocal communication. – *Ecol. Behav. Amphib.* Univ. Chicago Press. Chicago London: 268-337.
- Wygoda, M. 1989. A Comparative Study of Heating Rates in Arboreal and Nonarboreal Frogs. – *J. Herpetol.* 23: 141-145.
- Zaluar, H. L. T. 1997. Espécies focais e a formação de moitas na restinga aberta de Clusia, Carapebus, RJ. – Unpubl. M. Sc. Diss. Rio Janeiro Ecol. Univ. Fed. do Rio Janeiro in press.