

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Testes empíricos sobre a ocorrência diferencial de  
listras em duas espécies de *Monodelphis*  
(Didelphidae: Mammalia) e seu papel como  
coloração disruptiva e na evasão de predadores**

**Maíra Franco Leone**

**Vitória, ES  
Junho, 2014**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Testes empíricos sobre a ocorrência diferencial de listras em duas espécies de *Monodelphis* (Didelphidae: Mammalia) e seu papel como coloração disruptiva e na evasão de predadores**

**Maíra Franco Leone**

**Orientadora: Leonora Pires Costa**

**Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.**

**Vitória, ES  
Junho, 2014**

## **Agradecimentos**

Agradeço imensamente à minha família, pela compreensão e apoio irrestrito durante momentos de dificuldade.

À minha orientadora Leonora Pires Costa, que me acompanhou e acreditou em mim durante toda a minha jornada, desde o início, há quase sete anos! Obrigada pelo apoio e carinho durante todo esse tempo.

Aos queridos Mattheus Torrezani, Larissa Loss, Victor Vale, Alan Braz, Edú Guerra, Ricieri Dall'Orto, Ana Heloísa de Carvalho, Thamila Barcellos, Letícia Zanchetta, João Luiz da Fonseca, por todo o apoio com os trabalhos de campo, conversas e sugestões que contribuíram de forma ímpar com o trabalho.

A Rafaela Duda, que repassou sua paixão pelos *Monodelphis* tão lindos e, em conjunto com a minha orientadora, sugeriu o tema do projeto.

Agradeço especialmente a Fernando Ito, que criou o aplicativo fundamental para os meus resultados, ofereceu apoio e auxílio quando tinha acabado de ser apresentado a mim, dizendo “tudo pelo bem da ciência”.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Instituto Estadual de Meio Ambiente (IEMA) pela concessão da licença para realizar a coleta de dados.

Aos membros da banca por ter aceitado avaliar este trabalho e contribuir para a melhoria do mesmo.

*“The colours of many animals seem adapted to their purposes  
of concealing themselves, either to avoid danger, or to spring  
upon their prey”*

*Darwin 1794*

# SUMÁRIO

<b>Resumo.....</b>	<b>I</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>III</b>
<b>Introdução.....</b>	<b>01</b>
<b>Material e Métodos.....</b>	<b>07</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>12</b>
<b>Discussão.....</b>	<b>18</b>
<b>Referências Bibliográficas.....</b>	<b>26</b>

## RESUMO

A camuflagem é uma estratégia de defesa que vêm sendo estudada há mais de duzentos anos e inclui uma variedade de tipos, como: coloração disruptiva, coloração semelhante ao substrato, sombreado invertido e marcas de distração. Apesar de existirem diversos trabalhos sobre camuflagem em grupos como aves, peixes e insetos, estudos sobre a influência de padrões de coloração na taxa de predação de pequenos mamíferos são virtualmente inexistentes. *Monodelphis* (Didelphidae) é um marsupial terrestre, de pequeno porte, que exibe atividade diurna e possui um grupo de espécies que apresenta listras escuras em seu dorso, sendo este um exemplo de camuflagem disruptiva. Duas espécies desse grupo, *M.americana* e *M.iheringi*, podem ocorrer em simpatria e, nesse caso, nota-se que os machos adultos de *M.americana* perdem suas listras, enquanto as fêmeas e os indivíduos jovens de ambas espécies e machos de *M. iheringi* mantêm o padrão listrado. Assim, o objetivo do presente trabalho foi verificar a eficácia das listras para camuflagem, através de testes com o uso de modelos artificiais em campo e através de um aplicativo para Android. Foram confeccionados modelos de plasticina de formas listradas e não-listradas em dois tamanhos diferentes, com medidas similares a de cada uma das espécies. Estes foram distribuídos em 44 pontos de quatro trilhas na mata da Reserva Biológica de Duas Bocas (Cariacica, Espírito Santo), onde as espécies ocorrem em simpatria. Em cada ponto, quatro modelos foram dispostos em razão igual de indivíduos com e sem listras dos dois tamanhos (176 modelos/noite). Foram realizadas quatro campanhas de 10 dias cada, totalizando 6160 modelos-noite. Os modelos eram verificados para marcas de predação duas vezes ao dia (início da manhã/fim da tarde). Foram verificados 41 ataques, sendo: 13 em modelos de tamanho grande com listras, 17 em grandes sem listras, 2 em pequenos com listras e 9 em pequenos sem listras. Com 63% dos ataques, uma taxa de predação significativamente mais alta ( $G=6,8$ ;  $p=0,009$ ) foi alcançada pelos modelos sem listras. No entanto, quando analisados somente modelos de tamanho grande, a presença de listras não foi estatisticamente significativa. Na estação úmida (Jan/Maio) houve uma maior diferença na taxa de captura de modelos listrados e sem listra, com modelos listrados sendo significativamente menos predados, o mesmo não sendo

observado para a época seca (Jul/Set), já que na estação úmida a serrapilheira torna-se mais escura dificultando ainda mais a detecção do modelo. Outro teste realizado utilizou um aplicativo para Android que exibe fotos de modelos listrados e sem listras, em um fundo natural de serrapilheira, para detecção dos modelos por participantes voluntários. O aplicativo utiliza 20 fotos no total, sendo 10 com modelos listrados e 10 sem listras. A cada rodada, eram mostradas de forma aleatória 10 fotos em igual proporção de modelos, para que o participante tentasse encontrar o alvo na imagem. O experimento foi realizado com 80 participantes não especialistas na área e que não foram informados de antemão sobre a hipótese sendo testada. Foram analisados quatro cenários, com limites de tempo para captura de 5 segundos, 10 segundos, 15 segundos e também sem limite de tempo. Dos 800 testes com o aplicativo para Android, em todos os cenários houve uma taxa maior de erros para modelos listrados, sendo que no cenário de 5 segundos essa taxa foi de 39,5% para modelos listrados e 24% para modelos sem listra. O teste de Wilcoxon mostrou que a média do tempo levado para capturar o alvo foi estatisticamente diferente ( $p > 0,0001$ ) em todos os cenários, com participantes levando mais tempo para capturar os modelos listrados. De acordo com os dois testes realizados, a presença de listras mostrou-se relevante na camuflagem, dificultando a detecção de indivíduos e contribuindo na evasão de predadores. No entanto, listras parecem ser ainda mais efetivas quando associadas ao tamanho reduzido, o que aplica-se a *M. iheringi*, a espécie de menor porte, e juvenis de *M. americana*. Portanto, listras parecem ser particularmente importantes para *Monodelphis* de pequeno porte, sejam eles adultos ou juvenis de diferentes espécies – estes últimos indivíduos mais vulneráveis e ainda não sexualmente ativos. No entanto, já que no geral as listras se mostraram importantes, a permanência das mesmas em fêmeas adultas de *M. americana* poderia estar relacionada ao papel desempenhado pelas mesmas no cuidado da prole.

Palavras-chave: camuflagem, coloração disruptiva, criptismo, predação, busca visual, coloração animal.

## ABSTRACT

Camouflage is a defense strategy that has been studied for over two hundred years and includes a variety of types, such as disruptive coloration, background matching, countershading and distractive markings. Although there are several works on camouflage for groups such as birds, fish and insects, studies on the influence of fur color patterns in the rate of predation of small mammals are virtually nonexistent. *Monodelphis* (Didelphidae) is a terrestrial small marsupial that exhibits diurnal activity, and includes a group of species with dark stripes on its back, which may be an example of disruptive camouflage. Two species in the striped group, *M.americana* and *M.iheringi*, may occur in sympatry and, when they do, we note that adult males of *M.americana* lose their stripes while females and juveniles of both species and males of *M. iheringi* keep their striped pattern. Hence, the goal of this study was to verify the effectiveness of stripes for camouflage, by testing it with the use of artificial prey models in the field and by means of an Android app. Plasticine models of the striped and non-striped forms in two different sizes were made with similar measurements to those of each species. They were deployed in 44 stations along four transects in a forested area in the Duas Bocas Biological Reserve (Cariacica, Espírito Santo), where the two species are sympatric. At each station, four models were arranged in an equal ratio of individuals, with and without stripes, of both sizes, totaling 176 models/night. Four campaigns of 10 days each were conducted with a total effort of 6160 models-night. The models were checked for predation marks twice daily (early morning/late afternoon). Forty-one attacks were recorded, of which 13 on large models with stripes, 17 on large ones without stripes, 2 on small ones with stripes and 9 on small ones without stripes. Models without stripes represented 63% of the recorded attacks, showing a predation rate significantly higher ( $G = 6.8$ ,  $p = 0.009$ ). However, when only the large models were considered, the presence of stripes was not statistically significant. In the wet season (Jan/May) there was a greater difference in the capture rate between the striped and non-striped models, when striped models were significantly less preyed; the same was not observed for the dry season (Aug/Sep), when rates were similar. Another test performed used an Android app that displays pictures of striped and non-striped models on a natural litterfall

background, and volunteers tried to detect the models in the picture. The app uses 20 photos in total: 10 with models with stripes and 10 without. At each round, 10 photos were randomly shown in an equal proportion of models, and the participants were asked to try to find the target in the image. The experiment was conducted with 80 participants who were not experts in the area and also were not informed about the hypothesis being tested beforehand. Four scenarios were analyzed, with distinct time limits for capture: 5 seconds, 10 seconds, 15 seconds and, additionally, with no time limit. In all scenarios of the 800 tests with the app, there was a higher error rate of participants trying to capture striped models, particularly in the 5 seconds scenario in which the error rate was 39.5% for striped models and 24% for models without stripes. The Wilcoxon test showed that the average time taken to capture the target was statistically different ( $p > 0.0001$ ): in all scenarios participants took longer to find the striped models. In both tests, the presence of stripes proved relevant in camouflage, hindering the detection of individuals and contributing to the avoidance of predators. Nonetheless, stripes seem to be even more effective when combined with a reduced size, which applies to *M. iheringi*, the smaller species, and juveniles of *M. americana*. Therefore, stripes seem to be particularly important for small *Monodelphis*, regardless of them being adults or juveniles of different species - the latter most vulnerable and not yet sexually active. In general the stripes proved to be important, their perpetuation in adult females of *M. americana* could yet be related to the role played by them in the care of offspring.

Keywords: camouflage, disruptive coloration, crypsis, predation, visual search, animal coloration.

## INTRODUÇÃO

Camuflagem é um recurso que permite que um objeto se torne difícil de detectar ou reconhecer no meio onde se encontra, uma característica que no contexto biológico tem sido abordada desde o século XIX, na forma de observações e estudos pioneiros sobre a cor e forma dos animais. Charles Darwin (1859), assim como outros naturalistas da época como Poulton (1890) e Wallace (Caro et al. 2008), propunha que a camuflagem confere uma vantagem adaptativa através de exemplos bastante intuitivos de coloração de acordo com o habitat em que os animais se encontravam. Assim sendo, essa estratégia para esconder-se de predadores, e às vezes de presas, tem sido usada como um clássico exemplo no campo de conhecimento sobre seleção natural. Em uma revisão recente, Stevens e Merilaita (2011) detalham diversas estratégias de camuflagem existentes, sendo que dentre estes temos: coloração disruptiva, marcas de distração, coloração semelhante ao substrato, sombreado invertido. O conjunto de evidências acumulados até hoje e a grande diversidade de estratégias de camuflagem que podemos encontrar na natureza reflete a relevância desta na evasão à predação, entre outras (Stevens e Merilaita 2009).

Por sua função e valor parecerem óbvios, a camuflagem foi alvo de poucos estudos experimentais e teste explícitos de hipóteses, até recentemente. Na maioria dos estudos existentes sobre coloração adaptativa, grande atenção foi dada a temas como aposematismo, mimetismo e ornamentação sexual. Em consequência, o estudo da camuflagem não progrediu tão rapidamente nas últimas décadas quanto outras áreas que contemplam a diversidade de coloração animal (Stevens e Merilaita 2011).

Dentre os diversos tipos de camuflagem, destacamos a coloração disruptiva, primeiro descrita por Thayer (1896) e posteriormente complementada por Cott (1940) em seu clássico livro “Coloração adaptativa em animais”. Stevens e Merilaita (2009) propõe como definição: “coloração disruptiva é um conjunto de marcas que cria a aparência de falsas bordas e limites e dificulta a detecção ou reconhecimento da verdadeira forma e contorno de um objeto ou parte dele”.

Na camuflagem disruptiva, cores contrastantes ou marcas irregulares no padrão de coloração do animal ajudam a quebrar sua silhueta assim como partes de seu corpo, dificultando sua identificação pelos predadores (Merilaita 1998).

A coloração disruptiva é um dos mecanismos de camuflagem que, em conjunto com coloração semelhante ao substrato, tem sido constantemente citada na literatura como exemplo de seleção natural por conferir uma vantagem adaptativa ao animal (Schaefer e Stobbe 2006). Comumente, essas duas estratégias se encontram associadas, com poucos estudos demonstrando a força de cada uma independentemente. Estudos realizados em diversos grupos de animais, como cobras (Brodie e Janzen 1995), isópodes (Merilaita 1998), lagartos (Husak et al. 2005), e lulas (Chiao et al. 2007), demonstraram a importância desse tipo de padrão para a sobrevivência dos indivíduos, confrontando as forças de seleção sexual e seleção natural. Em lagartos e aves, especialmente, machos possuem cores chamativas para atração sexual, enquanto as fêmeas muitas vezes apresentam algum tipo de camuflagem com o ambiente, como é o caso dos pavões e aves do paraíso (Ridley 2004) e lagartos-de-colar (Husak et al. 2006).

Apesar de haverem diversos trabalhos sobre coloração adaptativa em vertebrados, incluindo grupos como peixes (Sazima et al. 2006), aves (Sazima 2010) e anuros (Toledo e Haddad 2009, Toledo et al. 2011, Lima 2013), em mamíferos essa área ainda é pouco explorada. Estudos sobre camuflagem disruptiva em mamíferos são ainda difíceis de serem encontrados. Existem vários exemplos de mamíferos que apresentam colorações de camuflagem, como animais com pelagem em padrões de preto e branco, que é o caso de ursos-panda e antas asiáticas. Temos ainda os filhotes de antas sul-americanas e de algumas espécies de veados, cujos jovens apresentam manchas ou listras no dorso que são perdidas à medida que o animal envelhece. No entanto, a abordagem experimental se provou muito complicada devido ao tamanho desses animais (Caro 2005).

Estudos sobre a influência dos padrões de coloração na taxa de predação em pequenos mamíferos são raros. Um dos mais conhecidos é o de Vignieri et al.

(2010) com o roedor *Peromyscus*, que possui duas variações de coloração muito distintas: os ratos de praia, com pelagem dorsal clara, com cor semelhante à da areia, e os ratos do continente, cuja pelagem é mais escura, semelhante à do habitat de campos onde são encontrados. Vignieri et al. (2010) constataram, através do uso de modelos de plasticina, que quanto mais semelhante a cor da pelagem dorsal é do substrato onde os animais são encontrados, menor a propensão de estes serem predados.

*Monodelphis* é o gênero mais diverso da família Didelphidae, contando com 20 espécies (Pine e Handley 2007). Recentemente, quatro novas espécies foram descritas (Solari 2007; Pavan et al. 2012; Solari et al. 2012; Voss et al. 2012), uma foi sinonimizada e uma revalidada, de acordo com revisões taxonômicas (Vilela et al. 2010; Pavan et al. 2012), totalizando 24 espécies reconhecidas. Dentre estas, um pequeno grupo chama atenção por seu padrão de listras dorsais negras: *Monodelphis americana*, *M. theresa* e *M. iheringi*. *Monodelphis americana* possui uma ampla distribuição, que vai da costa nordestina ao Sul ao Brasil, extendendo-se para o interior do país, enquanto *M. iheringi* encontra-se restrita às florestas litorâneas das regiões Sul e Sudeste do país. Essas duas espécies possuem registro de simpatria no estado do Espírito Santo.

Padrões de manchas contrastantes na pelagem e cores crípticas, semelhantes ao substrato utilizado pelo animal, são exemplos de camuflagens encontradas nos mamíferos, em especial os diurnos. No caso dos *Monodelphis* de listra, um marsupial terrestre, com atividade diurna e de pequeno porte, sua coloração dorsal amarronzada é semelhante à do substrato que utiliza nas suas incursões, principalmente por ser também um animal insetívoro-onívoro de hábito semi-fossorial, que forrageia sob e por entre a serrapilheira, próximo ao solo úmido das florestas da Mata Atlântica onde é encontrado (Emmons e Feers 1997, Paglia et al 2012). Em ambas as espécies, a coloração ventral varia de bege a alaranjada, ambas mais claras que a coloração dorsal. Assim, o padrão de listras negras dorsais nesse grupo de espécies pode ser indicativo de camuflagem disruptiva, onde as listras dificultariam o predador de detectar sua presa, por quebrar a silhueta e o formato do corpo, tornando-a mais

indistinguível no habitat úmido e sombreado de chão de florestas tropicais, em que ocorre (Figura 1).

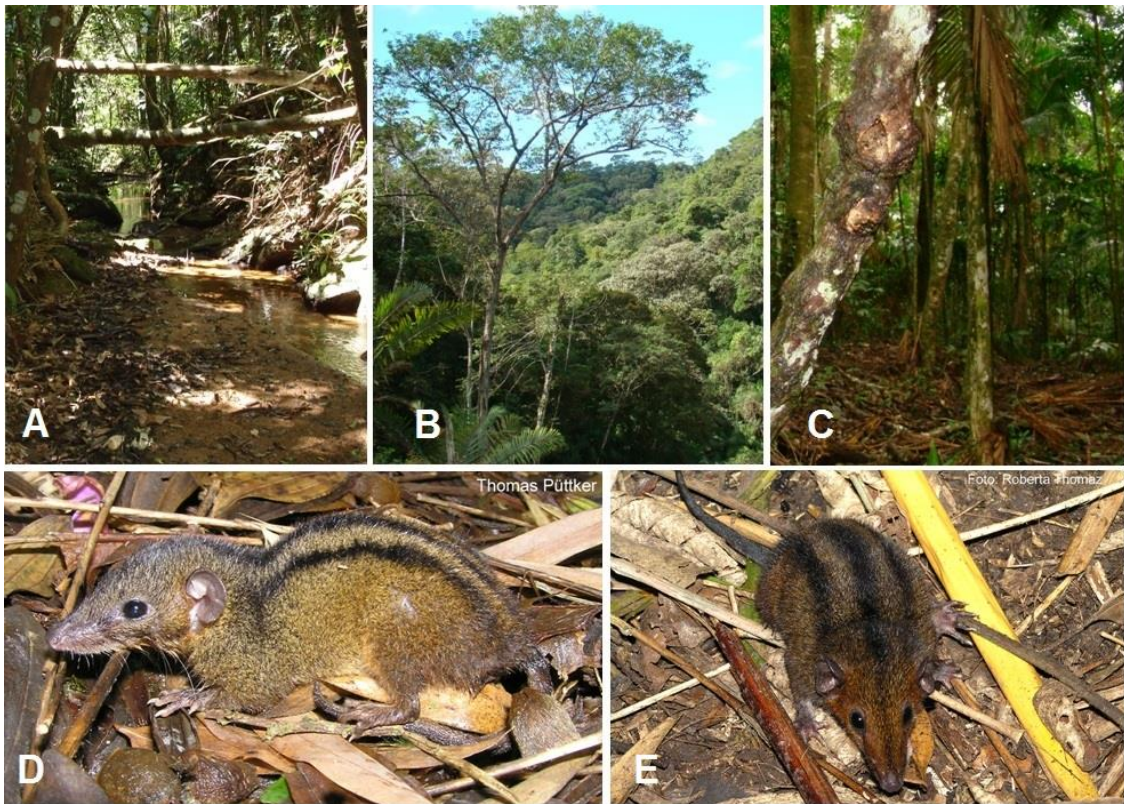


Figura 1. Habitat de ocorrência das duas espécies de *Monodelphis* na Reserva Biológica de Duas Bocas. Acima, vistas do ambiente úmido e sombreado do sub-bosque (A,C) e panorâmica da mata (B). Abaixo, indivíduos adultos representantes de *M. iheringi* (D) e *M. americana* (E).

O criptismo acentuado apresentado por *M. iheringi* e *M. americana* dificulta sobremaneira a sua identificação, o que acarretou dúvidas quanto a distinção e validade de espécie destes dois táxons (e. g. Cabrera 1958), tendo *M. iheringi* sido inclusive considerada uma subespécie de *M. americana* (Wilson e Reeder, 2005), até a revisão de Pine (1977). Em um estudo recente sobre o grupo (Duda & Costa, submetido), demonstrou-se que em *M. americana* o padrão de listras é variável, estando relacionado ao dimorfismo sexual e ontogenia. Machos adultos de *M. americana* apresentam eritrismo, onde as listras tendem a desaparecer gradualmente, ao mesmo tempo em que a pelagem adquire uma coloração avermelhada. Em *M. iheringi* essa variação não ocorre, tornando fêmeas e machos de qualquer classe etária de *M. iheringi* e fêmeas,

machos jovens e sub-adultos de *M. americana* crípticos, similares em tamanho, pelagem e padrão de listras (Figura 2). É importante ressaltar que esse padrão de variação em pelagem só ocorre quando essas espécies encontram-se em simpatria. Assim, a perda de listras em *M. americana* pode ainda significar que a seleção sexual possui maior força do que a seleção natural para evitar predação, fazendo com que os machos percam suas listras e fiquem mais conspícuos em relação aos seus semelhantes listrados (Duda e Costa, submetido).

Ainda que baseadas em dados robustos, as hipóteses levantadas por Duda e Costa (submetido) não encontram respaldo na literatura disponível sobre a ocorrência de listras e seu papel na camuflagem e comunicação em pequenos mamíferos neotropicais, já que estudos do tipo são poucos. De forma análoga, testes empíricos de hipóteses sobre listras associadas à coloração disruptiva em marsupiais do novo mundo não puderam ser encontrados. *Monodelphis americana* e *M. iheringi*, além de pertencerem à mesma linhagem, possuem padrão diferencial de listras (intra- e interespecífico), apresentam hábitos diurnos/noturnos e crepusculares, ocorrem em simpatria e ainda diferem em tamanho, sendo que adultos de *M. americana* da área de estudo possuem uma média de comprimento corporal total de 166mm, enquanto que para *M. iheringi* essa média é de 143mm (Figura 2).

Assim sendo, o objetivo central desse estudo foi verificar a eficácia de listras em *Monodelphis americana* e *M. iheringi* para camuflagem, através de testes empíricos sobre a capacidade das listras em diminuir a detectabilidade do animal e sua eficácia na evasão de predadores em ambiente natural, através de comparações sobre a predação diferencial, combinando ainda a ocorrência de listras e o porte diferenciado de presas artificiais. Adicionalmente, foi ainda verificado a influência de fatores ecológicos e ambientais na predação, através de análises de turnos de atividade e sazonalidade.

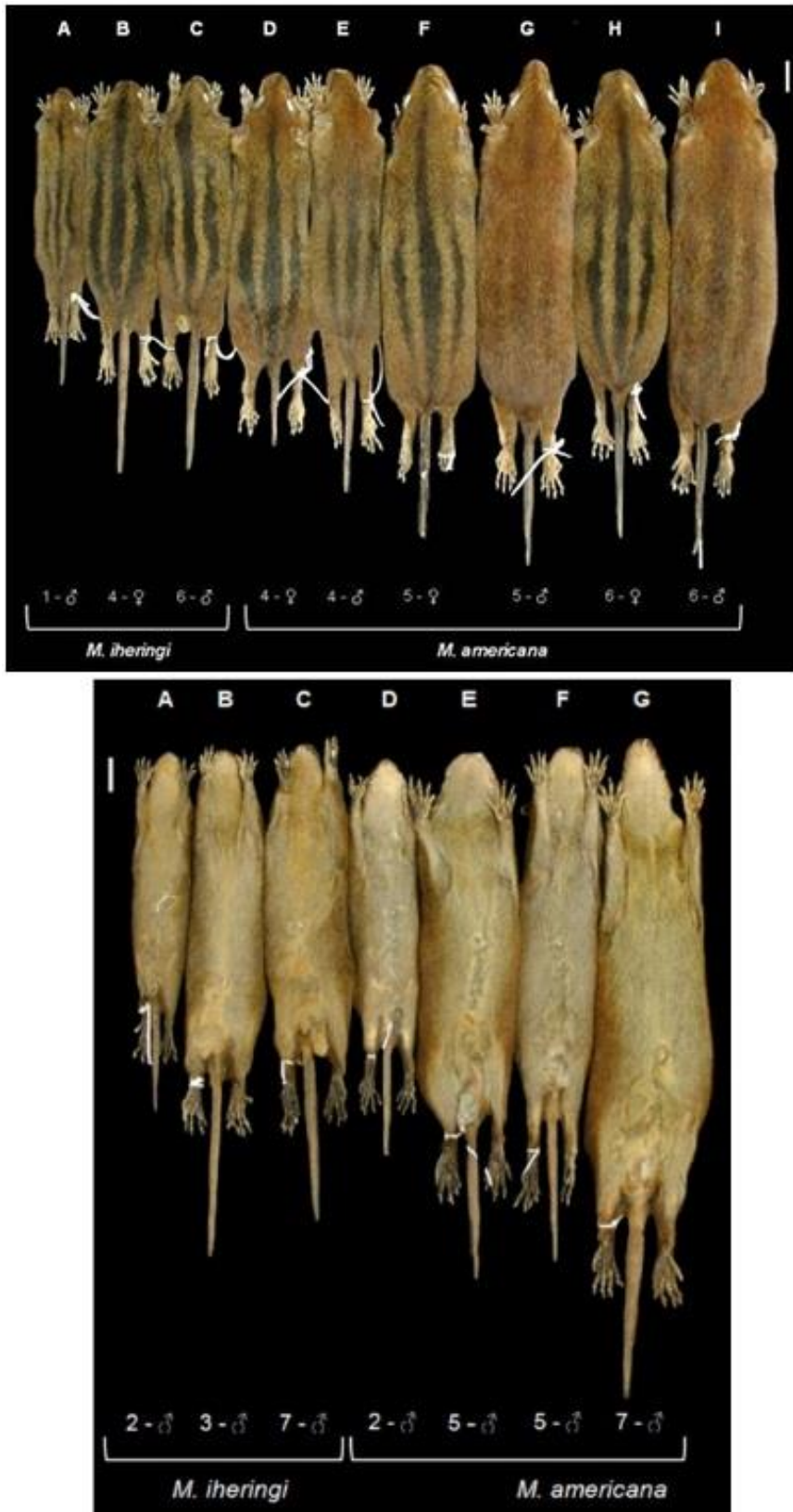


Figura 2. Vista dorsal e ventral de exemplares taxidermizados de *M. iheringi* (A, B, C) e *M. americana* (D-I), com as classes etárias e sexo correspondentes (Duda e Costa, submetido)

## MATERIAL E MÉTODOS

### Coleta de Dados

#### Experimento 1. Teste com aplicativo para Android

Para o presente estudo, foi especialmente desenvolvido um aplicativo para Android 4.0.4 cujo objetivo era encontrar um modelo artificial, semelhante à indivíduos de *M. americana* e/ou *M. iheringi*, em uma dada fotografia sem limite de tempo. Para isso, modelos com listra e sem listras, de mesmo tamanho, foram fotografados sobre um fundo natural de folhíço, em diversos quadrantes da foto, mantendo sempre a mesma distância entre câmera e objeto, em um período de meia hora de um dia ensolarado para evitar a influência da intensidade da luz no experimento. O aplicativo utiliza 20 fotos no total, sendo 10 com modelos listrados e 10 sem listras. A cada rodada, eram mostradas de forma aleatória 10 fotos, em igual proporção de modelos, para que o participante tentasse encontrar o alvo na imagem. Ao clicar na tela, independente de acertar o alvo ou não, o participante era levado para a foto seguinte. Para cada participante eram registrados o tempo de captura e o local clicado na foto, e os dados resultados eram salvos para posterior conferência (Figura 4). O experimento foi realizado utilizando um Tablet Motorola Zoom Media Edition, com tela de 8,2 polegadas. Contamos com 80 participantes não especialistas na área e que não foram informados de antemão sobre a hipótese sendo testada. Para a análise dos resultados, os registros foram separados em quatro categorias: capturas com tempo máximo de cinco segundos, capturas com tempo máximo de dez segundos, capturas com tempo máximo de quinze segundos e capturas com tempo livre.



Figura 4. Exemplo de tela de resultados do aplicativo, apontando a posição onde o voluntário participante clicou e o tempo de captura em segundos.

### Experimento 2. Teste com modelos de plasticina

#### Área de estudo

A Reserva Biológica de Duas Bocas foi criada em 1965 como Reserva Florestal, através da Lei Estadual nº2095. Sendo, posteriormente, redefinida como Reserva Biológica pela lei nº4504/1991. Localiza-se na região sudeste do Espírito Santo, abriga remanescentes de floresta primária, classificada como Floresta Ombrófila Densa Sub-montana. É composta por 2.910 há, variando de 300 a 738m acima do nível do mar (Figura 1). Foi escolhida como área de estudo pela ocorrência comprovada de duas espécies de *Monodelphis* de listras: *M. americana* e *M. iheringi*, que co-ocorrem nesta localidade, tendo sido capturados com relativa abundância em estudo relativamente recente (Tonini et al. 2010; Duda e Costa submetido). Os mesmos transectos previamente utilizados por Tonini et al. (2010), em cujos pontos foram coletados exemplares de ambas espécies de *Monodelphis*, foram utilizados neste estudo.

## Modelos e metodologia do teste

Foram confeccionados modelos de *Monodelphis* a partir de plasticina atóxica (massa de modelar inodora Acrilex®) de modo a representarem as formas com e sem listras do animal, em dois tamanhos: um menor, com medidas corporais semelhantes aos indivíduos machos adultos de *M. iheringi* e juvenis de *M. americana*; e um maior, com medidas semelhantes às de indivíduos machos adultos de *M. americana* (Figura 3). A plasticina é um material bastante usado para esse tipo de abordagem, devido à habilidade de conservar as marcas de predadores, permitindo associar os ataques aos grandes grupos (aves, mamíferos, cobras) (Brodie 1993, Niskanen e Mappes 2005). Os modelos foram feitos à mão, utilizando exclusivamente materiais atóxicos para que sua ingestão por predadores não fosse prejudicial.

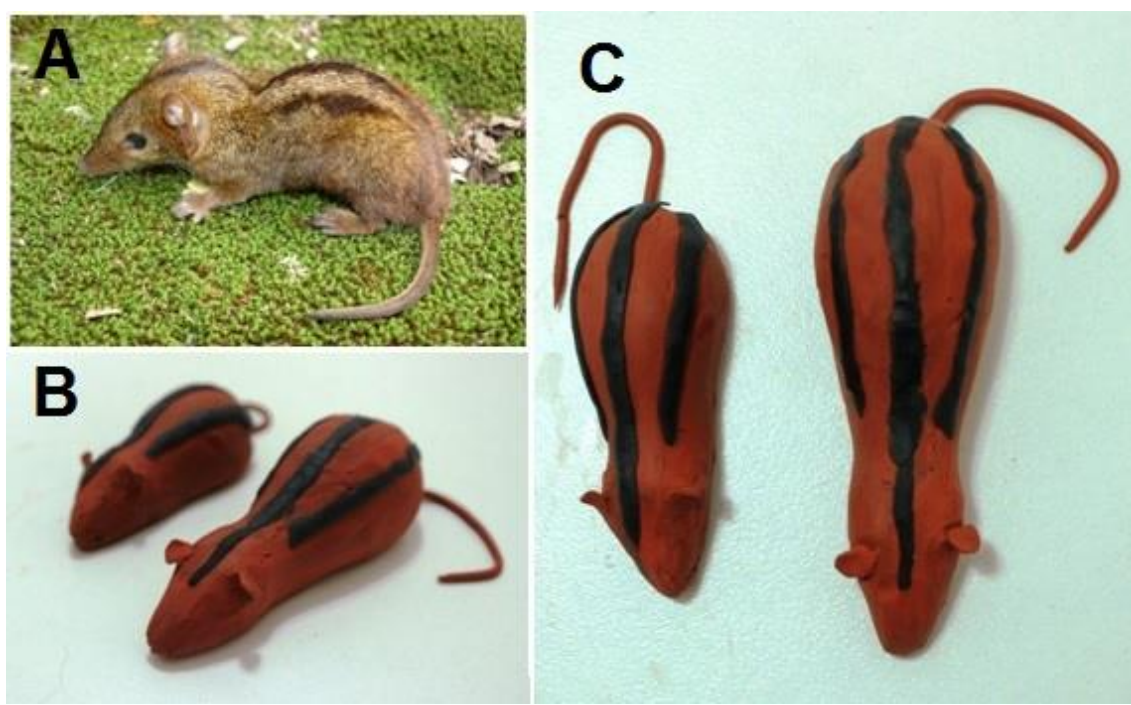


Figura 3. Foto do animal vivo utilizada como modelo para a confecção das presas artificiais (A) e modelos em vista lateral e dorsal (B, C).

Os modelos foram depositados em quatro trilhas previamente delimitadas, com um espaço de 10m entre cada ponto, e distribuídos em razão igual de indivíduos com e sem listras dos dois tamanhos, diretamente sobre a serrapilheira. Foram utilizados 44 pontos, cada um com quatro modelos (176

modelos/noite), dispostos radialmente a uma distância de 3m do ponto central, evitando, dessa forma, que os modelos ficassem muito próximos. A cada manhã e ao final da tarde os modelos eram conferidos quanto a evidências de predação, de maneira que fosse possível discernir atividades predatórias diurnas e noturnas.

Foram realizadas quatro campanhas de testes entre Janeiro e Setembro de 2013. Cada campanha teve a duração de 10 dias, alcançando um esforço total de 6160 modelos-noite. Modelos danificados ou não encontrados eram substituídos por outros intactos e de mesmo padrão de coloração e tamanho, a cada dia.

Além disso, foi realizada também uma campanha extra em Setembro/2013, onde os modelos foram deixados livres de interferência humana durante 14 dias, para verificar se a presença dos pesquisadores percorrendo as trilhas estava interferindo significativamente na taxa de predação. Os resultados dessa amostragem não entraram nas análises estatísticas, já que sua metodologia foi diferente da dos demais.

Múltiplas marcas de ataque foram consideradas como um único ataque, devido à possibilidade de terem sido feitas por um único indivíduo. Modelos não encontrados foram classificados como dado ambíguo, já que poderia ser resultado da inabilidade dos pesquisadores de localizá-los. Algumas marcas foram desconsideradas como ataque predatório e, portanto, não foram incluídas nas análises, como, por exemplo, aquelas produzidas por insetos, como formigas.

### **Análise de Dados**

Para a análise dos dados do aplicativo seguiu-se a metodologia utilizada por Frasier et al. (2007), utilizando-se o teste de Wilcoxon, para verificar a significância da taxa de acerto e do tempo levado para a captura.

A análise de dados para o teste com modelos segue a metodologia utilizada por Brodie e Janzen (1995), Kutcha (2005), Noonan e Comeault (2009), Vignieri et al. (2010). A proporção de modelos com listras e sem listras

predados foram calculados como porcentagem (através do número de modelos listrados atacados em relação ao número total de modelos atacados) e a significância medida utilizando teste G com proporção esperada de 1:1.

A força da seleção foi estimada calculando o Índice de Seleção (SI; Dice 1949), que quantifica a sobrevivência relativa de dois fenótipos, inicialmente em igual abundância. Essa análise foi realizada para todos os fenótipos juntos, somente para os modelos grandes, somente para os modelos pequenos, e ainda considerando-se as estação úmida (Janeiro/Maio) e seca (Julho/Setembro).

## RESULTADOS

O teste com o aplicativo para Android foi realizado com 80 pessoas, totalizando 800 fotos-teste, sendo metade destas apresentando modelos listrados e metade sem listras (Figura 4). Nas quatro situações de tempo limite de procura analisadas, a taxa de erros para modelos listrados foi maior, em especial quando o ponto de corte foi de cinco segundos, com uma taxa de erro de 39,5% para modelos listrados contra 24% para modelos sem listras (Tabela 1).

Tabela 1. Número de acertos e erros na captura dos modelos, listrados e sem listras, pelos voluntários no aplicativo para Android, de acordo com o quatro tempos limites de procura.

		Erros	%	Acertos	%
Tempo total	Sem Listra	9	2.25	391	97.75
	Listrado	20	5	380	95
Abaixo de 15s	Sem Listra	33	8.25	367	91.75
	Listrado	52	13	348	87
Abaixo de 10s	Sem Listra	55	13.75	345	86.25
	Listrado	75	18.75	325	81.25
Abaixo de 5s	Sem Listra	96	24	304	76
	Listrado	158	39.5	242	60.5

Também foi analisado o tempo de busca de cada objeto, para os diferentes pontos de corte no tempo limite. A figura 4 mostra o tempo máximo, mínimo e médio para localizar e capturar cada tipo de alvo. O tempo máximo foi de 61 segundos para modelos sem listras e de 127,35 segundos para modelos listrados. O teste de Wilcoxon mostrou que a média do tempo levado para capturar o alvo é estatisticamente diferente ( $p > 0,0001$ ) em todos os cenários, onde os participantes levaram mais tempo para capturar os modelos listrados. A média de tempo observada para o ponto de corte de 5 segundos, 10 segundos e 15 segundos para modelos sem listras permanece

aproximadamente a mesma, enquanto para modelos listrados podemos observar um aumento nesse valor.

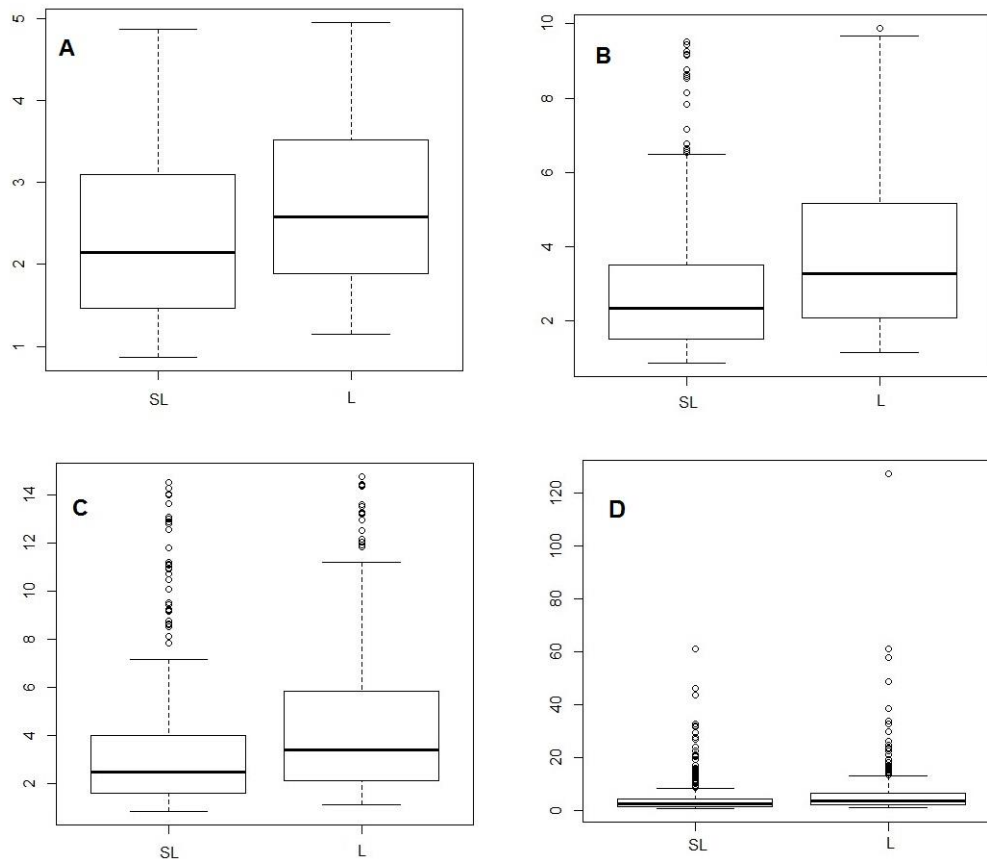


Figura 4. Tempo máximo, mínimo e médio, em segundos, para a localização dos modelos sem listras (SL) e com listras (L) pelos participantes. (A) tempo limite de 5 segundos; (B) tempo limite de 10 segundos; (C) tempo limite de 15 segundos; (D) sem tempo limite.

Para o teste com modelos, um total de 43 ataques aos modelos foi registrado, o que perfaz 0,62% do esforço total de modelos dispostos no ambiente. Destes, 13 eram modelos grandes com listras, 17 modelos grandes sem listras, 3 modelos pequenos com listras e 10 modelos pequenos sem listras (Figuras 5 e 6).

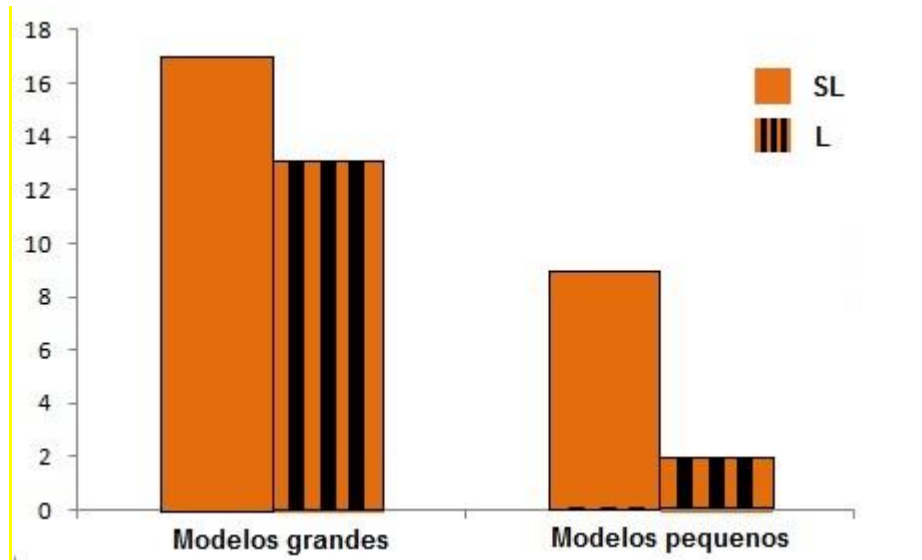


Figura 5. Número de modelos atacados por tamanho, onde SL representa modelos sem listra e L modelos listrados



Figura 6. Exemplos de modelos listrados (A e B) e sem listras (C e D) atacados, mostrando marcas diferenciadas de predadores e/ou antagonistas.

A sobrevivência foi menor em modelos não-listrados, com 61% dos ataques ocorrendo nesses modelos, representando uma taxa de predação significativamente mais alta ( $G=8,42$ ;  $p=0,003$ ). Dentro de um mesmo grupo (com e sem listras), os modelos grandes foram sempre mais predados: do total de modelos não-listrados, 63% dos ataques correspondem a modelos grandes e 37% a modelos pequenos, enquanto para os modelos listrados 81,25% correspondem a modelos grandes e 18,75% a modelos pequenos(Figura 5).

O índice de seleção (SI) não demonstrou grande desvantagem para os indivíduos sem listras quando considerados todos os modelos juntos ( $SI=0,22$ ,  $x^2/df=2,96$ ); porém, quando analisados somente os modelos pequenos ( $SI=0,6363$ ,  $x^2/df=4,4857$ ), esse índice demonstrou grande desvantagem seletiva para a ausência de listras. Quando analisados somente modelos de tamanho grande, esse índice não foi significativo ( $SI=0,1333$ ,  $x^2/df=0,5370$ ) para a ausência de listras (Tabela 2).

Tabela 2. Índice de seleção e qui-quadrado por tamanho, contra a presença e a ausência de listras.

	Grande	Pequeno
SI contra presença de listras	$SI = -0,1333$ $x^2/df = 0,5370$	$SI = -0,6363$ $x^2/df = 4,4857$
SI contra ausência de listras	$SI = 0,1333$ $x^2/df = 0,5370$	$SI = 0,6363$ $x^2/df = 4,4857$

Quando analisamos somente a variável tamanho, o maior porte mostrou-se significativamente desvantajoso ( $SI = 0,4634$ ,  $x^2/df=8,86$ ), com a maior parte dos modelos predados pertencendo a essa categoria (73,17%) (Tabela 3; Figura 5).

Tabela 3. Modelos atacados por campo, listando os indivíduos de tamanhos grande e pequeno, independente da presença de listras, assim como seus relativos índices de seleção e qui-quadrado. Valores significativos estão marcados com \*.

Campanha	Modelo Atacado			Índice de Seleção contra grande	x <sup>2</sup> /df
	Total Exposto	Grande	Pequeno		
Janeiro	1408	5	8	-0,2307	0,069
Maio	1584	10	1	0,8181	*7,41
Julho	1584	12	0	1	*12,08
Setembro	1584	3	4	-0,1428	0,14
<b>Total</b>	<b>6160</b>	<b>30</b>	<b>13</b>	<b>0,3953</b>	<b>*6,76</b>

Tabela 4. Número de modelos atacados por estação do ano, sendo úmida correspondente aos meses de janeiro/maio; e seca a julho/setembro, com índice de seleção contra a ausência de listras e contra o porte maior, com respectivos qui-quadrados. Valores significativos estão marcados com \*.

Estação	Modelo Atacado			Índice de Seleção contra sem listra	x <sup>2</sup> /df
	Total Exposto	Sem listra	Listrado		
Úmida	2992	17	7	0,4545	*4,57
Seca	3168	10	9	0,0526	0,053

	Total	Modelo Atacado		Índice de Seleção contra grande	x <sup>2</sup> /df
		Grande	Pequeno		
Úmida	2992	15	9	0,3636	2,929
Seca	3168	15	4	0,5789	*6,413

Os resultados para campanhas realizadas em época úmida (Jan/Maio) e seca (Jul/Set) foram diferentes. Na época úmida houve uma predação significativamente maior de modelos não-listrados (17 modelos) em relação aos modelos listrados (7 modelos), enquanto na época seca isso não foi observado

(Tabela 4). Em relação ao tamanho, modelos de maior porte sempre foram mais predados, independente da estação. Na estação úmida, o número de modelos grandes excede em mais de 2 vezes o número de modelos pequenos; enquanto que na época seca essa diferença é ainda maior, com o número de modelos grandes atacados excedendo em quase quatro vezes o número de pequenos. Embora em ambos casos esses números sejam altos, somente para a estação seca o SI foi significativo.

Quanto à predação diferencial, em relação aos turnos diurnos e noturnos, não houve diferença significativa, já que rondas realizadas no início da manhã resultaram em um total de 24 ataques aos modelos (58% do total), enquanto nas rondas realizadas ao anoitecer os ataques alcançaram um percentual aproximado (42%), ainda que ligeiramente menor em números totais (17).

## DISCUSSÃO

Apesar de sua grande importância histórica, estudos sobre camuflagem progrediram com certa lentidão quando comparado com outras áreas de estudo em coloração adaptativa (Stevens e Merilaita, 2011). Em mamíferos não é raro encontrar padrões de coloração críptica, envolvendo padrões de listras, manchas ou outro tipo de marca na pelagem, como forma de evasão de predador, comunicação social ou camuflagem (Cott 1940, Rowland 1979, Endler 1990, Fenton 1992). Listras transversais não são incomuns em mamíferos, indo de zebras a morcegos (Godfrey et al. 1987, Fenton 1992, Ortolami 1999), tendo sido estudadas especialmente em mamíferos diurnos de grande porte, explicitando a relação entre a camuflagem e a ocorrência destes em ambientes de área aberta (Ortolami 1999, Caro 2005, Allen 2010).

Embora haja extensos estudos sobre camuflagem em vertebrados, incluindo grupos como primatas (Kamilar 2009), peixes (Stummer 2004, Sazima et al. 2006), aves (Speed et al. 2004, Sazima 2010), répteis (Stuart-Fox et al. 2004) e anfíbios (Toledo et al. 2011, Lima 2013), inclusive nos neotrópicos, o mesmo não pode ser dito em relação a pequenos mamíferos. Em 1940, Cott já relatava sobre criptismo: “É repetido extensivamente entre os marsupiais, como visto na coloração do lobo da Tasmânia, gambás, wallabies e outros”. Entretanto, como constatado na revisão sobre camuflagem animal apresentada por Stevens e Merilaita (2011), poucas observações são feitas sobre camuflagem e coloração em pequenos mamíferos (roedores e marsupiais) e, quando presentes, consistem de citações pontuais, e não de estudos de caso que tratem de forma mais abrangentemente sobre seus mecanismos e funções. Ademais, a maioria dos estudos existentes concentram-se em regiões temperadas mais do que tropicais, e ainda menos nos neotrópicos, o que pode ser considerado surpreendente, dada a enorme biodiversidade encontrada na região (Myers et al. 2000) e os inúmeros exemplos citados em literatura, há séculos, sobre a exuberância de formas e cores da fauna local. Os fatos acima mencionados, que estão entre os principais motivadores desta pesquisa, atestam também quanto a relevância do presente estudo e os resultados encontrados, que serão apresentados a seguir.

## Experimento 1. Listras como um padrão disruptivo

Apesar de há muito apreciada por ecólogos, e com uma enorme variedade de aplicações nas áreas militares e de caça, somente recentemente pesquisadores começaram a testar a eficácia da coloração disruptiva em estudos de camuflagem em campo, estimulados pelo recente avanço da tecnologia e a possibilidade de utilização de aplicativos criados especialmente para este fim. Como exemplos, temos o influente trabalho de Fraser et al (2007), que criaram o aplicativo MothFinder, para um experimento que envolvia polimorfismo em mariposas utilizando voluntários humanos como predadores e, mais recentemente, o trabalho de Von Helversen et al (2013) que trata da influência da camuflagem na percepção de velocidade pelo predador.

A camuflagem disruptiva altera substancialmente a detectabilidade, pois os mecanismos de detecção de linhas em vertebrados percebem as bordas através de mudanças bruscas na intensidade da luz (Stevens 2007, Cuthill et al. 2006), o que sugere que presença de listras escuras criariam falsas bordas e, conseqüentemente, prejudicariam a detecção do objeto. Isso foi observado no presente trabalho, desde que nossos resultados mostraram que a presença de marcas disruptivas diminuiu a detectabilidade da presa através de teste com humanos. Ainda, segundo Fraser (2007), este resultado indica que a alteração na detectabilidade do tipo de camuflagem disruptiva apresentada pelas duas espécies de *Monodelphis* estudadas não seria advinda de alguma característica especial da visão dos predadores naturais.

No caso do presente trabalho, a taxa de erro para identificar modelos listrados foi maior em todos os cenários analisados, em especial no qual o ponto de corte era de cinco segundos. Da mesma forma, o tempo de captura dos alvos pelos voluntários que participaram do projeto foi significativamente diferente em todos os cenários, com modelos listrados demorando mais a serem detectados. Nesse sentido, é importante também ressaltar que o tempo médio para captura de modelos sem listras permaneceu aproximadamente o mesmo em todos os cenários, enquanto para modelos listrados nota-se um aumento dessa média de acordo com o tempo limite de captura. Esse resultado reforça a conclusão de que a identificação de modelos listrados leva um tempo consideravelmente

maior do que o utilizado para modelos de cor uniforme, desde que o aumento geral na média geral de identificação correta dos modelos em cada cenário, e principalmente entre o Cenário A e B (Tabela 1; Figura 4), deve-se principalmente ao maior tempo necessário para a localização de modelos listrados, possível devido à maior disponibilidade de tempo concedida na análise. Em conclusão, modelos listrados mostraram-se mais inconspícuos, levando mais tempo para serem identificados e capturados, enquanto modelos sem listras eram localizados e capturados mais rapidamente e mais frequentemente. Este resultado vai de encontro ao obtido por Stevens et al. (2011), que observaram uma maior captura de objetos listrados em relação à objetos de coloração uniforme semelhante ao substrato. No entanto, os objetos utilizados por Stevens et al. (2011) na captura eram bidimensionais e geométricos, ao contrário do realizado no presente estudo que utilizou modelos tridimensionais posicionados em um substrato natural, o que pode ter influenciado no resultado diferencial encontrado.

#### Experimento 2. Evasão diferencial de predadores

A taxa total de modelos atacados alcançada no presente estudo (0,62%) pode, a princípio, parecer muito baixa, o que significaria um baixo sucesso do método. No entanto, Vignieri et al. (2010), no único trabalho semelhante ao aqui realizado e que pôde ser encontrado para fins de comparação, obteve uma taxa total de modelos atacados de 1,04% para 2688 modelos-noite. Entretanto, em seu estudo Vignieri et al. (2010) utilizaram duas subespécies do roedor *Peromyscus polionotus*: *P. p. subgriseus* e *P. p. leucocephalus*, sendo que a primeira, com coloração marrom escura, ocorre em áreas de campos agrícolas abandonados enquanto a segunda, de coloração amarela-esbranquiçada, ocupa dunas de areias costeiras. Assim, a diferença em taxas pode estar associada às diferenças do habitat onde os trabalhos foram realizados e a consequente conspicuidade dos modelos nos respectivos substratos. Isso porque, no caso de Vignieri et al. (2010), o estudo foi realizado em ambiente abertos, e em que os modelos de cada uma das sub-espécies se destacavam sobremaneira no substrato de não-ocorrência natural. No presente estudo o ambiente era fechado e sombreado, os modelos das duas espécies

possuíam coloração amarronzada semelhante e o substrato utilizado foi o mesmo para ambas, ou seja, a serrapilheira do sub-bosque. Considerando a diferença entre coloração de modelos e substratos utilizados nos dois estudos, considera-se que a visualização de modelos de cor similar em um ambiente de mata seja mais dificultada, explicando e relativizando assim o menor valor da taxa de ataque aqui encontrado.

Além de dificultar a detectabilidade, nesse trabalho demonstramos ainda que a presença de listras confere uma vantagem adaptativa aos indivíduos na evasão de predadores, tendo em vista que modelos com essa característica foram significativamente menos atacados do que modelos de coloração uniforme. Como ressaltado por Haldane (1927, apud Von Helversen, 2013), do ponto vista evolutivo, uma aumento de 3% na taxa de sobrevivência pode resultar em uma grande pressão seletiva.

Apesar de que, no conjunto geral de dados, foi demonstrado que as listras diminuem a detectabilidade, cerca de 70% dos modelos predados eram de tamanho grande, o que demonstra também a importância relativa do tamanho na sobrevivência do indivíduo. Ou seja, quando considerados somente modelos grandes, a diferença entre a taxa de ataques sofridos por modelos listrados e não listrados foi menor do que aquela encontrada para os modelos pequenos, sendo também não significativa. O conjunto de resultados nos leva a crer que o tamanho dos indivíduos em *Monodelphis* tem uma influência também relevante na facilidade em sua visualização, desde que modelos grandes com e sem listras foram atacados de forma quase indiscriminada, o contrário sendo observado para o conjunto de dados considerando apenas os pequenos. De fato, a vantagem adaptativa de listras em *Monodelphis* foi especialmente clara quando considerados somente os modelos de tamanho pequeno, onde encontramos um SI significativo de 0,53.

É possível encontrar diversos grupos de animais onde as listras ou manchas só ocorrem nos juvenis, como é o caso das antas (*Tapirus terrestris*) e de várias espécies de veado (*Odocoileus virginianus*, *Dama dama*, *Cervus elaphus*), como forma de minimizar a predação. O mesmo pode se aplicar aos indivíduos jovens, mais vulneráveis e ainda imaturos sexualmente, de ambos os sexos em

*M.americana* que mantêm as listras, ao passo que machos adultos as perdem. Duda e Costa (submetido) sugerem ainda a influência do gênero e o papel das listras no reconhecimento e sobrevivência diferencial. A perda das listras observada em machos adultos de *M. americana*, quando em simpatria com *M.iheringi*, poderia ser explicada por seleção sexual, onde a perda das listras facilitaria a discriminação do indivíduo macho adulto para fêmeas da mesma espécie, que não perdem as listras. Essa variação de cor se deve possivelmente a um balanço entre diferenças nos riscos de predação, seleção sexual e reconhecimento de possíveis parceiros (Endler 1978, Deutsch 1997), em que as fêmeas, responsáveis por gerir e manter a prole (Reynolds et al. 2002, Pough et al. 2008), mantêm as listras.

Os resultados encontrados no presente trabalho mostram que a perda de listras atua mais negativamente em indivíduos menores do que em indivíduos maiores. De forma geral, indivíduos grandes são mais predados do que indivíduos menores e, logo, a perda de listras como camuflagem em um indivíduo macho adulto de *M.americana* possivelmente não teria um impacto tão grande quanto teria em um indivíduo menor, como filhotes e fêmeas de ambas as espécies, ou mesmo machos adultos de *M.iheringi*, especialmente quando essa perda está relacionada ao reconhecimento intra-específico. No entanto, essa hipótese necessita de testes específicos relacionando a presença ou ausência de listras no reconhecimento intra/inter-específico das espécies de *Monodelphis*.

Na estação úmida, essa diferença na taxa de predação mostrou-se ainda mais distinta. Com a maior umidade, a serrapilheira torna-se mais escura, o que possivelmente faz com que os modelos listrados fiquem ainda mais camuflados no substrato. Em contraste, na estação seca, a serrapilheira torna-se uniformemente mais clara, evidenciando mais os modelos desse tipo do que na estação úmida, que alcançam taxas de predação similares às de modelos sem listras. Além da presença de listras, o tamanho dos modelos também alcançou resultado diferencial de acordo com a estação do ano, modelos grandes foram significativamente mais predados na época seca independente da presença ou ausência de listras. Esse resultado sugere, novamente, que a perda de listras

em machos adultos de *Monodelphis americana* não teria um grande impacto em sua taxa de sobrevivência.

De acordo com os resultados, não foi possível identificar um período de maior atividade predatória, já que não houve grande diferença entre a quantidade de ataques durante o período da noite e o período da manhã. Este resultado está de acordo com relatos sobre a história natural do gênero. Isto pois, apesar de mais frequentemente descritas como diurnas (Davis 1947 e Nitikman and Mares 1987 sobre *M. americana*), algumas espécies do gênero como *M. scalops* (Massoia et al. 2000) e *M. americana* (Goeldi 1894), também possuem atividade noturna, podendo, portanto, serem predadas nos dois turnos indistintamente.

### Explicações alternativas

Além de alterar a detectabilidade das presas, contribuindo para a evasão dos predadores, uma das explicações alternativas para a presença de listras seria o chamado *motion dazzle*, onde o padrão de listras poderia interferir com a percepção de velocidade do predador. Essa hipótese ainda é controversa (Von Helversen et al. 2013), mas a natureza repetitiva das listras pode afetar a percepção de velocidade graças à sua frequência espacial. De acordo com Stevens et al (2011), as listras podem ser eficientes quando em movimento, mas custosas quando paradas, facilitando a localização do objeto ao invés de protegê-lo, embora os resultados encontrados neste trabalho reflitam o contrário.

Em experimento com um aplicativo de computador onde objetos de uma única cor, com uma listra longitudinal e com várias listras transversais, foi possível demonstrar que objetos listrados são vistos como se movimentando mais rápido que objetos de uma única cor, mesmo quando estão na mesma velocidade (Von Helversen et al. 2013). A presença de listras pode, também, causar uma ilusão de ótica quanto ao tamanho do animal, fazendo com que este pareça ser maior do que realmente é, além de causar uma confusão quando ao seu posicionamento (Vaughan 1986). Porém, como no presente trabalho foram utilizadas presas estáticas, não é possível fazer quaisquer

associações da função das listras para *motion dazzle* com as listras encontradas nas duas espécies estudadas de *Monodelphis*.

Em adição à presença de listras, podemos observar também em *Monodelphis*, a presença do sombreamento invertido, correspondente à Lei de Thayer, onde as regiões iluminadas do corpo do animal apresentam uma coloração mais escura que as partes sombreadas, tornando o corpo do animal aparentemente achatado e insubstancial (Behrens, 2009). Isso porque, como anteriormente mencionado, as duas espécies possuem ventres uniformemente claros, contrastando fortemente com a pelagem escura do dorso, o que também pode auxiliar na camuflagem do animal.

### Conclusão

A similaridade dos nossos resultados com aqueles obtidos por Schaefer e Stobbe (2006) e Fraser et al. (2007), oferece evidências do papel que a camuflagem disruptiva desempenha na diminuição da detectabilidade das presas. Mostra também a eficácia no uso de humanos como predadores modelo para testes de hipóteses de camuflagem, utilizando um ambiente controlado de forrageio. Os testes em campo mostram a influência das listras na taxa de predação dos modelos por predadores reais, em especial em modelos de tamanho pequeno. Modelos grandes são mais facilmente detectados, independente da presença ou ausência das listras, enquanto em modelos pequenos, as listras mostraram ter um impacto muito grande na detecção dos modelos. Os resultados com o teste de modelos em campo foram similares aos testes com humanos. Isso é significativo porque os resultados com humanos são, sem dúvida, resultado da falha na detecção, enquanto nos resultados em campo, a detectabilidade é apenas inferida como a causa da diferença nas taxas de predação. Isso não diminui a importância de trabalhos em campo, já que estes proveem validação ecológica, mostrando como predadores reais se comportariam em um ambiente com condições de iluminação e substrato variáveis.

Finalmente, digno de nota é o fato de que a presença de listras está relacionada em mamíferos de pequeno porte com picos de atividade durante o dia como, por exemplo, os esquilos do gênero *Tamias*. *Monodelphis* é um gênero neotropical que compreende marsupiais terrestres de pequeno porte e com atividade diurna (Davis 1947, Emmons e Feer 1997, Argot 2002, Duda e Costa submetido), hábito que contrasta diametralmente com os demais gêneros e espécies da Família Didelphidae, à qual pertence, em sua maioria absoluta noturnos. Explica-se assim a presença e importância das listras neste grupo de marsupial neotropical, assim como possivelmente também os padrões chamativos e diversos de coloração de outras espécies do gênero que, em conjunto, apresentam os padrões mais variáveis de pelagem na família. É também, provavelmente, um dos poucos, senão único, pequeno-mamífero não-voador ocorrente no Brasil a apresentar um padrão tão claro de listras paralelas dorsais. Assim, espécies de grupo de catitas-de-listras, assim como de outras espécies do gênero, apresentam-se como excelentes organismos modelo de mamíferos de pequeno porte para o estudo dos processos, mecanismos e funções da coloração da pelagem e da camuflagem em suas variadas formas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, W.L., CUTHILL, I. C., SCOTT-SAMUEL, N. E., BADDELEY, R. Why the leopard got its spots: relating pattern development to ecology in felids. *Proceedings of the Royal Society B*, 278(1710), p.1373–1380., 2010

ARGOT, C. Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*, 253, p.76–108, 2002

BEHRENS, R. R.. Revisiting Abbott Thayer: Non-scientific reflections about camouflage in art, war and zoology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, p. 497–501, 2009

BOND, A.B; KAMIL, A. Visual Predators Select for Crypticity and Polymorphism in Virtual Prey. *Papers in Behavior and Biological Sciences*. Paper 38, 2002

BRODIE III, E.D.; JANZEN, F.J. Experimental studies of Coral Snake mimicry: generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology*, 9, p.186-190, 1995.

BRODIE III, E.D. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution*, 47, p. 227-235, 1993.

CABRERA, A. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. Metatheria-Unguiculata-Carnivora. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 4, p. 5–11, 1958.

CARO, T. The adaptative significance of coloration in mammals. *BioScience*, 55, p.125-136, 2005.

CARO, T., MERILAITA, S. & STEVENS, M. The colours of animals: from Wallace to the present day. I. cryptic colouration. In *Natural Selection and*

*beyond: The Intellectual Legacy of Alfred Russel Wallace*, eds. Smith, C. H. & Beccaloni, G. Oxford, UK: Oxford University Press, p. 125–143, 2008

CHIAO, C., CHUBB, C., HANLON, R.T. Interactive effects of size, contrast, intensity and configuration of background objects in evoking disruptive camouflage in cuttlefish. *Vision Research*, 47, p. 2223–2235, 2007

COTT, H.B. Adaptive coloration in animals. Methuen, London, United Kingdom. 1940

CUTHILL, I.C.; STEVES, M.; WINDSOR, A.M.M.; WALKER, H.J. The effects of pattern symmetry on detection of disruptive and background-matching coloration. *Behavioral Ecology*, 2006

DARWIN, C. R. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray, 1859

DAVIS, D.E. Notes on the life histories of some Brazilian mammals. *Boletim do Museu Nacional, Nova Séries, Zoologia*, 76, p.1-8, 1947

DEUTSCH, J. C. Colour diversification in Lake Malawi cichlids, evidence for adaptation, reinforcement or sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, p. 1–14, 1997

DICE, L.R. The selection index and its test of significance. *Evolution*, 3, p.262-265, 1949.

DUDA, R.; COSTA, L.P. Morphological and genetic variation in cryptic and sympatric species of three-striped opossums (*Monodelphis*: Didelphidae:Mammalia). *Zootaxa* submetido

EMMONS, L.H., FEER, F. Neotropical rainforest mammals: a field guide. 2<sup>a</sup> Ed. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 1997

ENDLER, J. A. A predator's view of animal colour patterns. *Evolutionary Biology*, 11, p. 319–364, 1978

ENDLER, J.A. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41, p. 315-352, 1990

FENTON, M.B. Pelage patterns and crypsis in roosting bats: *Taphozous mauritanus* and *Epomorphus* species. *Koedoe*, 35, p.49-55, 1992

FRASER, S.; CALLAHAM, A.; KLASSEN, D.; SHERRATT, T. Empirical tests of the role of disruptive coloration in reducing detectability. *Proceedings of the Royal Society*. 274, p.1325-1331, 2007

GOELDI, E. A. Critical gleanings on the *Didelphyidae* of the Serra dos Orgãos, Brazil. *Proc. Zool. Soc. London*, 1894, p. 457–67, 1894

GODFREY, D., J. N. LYTHGOE, E D. A. RUMBALL. Zebra stripes and tiger stripes: The spatial frequency distribution of the pattern compared to that of the background is significant in display and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 32, p. 427–433, 1987

HUSAK, J.F., MACEDONIA, J.M., FOX, S.F., SAUCEDA, R.C. Predation cost of conspicuous male coloration in collared lizards (*Crotaphytus collaris*): an experimental test using clay-covered model lizards. *Ethology*, 112, p.572-580, 2006

KAMILAR, J. M. Interspecific variation in primate countershading: effects of activity pattern, body mass, and phylogeny. *International Journal of Primatology*, 30, p. 877–891, 2009

KUTCHA, S.R. Experimental Support for Aposematic Coloration in the Salamander *Ensatina eschscholtzii xanthoptica*: Implications for Mimicry of Pacific Newts. *Copeia*, 2, p. 265-271, 2005

LIMA, A.B.C.R. Influência da predação e de aspectos geoclimáticos sobre a coloração das espécies de Brachycephalidae na Mata Atlântica. Tese (Mestrado em Biologia Animal). Universidade de Campinas. Campinas, 2013

MASSOIA, E.; FORASIEPI A.; TETA P.. *Los marsupiales de la Argentina*. Buenos Aires: Editorial L.O.L.A [Literature of Latin America], 2000

MERILAITA, S. Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *The Royal Society*, 265, p. 1059-1064, 1998

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C.G.; DA FONSECA, G.A.B; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, p. 853-858, 2000

NISKANEN, M.; MAPPE J. Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators *Journal of Animal Ecology* 74, p.1091–1101, 2005

NITIKMAN, L. Z., E M. A. MARES. Ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Annals of the Carnegie Museum* 56, p. 75–95, 1987

NOONAN, B.P.; COMEAULT, A.A. The role of predator selection on polymorphic aposematic poison frogs. *Biology Letters*, 5, p.51-54, 2009

ORTOLANI, A. Spots, stripes, tail tips and dark eyes: predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67, p. 433–476, 1999

PAGLIA, A.P., FONSECA, G.A.B. DA, RYLANDS, A. B., HERRMANN, G., AGUIAR, L. M. S., CHIARELLO, A. G., LEITE, Y. L. R., COSTA, L. P., SICILIANO, S., KIERULFF, M. C. M., MENDES, S. L., TAVARES, V. DA C., MITTERMEIER, R. A. & PATTON J. L. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil /

Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2ª Edição / 2nd Edition. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 6, 2012

PAVAN, S.E.; ROSSI, R.V.; SCHNEIDER, H. Species diversity in the *Monodelphis brevicaudata* complex (Didelphimorphia: Didelphidae) inferred from molecular and morphological data, with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165 (1), p.190–223, 2012

PINE, R. H. *Monodelphis iheringi* (Thomas) is a recognizable species of Brazilian opossum (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae). *Mammalia*, 41, p. 235–237, 1977

PINE, R. H. E C. O. HANDLEY. Genus *Monodelphis* Burnett, 1830. Pp. 82–107 in *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (A. Gardner, ed.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 2008

POUGH, F. H., C. M. JANIS, E J. B. HEISER. *A vida dos vertebrados*. 4ª ed. Atheneu, São Paulo, Brasil, 2008

POULTON, E. B. *The colours of animals: their meaning and use. Especially considered in the case of insects*, 2nd ed. London: Kegan Paul, Trench Trubner, & Co., 1890

REYNOLDS, J. D., N. B. GOODWIN, E R. P. FRECKLETON. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357, p. 269–281, 2002

RIDLEY, M. *Evolução*. 3a ed. Porto Alegre, Artmed. 2006.

ROWLAND, W. J. The use of color in intraspecific communication. p. 379–421 in *The Behavioral Significance of Color* (E. H. Burtt, Jr., ed.). Garland STPM Press, New York, 1979

- SAZIMA, I.; CARVALHO, L.N.; MENDONÇA, F.P.; ZUANON, J. Fallen leaves on the water-bed: diurnal camouflage of three night active fish species in an Amazonian streamlet. *Neotropical Ichthyology*, 4(1), p. 119-122, 2006
- SAZIMA, I. Five instances of bird mimicry suggested for Neotropical birds: a brief reappraisal. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 18(4), p.328-335. 2010
- SCHAFFER, H.M.; STOBBE, N. Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *The Royal Society*, 273, p.2427-2432, 2006
- SOLARI, S. New species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from Peru, with notes on *M. adusta* (Thomas, 1897). *Journal of Mammalogy*, 88(2), p. 319–329, 2007
- SOLARI, S.; PACHECO, V.; VIVAR, E.; EMMONS, L.H. A new species of *Monodelphis* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae) from the montane forests of central Perú. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 125(3), p. 295-307. 2012.
- SPEED, M. P., KELLY, D. J., DAVIDSON, A. M. & RUXTON, G. D. Countershading enhances crypsis with some bird species but not others. *Behavioral Ecology*, 16, 327–334, 2004
- STEVENS, M. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proceedings of the Royal Society B*. 274, p. 1457–1464 2007
- STEVENS, M.; MERILAITA, S. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 364, p. 423–427. 2009
- STEVENS, M.; MERILAITA, S. *Animal Camouflage: Mechanisms and function*. Cambridge: Cambridge University Press. 2011

STEVENS, M.; SEARLE, W.T.L.; SEYMOUR, J.E.; MARSHALL, K.L.A.; RUXTON, G.D. Motion dazzle and camouflage as distinct antipredator defenses. *BMC Biology*, 9, p. 81, 2011

STUART-FOX, D. M., MOUSSALLI, A., JOHNSTON, G. R. & OWEN, I. P. F. Evolution of color variation in dragon lizards: quantitative tests of the role of crypsis and local adaptation. *Evolution*, 58, 1549–1559, 2004

STUMMER, L. E. et al. Size and stripes: how fish clients recognize cleaners. *Animal Behaviour*, p.145–150, 2004.

THAYER, A. H. The law which underlies protective colouration. *Auk* 13, p. 124–129, 1896

TOLEDO, L.F.; HADDAD, C. Colors and some morphological traits as defensive mechanisms in anurans. *International Journal of Zoology*. Article ID 910892. 2009

TOLEDO, L.F.; SAZIMA, I.; HADDAD, C. Behavioural defences of anurans: an overview. *Ethology Ecology & Evolution*, 23, p.1–25, 2011

TONINI, J. F. R., L. M. CARÃO, I. S. PINTO, J. L. GASPARINI, Y. L. R. LEITE, E L. P. COSTA. Non-volant tetrapods from Reserva Biológica de Duas Bocas, state of Espírito Santo, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 10, p. 339–351, 2010

VAUGHAN, T. A. Mammology. 3<sup>a</sup> ed. North Arizona University, Flagstaff, Arizona. 1986

VIGNIERI, S.N., LARSON, J.G., HOEKSTRA, H.E. The selective advantage of crypsis in mice. *Evolution*, 2010.

VILELA J.F.; RUSSO C.A.M.; OLIVEIRA J.A. An assessment of morphometric and molecular variation in *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847) (Didelphimorphia: Didelphidae). *Zootaxa*, 2646, p. 26–42. 2010

VON HELVERSEN B.; SCHOOLER L.J.; CZIENSKOWSKI U. Are Stripes Beneficial? Dazzle Camouflage Influences Perceived Speed and Hit Rates. *PLoS ONE* 8(4): e61173. 2013

VOSS, R.S; PINE, R.H.; SOLARI, S. A new species of the didelphid marsupial genus *Monodelphis* from Eastern Bolivia. *American Museum Novitates*, 3740, p.14 2012.

WILSON, D.E. ; REEDER, D.M. *Mammal species of the world : a taxonomic and geographic reference*. 3<sup>rd</sup> Ed. Baltimore : The Johns Hopkins University Press. 2005