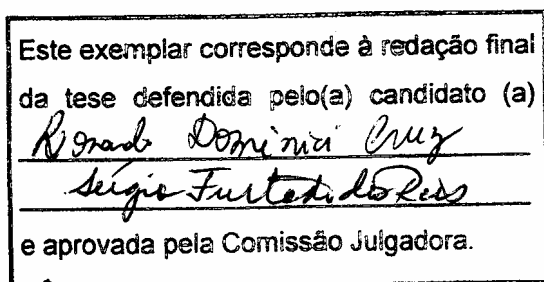


UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



Leonardo Dominici Cruz

**Nicho trófico de *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia:
Didelphidae): Variação intra-populacional e inter-individual**



Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia para a obtenção do título
de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis

Campinas, 2007

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

C889n

Cruz, Leonardo Dominici

Nicho trófico de *Gracilinanus microtarsus*

(Didelphimorphia: Didelphidae): variação intra-populacional e inter-individual / Leonardo Dominici Cruz. – Campinas, SP: [s.n.], 2007.

Orientador: Sérgio Furtado dos Reis.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia populacional. 2. Nicho (Ecologia). 3. *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). 4. Cerrados. I. Reis, Sérgio Furtado dos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Trophic niche of *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia: Didelphidae): intra-population and inter-individual variation.

Palavras-chave em inglês: Population ecology; Niche (Ecology); *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae); Cerrados.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestre em Ecologia.

Banca examinadora: Sérgio Furtados dos Reis, Arício Xavier Linhares, Wesley Augusto Conde Godoy.

Data da defesa: 05/02/2007.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

Campinas, 05 de fevereiro de 2007

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Sérgio F. dos Reis (orientador) Sérgio Furtado dos Reis

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares Arício Xavier Linhares

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy Wesley Augusto Conde Godoy

Prof. Dr. André Lucci Freitas _____

Prof. Dr. Emygdio Leite de Araújo Monteiro Filho _____

Dedicada aos meus pais, Nanda,
irmãos e amigos.

Agradecimentos

Agradeço em especial, aos meus pais, Carmen Dominici e Antônio César Cruz pela educação e por todo incentivo que me deram ao longo de minha vida.

À Fernanda Rodrigues Fernandes, pelo amor, companheirismo, paciência e incentivo ao longo destes últimos cinco anos.

Aos meus irmãos Júlio César Dominici, Carolina Dominici Cruz e João Ricardo Dominici Cruz pelo apoio e incentivo durante estes dois anos.

Às pessoas importantes que me ajudaram no início do mestrado Cristiane Maciel, Ridvan Nunes Fernandes, Maria Ivanilde Araujo Rodrigues, Alaécio Reis, Josélia Reis, Dulcimar Dominici, João Cândido Dominici, Elisa Ansanello e Laécio Ansanello.

Ao Prof. Dr. Sérgio F. dos Reis, pela orientação.

Ao Prof. Dr. Arício Xavier Linhares pelo auxílio na identificação dos itens alimentares da dieta.

Ao MSc. Eduardo Martins, pelo auxílio nas análises de dados.

A todos da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, pelo apoio logístico.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio financeiro ao projeto (Processo nº 05/51353-4).

Índice

1. Introdução	01
2. Objetivos	05
3. Materiais e Métodos	06
3.1. <i>Área de estudo</i>	06
3.2. <i>Análise de composição da dieta</i>	06
3.3. <i>Análise dos dados</i>	07
4. Resultados	13
5. Discussão	23
6. Literatura citada	28

Índice de Figuras

Figura 1. Mapa do estado de São Paulo, destacando a localização da Reserva Ecológica de Mogi Guaçu, onde foram realizados os trabalhos de campo; **pág. 10**

Figura 2. Médias mensais da pluviosidade e temperatura da Reserva Biológica de Mogi Guaçu (1995 - 2005)P; **pág. 11**

Figura 3. Indivíduo da espécie *Gracilinanus microtarsus* capturada na Reserva Ecológica de Mogi Guaçu, Martinho Prado, SP; **pág. 12**

Figura 4. Distribuição dos valores de PS_i das fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 17**

Figura 5. Distribuição dos valores de PS_i dos machos de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 18**

Figura 6. Regressão linear entre o número de amostras e os valores de PS_i das fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 19**

Figura 7. Regressão linear entre o número de categorias alimentares e os valores de PS_i das fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 20**

Figura 8. Regressão linear entre o número de amostras e os valores de PS_i dos machos de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 21**

Figura 9. Regressão linear entre o número de categorias alimentares e os valores de PS_i dos machos de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 22**

Índice de Tabelas

Tabela 1. Frequência de ocorrência e proporção das categorias alimentares encontradas na dieta de *Gracilinanus microtarsus* em uma área de cerrado da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP; **pág. 14**

Tabela 2. Índices padronizados de Shannon-Weiner da amplitude de nicho trófico de fêmeas e machos de *Gracilinanus microtarsus* por estação, em uma área de cerrado da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP; **pág. 15**

Tabela 3. Valores de F e P dos fatores sexo e estação com os valores de médios de PS_i ; **pág. 16**

Resumo

A teoria do nicho ocupa uma posição central na Ecologia, tendo um papel fundamental nos modelos de dinâmicas populacionais e de comunidades. Apesar disso, sua formalização tradicional é baseada nos princípios da aproximação do campo médio e da lei da ação das massas, os quais presumem que os indivíduos de uma espécie são ecologicamente equivalentes e suas interações são proporcionais às suas densidades. Esta abordagem tem se mostrado inadequada em descrever as dinâmicas do nicho trófico, visto que tanto fatores endógenos quanto exógenos contribuem de forma significativa para a variação do nicho populacional. Desse modo o presente estudo teve como objetivo investigar a dieta, a dinâmica do nicho trófico populacional do marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Wagner, 1842) em uma área de cerradão em São Paulo, assim como investigar a influência da variação inter-individual neste fenômeno. A dieta de *G. microtarsus* foi composta de invertebrados e frutos, com a predominância de insetos. As amplitudes de nicho trófico de machos e fêmeas foram maiores na estação quente-úmida do que na fria-seca. Entre os sexos, a amplitude do nicho de machos e fêmeas aparentemente não diferiu na estação quente-úmida. Na estação fria-seca, fêmeas apresentaram nichos mais amplos do que os machos. No nível individual, os nichos tróficos de machos e fêmeas foram similarmente proporcionais ao nicho de sua população. No entanto, esta similaridade foi maior na estação fria-seca. Nem o tamanho amostral, nem o

número de categorias alimentares detectadas nas fezes influenciaram estes resultados. Isto indica que, no geral, os indivíduos de *G. microtarsus* se comportam de forma oportunística, utilizando os recursos de acordo com sua disponibilidade no ambiente.

Abstract

The niche theory occupies a central position in the Ecology, having a fundamental role in the population and community dynamic models. Despite this, its traditional formalization is based on the principles of the mean-field and on the law of mass action, which presume that the individuals of a species are ecologically equivalent and their interactions are proportional to their densities. This approach is inadequate in describing the dynamics of trophic niche, since many endogenous and exogenous factors contribute significantly to the variation of the population niche. This study aimed to investigate the diet, the dynamics of the population trophic niche of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Wagner, 1842) in a “cerradão” area of São Paulo state, as well as to investigate the influence of the inter-individual variation in this phenomenon. The diet of *G. microtarsus* was composed of invertebrates and fruits, with the predominance of insects. The trophic niche width of males and females was higher in the warm-wet season than in the cool-dry season. Between sexes, the niche width of males and females did not differ in the warm-wet season and in the cool-dry season. Females presented larger niche width than males. At the individual level, the niches of males and females were similarly proportional to their populations. However, in the cool-dry season, this similarity was higher. Neither amostral size nor number of food resource types detected in faeces influenced these results. This indicates that, in general, the individuals of *G. microtarsus*

behave as opportunistic foragers, using the resources in according to with their availability in the environment.

1. INTRODUÇÃO

A teoria do nicho é uma das mais importantes teorias na Ecologia, servindo como princípio fundamental para estudos de dinâmicas populacionais e de comunidades (Roughgarden, 1979; Leibold, 1995; Pianka, 1999; Begon *et al.*, 2006). Seu desenvolvimento teve início com Hutchinson (1957), que formalizou o nicho de uma espécie como um hipervolume. De modo operacional, o nicho geralmente é descrito por uma curva de utilização de recursos, definida por uma função densidade de probabilidade (MacArthur, 1968; Roughgarden, 1972; 1979).

Esta formulação tradicional da teoria do nicho é baseada nos formalismos utilizados em física e química, sendo conhecidos como a aproximação do campo-médio e lei da ação das massas (Diekmann *et al.*, 2000; Murrell *et al.*, 2004). A aproximação do campo-médio presume que os indivíduos de uma espécie ou população utilizam recursos semelhantes, sendo, por conseguinte, ecologicamente equivalentes, ao passo que a lei da ação das massas presume que as interações dos indivíduos são proporcionais às suas densidades populacionais (Durrett & Levin, 1994; Levin & Pacala, 1997).

Esta afirmação é melhor observada em duas premissas do modelo de hipervolume. A primeira é a de que neste hipervolume, todos os indivíduos da espécie são similarmente capazes de sobreviver e se reproduzir (Hutchinson, 1957). Isto implica que os indivíduos coespecíficos são

ecologicamente equivalentes. A segunda é a de que as interações entre as espécies são de natureza competitiva (Hutchinson, 1957). As interações de competição interespecífica, neste caso, são proporcionais às densidades populacionais das espécies envolvidas (Roughgarden, 1979; Gotelli, 2001; Begon *et al.*, 2006).

Os formalismos do campo-médio e da lei da ação das massas têm sido fundamentais no desenvolvimento da teoria ecológica nos últimos 80 anos (Diekmann *et al.*, 2000; Murrell *et al.*, 2004). No entanto, esta abordagem tem se mostrado inadequada para descrever a dinâmica de várias dimensões do nicho, como por exemplo, a dimensão alimentar ou nicho trófico (Bolnick *et al.*, 2003). Tanto fatores endógenos tais como sexo, idade, polimorfismo e variações inter-individuais (e.g., Keast, 1977; Polis, 1984; Shine, 1989, 1991; Wimberger, 1994; Smith & Skulason, 1996; Bolnick & Doebeli, 2003), quanto exógenos tais como disponibilidade de recursos e sazonalidade (e.g. Strode, 2003; Tebbich *et al.*, 2004), contribuem para a existência de variação no nicho trófico em uma espécie ou população.

Embora a contribuição de fatores endógenos e exógenos seja bem documentada como causas que contribuem para a variação intra-populacional no nicho trófico, a influência da variação inter-individual na amplitude do nicho trófico tem recebido pouca atenção (Bolnick *et al.*, 2003). Este nível de variação envolve o grau de similaridade proporcional do nicho trófico do indivíduo em relação ao nicho trófico da população (Roughgarden 1972; 1974; Bolnick *et al.*, 2002). Assim, a variação na amplitude do nicho de

uma população ou espécie pode ocorrer em diferentes níveis de complexidade, variando do indivíduo a classes de indivíduos, como sexo, idade ou grupo morfológico.

A resposta a estas questões sobre o nicho trófico é determinada fundamentalmente pela história natural de cada organismo, visto que cada espécie percebe o ambiente em escalas espaço-temporais características e interage com a biota através de conjuntos únicos de fenótipos (Levin & Pacala 1997; Levin 1999, 2003). Assim, é essencial se determinar, para um dado organismo, quais os fatores endógenos e exógenos que potencialmente contribuem para a existência de variação intra-populacional no nicho trófico.

Desse modo, o presente estudo foi realizado para investigar a variação intra-populacional no nicho trófico em *Gracilinanus microtarsus* (Wagner, 1842), que é um pequeno marsupial solitário, arborícola e noturno (Emmons & Feer 1997; Eisenberg & Redford 1999), cuja distribuição no Brasil até o momento é restrita ao sul e sudeste, ocorrendo em habitats de Mata Atlântica e Cerrado (Emmons & Feer 1997; Gargaglioni *et al.* 1998; Eisenberg & Redford 1999; Martins 2004). Esta espécie é sexualmente dimórfica em tamanho, com os machos adultos (30-45 g) sendo maiores que as fêmeas adultas (20-30 g), e apresenta um padrão reprodutivo marcadamente sazonal (Passamani 2000; Tubelis 2000; Martins 2004; Martins *et al.* 2006a). Sua dieta inclui insetos, aranhas, caramujos e frutos, (Martins & Bonato, 2004; Martins *et al.*, 2006b).

Martins *et al.* (2006b) demonstraram que o nicho trófico de *G. microtarsus* é influenciado de forma significativa pelo sexo, estação e o recurso

alimentar, bem como por interações entre o sexo e a estação e entre a estação e o recurso alimentar. No entanto, estes resultados são restritos a uma localidade de cerrado do município de Américo Brasiliense, São Paulo. Assim, mais estudos são necessários para se avaliar a generalidade destes padrões de utilização de recursos alimentares e da dinâmica do nicho trófico deste marsupial. Além disso, um componente fundamental da variação intra-populacional no nicho trófico, a variação inter-individual, não foi investigada.

2. OBJETIVOS

O objetivo geral desse estudo foi investigar o nicho trófico populacional do marsupial *Gracilinanus microtarsus* em uma área de cerrado localizada no município de Mogi-Guaçu, São Paulo. Em particular, as seguintes questões foram investigadas:

- i) Qual a composição da dieta?
- ii) Existe variação intra-populacional do nicho trófico?
- iii) Existe variação temporal do nicho trófico intra-populacional?
- iv) O nicho trófico dos indivíduos é similarmente proporcional ao da sua população? Os fatores endógeno – sexo – e exógeno – estação – contribuem significativamente para a variação inter-individual no nicho trófico?

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de cerradão da Reserva Biológica de Mogi Guaçu (Figura 1), localizada no distrito de Martinho Prado, Mogi Guaçu, São Paulo (22° 15'/22° 18'S; 47° 08'/47° 13'W). O clima da região apresenta duas estações bem definidas. Uma estação quente-úmida, que ocorre de outubro a março e uma a estação fria-seca, que ocorre de abril a setembro. A precipitação anual média e a temperatura anual média da região são de, respectivamente, 1.430 mm e 21° C (Figura 2) (Dados fornecidos pela Estação Biológica de Mogi Guaçu).

3.2. Análise de composição da dieta

A dieta de *G. microtarsus* (Figura 3) foi determinada pela análise de amostras fecais de indivíduos capturados em um período de 10 dias a cada mês durante as estações quente-úmida (novembro/2005 a março/2006) e fria-seca (maio/2006 a agosto/2006). As capturas foram realizadas em um reticulado de armadilhas de 11 × 11 com 121 estações distantes 15 m entre si. Uma armadilha *Sherman* (dimensões 7.5 × 9.0 × 23.5 cm) foi instalada nas árvores de cada estação a uma altura de 1,75m com uma isca de banana e pasta de amendoim. Os indivíduos capturados foram marcados com um

brinco numerado e o sexo e a idade foram registrados. As fezes deixadas pelos indivíduos nas armadilhas e eliminadas durante a sua manipulação foram coletadas e preservadas em etanol 70%. As fezes foram analisadas no laboratório sob lupa estereoscópica. As categorias alimentares foram identificadas no nível de ordem e, quando possível, até família com o uso de chaves taxonômicas (Whitaker, 1988; Borror *et al.*, 1989). A identificação dos gêneros de insetos foi feita pelo Prof. Dr. Arício Xavier Linhares do Departamento de Parasitologia, UNICAMP.

3.3. *Análise dos dados*

A contribuição de cada categoria alimentar na dieta de *G. microtarsus* foi demonstrada por meio da sua frequência de ocorrência nas amostras e por sua proporção de itens em relação à dieta populacional. As amplitudes dos nichos tróficos de machos e fêmeas em cada estação foram obtidas por meio do índice padronizado de Shannon-Wiener (Krebs, 1999):

$$H_{ij} = \frac{-\sum_k p_{(ij),k} \log p_{(ij),k}}{\log k}, \text{ onde:}$$

H = índice padronizado de Shannon-Wiener;

$p_{(ij),k}$ = proporção do recurso alimentar;

i = sexo;

j = estação;

k = número total de recursos alimentares;

As dinâmicas do nicho trófico populacional foram analisadas por meio do grau de similaridade proporcional dos indivíduos em relação à sua população na utilização dos recursos. Este grau de similaridade pode ser estimado por índices de variação intra-populacional no uso de recursos que quantificam a sobreposição média de recursos entre um indivíduo e a sua população. O índice usado neste estudo foi delineado por Schoener (1968) e Feisinger *et al.* (1981) como uma medida de sobreposição inter-específica.

A adaptação deste índice para o nível individual de análise, que mede a sobreposição entre a dieta de um indivíduo i e a população é dada pelo índice PS_i (Bolnick *et al.*, 2002):

$$PS_i = 1 - 0,5 \sum_j |p_{ij} - q_j| = \sum_j \min(p_{ij} - q_j), \text{ onde:}$$

$$p_{ij} = \frac{n_{ij}}{\sum_j n_{ij}} \text{ corresponde à proporção da categoria de recurso de presa } j$$

na dieta do indivíduo i ;

$$q_j = \frac{\sum_i n_{ij}}{\sum_i \sum_j n_{ij}} \text{ corresponde à proporção da categoria de recurso de}$$

presa j no nicho populacional;

n_{ij} = quantidade de itens presentes na dieta do indivíduo i da categoria de recurso de presa j ;

Para os indivíduos que apresentam uma menor similaridade do uso de recursos em relação à sua população, o índice PS_i assume o valor q_j , ao passo que para os indivíduos que consomem recursos em proporção direta ao da

população como um todo, o valor de PS_i tende a 1. A significância dos valores de PS_i foi testada usando-se reamostragem não-paramétrica de Monte Carlo para gerar a distribuição nula das dietas, alocando-se a cada indivíduo itens da dieta tomados aleatoriamente da distribuição de recursos da população como um todo. Este procedimento foi realizado por meio do programa IndSpec1 (Bolnick *et al.*, 2002).

A prevalência do grau de similaridade proporcional individual na população como um todo foi então medida por meio da média dos valores individuais de PS_i (IS). Os valores de IS próximos de 1 indicam que os indivíduos da população se comportam de forma mais similar, ao passo que, valores próximos de 0 indicam maior dissimilaridade entre os indivíduos (Bolnick *et al.*, 2002).

Análises de regressão simples entre os valores do arcosseno de PS_i e o tamanho amostral, assim como os arcosenos de PS_i e o número de categorias alimentares, foram realizadas para se verificarem as influências destes fatores sobre os valores do índice. Uma análise de variância dois fatores foi realizada para se verificarem os efeitos do sexo e da estação, assim como sua interação, sobre os valores de PS_i . As análises estatísticas foram feitas utilizando-se o programa SAS (SAS Institute, Inc. 2003).

Reserva Biológica de Mogi Guaçu



Figura 1. Mapa do estado de São Paulo, destacando a localização da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, onde foi realizado o trabalho de campo.

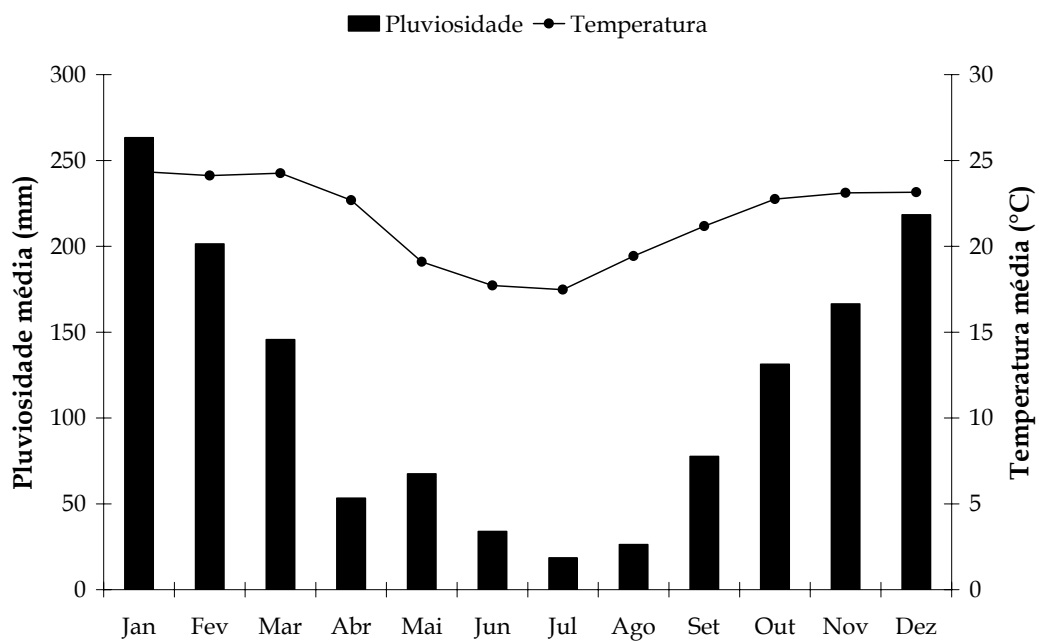


Figura 2. Médias mensais da pluviosidade e temperatura da Reserva Biológica de Mogi Guaçu (1995 - 2005). Dados obtidos do posto meteorológico automático da Reserva Biológica de Mogi Guaçu.



Figura 3. Indivíduo da espécie *Gracilinanus microtarsus* capturado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, Martinho Prado, SP. Foto: Fernanda R. Fernandes.

4. RESULTADOS

Um total de 476 amostras fecais (213 de machos; 263 de fêmeas), obtidas de 52 indivíduos (26 machos; 26 fêmeas), foi analisado. Invertebrados (aracnídeos, crustáceos e insetos) e frutos foram detectados nas amostras, com as ordens de insetos Coleoptera, Hymenoptera, Isoptera e o fruto *Miconia* sp. sendo as categorias alimentares mais freqüentes (tabela 1).

Nas amostras fecais da estação quente-úmida (n=277), Coleoptera (76,2%) foi a categoria alimentar de ocorrência mais freqüente, seguida por *Miconia* sp.(67,1%) e Hymenoptera (38,6%). Na estação fria-seca (n=199), a categoria alimentar com maior freqüência de ocorrência nas amostras fecais foi Isoptera (74,4%), seguida por Hymenoptera (53,8%), Hemiptera (43,2%) e Coleoptera (40,2%).

Alguns itens alimentares detectados nas fezes foram identificados até família em coleópteros (Curculionidae - 23,53%; Meloidae - 5,04% e Scarabeidae 0,84%), hemípteros (Cicadellidae - 1,89%) e gênero em himenópteros (*Camponotus* sp. - 3,15%; *Acromyrmex* sp. - 2,52% e *Atta* sp. - 0,42%) e frutos (*Miconia* sp. - 39,71% e *Passiflora* sp. - 5,25%).

As dinâmicas dos nichos tróficos de machos e fêmeas visualmente apresentaram o mesmo padrão de comportamento. Na estação quente-úmida, o nicho dos dois sexos foi mais amplo do que na fria-seca. Entre os sexos, machos e fêmeas aparentemente não diferiram na amplitude do nicho na estação quente-úmida. No entanto, na estação fria-seca as fêmeas

apresentaram um nicho trófico ligeiramente mais amplo do que os machos (tabela 2).

Tabela 1. Frequência de ocorrência e proporção das categorias alimentares encontradas na dieta de *Gracilinanus microtarsus* em uma área de cerrado da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP nas estações quente-úmida (novembro e dezembro de 2005; janeiro e março de 2006) e fria-seca (maio a agosto de 2006).

Categorias alimentares	Ocorrência (%)	Proporção (%)
Aracnidae		
Araneae	14,29	1,68
Uropygi	1,26	0,17
Crustácea		
Isopoda	0,42	0,05
Insecta		
Blattodea	7,35	0,81
Coleoptera	61,13	9,9
Diptera	2,1	0,24
Hemiptera	23,74	2,92
Hymenoptera	44,96	7,6
Isoptera	40,76	57,99
Lepidoptera	24,79	3,6
Neuroptera	0,21	0,02
Orthoptera	3,99	0,45
Frutos		
<i>Miconia</i> sp.	39,71	13,96
<i>Passiflora</i> sp.	5,25	0,59

Tabela 2. Índices padronizados de Shannon-Weiner da amplitude de nicho trófico de fêmeas e machos de *Gracilinanus microtarsus* por estação, em uma área de cerrado da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP nas estações quente-úmida (novembro e dezembro de 2005; janeiro e março de 2006) e fria-seca (maio a agosto de 2006).

	Índice de Shannon
Fêmeas (estação quente-úmida)	0,66
Fêmeas (estação fria-seca)	0,43
Machos (estação quente-úmida)	0,70
Machos (estação fria-seca)	0,32

Em nível individual, no geral, machos e fêmeas seguiram o padrão de consumo alimentar similarmente proporcional ao apresentado por suas populações. Em média, a utilização de recursos das fêmeas foi mais similar à da sua população na estação fria-seca do que na estação quente-úmida (figura 4). Este mesmo padrão foi observado nos machos (figura 5).

O número de amostras fecais de cada indivíduo e o de categorias alimentares verificadas na sua dieta, no geral, não influenciaram os valores de similaridade proporcional (PS_i) da utilização de recursos do indivíduo relativos à sua população (Figuras 6, 7, 8 e 9). A única exceção ocorreu na relação do número de amostras com o valores de PS_i das fêmeas na estação quente-úmida ($R^2=0,23$; $F=6,3$; $g.l.=1,21$; $P=0,02$). A análise de variância demonstrou a estação como fator principal na variação do PS_i (tabela 3).

Tabela 3. Valores de F e P dos fatores sexo e estação com os valores de médios de PS_i (fêmeas: $0,76 \pm 0,1$; machos: $0,77 \pm 0,11$; estação quente-úmida: $0,75 \pm 0,09$; estação fria-seca: $0,8 \pm 0,12$; * = valores significativos, $P < 0,05$).

Fator	$F_{1,58}$	P
Sexo	0,053	0,82
Estação*	4,62*	0,04*
Sexo x Estação	0,39	0,53

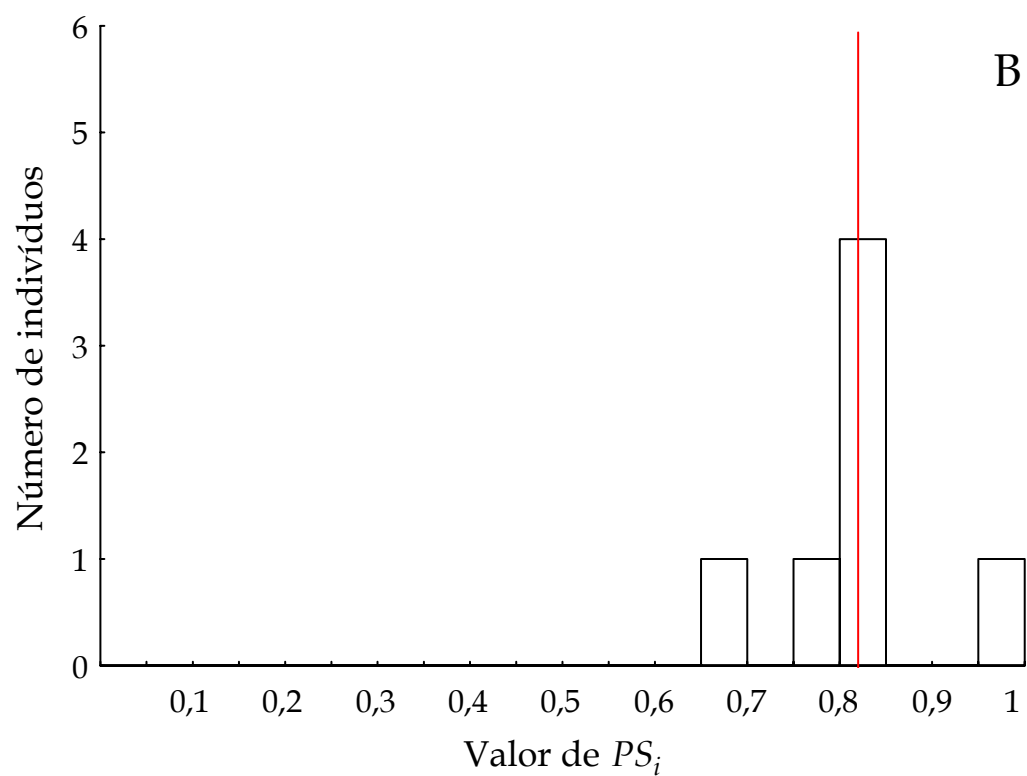
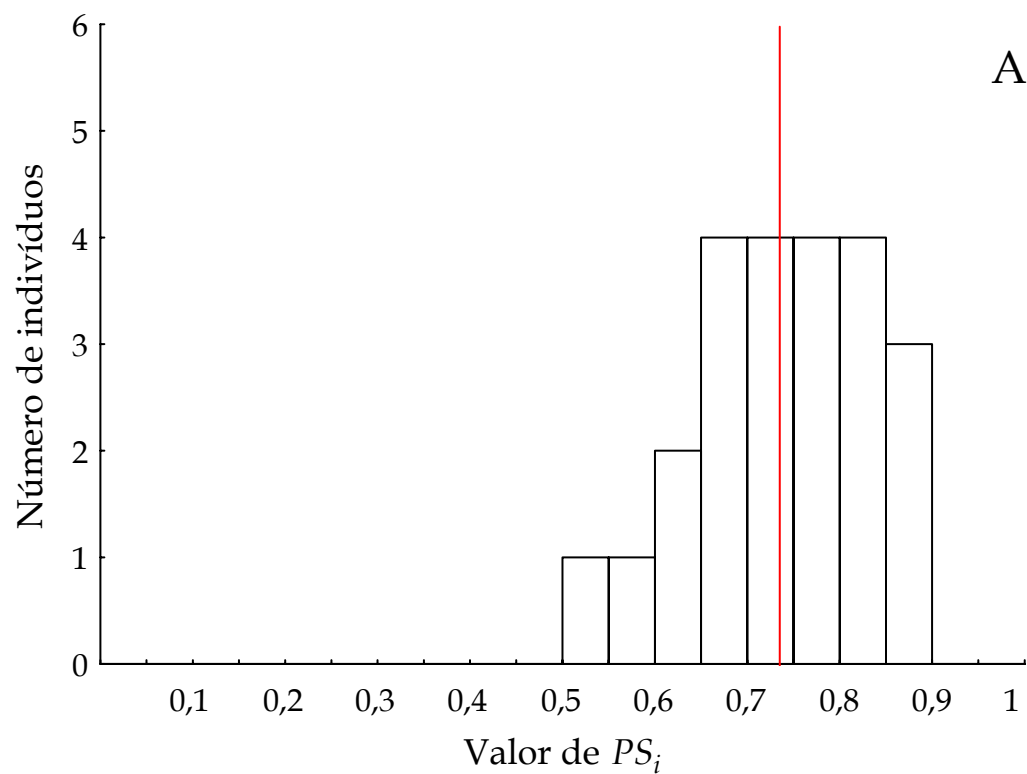


Figura 4. Distribuição dos valores de PS_i das fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*. Onde: A=estação quente-úmida ($IS = 0,74 \pm 0,1$); B=estação fria-seca ($IS = 0,82 \pm 0,09$); linha vermelha = IS .

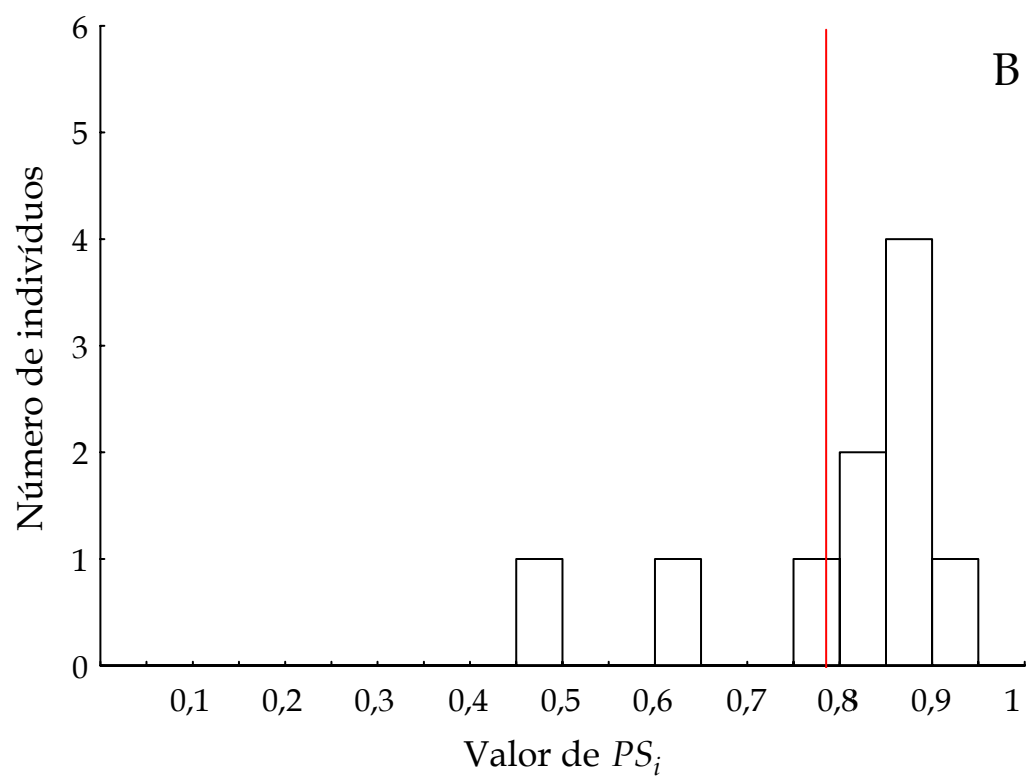
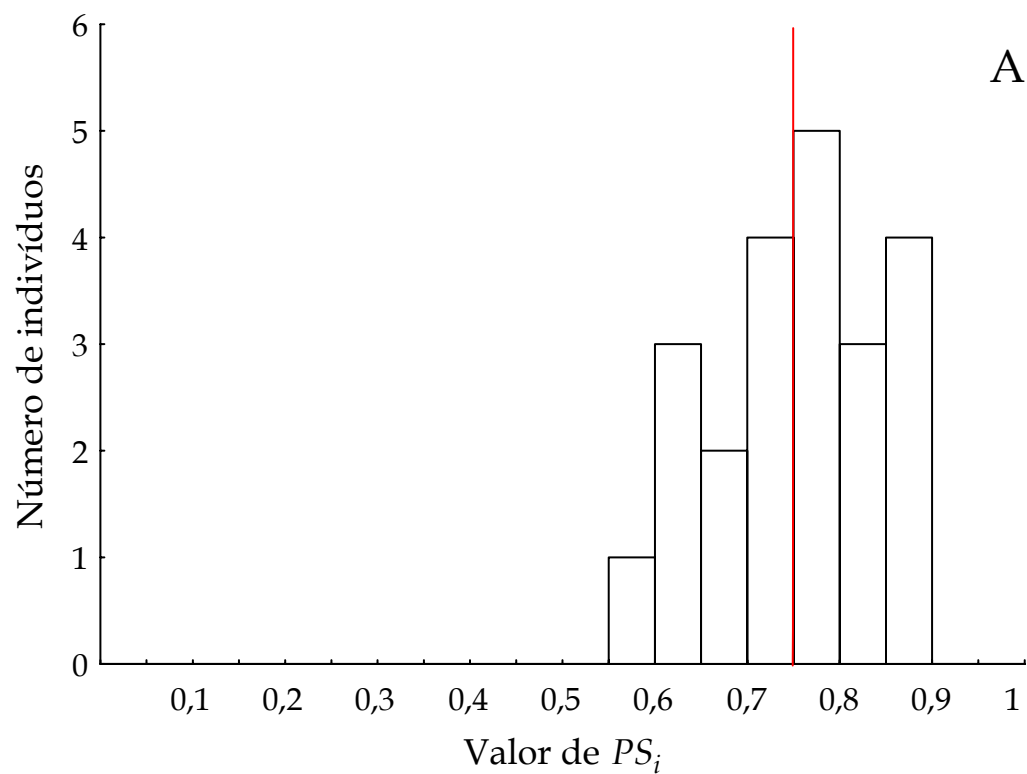


Figura 5. Distribuição dos valores de PS_i dos machos de *Gracilinanus microtarsus*. Onde: A=estação quente-úmida ($IS = 0,75 \pm 0,09$); B=estação fria-seca ($IS = 0,79 \pm 0,14$); linha vermelha = IS .

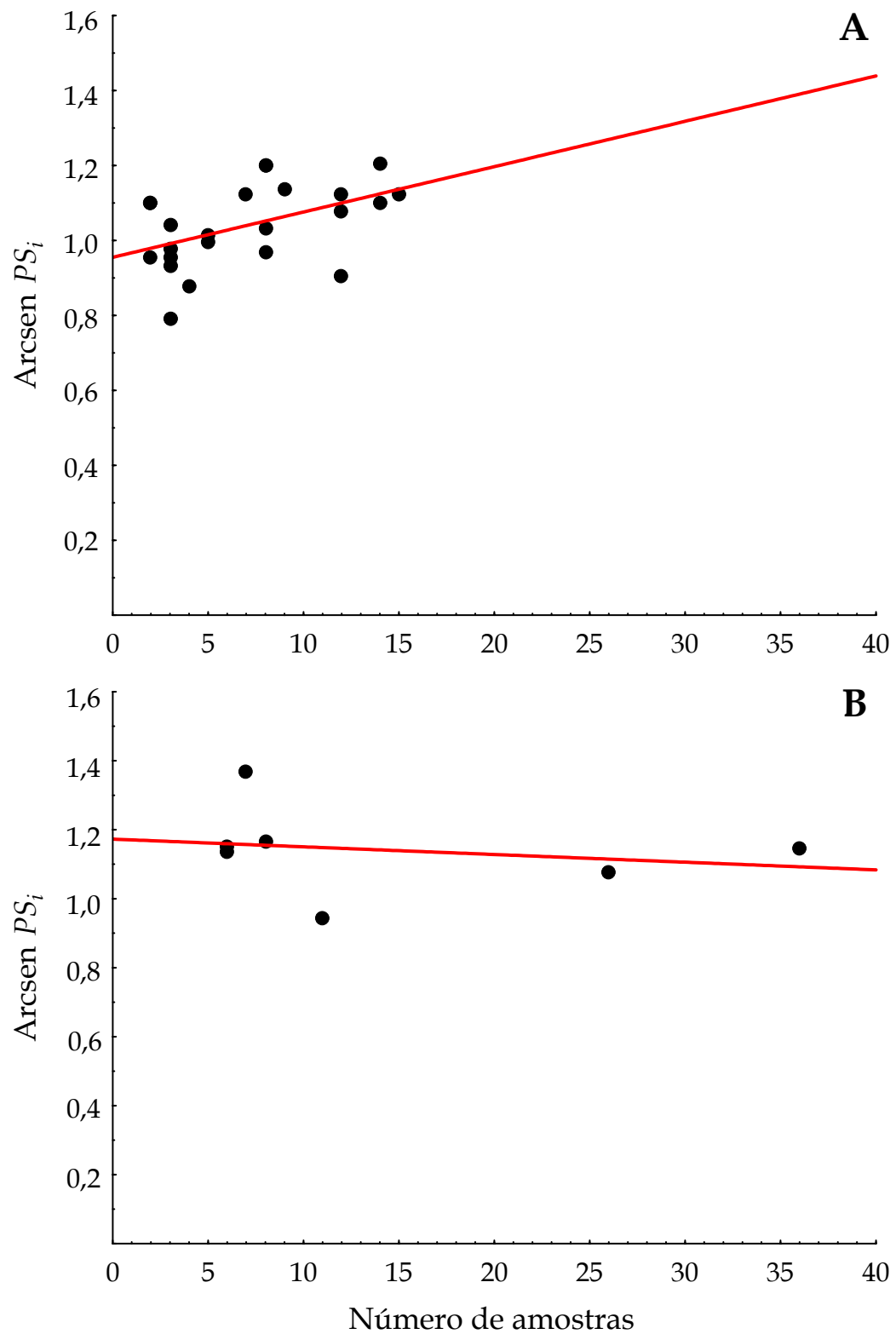


Figura 6. Regressão linear entre o número de amostras e os valores de PS_i das fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*. Onde: A=estação quente-úmida ($R^2=0,23$; $F=6,3$; g.l.=1,21; $P=0,02$) B=estação fria-seca ($R^2=0,04$; $F=0,23$; g.l.=1,5; $P=0,65$).

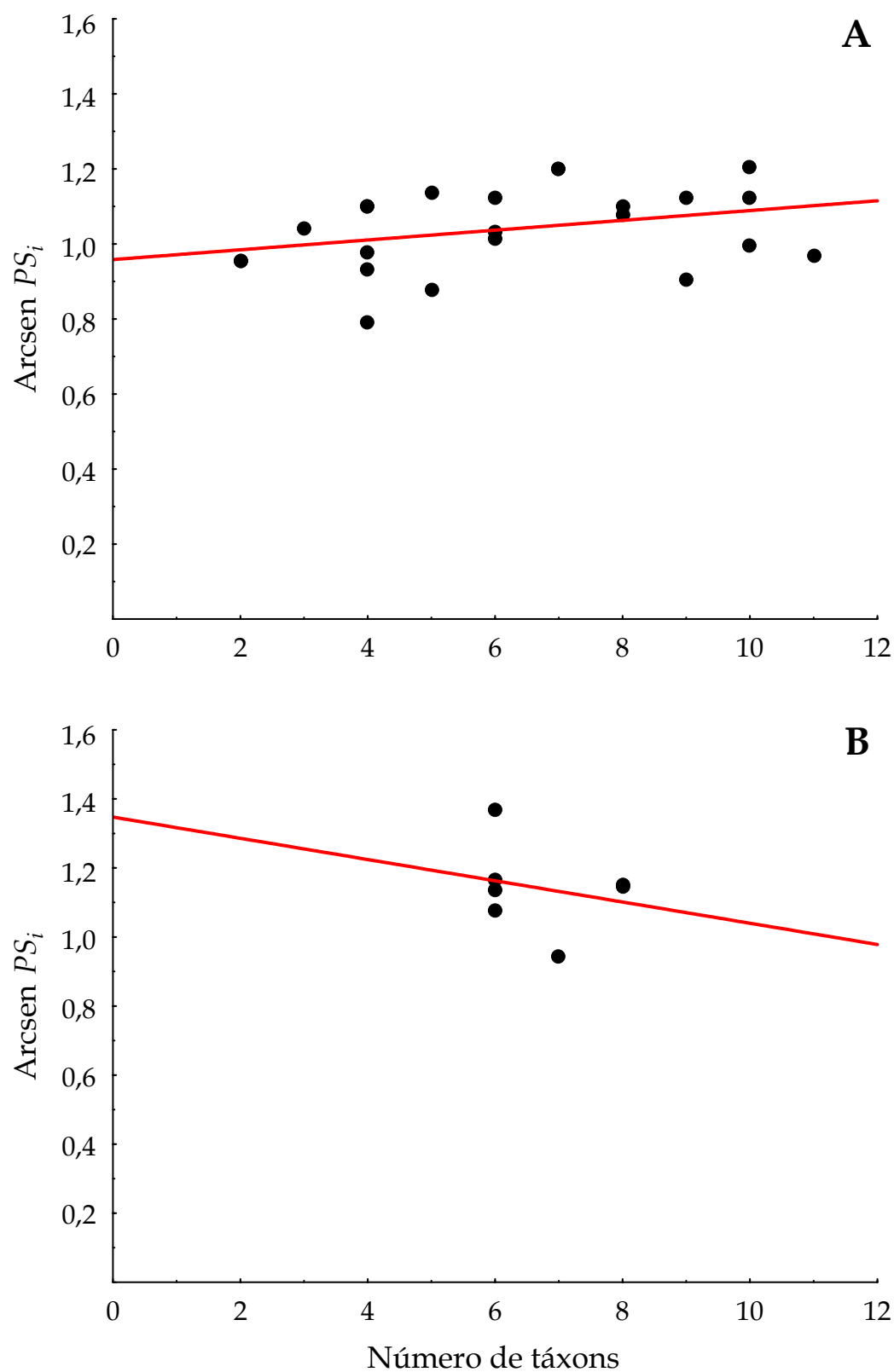


Figura 7. Regressão linear entre o número de categorias alimentares e os valores de PS_i das fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*. Onde: A=estação quente-úmida ($R^2=0,11$; $F=2,5$; $g.l.=1,21$; $P=0,13$); B=estação fria-seca ($R^2=0,05$; $F=0,28$; $g.l.=1,5$; $P=0,62$).

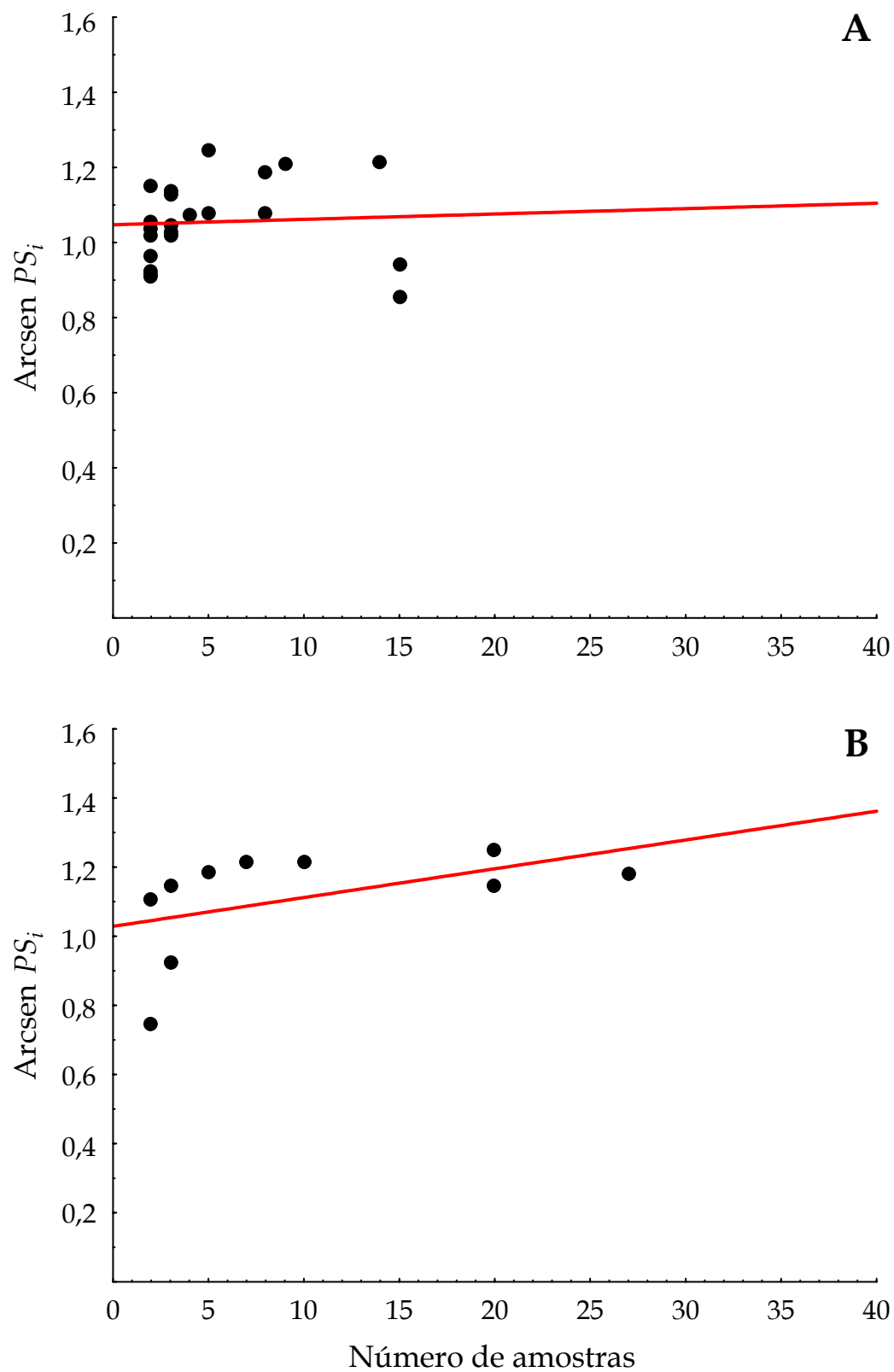


Figura 8. Regressão linear entre o número de amostras e os valores de PS_i dos machos de *Gracilinanus microtarsus*. Onde: A=estação quente-úmida ($R^2=0,01$; $F=0,14$; $g.l.=1,20$; $P=0,71$)
B=estação fria-seca ($R^2=0,23$; $F=2,43$; $g.l.=1,8$; $P=0,16$).

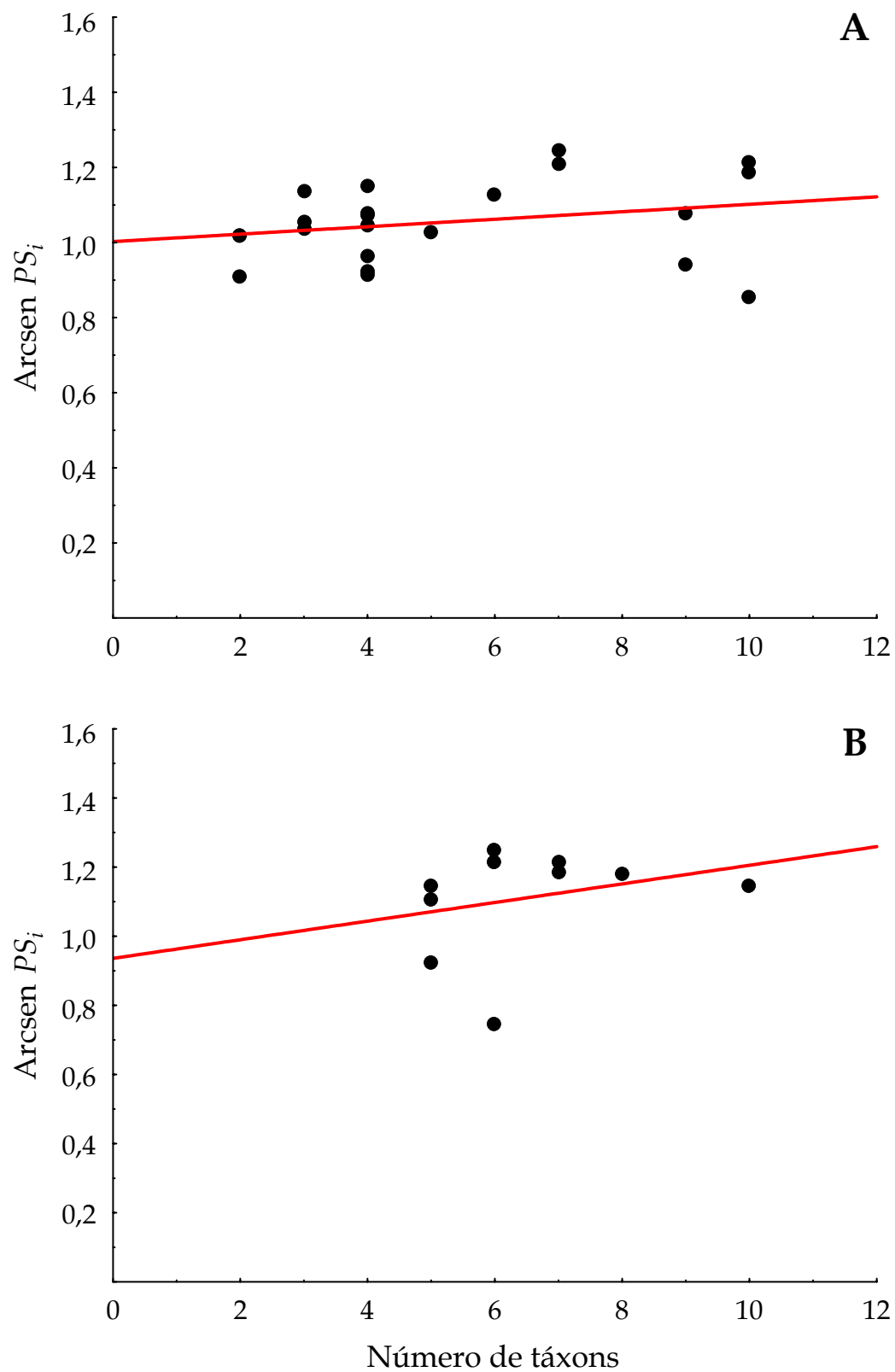


Figura 9. Regressão linear entre o número de categorias alimentares e os valores de PS_i dos machos de *Gracilinanus microtarsus*. Onde: A=estação quente-úmida ($R^2=0,06$; $F=1,3$; $g.l.=1,20$; $P=0,27$); B=estação fria-seca ($R^2=0,07$; $F=0,63$; $g.l.=1,8$; $P=0,45$).

5. DISCUSSÃO

A dieta de *Gracilinanus microtarsus* consistiu de aracnídeos, crustáceos insetos e frutos, tendo uma composição semelhante à observada em outros estudos (Martins & Bonato, 2004; Martins *et al.*, 2006b). Na estação quente-úmida, a dieta foi composta principalmente por insetos e frutos, ao passo que na estação fria-seca, insetos foram o item mais freqüente.

Assim como outras espécies deste gênero, *G. microtarsus* geralmente é considerado como onívoro (HersHKovitz, 1992; Emmons & Ferr, 1997; Eisenberg & Redford, 1999). No entanto, estudos recentes demonstram uma predominância de insetos na dieta dos indivíduos desta espécie, sendo o consumo de frutos freqüentemente baixo (Martins & Bonato, 2004; Martins *et al.*, 2006b).

Neste estudo, o consumo de frutos apresentou uma maior freqüência na estação quente-úmida, período de floração e frutificação da maioria das espécies vegetais no cerrado (Batalha & Martins, 2004), com uma ocorrência na amostras fecais superior a categorias alimentares tais como hemípteros, himenópteros e isópteros nesta estação. Entretanto, no geral os insetos ocorreram com maior freqüência em ambas as estações.

As freqüências de ocorrência das categorias alimentares demonstram que as ordens Coleoptera, Hymenoptera e Isoptera foram as categorias mais freqüentes na dieta de *G. microtarsus* durante o estudo. Estas ordens contribuem de forma expressiva para a abundância de insetos em ambientes

de cerrado (Pinheiro *et al.*, 2002), assim como para a abundância de insetos da maioria dos outros ecossistemas neotropicais (Wolda, 1978).

O fato de que estas ordens de insetos sejam as de maior abundância nos ambientes de cerrado, em conjunto com um maior consumo de frutos no período que estes estão mais disponíveis (estação quente-úmida), fornece evidências de que *G. microtarsus* consome estes recursos de acordo com suas abundâncias. Dessa forma, é bem provável que este pequeno marsupial forrageie de forma oportunista (MacArthur & Pianka, 1966; Martins *et al.*, 2006b).

Os resultados demonstram que a população de *G. microtarsus* tem a amplitude do nicho trófico reduzida da estação quente-úmida para a estação fria-seca. Em relação aos sexos, as amplitudes de nichos entre machos e fêmeas visualmente não diferiram na estação quente-úmida, mesmo padrão observado por Martins *et al.* (2006c) nos machos e fêmeas desta espécie em um ambiente de cerradão no município de Américo Brasiliense, São Paulo.

Por outro lado, na estação fria-seca, as fêmeas apresentaram uma amplitude de nicho ligeiramente maior do que a observada nos machos, o que pode indicar um consumo de recursos alimentares mais uniformemente distribuído para as fêmeas que para os machos nesta estação. Este resultado difere do encontrado por Martins *et al.* (2006c), onde na estação fria-seca os machos apresentaram um aumento na amplitude do nicho trófico, ao passo que nas fêmeas foi verificado um decréscimo da amplitude do nicho.

Os mesmos autores levantaram a hipótese de que a diferença observada entre as amplitudes do nicho nos sexos na estação fria-seca estaria relacionada às diferenças nos padrões do uso do espaço por machos e fêmeas. Os machos apresentaram áreas de vida duas vezes maiores do que as áreas das fêmeas, o que indica uma maior probabilidade dos machos de encontrar mais alimento e, assim, serem capazes de manter ou aumentar a diversidade dos recursos alimentares consumidos nesta estação.

Um estudo realizado simultaneamente na mesma área da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu com indivíduos de *G. microtarsus* demonstrou que os machos também apresentaram áreas de vida maiores do que as fêmeas*. Isto indica que outros fatores, além da probabilidade de encontro de recursos alimentares proporcional a área percorrida (Mcnab, 1963; Schoener, 1969), podem influenciar no padrão observado. Uma explicação possível é a de que fêmeas ocuparam áreas mais produtivas do que a dos machos na estação fria-seca, visto a natureza heterogênea do ambiente e a distribuição agrupada de insetos, tais como isópteros.

Os padrões de utilização dos recursos alimentares de indivíduos machos e fêmeas foram similarmente proporcionais aos de suas populações, sendo mais similares na estação fria-seca do que na estação quente-úmida. Este resultado foi explicado principalmente pela sazonalidade, visto que a abundância de insetos e frutos em ambientes de cerrado apresenta dinâmicas fortemente influenciadas pela sazonalidade (Pinheiro *et al.*, 2002; Batalha & Martins, 2004).

* Fernanda R. Fernandes, PPG-Ecologia, Unicamp – informação pessoal.

Dessa forma, na estação quente-úmida quando há uma maior disponibilidade de recursos, os indivíduos se encontram em um ambiente com uma maior diversidade de presas potenciais e podem utilizá-las com diferentes frequências. Como consequência, a dieta de um indivíduo pode ser menos similar à dieta populacional, o que foi observado como uma média menor dos valores de similaridade proporcional (PS_i) tanto de machos quanto de fêmeas de *G. microtarsus* nesta estação.

Por outro lado, na estação fria-seca, quando a disponibilidade de recursos é menor, os indivíduos se encontram em um ambiente com menor diversidade de presas potenciais, o que pode resultar em uma utilização mais uniforme dos recursos disponíveis. Isto implica em um maior grau de semelhança entre a dieta do indivíduo e de sua população. Nesta estação, os indivíduos machos e fêmeas de *G. microtarsus* em geral se comportaram de modo mais similar à sua população.

Estes padrões de utilização de recursos dos indivíduos machos e fêmeas nas estações quente-úmida e fria-seca seguem um princípio clássico da teoria de forrageio ótimo, onde, em períodos de abundância, os indivíduos tendem a utilizar os recursos de maneira mais seletiva, ao passo que, em períodos de escassez, os indivíduos tendem a ampliar suas dietas englobando a maioria das presas potenciais (MacArthur & Pianka, 1966; Schoener, 1971; Stephens & Krebs, 1986; Perry & Pianka, 1997).

Muitos estudos registraram mudanças sazonais nas dietas de espécies de marsupiais didelfídeos, sendo estas mais amplas no período de

abundância de recursos (Cáceres, 2002; Pinheiro *et al.*, 2002; Carvalho *et al.*, 2005; Leiner, 2005), o que caracteriza estes animais como forrageadores oportunistas. No entanto, estes estudos foram baseados na pressuposição de que os indivíduos destas espécies comportam-se de maneira equivalente, não levando em conta potenciais diferenças entre indivíduos que poderiam influenciar na amplitude do nicho trófico populacional.

Os padrões de utilização de recursos dos indivíduos de *G. microtarsus* neste estudo seguiram o princípio clássico da teoria de forrageio ótimo, tendo seu comportamento de forrageio classificado como oportunista, o que parece ser uma tendência geral apresentada pelos didelfídeos. Entretanto, ao se observar a distribuição dos valores de PS_i desta espécie (figuras 4 e 5) é possível verificar que, mesmo na estação de menor disponibilidade de recursos (fria-seca), a dieta de alguns indivíduos não é tão semelhante à da sua população.

Sendo assim, é válido afirmar que a expansão da amplitude do nicho trófico populacional de *G. microtarsus* na estação quente-úmida ocorre devido a um aumento nas diferenças de utilização dos recursos entre indivíduos, ao passo que na estação fria-seca, a retração da amplitude do nicho trófico ocorre devido à diminuição destas diferenças. Esta dinâmica reforça a idéia de que os indivíduos desta espécie de marsupial não podem ser vistos como ecologicamente equivalentes.

6. LITERATURA CITADA

- Batalha, M. A. & Martins, F. R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52: 149-161.
- Begon, M.; C. R. Townsend & J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th edition. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- Bolnick, D. I., L. H. Yang, J. A. Fordyce, J. M. Davis & R. Svanbäck. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83: 2936–2941.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey & M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1-28.
- Bolnick, D. & M. Doebeli. 2003. Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological coin. *Evolution* 57: 2433–2449.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn & N. F. Johnson. 1989. *An Introduction to the Study of Insects*. Saunders College Publishing, Philadelphia.

- Cáceres, N. C. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum *Didelphis albiventris* (Mammalia: Marsupialia) in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 97-104.
- Carvalho, F. M. V., F. A. S. Fernandez & J. L. Nessimian. 2005. Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mammalian Biology* 70: 366-375.
- Dieckmann, U., R. Law & J. A. J. Metz. 2000. *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Durrett, R. & Levin, S. A. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology* 46: 363-394.
- Eisenberg, J. F. & K. H. Redford. 1999. *Mammals of the neotropics: the central neotropics*. Vol. 3. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Emmons, L. H. & F. Feer. 1997. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. 2th edition. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Feinsinger, P., E. E. Spears & R.W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 27-32.

- Gargaglioni, L. H., M. E. Batalhão, M. J. Lapenta, M. F. Carvalho, R. V. Rossi & V. P. Veruli. 1998. Mamíferos da Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, São Paulo. *Papéis Avulsos de Zoologia* 40: 267-287.
- Gotelli, N. J. 2001. *A Primer of Ecology*. 3th edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Hershkovitz, P. 1992. The south-American gracile mouse opossum, genus *Gracilianus* Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): a taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana Zoology* 70: 1-56.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Keast, A. 1977. Mechanisms expanding niche width and minimizing intraspecific competition in two centrarchid fishes. Pages 333-395. In: M. K. Hecht, W. C. Steere & B. Wallace, eds. *Evolutionary Biology*. Plenum, New York.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2th edition. Harper Collins Publishers, New York, NY.
- Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382.

- Leiner, N. O. 2005. Ecologia alimentar e reprodutiva de *Marmosops paulensis* (Didelphimorphia: Didelphidae) em uma área de Mata Atlântica no sudeste de São Paulo. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Levin, S. A. 1999. *Fragile Dominion: Complexity and the Commons*. Perseus Book Group, New York, NY.
- Levin, S. A. 2003. Complex adaptive systems: exploring the known, the unknown and the unknowable. *Bulletin of the American Mathematical Society* 40:3-19.
- Levin, S. A. & S. W. Pacala. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. Pages 271-295. In: D. Tilman & P. Kareiva, eds. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MacArthur, R. H. 1968. The theory of the niche. Pages 159-176. In: R. C. Lewontin, ed. *Population biology and evolution*. Syracuse University Press, Syracuse, NY.
- MacArthur, R. H. & E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97: 133-140.

- Martins, E. G. 2004. Ecologia populacional e área de vida da cuíca *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) em um cerradão de Américo Brasiliense, São Paulo. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Martins, E. G. & V. Bonato. 2004. On the diet of *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia, Didelphidae) in an Atlantic Rainforest fragment in southeastern Brazil. *Mammalian Biology* 69: 58-60.
- Martins, E. G., V. Bonato, C. Q. da-Silva, & S. F. dos Reis. 2006a. Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 22: 461-468.
- Martins, E. G., V. Bonato, H. P. Pinheiro & S. F. dos Reis. 2006b. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology* 269: 21-28.
- Martins, E. G., V. Bonato, H. P. Pinheiro & S. F. dos Reis. 2006c. Variation in the food-niche width of *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a cerrado remnant in south-eastern Brazil. *Mammalian Biology* 71: 304-308.

- Murrell, D. J., U. Dieckmann & R. Law. 2004. On moment closures for population dynamics in continuum space. *Journal of Theoretical Biology* 229:421-432.
- Passamani, M. 2000. Análise da comunidade de marsupiais em Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12: 215-228.
- Perry, G. & E. R. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 360-364.
- Pianka, E. R. 1999. *Evolutionary Ecology*. 6th edition. Benjamin/Cummings, San Francisco, CA.
- Pinheiro, F., I. R. Diniz, D. Coelho & M. P. S. Bandeira. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27:132-136.
- Polis, G. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *American Naturalist* 123:541-564.
- Roughgarden, J. 1972. Evolution of niche width. *American Naturalist* 106: 683-718.

Roughgarden, J. 1974. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *American Naturalist* 108: 429-442.

Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. Macmillan, New York, NY.

SAS Institute, Inc. 1989. *SAS/STAT user's guide*. SAS Institute, Inc., Cary.

Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704-726.

Schoener, T. W. 1969. Size of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141.

Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369-404.

Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism – a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64:419-461.

Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist* 138:103-122.

Smith, T. B. & S. Skulason. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:111-133.

Stephen, D. W. & J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Strode, P. K. 2003. Implications of climate change for North American wood warblers (Parulidae). *Global Change Biology* 9:1137-1144.

Tebbich, S., M. Taborsky, B. Fessl, M. Dvorak & H. Winkler. 2004. Feeding behavior of four arboreal Darwin's finches: adaptations to spatial and seasonal variability. *Condor* 106:95-106.

Tubelis, D. P. 2000. Aspects on the breeding biology of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* in a second growth forest in southeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 41: 173-185.

Whitaker, J. O. 1988. Food habits analysis of insectivorous bats. Pages 171-189 in T. H. Kunz, ed. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Wimberger, P. H. 1994. Trophic polymorphisms, plasticity, and speciation in vertebrates. Pages 19-43 in D. J. Stouder and K. Fresh, eds. *Advances in Fish Foraging Theory and Ecology*. Belle Baruch Press, Columbia, S.C.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuation in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47: 369-381.