

Aspectos da ecologia de *Marmosa murina* (Linnaeus, 1758) (Mammalia, Didelphimorphia), em uma região de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo

Jenilson Dalmaschio^{1*}
Marcelo Passamani^{1,2}

¹ Escola Superior do Educandário Seráfico São Francisco de Assis
Rua Bernadino Monteiro, 400, 29650-000, Santa Teresa, ES.

² Museu de Biologia Professor Mello Leitão
Av. José Ruschi, 04, 29650-000, Santa Teresa, ES.
E-mail: jdalmaschio@ig.com.br ou jdalmaschio@hotmail.com

* Autor para correspondência

Aceito para publicação em 22/04/2003

Resumo

Aspectos ecológicos de *Marmosa murina* foram estudados de janeiro de 2000 a dezembro de 2001, em uma área de Mata Atlântica, da empresa Samarco Mineração S.A., no município de Anchieta, Espírito Santo. Os animais foram estudados pelo método de captura-marcação-recaptura, com armadilhas dispostas no solo e em galhos de árvores. Um esforço de captura de 3.171 armadilhas-noites resultou em 100 capturas de 40 indivíduos de *M. murina*, sendo que machos e fêmeas foram capturadas em proporções semelhantes. Verificou-se maior número de capturas durante o período de menor pluviosidade, provavelmente devido a um maior deslocamento dos indivíduos à procura de alimento.

Após liberação, os indivíduos fugiram preferencialmente por árvores.

Unitermos: Uso do Habitat, deslocamento, *Marmosa murina*, Mata Atlântica, pluviosidade.

Abstract

Ecological aspects of *Marmosa murina* were verified between January 2000 and December 2001, in an area of the Atlantic Forest of Samarco Mineração S. A., in Anchieta, Espírito Santo. The animals were studied by capture-mark-recapture methods, with open traps on the ground in the branches of the trees. An effort towards capture of 3,171 trap-nights resulted in 100 captures of which 40 were individuals of *M. murina*, presenting a similar proportion between males the females. The majority of captures were during the period of least rainfall, probably owing to the greater movement of the animals in the search for food. After being set free, the individuals' preferential route of escape was via branches of the trees.

Key words: habitat use, movement, *Marmosa murina*, Atlantic Forest, rainfall.

Introdução

O Brasil é o país com a maior diversidade de mamíferos, com cerca de 524 espécies. Destas, 250 ocorrem na Mata Atlântica, sendo 65 endêmicas (Fonseca et al., 1996). Devido a sua localização litorânea, a Mata Atlântica foi a primeira área a ser colonizada e Conseqüentemente devastada (Fonseca, 1989), sendo considerada, dentre as florestas tropicais, como a mais ameaçada do mundo, pela sua alta diversidade e alto grau de endemismo (Mittermeier et al., 1982; Fonseca, 1985; Fonseca e Kierulff, 1989; Stallings, 1989).

Apesar da grande diversidade, aspectos ecológicos das espécies, incluindo marsupiais didelfídeos, permanecem desconhecidos e somente nas últimas décadas alguns estudos foram desenvolvidos (Charles-Dominique et al., 1981; Miles et al., 1981; Fonseca e Kierulff, 1989; Stallings, 1989; Bergallo, 1994; Leite et al., 1994; Passamani, 1995; Palma, 1996; Pires e Fernandez, 1999; Passamani, 2000; Dalmaschio, 2002).

Os marsupiais didelfídeos compreendem um importante componente da fauna de mamíferos ocorrente no Brasil, com cerca de 44 espécies, o que representa 9% da diversidade de mamíferos continentais. Na Mata Atlântica, são reconhecidas 23 espécies de marsupiais (Fonseca et al., 1996), sendo que 11 foram encontradas no estado do Espírito Santo, especialmente na região de Santa Teresa (Passamani et al., 2000). Destas, *Marmosa murina* (Linnaeus, 1758) foi a espécie avaliada neste estudo.

Marmosa murina é uma espécie arborícola, que possui cerca de 45 g (Charles-Dominique et al., 1981) e dotada de uma cauda preênsil para auxiliar na locomoção nos estratos superiores da vegetação. Possui um padrão de coloração marrom por quase todo o corpo, com o ventre creme. Além disso, possui uma máscara escura ao redor dos olhos (Emmons e Feer, 1997).

Marmosa murina ocorre desde a região sul da América Central, onde faz limite com *M. mexicana*, estendendo-se através da Guiana Francesa, Amazonas e ao longo da costa brasileira (Emmons e Feer, 1997), até o estado do Espírito Santo, onde a espécie tem uma ampla distribuição, ocorrendo desde a costa até o interior (Dalmaschio, 2002). Neste estado, a espécie aparentemente é mais abundante nas regiões de baixada (próximo ao nível do mar), onde Palma (1996), com esforço total de captura de 10.584 armadilhas-noites, coletou 23 indivíduos na Reserva Natural da Vale do Rio Doce, no município de Linhares. Já na região serrana (cerca de 680m de altitude), Passamani (2000), com esforço total de captura de 16.821 armadilhas-noite, coletou

apenas um indivíduo na Estação Biológica de Santa Lúcia, município de Santa Teresa.

O objetivo deste estudo foi analisar alguns aspectos ecológicos de *M. murina*, quanto ao número de indivíduos capturados, deslocamento, uso preferencial de estratos da vegetação e dimorfismo sexual.

Material e Métodos

A área de estudo, de propriedade da empresa Samarco Mineração S. A., situa-se em uma região de Mata Atlântica, na localidade de Ubu, município de Anchieta, Espírito Santo (20°46'25" S; 40°35'43" W). A empresa possui aproximadamente 390 ha de Mata Atlântica de tabuleiro e situa-se próxima a três lagoas (lagoa de Mãe-ba, lagoa de Ubu e Barragem Norte). A área de estudo é uma mata secundária em regeneração, com um sub-bosque denso, abundante em lianas e algumas árvores de porte médio, que alcançam mais de 10 m de altura.

O clima da região é considerado quente e úmido, com temperaturas médias anuais em torno de 26°C, variando de 19,7°C a 26,6°C. A média mensal de precipitação no período do estudo foi em torno de 55,2 mm, variando de 17,4 mm a 119,6 mm, sendo o mês de dezembro o de maior pluviosidade e o mês de julho o de menor (dados obtidos na estação meteorológica da empresa) (Figura 1).

As capturas foram realizadas de janeiro de 2000 a dezembro de 2001, em intervalos regulares de dois meses, durante 3 a 5 dias consecutivos por campanha. Foram estabelecidos três transectos paralelos de 100 m cada, eqüidistantes 50 m, compreendendo uma área de 1 ha. Os pontos de captura foram estabelecidos ao longo dos transectos a cada 20 m, totalizando 6 pontos por transecto. Em cada ponto, foram colocadas 2 armadilhas: uma no solo e outra fixada em galhos de árvores

entre um e dois metros de altura, perfazendo um total de 36 armadilhas. As armadilhas utilizadas foram do tipo alçapão (*live traps*), sendo uma de grade de arame galvanizado e outra do tipo “sherman”, dispostas alternadamente entre os diferentes estratos da vegetação. Como isca, utilizou-se banana e óleo de fígado de bacalhau (emulsão Scott).

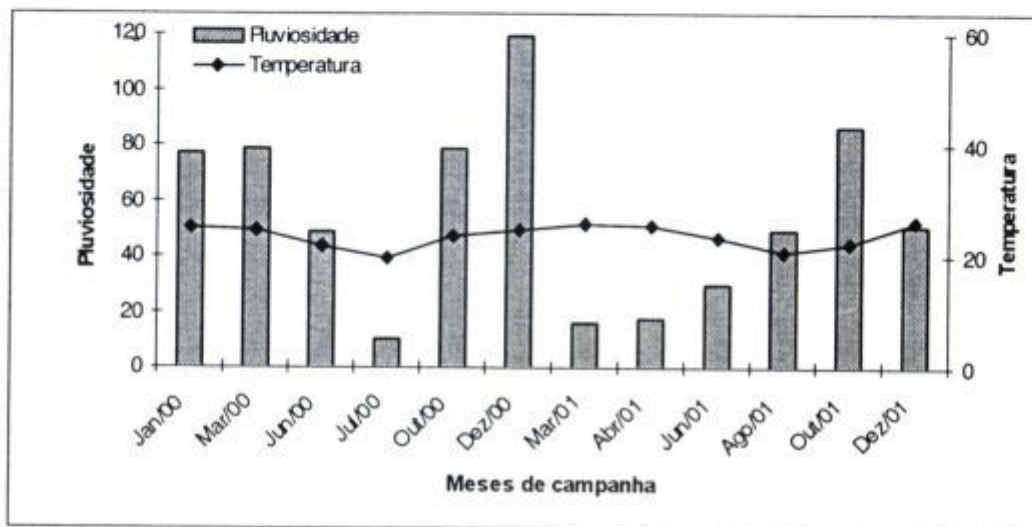


FIGURA 1: Médias mensais de pluviosidade e temperatura da região de Ubu, Anchieta, Espírito Santo, durante os período de coleta da espécie *Marmosa murina*.

O método utilizado para a coleta foi o de captura-marcação-recaptura. Os animais capturados foram identificados, caracterizados como adultos pela presença de todos os molares desenvolvidos, marcados com brincos numerados, medidos (comprimento da cabeça e corpo e da cauda), pesados e anotado o sexo e a armadilha na qual cada indivíduo foi capturado (no solo ou em árvores). Após a manipulação, os animais foram liberados no mesmo local de captura para ser avaliada a preferência na rota de escape da espécie.

O sucesso de captura da espécie foi obtido multiplicando-se o número total de capturas por 100 e dividindo-se o resultado pelo esforço total de captura. Para avaliar a razão sexual da

espécie, foi utilizado o teste do X^2 com a correção de Yates. Para comparar se houve diferença de peso e medidas corporais entre os sexos de animais adultos, foi utilizado o teste t de Student. A associação entre a média de indivíduos capturados mensalmente (número de indivíduos por campanha/número de dias nessa campanha) e a pluviosidade foi testada por regressão simples. O deslocamento foi calculado após consecutivas capturas dos indivíduos nos intervalos de 24 e 48 horas e foram comparadas as médias de deslocamentos entre os sexos pelo teste t de Student. Para avaliar a preferência no uso de estratos da vegetação e possíveis diferenças entre os sexos, foi utilizado o teste do X^2 .

Resultados

Num esforço de captura de 3.171 armadilhas-noite, foram coletadas 6 espécies de pequenos mamíferos, todas elas pertencentes à família Didelphidae. *Marmosa murina* foi a espécie mais abundante, com 40 indivíduos capturados 100 vezes, representando um sucesso de captura de 3,15%. Esta espécie representou cerca de 67,8% das capturas, seguida de *Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826, 18,9%, *Micoureus demerarae* (Thomas, 1905), 10,2%, *Philander frenata* (Olfers, 1818), *Gracilinanus microtarsus* (Wagner, 1842) e *Metachirus nudicaudatus* (Desmarest, 1817), 1,7% cada (Tabela 1).

Com relação as primeiras capturas de *M. murina*, dos 40 indivíduos capturados, 25 foram machos (62,5%) e 15 fêmeas (37,5%). A razão sexual não diferiu significativamente de 1:1 (X^2 com correção de Yates = 2,02, 1 g.l., $p = 0,11$).

O peso corporal dos indivíduos adultos variou de 25 a 87 g, com uma média de $54,9 \pm 14,4$. O peso dos machos foi significativamente maior que o das fêmeas ($t = 2,34$; $p = 0,02$). Os dados de comprimento da cabeça e corpo e da cauda também foram estatisticamente significativos ($t = 5,78$, $p = 0,001$; $t = 3,44$; $p = 0,00001$ respectivamente)(Tabela 2).

TABELA 1 – Espécies de mamíferos e número de indivíduos capturados na área da empresa Samarco Mineração S. A., município de Anchieta, Espírito Santo, de janeiro de 2000 a dezembro de 2001.

Ordem	Família	Nome científico	Nome vulgar	n(%)
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	Gambá	10(18,9)
		<i>Marmosa murina</i>	Catita	40(67,8)
		<i>Micoureus demerarae</i>	Catita	06(10,2)
		<i>Philander frenata</i>	Cuíca-De-Quatro-Olhos	01(1,7)
		<i>Metachirus nudicaudatus</i>	Jupati	01(1,7)
		<i>Gracilinanus microtarsus</i>	Catita	01(1,7)

TABELA 2 – Medidas corporais (comprimento da cabeça e corpo e da cauda, em mm, e peso em g) dos indivíduos adultos de *M. murina* coletados na área da empresa Samarco Mineração S.A., município de Anchieta, Espírito Santo, de janeiro de 2000 a dezembro de 2001.

Espécie	MACHOS				FÊMEAS				Teste
	N	Máx	Méd (DP)	Mín	N	Máx	Méd(DP)	Mín	T
Cabeça+ corpo	19	150	134,1 ± 7,9	121	13	138	122,1 ± 11,9	98	5,78 **
Cauda	19	200	188,5 ± 6,4	180	13	185	167,3 ± 13,3	145	3,44***
Peso	19	87	59,42 ± 13,8	43	13	70	48,3 ± 12,9	35	2,54 *

Máx = medida máxima; Méd = média; DP = desvio padrão; Mín = medida mínima; N = tamanho da amostra; * = P<0,05; **=p<0,001; ***=p<0,00001.

A proporção de indivíduos capturados por campanha variou de 0,4 a 4,33. Foi verificada uma relação negativa entre o número médio de indivíduos capturados por campanha e a pluviosidade média mensal ($r = 0,799$; $p < 0,0001$) (Figura 2). O número médio de indivíduos capturados durante o mês de menor pluviosidade foi de 4,33 indivíduos/dia, e no mês de maior pluviosidade de 0,6 indivíduo/dia.

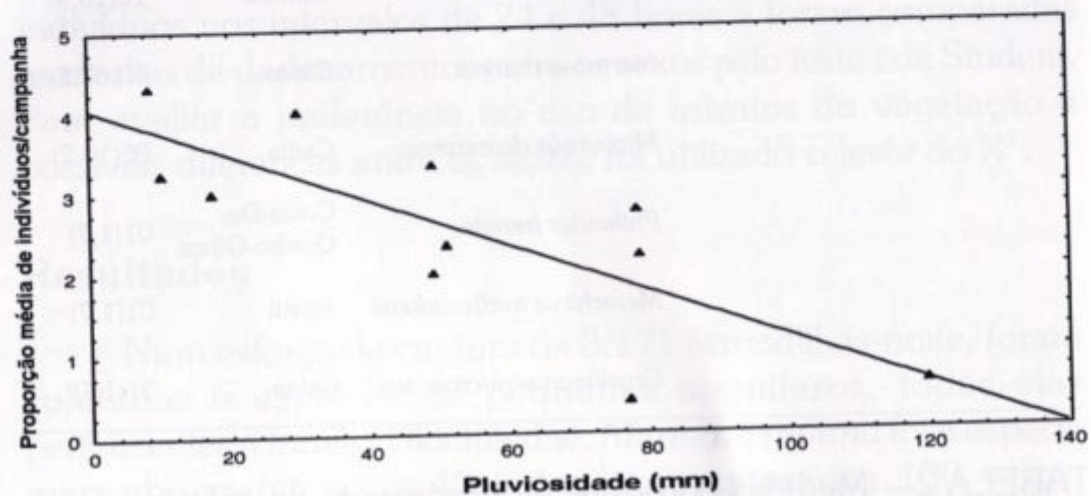


FIGURA 2: Relação entre a pluviosidade e a proporção média de indivíduos capturados por campanha na área da empresa Samarco Mineração S. A., município de Anchieta, Espírito Santo, de janeiro de 2000 a dezembro de 2001.

Com relação ao uso de estrato por *M. murina*, 62% dos indivíduos foram capturados em galhos de árvores e 38% no solo (Figura 3), sendo a diferença significativa (X^2 com correção de Yates 5,29, 1 g.l., $p = 0,01$).

Avaliando-se os sexos separadamente, verificou-se que apenas as fêmeas utilizaram mais o estrato arbóreo do que o solo (X^2 com correção de Yates = 4,83, 1 g.l., $p < 0,01$), enquanto que os machos foram capturados em proporções semelhantes (X^2 com correção de Yates = 0,76, 1 g.l., $p = 0,30$).

Os machos apresentaram um deslocamento máximo de 65m em um intervalo de 24h e de 103 m em um intervalo de 48h. As fêmeas apresentaram um deslocamento máximo de 53m

em 24h e de 100m em 48h (Tabela 3). A diferença entre as distâncias percorridas por machos e fêmeas não foi estatisticamente significativa ($t = 3,91$; $p = 0,42$).

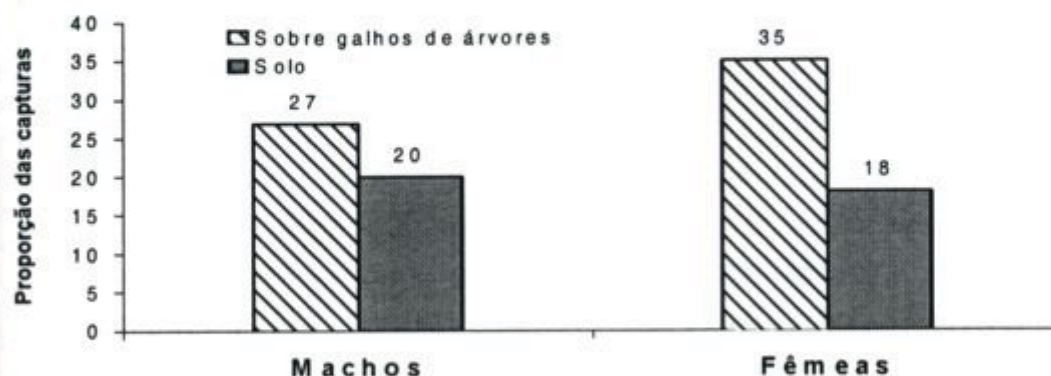


FIGURA 3: Proporção de capturas de machos e fêmeas de *M. murina* na área da empresa Samarco Mineração S. A., município de Anchieta, Espírito Santo, de janeiro de 2000 a dezembro de 2001.

Quanto ao uso preferencial de rota de escape, 86% dos indivíduos subiram em árvores e apenas 14% deslocaram-se pelo solo. A diferença entre essas rotas foi altamente significativa (X^2 com correção de Yates = 50,40, 1 g.l., $p < 0,00001$).

TABELA 3 – Estatística dos deslocamentos de *M. murina* para machos e fêmeas coletados na área da empresa Samarco Mineração S.A., município de Anchieta, Espírito Santo, de janeiro de 2000 a dezembro de 2001, durante o intervalo de 24 e 48 horas.

Intervalo	24 h				48 h			
	N	Máx	Méd (DP)	Mín	N	Máx	Méd (DP)	Mín
<i>M. murina</i> (machos)	3	65	48 ± 14	40	3	103	88 ± 24	60
<i>M. murina</i> (fêmeas)	3	53	37 ± 16	20	3	100	72 ± 24	54

DP = desvio padrão; Máx = distância máxima; Méd = média; Mín = distância mínima; N = tamanho da amostra.

Discussão

Marmosa murina é a espécie mais abundante na região da área de estudo, apresentando o maior sucesso de captura já registrado para o estado do Espírito Santo (Dalmaschio, 2002), demonstrando ser mais comum em áreas de baixa altitude, como na Mata Atlântica de tabuleiro (Palma, 1996; Dalmaschio, 2002), do que em regiões de Mata Atlântica de encosta (Passamani, 2000). Na área de estudo, esta espécie, além de apresentar dimorfismo sexual, teve uma maior variação de tamanho, principalmente no peso, diferindo do encontrado por Charles-Dominique et al. (1981), na região das Guianas, e Pérez-Hernández et al. (1994), na Venezuela.

Quanto aos dados de capturas, não houve nenhum registro de roedores na área de coleta (Dalmaschio, 2002), diferente do encontrado por Passamani et al. (2000), apesar de o número de capturas de marsupiais ter sido maior do que o de roedores em áreas de Mata Atlântica. Entretanto, em outras áreas, a abundância de marsupiais foi relativamente menor (Bergallo, 1994; Olmos, 1991), mesmo em áreas abertas dentro do domínio da Mata Atlântica (Stallings, 1989; Cerqueira et al., 1993; Paglia et al., 1995). A ausência de pequenos roedores na área de estudo indica que os didelfídeos sejam mais comuns em áreas secundárias com grande influência antrópica do que em áreas primárias, como o proposto por Charles-Dominique et al. (1981).

Uma maior captura de marsupiais em relação a roedores pode estar relacionada com a oferta de recursos. Stallings (1988), Passamani (2000) e Grelle (no prelo) verificaram que marsupiais caem com maior frequência em armadilhas no período de escassez de frutos (menor pluviosidade), provavelmente porque eles deslocam-se mais à procura de alimento. Como *M. murina* tem uma dieta basicamente composta de insetos e frutos (Charles-Dominique et al., 1981) e estes itens aumentam sua disponibilidade na estação de maior pluviosidade (Janzen e Schoener, 1968; Charles-Dominique, 1983; Julien-Laferrrière e Atramentowicz, 1990;

Wolda, 1993), os indivíduos desta espécie não necessitam deslocar-se por grandes distâncias em busca do recurso neste período, diminuindo sua probabilidade de captura. Stallings (1988) observou que os altos índices de capturas de espécies arborícolas no Parque Estadual do Rio Doce podem também ter sido devido ao uso de armadilhas sobre árvores, aumentando consideravelmente o sucesso de captura de algumas espécies.

Fleming (1972), Pires e Fernandez (1999) e Passamani e Dalmaschio (2000) verificaram que machos de *Marmosa robinsoni*, *Micoureus demerarae*, *Gracilinanus microtrassus* e *Marmosops incanus*, respectivamente, apresentaram deslocamentos maiores que as fêmeas. Este comportamento parece se dever ao fato de as fêmeas estabelecerem territórios fixos e os machos não serem residentes (Pires e Fernandez, 1999; Passamani e Dalmaschio, 2000). Este comportamento aparentemente comum entre os marsupiais não foi verificado para *M. murina*, que apresentou deslocamentos similares entre os sexos. Porém, este resultado pode ter sido subestimado pelo pequeno tamanho amostral.

Com relação ao uso de estratos da vegetação, apesar de a espécie *Marmosa murina* ser considerada por alguns autores como terrestre e arborícola (Charles-Dominique et al., 1981; Pérez-Hernández et al., 1994), no presente trabalho é significativo um maior uso do estrato arbóreo pela espécie, principalmente no que diz respeito à rota de escape. Isto sugere que esta espécie seja mais arborícola do que terrestre na região de estudo, semelhante ao encontrado por Passamani e Dalmaschio (2000) para um outro marsupial (*Gracilinanus microtarsus*), da região de Mata Atlântica do estado do Espírito Santo.

Agradecimentos

A Samarco Mineração S.A., pelo apoio logístico e financeiro;
Ao Dr. Adriano G. Chiarello, a Sandrelly Amigo Lopes, ao Museu

de Biologia Professor Mello Leitão, a ESESFA e a todos que contribuíram para a realização deste trabalho.

Referências Bibliográficas

Bergallo, H. G. 1994. Ecology of a small mammal community in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, **29** (4): 197-217.

Cerqueira, R.; Gentile, R.; Fernandez, F. A. S.; D-Andrea, P. S. 1993. A five-year population study of an assemblage of small mammals in southeastern Brazil. **Mammalia**, **57**: 507-517.

Charles-Dominique, P. 1983. Ecology and social adaptations of didelphid marsupials: Comparison with eutherians of similar ecology. In: Eisenberg, J. F. & Kleiman, D. (eds). **Advances in the Study of Mammalian Behaviour**. Special Publication, The American Society of Mammalogists, Shippensburg, USA, p. 395-422.

Charles-Dominique, P.; Atramentowicz, M.; Charles-Dominique, M.; Gérard, H.; Hladik, A.; Hladik, C. M.; Prévost, M. F. 1981. Les mamíferes arborícolas nocturnes d'une forest guyanaise: inter-relations plantes-animaux. **Revue d'Ecologie (Terre et Vie)**, **35**: 341-435.

Dalmaschio, J. 2002. **Ecologia de *Marmosa murina* (Didelphidae, Didelphimorphia), em uma região de Mata Atlântica do estado do Espírito Santo**. Monografia. Escola Superior Educandário Seráfico São Francisco de Assis, Santa Teresa, Brasil, 32 pp.

Emmons, L. H.; Feer, F. 1997. **Neotropical rainforest mammals: a field guide**. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 307 pp.

Fleming, T. H. 1972. Aspects of population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. **Journal of Mammalogy**, **28**: 304-340.

Fonseca, G. A. B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, **34**: 17-34.

Fonseca, G. A. B. 1989. Small mammal species diversity in Brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. **Revista Brasileira de Zoologia**, **6** (3): 281-422.

Fonseca, G. A. B.; Kierulff, M. C. M. 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. **Bulletin Florida of the State Museum, Biological Science**, **34** (3): 99-152.

Fonseca, G. A. B.; Hermann, G.; Leite, Y. L. R.; Mittermeier, R. A.; Rylands, A. B.; Patton, J. L. 1996. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. **Occasional Papers in Conservation Biology**, **4**: 1-38.

Grelle, C. E. V. (no prelo). Forest structure and vertical stratification of small mammal populations in a secondary forest, southeastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**.

Janzen, D. H.; Schoener, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between water and drier sites during a tropical dry season. **Ecology**, **49**: 69-110.

Julien-Laferrière, D.; Atramentowicz, M. 1990. Feeding and reproduction of three didelphid marsupials in two Neotropical forests (French Guiana). **Biotropica**, **22** (4): 404-415.

Leite, Y. L. R.; Stallings, J. R.; Costa, L. P. 1994. Partição de recursos entre espécies simpátricas de marsupiais na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Biologia**, **54** (3): 525-536.

Miles, M. A.; Souza, A. A.; Póvoa, M. M. 1981. Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with an improved spool-and-line device. **Journal of Zoology**, **195**: 331-347.

Mittermeier, R. A.; Coimbra-Filho, A. F.; Constable, I. D.; Rylands, A. B.; Valle, C. M. 1982. Conservation of primates in the Atlantic Forests of Brazil. **International Zoological Yearbook**, **22**: 2-17.

Olmos, F. 1991. Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Rainforest rodents. **Mammalia**, **55**(4): 555-565.

Paglia, A. P.; De Marco Jr., P.; Costa, F. M.; Pereira, R. F.; Lessa, G. 1995. Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, **12**: 67-79.

Palma, A. R. T. 1996. **Separação de nichos entre pequenos mamíferos de Mata Atlântica**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Brasil, 96 pp.

- Passamani, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill forest. **Mammalia**, **59** (2): 276-279.
- Passamani, M. 2000. Ecologia de marsupiais em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, **11/12**: 215-228.
- Passamani, M.; Mendes, S. L.; Chiarello, A. G. 2000. Non-volant mammals of the Estação Biológica de Santa Lúcia and adjacent areas of Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, **11/12**: 201-214.
- Passamani, M.; Dalmaschio, J. 2000. Área de vida e deslocamento de *Gracilinanus microtarsus* e *Marmosops incanus*. **Anais do XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia**, Cuiabá, Brasil, p 597.
- Pérez-Hernández, R.; Soriano, P.; Lew, D. 1994. **Marsupiales de Venezuela**. Cuadernos Lagoven, Caracas, Venezuela, p. 75.
- Pires, A. S.; Fernandez, F. A. S. 1999. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic forest fragments in South-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, **15**: 279-290.
- Stallings, J. R. 1988. **Small mammal communities in an eastern Brazilian Park**. PhD. Thesis, Universidade da Florida, USA, 200 pp.
- Stallings, J. R. 1989. Small mammals inventories in an eastern Brazilian park. **Bulletim Florida State Museum Biological Science**, **34**(4): 153-200.
- Wolda, W. 1993. Trends in abundance of tropical forest insects. **Oecologia**, **89**:47-52.