

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Ecologia Populacional e Área de Vida da Cuíca *Gracilinanus
microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) em um Cerradão de
Américo Brasiliense, São Paulo

Autor: Eduardo Guimarães Martins

Orientador: Sérgio Furtado dos Reis

Co-orientadora: Cibele Queiroz da Silva

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade
Estadual de Campinas para a
obtenção do título de Mestre em
Ecologia.

Campinas – São Paulo

Março de 2004

Campinas, 02 de março de 2004

Banca Examinadora:

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

Prof. Dr. Augusto S. Abe

Prof. Dr. Glauco Machado

Prof. Dr. André V. L. Freitas

Dedicada com muito carinho a
pessoas muito especiais que
deixaram uma eterna saudade:
*Maria Coeli Soares Guimarães, Sylvio
de Freitas Martins e Dulce de Freitas
Martins.*

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Sérgio F. dos Reis, pela orientação no projeto.

À Profa. Dra. Cibele Q. da Silva, pelo auxílio nas análises estatísticas e pelas críticas e sugestões valiosas à dissertação.

Ao Prof. Dr. Emygdio L. A. Monteiro Filho pelo auxílio nas etapas iniciais de desenvolvimento do projeto.

Ao Prof. Dr. João A. de Oliveira e à bióloga Fabiana P. Camaraschi pela identificação da espécie *Gracilinanus microtarsus*.

À bióloga Francini Osses pela leitura crítica e sugestões à dissertação.

Ao MSc. Vinicius Bonato, pelo auxílio nos trabalhos de campo e nas análises de dados.

A todo pessoal do Clube Náutico Araraquara, por todo apoio logístico e amizade durante os dois anos e meio de trabalhos de campo. Em especial à Srta. Ana Paula P. de Gouveia e aos Srs. Nilton E. Oliveira, Segundo U. Neto e Vitor E. Molina.

Aos membros da banca examinadora Profs. Drs. Augusto S. Abe e Glauco Machado pelas críticas e comentários à dissertação.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa de mestrado e auxílio financeiro ao projeto (Processo nº 01/12783-2). Ao assessor científico da FAPESP deste projeto pelas críticas e sugestões ao projeto.

Índice

Introdução Geral	01
Objetivos Gerais	04
Área de Estudo	05
Captura e Coleta de Dados de <i>Gracilinanus microtarsus</i>	08
Capítulo 1: Ecologia populacional de <i>Gracilinanus microtarsus</i> no cerradão de Américo Brasiliense, São Paulo	11
1.1. Introdução	11
1.2. Objetivos	14
1.3. Material e Métodos	15
1.3.1. Determinação da condição reprodutiva e idade	15
1.3.2. Estimativa da abundância e densidade populacional	16
1.3.3. Estimativa das taxas de sobrevivência e captura	20
1.3.4. Estimativa das taxas de residência e recrutamento	22
1.4. Resultados	24
1.4.1. Razão sexual	24
1.4.2. Reprodução e estrutura etária	26
1.4.3. Dinâmica populacional	31
1.5. Discussão	43
1.5.1. Razão sexual	43
1.5.2. Reprodução e estrutura etária	44
1.5.3. Dinâmica populacional	48
Capítulo 2: Área de vida de <i>Gracilinanus microtarsus</i> no cerradão de Américo Brasiliense, São Paulo	52
2.1. Introdução	52
2.2. Objetivos	54
2.3. Material e Métodos	55
2.3.1. Estimativa do tamanho das áreas de vida	55
2.3.2. Estimativa da sobreposição das áreas de vida	57
2.4. Resultados	58
2.5. Discussão	67
Conclusões Gerais	72
Literatura Citada	74

Índice de Figuras

- Figura 1.** Fêmea da cuíca *Gracilinanus microtarsus* capturada no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 3.**
- Figura 2.** A) Mapa do Brasil com a distribuição original do bioma Cerrado e a localização do município de Américo Brasiliense, SP. B) Foto aérea do Clube Náutico Araraquara mostrando os dois fragmentos de cerradão (G e P); **pág. 6.**
- Figura 3.** Precipitação mensal total e temperatura mensal média na região do Clube Náutico Araraquara, SP, durante o período de estudo de 2001 a 2003; **pág. 7.**
- Figura 4.** Esquema da área da grade de captura (quadrado branco) com as suas extensões efetivas formadas por quatro retângulos e quatro quartos de círculo (áreas cinza); **pág. 19.**
- Figura 5.** Proporção mensal de machos e fêmeas na população da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 25.**
- Figura 6.** Proporção mensal de fêmeas não-reprodutivas e reprodutivas grávidas ou lactantes na população da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 29.**
- Figura 7.** Estrutura etária mensal da população da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 30.**
- Figura 8.** Variação temporal na densidade populacional da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 35.**
- Figura 9.** Taxas de sobrevivência e recrutamento da cuíca *Gracilinanus microtarsus* de um dado mês para o mês seguinte no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 42.**
- Figura 10.** Correlação entre o número de pontos de localização e a estimativa do tamanho da área de vida de machos e fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus* pelo método do polígono convexo mínimo; **pág. 59.**

- Figura 11.** Box-plot da variável massa corporal para os machos e as fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 62.**
- Figura 12.** Correlação entre a massa corporal média dos indivíduos e a estimativa do tamanho da área de vida de machos e fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus* pelo método do polígono convexo mínimo; **pág. 63.**
- Figura 13.** Sobreposição das áreas de vida de cada macho capturado com as fêmeas capturadas de *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara durante o período reprodutivo de 2001-2002; **pág. 65.**
- Figura 14.** Sobreposição das áreas de vida de cada macho capturado com as fêmeas capturadas de *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara durante o período reprodutivo de 2002-2003; **pág. 66.**

Índice de Tabelas

- Tabela 1.** Número de ocasiões amostrais primárias e ocasiões amostrais secundárias realizadas em cada mês dos anos de 2001 a 2003 para a captura de *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 10.**
- Tabela 2.** Resultados dos testes de fechamento da população de *Gracilinanus microtarsus* em cada mês do período de estudo no Clube Náutico Araraquara; **pág. 33.**
- Tabela 3.** Estimativas da abundância populacional de *Gracilinanus microtarsus* em cada mês no cerradão do Clube Náutico Araraquara; **pág. 34.**
- Tabela 4.** Modelos de sobrevivência testados, identificados de acordo com cada variação específica nas taxas de sobrevivência, ϕ , e de captura, p ; **pág. 38.**
- Tabela 5.** Modelos de residência testados, identificados de acordo com cada variação específica nas taxas de residência, γ , e de captura, p ; **pág. 39.**
- Tabela 6.** Estimativas das taxas de sobrevivência, ϕ , e captura, p , obtidas de acordo com o modelo apropriado, $\phi_{tempo P.}$, onde ϕ_i é a taxa de sobrevivência da ocasião i para $i + 1$; **pág. 40.**
- Tabela 7.** Estimativas das taxas de residência, γ , recrutamento, $1 - \gamma$, e captura, p , obtidas de acordo com o modelo apropriado, $\gamma_{tempo P.}$, onde γ_i é a taxa de que o indivíduo presente na população na ocasião i já estivesse presente na população na ocasião $i - 1$; **pág. 41.**
- Tabela 8.** Variação na densidade populacional e estação do ano quando ocorrem os picos de densidade em oito espécies de marsupiais didelfídeos capturadas em estudos realizados na Amazônia, no Cerrado e na Mata Atlântica por diversos autores; **pág. 50.**
- Tabela 9.** Estimativa do tamanho da área de vida de indivíduos machos e fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus* pelo método do polígono convexo mínimo; **pág. 60.**

Resumo

Gracilinanus microtarsus (Marsupialia: Didelphidae) é um pequeno marsupial de hábitos noturno e arborícola que habita áreas de Mata Atlântica e Cerrado no Brasil. Apesar de ser uma espécie comum nesses ambientes, pouco ainda é conhecido sobre a sua história natural e ecologia. Os objetivos deste trabalho foram estudar a razão sexual, atividade reprodutiva e estrutura etária de *G. microtarsus*; estimar a sua abundância populacional e as taxas de sobrevivência, residência e recrutamento, bem como estimar o tamanho e a sobreposição da área de vida de indivíduos adultos. O estudo foi realizado no período de janeiro de 2001 a fevereiro de 2003 em uma área de cerradão localizada no município de Américo Brasiliense, São Paulo. Os dados foram obtidos utilizando os métodos de captura-marcação-recaptura em uma grade de captura de 3.600 m². No total, foram capturados 91 indivíduos de *G. microtarsus*. A razão sexual, considerando o total de indivíduos capturados durante o período de estudo, foi desviada para os machos, mas em cada mês foi próxima de uma fêmea para cada macho capturado. O período reprodutivo foi marcadamente sazonal, com as atividades reprodutivas concentradas de setembro a dezembro. O tamanho médio de ninhada foi de 10,3 filhotes. A estrutura etária da população ao longo dos meses dos anos de 2001 e 2002 resultou do período reprodutivo marcadamente sazonal da população e foi função, principalmente, da maturação de indivíduos das coortes de cada ano. A estimativa da densidade populacional para cada mês variou ao longo do período de estudo de 6,3 a 22,7 ind./ha. A estimativa da taxa de sobrevivência entre os meses variou ao longo do período de estudo de 0,19 a 1,00, ao passo que a estimativa da taxa de residência variou de 0,17 a 1,00. A taxa de recrutamento variou de 0,00 a 0,83. Com relação ao uso do espaço por *G. microtarsus*, os machos ocuparam áreas de vida maiores que as fêmeas. Cada indivíduo, macho ou fêmea, sobrepôs parcialmente em média mais que uma área de vida de indivíduos do sexo oposto durante o período reprodutivo, indicando a existência de um sistema de acasalamento promíscuo. Os indivíduos, machos ou fêmeas, sobrepuseram em média mais que 10% do tamanho da área de vida de indivíduos do mesmo sexo, indicando que não há comportamento territorial em *G. microtarsus*.

Abstract

The gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) is a small marsupial with nocturnal and arboreal habits that lives in the Atlantic Rainforest and forested areas of the Cerrado in Brazil. Although *G. microtarsus* is a species commonly found in these habitats, its natural history and ecology has been little studied. The aims of this work were to study the sex ratio, reproductive activity, and age structure of *G. microtarsus*; to estimate its abundance, survival, residence, and recruitment rates; and also to estimate the home range size and overlap of adult individuals. The study was carried out from January 2001 to February 2003 in a *cerradão* fragment located in Américo Brasiliense, São Paulo State. Data were collected with capture-mark-recapture methods in a trapping grid with an area of 3,600 m². A total of 91 individuals of *G. microtarsus* were captured. Sex ratio for the total number of captured individuals in the entire study period was male biased, but close to a 1:1 ratio for each month of this period. Reproductive activity was seasonal, with most of the reproductive activity occurring from September to December. Mean litter size was of 10.3 young. Age structure along 2001 and 2002 reflected the seasonality of the reproductive activity and resulted from the maturation of the individuals of the cohorts of the years 2001 and 2002. Population density estimates for each month of the study period ranged from 6.3 to 22.7 ind./ha. Survival rates estimates between months ranged from 0.19 to 1.00 during the study period, whereas residence rates estimates ranged from 0.17 to 1.00. Recruitment rates ranged from 0.00 to 0.83. Adult males had larger home ranges than adult females. Each individual, male or female, overlapped partially in average more than one home range of individuals of the opposite sex during the reproductive season, characterizing a promiscuous mating system. Both males and females overlapped in average more than 10% of the home range area of individuals of the same sex, indicating the absence of the territorial behavior in *G. microtarsus*.

Introdução Geral

A família Didelphidae (Mammalia: Marsupialia) é um dos grupos mais antigos entre os mamíferos atuais, tendo surgido no final do Cretáceo na América do Norte (Eisenberg & Redford, 2000; Szalay, 1994). Todavia, a radiação desse grupo ocorreu na América do Sul a partir do início do Cenozóico (Szalay, 1994). Atualmente, a família é composta por 15 gêneros e cerca de 65 espécies de gambás, catitas e cuícas (Gardner, 1993). Esses animais formam um grupo bem diversificado de mamíferos de pequeno a médio porte e de hábitos diversos, mas predominantemente noturnos e arborícolas (Eisenberg & Redford, 2000; Lee & Cockburn, 1985). No Brasil, cerca de 40 espécies de marsupiais didelfídeos são conhecidas e estão distribuídas pelos grandes biomas, como a Amazônia, a Mata Atlântica, a Caatinga e o Cerrado (Fonseca *et al.*, 2000; Marinho-Filho *et al.*, 2002).

Dentre os didelfídeos, as cuícas representadas por espécies dos gêneros *Gracilinanus*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Micoureus* e *Thylamys* são as que apresentam a maior diversidade ecológica da família (Eisenberg & Redford, 2000; Emmons & Feer, 1997; Gardner & Creighton, 1989). As espécies desses gêneros estão amplamente distribuídas pela região Neotropical e podem ser encontradas desde desertos até florestas tropicais úmidas (Eisenberg & Redford, 2000; Emmons & Feer, 1997; Hershkovitz, 1992; Nowak, 1991). Embora as cuícas apresentem uma grande diversidade de formas, hábitos de vida e hábitos alimentares e se apresentem como modelos biológicos interessantes para o estudo de ecologia, esse grupo de marsupiais tem sido pouco estudado e muito da ecologia dessas espécies ainda resta para ser conhecida (Eisenberg & Redford, 2000; Emmons & Feer, 1997; Lima *et al.*, 2001; Nowak, 1991).

Entre as espécies de cuícas, as pertencentes ao gênero *Gracilinanus* são as menos estudadas e poucos dados sobre sua história natural e ecologia estão disponíveis na literatura (Eisenberg & Redford, 2000; Emmons & Feer, 1997; Hershkovitz, 1992). Esse gênero é composto atualmente por sete espécies e distribui-se do norte da Venezuela e Colômbia até a Argentina (Díaz *et al.*, 2002; Gardner, 1993; Hershkovitz, 1992). A cuíca *Gracilinanus microtarsus* Wagner, 1842 (Figura 1), encontrada no Brasil habitando áreas de Mata Atlântica e Cerrado, é um pequeno marsupial com massa entre 10 e 45 gramas que apresenta atividade noturna e hábito predominantemente arborícola (Eisenberg & Redford, 2000; Emmons & Feer, 1997; Gargaglioni *et al.*, 1998; Passamani, 2000).

G. microtarsus possui dimorfismo sexual de tamanho, sendo os machos maiores que as fêmeas (Roselli, 1997), e a reprodução se inicia nos meses de maior pluviosidade (Passamani, 2000; Tubelis, 2000). A sua dieta é composta principalmente por insetos (Martins & Bonato, 2004), mas essa espécie atua também como importante dispersor das sementes de espécies da família Araceae em uma área de Mata Atlântica (Vieira & Izar, 1999). Entretanto, muitas dessas informações sobre *G. microtarsus* não foram obtidas em estudos longitudinais, impossibilitando o estudo de variações temporais e espaciais na história natural e ecologia dessa espécie.



Figura 1. Fêmea da cuíca *Gracilinanus microtarsus* capturada no cerradão do Clube Náutico Araraquara, Américo Brasiliense, SP. Foto: Eduardo G. Martins.

Objetivos Gerais

Dado que a maioria das informações publicadas sobre a história natural e ecologia de *Gracilinanus microtarsus* são pontuais, ou seja, não foram estudadas em uma escala temporal e espacial, este trabalho tem por objetivo obter informações sobre padrões temporais da ecologia populacional e área de vida dessa espécie. Esta dissertação está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo versa sobre a ecologia populacional de *G. microtarsus* e são apresentadas informações sobre a razão sexual, reprodução e estrutura etária, bem como as estimativas de diversos parâmetros demográficos. O segundo capítulo versa sobre o tamanho e sobreposição das áreas de vida de indivíduos machos e fêmeas adultos.

Área de Estudo

Os trabalhos de campo foram realizados de janeiro de 2001 a fevereiro de 2003 em um fragmento de Cerrado, com área total de 73 ha, pertencente ao Clube Náutico Araraquara, localizado no município de Américo Brasiliense, São Paulo (21°43'S, 48°01'W; Figura 2). A fisionomia de Cerrado encontrada neste fragmento é classificada como cerradão e apresenta uma vegetação fechada do tipo floresta (Goodland, 1971; Silva & Bates, 2002). Em um levantamento florístico realizado para a área foram encontradas 48 famílias e 135 espécies vegetais arbustivas e arbóreas, com predominância de representantes das famílias Annonaceae, Caesalpinaceae, Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae e Vochysiaceae (Rocha *et al.*, 1994).

O clima da região onde se encontra o Clube Náutico Araraquara apresenta duas estações bem definidas, *viz.*, a estação seca-fria que ocorre entre os meses de abril a setembro e a estação úmida-quente que ocorre entre os meses de outubro a março (Primavesi *et al.*, 1999; Tolentino, 1967; ver Figura 3 para informações sobre o clima da região durante o período de estudo). Este clima é denominado tropical de altitude, no qual a temperatura média do mês mais frio é inferior a 18 °C e a do mês mais quente ultrapassa a 22 °C. Já a precipitação no mês mais seco não atinge 30 mm e no mês mais chuvoso é maior que 300 mm (Tolentino, 1967; Figura 3).

A espécie de cuíca capturada neste estudo realizado no cerradão do Clube Náutico Araraquara foi identificada como *Gracilinanus microtarsus* pelo Dr. João A. de Oliveira e pela bióloga Fabiana P. Caramaschi do Museu Nacional do Rio de Janeiro. Os indivíduos identificados foram depositados na coleção do Museu Nacional com os números de tombo MN 67243 e MN 67244.

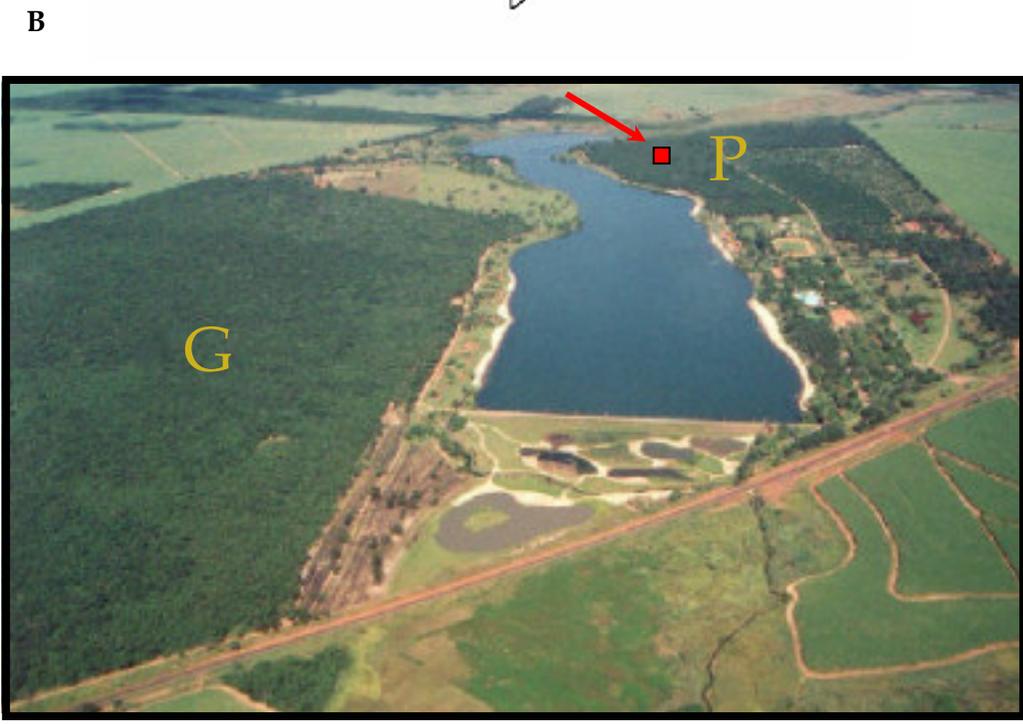


Figura 2. A) Mapa do Brasil com a distribuição original do bioma Cerrado e a localização do município de Américo Brasiliense, SP, indicada pela seta. B) Foto aérea do Clube Náutico Araraquara com os dois fragmentos de cerradão, G e P. A seta indica o local onde foram realizados os trabalhos de campo.

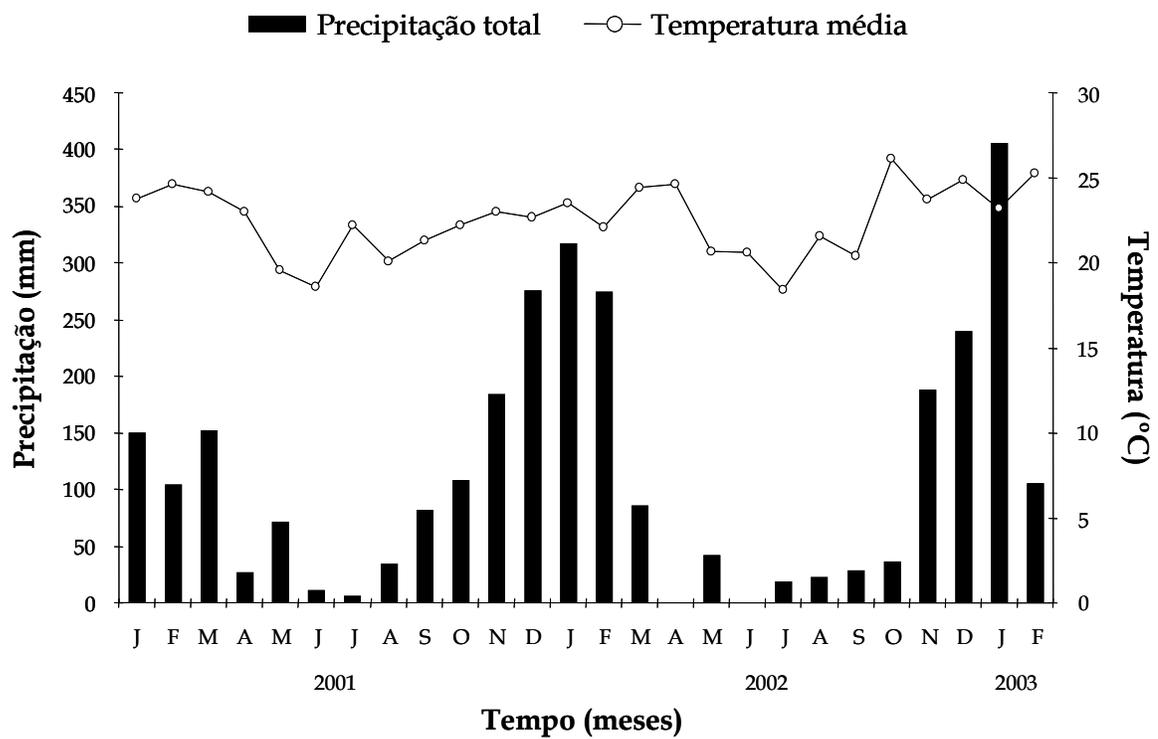


Figura 3. Precipitação mensal total e temperatura mensal média na região do Clube Náutico Araraquara, SP, durante o período de estudo de 2001 a 2003. Dados da estação meteorológica da EMBRAPA - São Carlos (21°57'S, 47°50'W).

Captura e Coleta de Dados de *Gracilinanus microtarsus*

Para a obtenção de dados com a finalidade de estudar a ecologia populacional e a área de vida de *Gracilinanus microtarsus* foi utilizado o método de captura-marcação-recaptura. Nesse método, a população é amostrada k vezes, onde k geralmente é maior que dois. Em cada ocasião amostral, os indivíduos capturados não-marcados são individualmente marcados e os indivíduos capturados já marcados têm a sua recaptura e a sua posição de captura no espaço registradas. Após este procedimento, os indivíduos são liberados no mesmo local onde foram capturados (Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.*, 1990).

Para a captura de indivíduos de *G. microtarsus* foi instalada no fragmento de cerradão do Clube Náutico Araraquara uma grade de captura com sete transectos espaçados entre si em 10,0 m. Em cada transecto foram instaladas sete estações fixas de captura espaçadas entre si em 10,0 m, formando uma grade de captura com área total de 3.600 m² (= 0,36 ha). Em cada estação de captura, foi instalada uma armadilha a 1,5-2,0 m de altura do solo. No total, foram utilizadas 49 armadilhas do tipo Sherman *live trap* com dimensões de 7,5 × 9,0 × 23,5 cm. As armadilhas foram armadas ao final da tarde, iscadas com banana e pasta de amendoim misturadas com óleo de fígado de bacalhau e vistoriadas na manhã seguinte. Após a captura, os indivíduos foram marcados individualmente com códigos de perfuração na orelha (Monteiro-Filho, 1987) e anilhas numeradas colocadas na perna posterior esquerda do indivíduo. Os indivíduos foram duplamente marcados para se evitar que a perda de uma marca prejudicasse a coleta de dados, como sugerido por Pollock *et al.* (1990).

Cada noite em que foram realizadas as capturas foi denominada de ocasião amostral secundária. Um conjunto de ocasiões amostrais secundárias consecutivas (noites de captura consecutivas) foi denominado de ocasião amostral primária. Durante o período de estudo, foi realizado um total de 37 ocasiões amostrais primárias. No período de janeiro a dezembro de 2001 as ocasiões amostrais primárias ($n = 23$) foram realizadas quinzenalmente durante duas noites consecutivas (ocasiões amostrais secundárias). Nos meses de maio e dezembro só foi possível a realização de uma ocasião amostral primária, enquanto em julho foram realizadas três ocasiões. No total foram realizadas 46 ocasiões amostrais secundárias (Tabela 1). No período de janeiro de 2002 a fevereiro de 2003 as ocasiões amostrais primárias ($n = 14$) foram realizadas mensalmente durante cinco noites consecutivas (ocasiões amostrais secundárias), totalizando 70 ocasiões amostrais secundárias (Tabela 1).

Em todas as ocasiões amostrais secundárias foram registradas a captura e/ou recaptura e o ponto de localização da captura, definido pelas coordenadas x e y da estação de captura no espaço, de cada indivíduo capturado. Os indivíduos capturados também foram pesados e classificados quanto ao sexo, condição reprodutiva e idade (ver detalhes da determinação da condição reprodutiva e idade no Capítulo 1). Cada indivíduo foi liberado no mesmo local onde havia sido capturado após a sua manipulação e coleta dos dados, que eram realizadas dentro da grade de captura durante cerca de cinco minutos.

Tabela 1. Número de ocasiões amostrais primárias (OAP) e ocasiões amostrais secundárias (OAS; noites de captura) realizadas em cada mês dos anos de 2001 a 2003 para a captura de *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara.

Mês	2001		2002		2003	
	OAP	OAS	OAP	OAS	OAP	OAS
Janeiro	2	4	1	5	1	5
Fevereiro	2	4	1	5	1	5
Março	2	4	1	5	—	—
Abril	2	4	1	5	—	—
Maio	1	2	1	5	—	—
Junho	2	4	1	5	—	—
Julho	3	6	1	5	—	—
Agosto	2	4	1	5	—	—
Setembro	2	4	1	5	—	—
Outubro	2	4	1	5	—	—
Novembro	2	4	1	5	—	—
Dezembro	1	2	1	5	—	—
Total	23	46	12	60	2	10

Capítulo 1

Ecologia populacional de *Gracilinanus microtarsus* no cerradão de Américo Brasiliense, São Paulo

1.1. Introdução

Uma população é definida, a partir da perspectiva do observador, *como um grupo de indivíduos da mesma espécie que apresentam uma alta probabilidade de interagirem uns com os outros* (Hastings, 1997). As populações são estudadas no campo da ecologia conhecido como ecologia populacional, cujo principal objetivo é determinar a abundância de indivíduos em uma população e compreender a sua dinâmica, ou seja, compreender como e porque a abundância muda no tempo e espaço (Akçakaya *et al.*, 1999; Turchin, 2003). Nesse campo, portanto, além de documentar os padrões de mudança na abundância populacional procura-se determinar os processos que explicam os padrões observados (Berryman, 1999; Turchin, 2003). Tais processos são representados pela mortalidade e nascimento dos indivíduos e, em algumas populações, pela imigração e emigração, e são responsáveis por determinar as mudanças na abundância populacional ao longo do tempo e espaço (Akçakaya *et al.*, 1999; Berryman, 1999; Turchin, 2003).

Um dos principais problemas encontrados pelos ecólogos na prática do estudo da dinâmica das populações é definir uma área em que uma dada população precisa ser amostrada para representar a população como um todo ao invés da população local (Akçakaya *et al.*, 1999; Berryman, 2002; Camus & Lima, 2002). O primeiro passo para a definição dessa área é reconhecer a capacidade de locomoção

e de necessidade de ambiente da espécie estudada (Camus & Lima, 2002). Ou seja, a área deve ser grande o bastante para que as taxas de imigração e emigração sejam insignificantes ou pelo menos balanceadas e, dessa forma, que as mudanças na abundância populacional sejam o resultado apenas dos processos de morte e nascimento dos indivíduos da população (Berryman, 2002). Dado isso, muitas das definições encontradas nos livros de ecologia foram consideradas vagas por Berryman (2002) e Camus & Lima (2002) por não definirem de forma precisa a identidade espacial da população.

Reconhecendo a necessidade dessa identidade a população é definida formalmente por Berryman (2002) como *um grupo de indivíduos da mesma espécie que vivem juntos em uma área de tamanho suficiente para permitir que as taxas de imigração e emigração sejam balanceadas e na qual as mudanças na abundância sejam determinadas principalmente pelos processos de morte e nascimento*. Nesse contexto, os estudos em ecologia populacional concentram-se em compreender a dinâmica temporal de mudança na abundância e nas taxas de morte e nascimento cujas variações são o resultado de diferentes processos operando em diferentes escalas de tempo, como a variação na escala intra-anual (sazonal) e na escala interanual (Lima *et al.*, 2001). A compreensão da variação desses processos exige o conhecimento detalhado da história de vida do organismo de interesse e é fundamental para que se possa prever o tamanho, bem como estimar as probabilidades de que uma dada população cresça ou decresça (Akçakaya *et al.*, 1999; Lima *et al.*, 2001).

Os estudos de ecologia populacional de marsupiais da região neotropical começaram a se desenvolver nos últimos 15 anos, mas alguns padrões gerais da dinâmica populacional já podem ser reconhecidos (Cáceres & Monteiro-Filho, 1998;

Julien-Laferrière & Atramentowicz, 1990; Lima *et al.*, 2001; Mares & Ernest, 1995; Quental *et al.*, 2001). Embora alguns desses estudos tenham sido conduzidos em curto prazo, foram reveladas algumas associações entre as variações na abundância populacional e o clima (*e.g.*, Mares & Ernest, 1995; Quental *et al.*, 2001). O clima pode influenciar de forma indireta a abundância populacional ao determinar a disponibilidade de recursos alimentares ao longo do ano, como frutos e artrópodes (Bergallo & Magnusson, 1999; Julien-Laferrière & Atramentowicz, 1990). A disponibilidade de recursos alimentares, por sua vez, pode influenciar diretamente a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos determinando, portanto, a variação na abundância populacional (Bergallo & Magnusson, 1999; Julien-Laferrière & Atramentowicz, 1990; Lima *et al.*, 2001). Dessa forma, a sazonalidade do clima e da disponibilidade de recursos alimentares deve ser um importante fator determinante da dinâmica populacional de marsupiais devido ao fato de que, em geral, essas populações são reguladas por fatores extrínsecos (Wolff, 1997).

1.2. Objetivos

Este capítulo tem por objetivo estudar a ecologia populacional da cuíca *Gracilinanus microtarsus* descrevendo sua razão sexual, reprodução, estrutura etária e dinâmica populacional. O estudo foi conduzido levando-se em consideração a definição de população de Berryman (2002) ao supor que a dinâmica da população amostrada foi determinada ao longo do tempo, principalmente, pelos processos de morte e nascimento dos indivíduos. Especificamente os objetivos são:

- 1) Quantificar a razão sexual e a sua variação ao longo do tempo.
- 2) Descrever o padrão temporal de atividade reprodutiva da população e determinar a fecundidade das fêmeas.
- 3) Descrever a estrutura etária da população e a sua variação ao longo do tempo.
- 4) Estimar a abundância e densidade populacional e descrever as suas variações ao longo do tempo.
- 5) Estimar as taxas de sobrevivência, residência, recrutamento e captura e descrever as suas variações ao longo do tempo.

1.3. Material e Métodos

1.3.1. Determinação da condição reprodutiva e idade

O período de atividade reprodutiva da população foi determinado somente através da proporção de fêmeas reprodutivas, uma vez que os testículos de machos adultos ficam permanentemente no escroto, o que dificulta verificar a sua condição reprodutiva (Quental *et al.*, 2001; E. G. Martins, observação pessoal). A condição reprodutiva das fêmeas foi verificada através da apalpação de indivíduos com abdome volumoso, com o objetivo de detectar embriões e uma possível gestação e, também, através da presença de mamilos aparentes e lactantes. O tamanho de ninhada foi calculado com base no número de mamilos lactantes de cada fêmea reprodutiva, conforme Cordero (2001) e Lima *et al.* (2001).

A determinação da idade foi definida pela seqüência de erupção dos dentes, resultando em três classes etárias (modificado de Quental *et al.*, 2001): juvenis (com pré-molares definitivos e quarto molar inferior ausente, P3M4/P3M3), subadultos e adultos (com dentição completa, P3M4/P3M4). Os machos subadultos foram diferenciados dos adultos pelo desenvolvimento dos testículos que são completamente desenvolvidos nos adultos. Os testículos foram considerados completamente desenvolvidos quando o escroto apresentava uma coloração azul escura e um diâmetro maior que 1,0 cm (E. G. Martins, observação pessoal). Não foi possível diferenciar as fêmeas subadultas das fêmeas adultas com base em alguma característica morfológica que indicasse o estado de maturação do indivíduo. Dessa forma, as fêmeas com dentição completa foram consideradas adultas quando todos os machos capturados em uma dada ocasião amostral primária e pertencentes à

mesma coorte que as fêmeas eram adultos. Os indivíduos adultos em seu primeiro ano de vida foram classificados como adultos I, ao passo que aqueles em seu segundo ano de vida foram classificados como adultos II.

1.3.2. Estimativa da abundância e densidade populacional

A abundância populacional em cada mês do período de estudo foi estimada com modelos de populações fechadas, a partir dos dados de captura-marcação-recaptura obtidos durante as ocasiões amostrais secundárias (noites de captura) de cada mês. Os modelos de populações fechadas são baseados na suposição de que a população é fechada geograficamente e demograficamente, ou seja, não há entrada (imigração e nascimento) nem saída (emigração e morte) de indivíduos na população durante o período de amostragem (Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.*, 1990). A suposição de que a população de *Gracilinanus microtarsus* pode ser considerada fechada nos períodos de amostragem de cada mês do período de estudo foi testada através de testes de adequação-de-ajuste implementados pelo programa CAPTURE (Otis *et al.*, 1978; White *et al.*, 1982).

Os modelos de populações fechadas diferem entre si na maneira através da qual as probabilidades de captura são modeladas (Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.*, 1990). No modelo nulo, M_0 , as probabilidades de captura são iguais para todos os indivíduos em cada ocasião amostral e não variam com o tempo. Três modelos incorporam em suas estatísticas a possibilidade de haver probabilidades de captura diferentes: 1) modelo M_t , com probabilidades de captura que podem variar com o tempo; 2) modelo M_b , com probabilidades de captura que podem variar devido a

fatores comportamentais, sendo que a probabilidade de recaptura pode aumentar ou diminuir após a primeira captura de um animal; 3) modelo M_{th} , com probabilidades de captura que podem variar entre os indivíduos devido a características intrínsecas do indivíduo, como sexo e idade. Outros quatro modelos ainda mais complexos são combinações desses modelos, *viz.*, M_{th} , M_{tb} , M_{th} , M_{tbh} (Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.* 1990).

A seleção do modelo de população fechada que melhor ajustou os dados de cada mês foi feita por testes de adequação-de-ajuste e de razão de verossimilhança implementados pelo programa CAPTURE (White *et al.*, 1982). A estimativa da abundância populacional em cada mês do período de estudo foi obtida pelo estimador do modelo selecionado para cada mês utilizando o programa CAPTURE (White *et al.*, 1982), visto que este programa possui estimadores para todos os modelos de populações fechadas, *viz.*, M_o , M_t , M_b , M_h , M_{th} , M_{tb} , M_{th} , exceto para o modelo M_{tbh} para o qual não existe um estimador (Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.*, 1990; White *et al.*, 1982).

A densidade populacional foi estimada usando um ajuste no tamanho efetivo da área da grade de captura (Parmenter *et al.*, 2003). Este ajuste tem por objetivo evitar que a densidade seja superestimada ao incorporar a possibilidade de que na grade de captura sejam capturados alguns indivíduos que vivam fora dos limites desta grade. No cálculo deste ajuste é incorporada uma distância a partir da qual animais de fora da grade de captura podem estar se movendo para dentro da grade de captura. O ajuste no tamanho efetivo da área da grade de captura utilizada neste estudo foi feito utilizando um índice de movimento que é a estimativa da média da distância máxima, \hat{W} , observada entre o centro de atividade de um

indivíduo e um vértice de sua área de vida determinada pelo método do mínimo polígono convexo (modificado de Parmenter *et al.*, 2003). Esse tipo de correção aumenta consideravelmente a precisão das estimativas das densidades populacionais (Parmenter *et al.*, 2003). O tamanho efetivo da área de captura foi calculado como

$$\hat{A} = \left(L^2 + 4L\hat{W} + \pi\hat{W}^2 / 10.000 \right) \quad (1)$$

onde, L é o comprimento dos lados da grade de captura (60,0 m) e \hat{W} (28,1 m) é a estimativa da média da distância máxima observada entre o centro de atividade e um vértice da área de vida dos indivíduos. Esta equação descreve a soma da área da grade de captura (L^2) e a extensão da área efetiva da grade de captura composta de quatro retângulos ($4L \times \hat{W}$) nos lados da grade e quatro quartos de círculo nos cantos da grade ($\pi\hat{W}^2$; Figura 4). A soma é dividida por 10.000 para transformar a área de metros quadrados para hectare (ha).

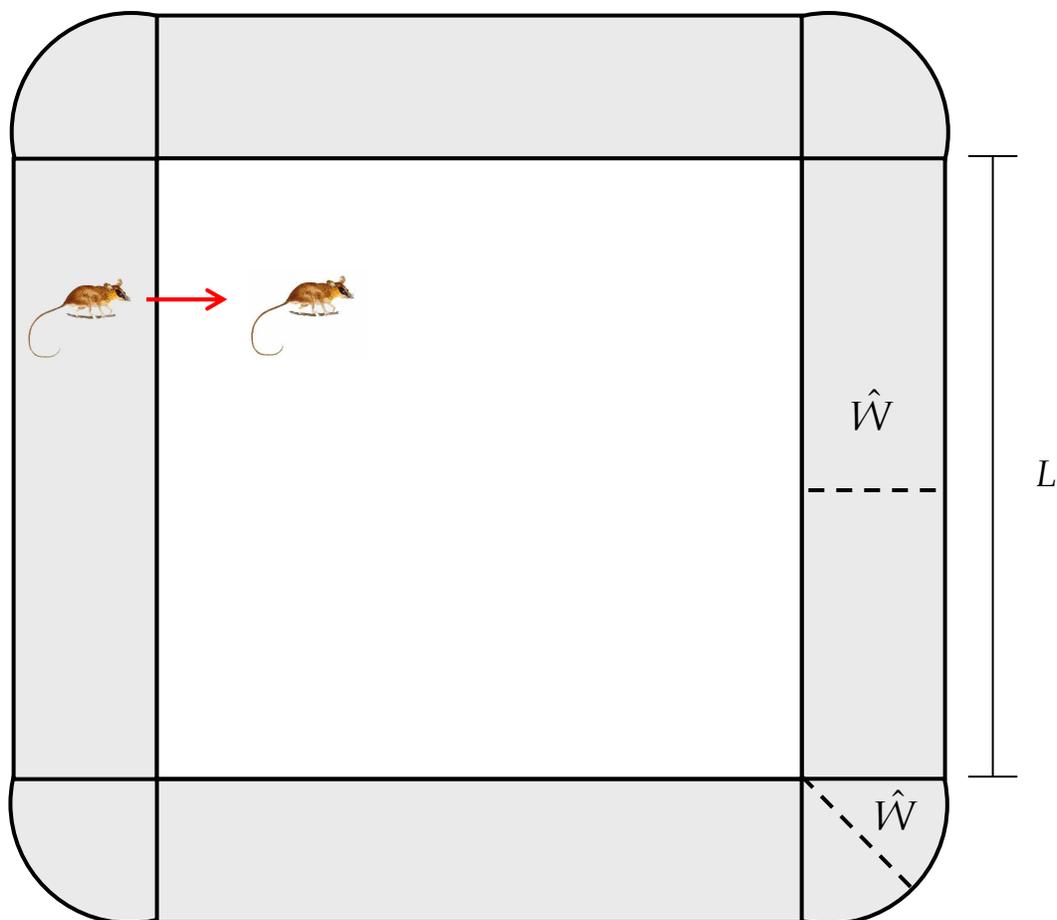


Figura 4. Esquema da área da grade de captura (quadrado branco), onde os indivíduos de *Gracilinanus microtarsus* foram capturados, com as suas extensões efetivas formadas por quatro retângulos e quatro quartos de círculo (áreas cinzas). L é o comprimento lateral da grade de captura; \hat{W} é estimativa da média da distância máxima observada entre o centro de atividade e um vértice da área de vida dos indivíduos. A seta representa o movimento de um indivíduo de fora para dentro da grade de captura.

1.3.3. Estimativa das taxas de sobrevivência e captura

A estimativa da taxa de sobrevivência, S , em um dado estudo de captura-marcação-recaptura com duas ocasiões amostrais, i e $i+1$, poderia ser obtida simplesmente dividindo o número de indivíduos marcados, N , encontrados em $i+1$ pelo número de indivíduos marcados na ocasião i ,

$$S = \frac{N(i+1)}{N(i)} \quad (2)$$

Todavia o número de indivíduos encontrados na segunda ocasião é função de duas taxas: a taxa de sobrevivência e, dado que os indivíduos sobreviveram, a taxa em que são capturados novamente. Portanto, a proporção de indivíduos que foram recapturados na ocasião amostral seguinte, $i+1$, denominada taxa de retorno, R , é o produto de duas taxas diferentes, a taxa de sobrevivência e a taxa de captura, dado que o animal está vivo e na área de amostragem. A taxa de retorno é então escrita como,

$$R = \phi \times p, \quad (3)$$

onde ϕ representa a taxa de sobrevivência e p representa a taxa de captura.

As taxas de sobrevivência e captura de *Gracilinanus microtarsus* entre os meses do período de estudo foram estimadas utilizando o modelo geral de Cormack-Jolly-Seber (Lebreton *et al.*, 1992) a partir dos dados de captura-marcação-recaptura obtidos durante as ocasiões amostrais secundárias (noites de captura) de cada mês, que foram agrupadas para formar uma ocasião amostral por mês. O modelo geral de Cormack-Jolly-Seber é baseado na suposição de que há variação ao longo do tempo nas taxas de sobrevivência, ϕ_{tempo} , e captura, p_{tempo} , e vem sendo

amplamente utilizado para a estimativa das taxas de sobrevivência e captura desde 1964 (Lebreton *et al.*, 1992). Esse modelo é baseado nas seguintes premissas:

- 1) Cada indivíduo presente na ocasião i tem a mesma probabilidade de captura, p_i .
- 2) Cada indivíduo marcado presente na população imediatamente após a ocasião i tem a mesma probabilidade de sobreviver, ϕ_i , até a ocasião $i+1$.
- 3) As marcas não são perdidas pelo animal, nem identificadas erroneamente pelo observador.
- 4) Cada ocasião amostral é instantânea em relação ao intervalo entre a ocasião i e a ocasião $i+1$ e os animais são liberados imediatamente após a ocasião amostral.

O ajuste do modelo geral de Cormack-Jolly-Seber aos dados de captura-marcação-recaptura de *G. microtarsus* foi verificado pelos testes de adequação-de-ajuste implementados pelo programa RELEASE (Pollock *et al.*, 1990). Três testes, denominados Teste 1, Teste 2 e Teste 3, são realizados pelo programa. O Teste 1 é realizado quando se está comparando mais de um grupo, *e.g.*, machos e fêmeas, e testa a hipótese nula de que todos os parâmetros ϕ e p têm o mesmo valor entre os grupos. O Teste 2 testa a primeira premissa do modelo geral de Cormack-Jolly-Seber, ou seja, a hipótese nula de que a probabilidade de um indivíduo ser capturado na ocasião i não depende de ele já ter sido capturado em uma ocasião anterior. O Teste 3 testa a segunda premissa do modelo geral de Cormack-Jolly-Seber, ou seja, a hipótese nula de que a probabilidade de um indivíduo sobreviver e ser capturado na ocasião $i+1$ não depende deste indivíduo ter sido marcado na

ocasião i ou antes de i .

Uma vez realizado o teste de adequação-de-ajuste e constatado que o modelo geral ajustou os dados, o próximo passo é selecionar, dentre os modelos alternativos ao modelo geral, o melhor modelo para se obter as estimativas dos parâmetros de interesse. Essa seleção de modelos foi feita com base no critério de informação de Akaike. O critério de informação de Akaike, AIC , é calculado como

$$AIC = -2 \ln(L) + 2K, \quad (4)$$

onde L é a verossimilhança do modelo e K é o número de parâmetros estimados pelo modelo. O ajuste do modelo será melhor quanto menor for a verossimilhança e será pior quanto maior o número de parâmetros (Anderson & Burnham, 1999). O critério de informação de Akaike foi calculado para cada modelo testado utilizando o programa MARK (White & Burnham, 1999) e o modelo com o menor valor foi escolhido para a estimativa dos parâmetros. Os parâmetros de interesse, as taxas de sobrevivência e captura, foram estimados utilizando o programa MARK através do método de verossimilhança máxima (Lebreton *et al.*, 1992; White & Burnham, 1999). As variâncias destas estimativas foram obtidas através da inversa negativa da derivada segunda da função de log-verossimilhança (Lebreton *et al.*, 1992).

1.3.4. Estimativa das taxas de residência e recrutamento

A taxa de residência entre os meses do período de estudo foi estimada pelo método de Pradel (1996) implementado no programa MARK (White & Burnham, 1999) a partir dos dados de captura-marcação-recaptura obtidos durante as ocasiões amostrais secundárias (noites de captura) de cada mês, que foram agrupadas para

formar uma ocasião amostral por mês. O método de Pradel é baseado na leitura inversa das histórias de captura e estima a taxa de residência, γ , de que um indivíduo capturado na ocasião $i + 1$ estivesse presente na população na ocasião i . Foi realizado um teste de adequação-de-ajuste através do programa RELEASE dos dados de captura-marcação-recaptura a um modelo com variação temporal nas taxas de residência, γ_{tempo} , e de captura, p_{tempo} . A seleção do modelo que melhor se ajustou aos dados para a estimativa dos parâmetros foi feita com base no critério de informação de Akaike. As taxas de residência também foram estimadas através do método de verossimilhança máxima implementado pelo programa MARK (White & Burnham, 1999). Dado que γ representa a fração de indivíduos presentes na população, $1 - \gamma$ representa a taxa de indivíduos que entraram na população, ou seja, a taxa de recrutamento.

1.4. Resultados

1.4.1. Razão sexual

No período de janeiro de 2001 a fevereiro de 2003 foi realizado um total de 750 capturas e recapturas correspondentes a 91 indivíduos de *Gracilinanus microtarsus*. Em média, o número de capturas por indivíduo foi de $8,2 \pm 10,1$. Do total de indivíduos capturados, 61 (67%) foram machos e 30 (33%) foram fêmeas e, para este total, a razão sexual foi desviada significativamente em favor dos machos, com 0,5 fêmea para cada macho capturado ($\chi^2 = 10,56$; g.l. = 1; $P < 0,01$; $n = 91$). Todavia, em cada mês do período de estudo foi observada uma razão sexual próxima de uma fêmea para cada macho capturado (Figura 5; ver razão dessa diferença na Discussão), exceto pelo mês de julho de 2001 (Teste Binomial $Z = -2,71$; $P < 0,01$; $n = 11$) quando a razão sexual foi desviada significativamente para os machos (Figura 5).

■ Macho □ Fêmea

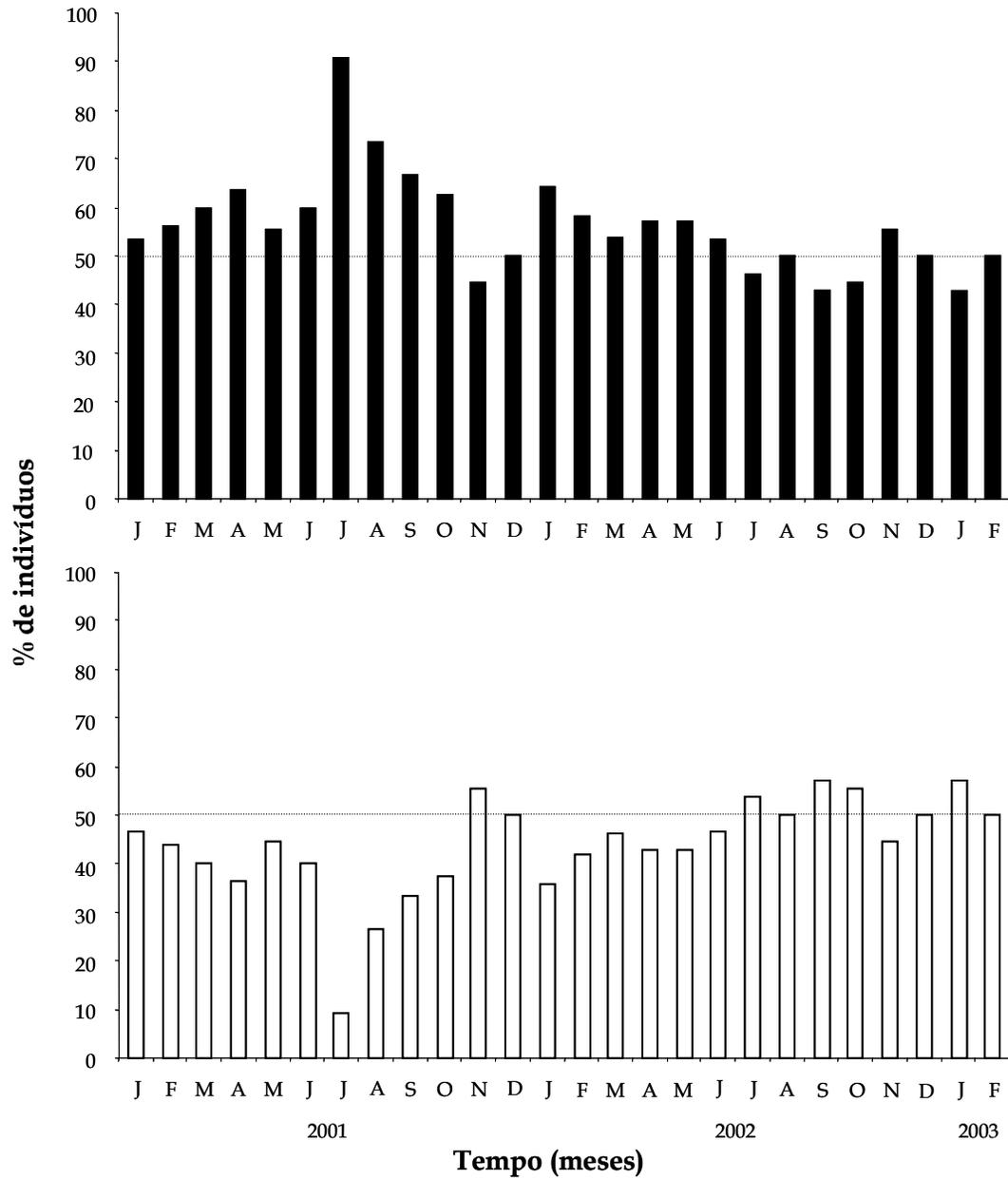


Figura 5. Proporção mensal de machos e fêmeas na população da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara, Américo Brasiliense, SP, no período de 2001 a 2003. A linha pontilhada demarca a porcentagem de 50%.

1.4.2. Reprodução e estrutura etária

As fêmeas de *Gracilinanus microtarsus* capturadas neste estudo encontravam-se grávidas no período de setembro e outubro de 2001 e de 2002 (Figura 6), período do ano em que já foi observada a construção de ninhos por fêmeas dessa espécie (Tubelis, 2000). Considerando que a gestação em marsupiais dura de 15 a 30 dias (Lee & Cockburn, 1985), deduz-se que o período de acasalamento provavelmente ocorreu no início de setembro. As fêmeas lactantes foram capturadas de janeiro a março e de outubro a dezembro de 2001 e de setembro de 2002 a fevereiro de 2003 (Figura 6). Todavia, a partir de dezembro ou janeiro dos anos estudados as fêmeas reprodutivas representaram uma menor proporção do total de fêmeas na população (Figura 6). Portanto, o período reprodutivo da população de *G. microtarsus* estudada foi marcadamente sazonal, durando de setembro a março, com uma concentração das atividades reprodutivas no período de setembro a dezembro dos anos estudados (Figura 6).

Apenas uma fêmea, dentre as 15 capturadas em condição reprodutiva neste estudo, possivelmente reproduziu uma segunda vez no mesmo período reprodutivo. Essa fêmea de *G. microtarsus* foi observada grávida pela primeira vez em outubro de 2002 e lactante até dezembro de 2002. Em janeiro de 2003, a mesma fêmea apresentava mamilos menores e não-lactantes, ao passo que em fevereiro de 2003 seus mamilos apresentavam-se cheios e lactantes sugerindo, portanto, a produção de uma segunda prole no mesmo período reprodutivo.

Os filhotes de *G. microtarsus* quando estão mais desenvolvidos possivelmente não podem mais ser carregados no dorso pela fêmea e são deixados

no ninho enquanto a mãe sai para obter alimento (E. L. A. Monteiro-Filho, comunicação pessoal). Neste estudo, por exemplo, foi capturada apenas uma fêmea, dentre as 15 capturadas em condição reprodutiva neste estudo, com filhotes ($n = 9$), que eram recém-nascidos e estavam presos aos seus mamilos. Devido à dificuldade em capturar as fêmeas com os seus filhotes, o tamanho de ninhada foi estimado com base no número de mamilos lactantes das fêmeas capturadas, como realizado por Cordero (2001) e Lima *et al.* (2001), e foi, em média, de $10,3 \pm 2,9$ filhotes por fêmea ($n = 15$).

Após o período reprodutivo ocorreu uma diminuição gradual do número de adultos na população devida a um possível aumento da mortalidade pós-reprodutiva, visto que alguns adultos capturados ($n = 4$) após este período apresentaram sinais claros de senilidade, como perda de pelos e debilitação física. Além disso, após o período reprodutivo de 2000-2001 apenas quatro machos e nenhuma fêmea, dentre os 17 indivíduos adultos capturados em agosto de 2000 durante um trabalho piloto realizado na área de estudo, permaneceram na população pelo seu segundo ano de vida até o período reprodutivo de 2001-2002. Após o período reprodutivo de 2001-2002 nenhum macho e apenas uma fêmea dentre os 15 indivíduos adultos capturados em agosto de 2001 permaneceu na população pelo seu segundo ano de vida até o período reprodutivo de 2002-2003.

Desta forma, considerando que a sobreposição de gerações nessa população de *G. microtarsus* foi pequena, a estrutura etária de machos e fêmeas da população ao longo dos anos de 2001 e 2002 foi resultado da atividade reprodutiva marcadamente sazonal da população sendo função, principalmente, da maturação de indivíduos das coortes de cada ano (Figura 7). A população foi composta principalmente por

indivíduos juvenis durante a segunda metade da estação úmida (dezembro a março). Com a maturação destes juvenis, a população foi composta principalmente por subadultos até a metade da estação seca (junho ou julho), quando estes indivíduos se tornaram adultos e iniciaram a atividade reprodutiva (Figura 7).

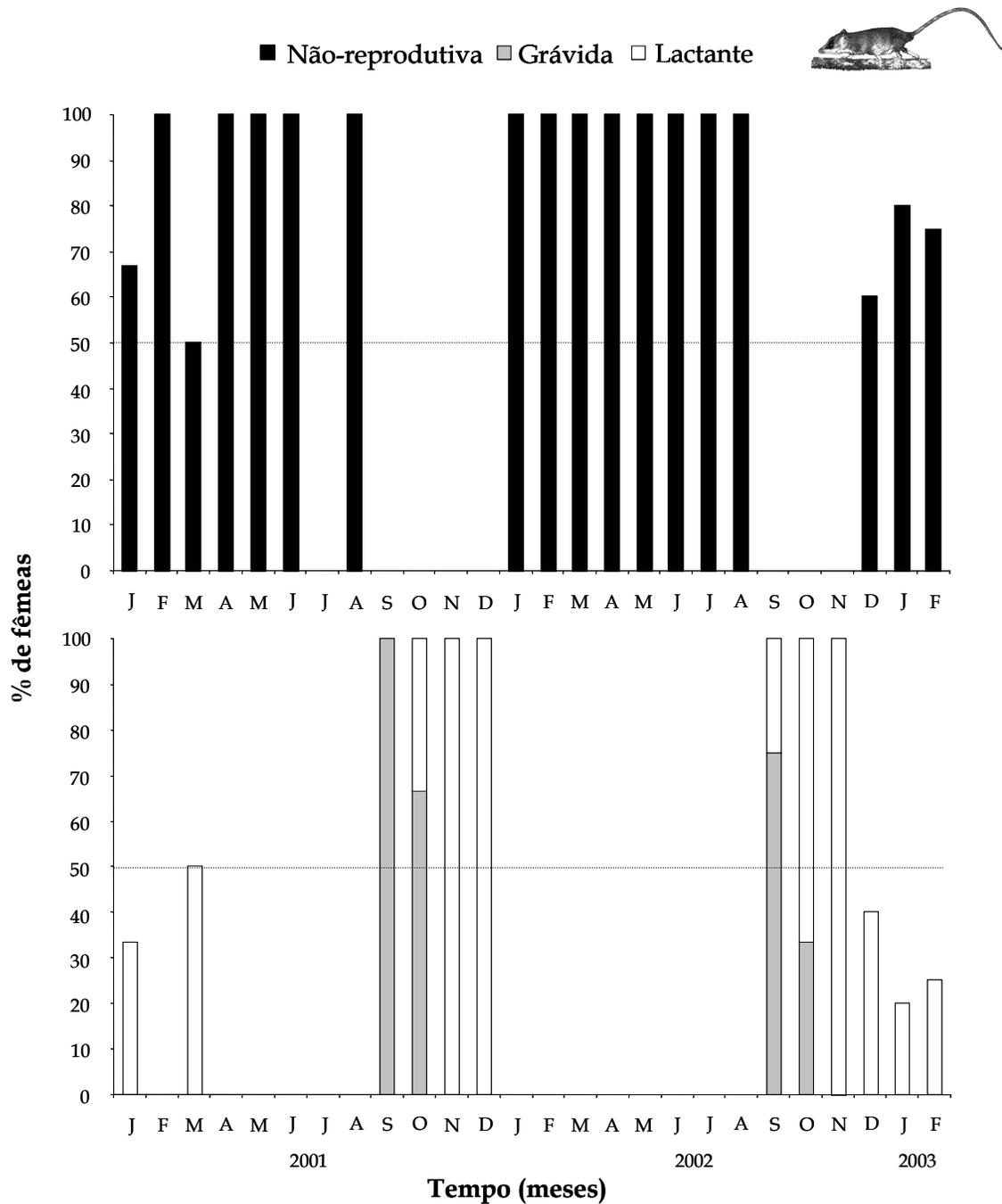


Figura 6. Proporção mensal de fêmeas não-reprodutivas e fêmeas reprodutivas grávidas ou lactantes na população da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara, Américo Brasiliense, SP, no período de 2001 a 2003. A linha pontilhada demarca a porcentagem de 50%.

1.4.3. Dinâmica populacional

A população estudada de *Gracilinanus microtarsus* comportou-se como fechada, ou seja, sem nascimento, morte ou migração, em cada mês do período de estudo, exceto no mês de julho de 2001 (Tabela 2). O modelo nulo, M_o , que é baseado na premissa de que as probabilidades de captura são iguais entre os indivíduos em todas as ocasiões amostrais, foi apropriado para descrever a população de *G. microtarsus* em 18 dos 26 meses estudados (Tabela 3). O modelo de heterogeneidade nas probabilidades de captura, M_h , que é baseado na premissa de que as probabilidades de captura podem variar entre os indivíduos, foi apropriado para descrever a população em cinco meses (Tabela 3). O modelo comportamental, M_b , que é baseado na premissa de que as probabilidades de captura podem variar devido a fatores comportamentais foi apropriado para descrever a população em dois meses (Tabela 3). O modelo temporal e de heterogeneidade, M_{th} , que é baseado na premissa de que as probabilidades de captura podem variar entre os indivíduos e ao longo do tempo foi apropriado para descrever a população em um mês (Tabela 3).

A estimativa do tamanho populacional, \hat{N} , de *G. microtarsus* na área de estudo, obtida de acordo com o modelo apropriado para cada mês, variou ao longo dos meses de 8 a 29 indivíduos ($\bar{x} = 13,9 \pm 4,8$ indivíduos; Tabela 3). A densidade populacional foi calculada para cada mês dividindo a abundância populacional estimada pelo tamanho efetivo da área de captura, estimado como $\hat{A} = 1,28$ ha ($L = 60$ m; $\hat{W} = 28,1$ m), e variou ao longo dos meses de 6,3 a 22,7 indivíduos por hectare ($\bar{x} = 10,8 \pm 3,7$ ind./ha; Tabela 3). Em geral, a densidade populacional

apresentou um pico de meados até o final da estação úmida (dezembro a março), decresceu a valores intermediários durante grande parte da estação seca (abril a agosto) e apresentou os valores mais baixos entre o final da estação seca e meados da estação úmida (setembro a dezembro; Figura 8).

Tabela 2. Resultados dos testes de fechamento da população de *Gracilinanus microtarsus* em cada mês do período de estudo de 2001 a 2003 no Clube Náutico Araraquara, Américo Brasiliense, SP.

Ano	Mês	Z	P
2001	Janeiro	-1,358	0,087
	Fevereiro	0,795	0,786
	Março	1,805	0,964
	Abril	0,274	0,608
	Maio	6,000	1,000
	Junho	0,000	0,500
	Julho*	-1,923*	0,027*
	Agosto	-1,608	0,053
	Setembro	1,147	0,874
	Outubro	0,253	0,599
	Novembro	0,162	0,564
	Dezembro	6,000	1,000
2002	Janeiro	1,532	0,94
	Fevereiro	1,060	0,85
	Março	-0,404	0,34
	Abril	0,108	0,54
	Maio	0,489	0,69
	Junho	-0,642	0,26
	Julho	1,268	0,89
	Agosto	0,085	0,53
	Setembro	1,118	0,87
	Outubro	1,641	0,95
	Novembro	0,390	0,65
	Dezembro	-0,318	0,37
2003	Janeiro	-0,777	0,21
	Fevereiro	-0,873	0,19

* rejeitou a hipótese nula de fechamento da população.

Tabela 3. Estimativas da abundância e densidade populacional de *Gracilinanus microtarsus* em cada mês no cerradão do Clube Náutico Araraquara, Américo Brasiliense, SP, no período de 2001 a 2003. As estimativas foram feitas com os modelos que ajustaram melhor os dados de cada mês.

Ano	Mês	Modelo	Estimativa	EP	IC95%	\hat{p}	\hat{c}	Densidade (ind./ha)
2001	Janeiro	M _o	15	1,17	15-22	0,50	–	11,7
	Fevereiro	M _o	17	1,55	17-24	0,45	–	13,3
	Março	M _h	25	5,13	19-40	0,27	–	19,5
	Abril	M _o	12	1,53	12-19	0,42	–	9,4
	Maio	M _h	9	1,43	9-18	0,73	0,17	7,0
	Junho	M _o	17	1,96	16-25	0,41	–	13,3
	Julho	M _o	11	0,40	11-11	0,51	–	8,6
	Agosto	M _o	17	1,96	16-25	0,41	–	13,3
	Setembro	M _o	10	1,44	10-17	0,41	–	7,8
	Outubro	M _o	9	1,88	10-17	0,41	–	7,0
	Novembro	M _o	9	1,14	10-17	0,46	–	7,0
	Dezembro	M _h	10	1,20	10-10	0,77	0,43	7,8
2002	Janeiro	M _h	17	2,48	17-32	0,51*	–	13,3
	Fevereiro	M _b	12	0,06	12-12	0,79	0,40	9,4
	Março	M _o	13	0,38	13-13	0,60	–	10,2
	Abril	M _o	14	0,47	14-14	0,57	–	10,9
	Maio	M _o	15	0,57	15-15	0,54	–	11,7
	Junho	M _o	15	0,41	15-15	0,60	–	11,7
	Julho	M _o	13	0,07	13-13	0,78	–	10,2
	Agosto	M _{th}	15	1,45	15-22	**	–	11,7
	Setembro	M _o	8	0,41	8-8	0,55	–	6,3
	Outubro	M _o	12	2,13	11-21	0,29	–	9,4
	Novembro	M _o	9	0,48	9-9	0,53	–	7,0
	Dezembro	M _h	29	5,22	23-44	0,35*	–	22,7
2003	Janeiro	M _o	14	0,62	14-14	0,53	–	10,9
	Fevereiro	M _b	14	0,87	14-19	0,47	–	10,9

EP: Erro Padrão; IC95%: Intervalo de confiança de 95%; \hat{p} : probabilidade de captura; \hat{c} : probabilidade de recaptura.

* Probabilidade média de captura;

** Probabilidade média de captura em cada um dos cinco dias de amostragem: 0,53; 0,47; 0,53; 0,53; 0,87.

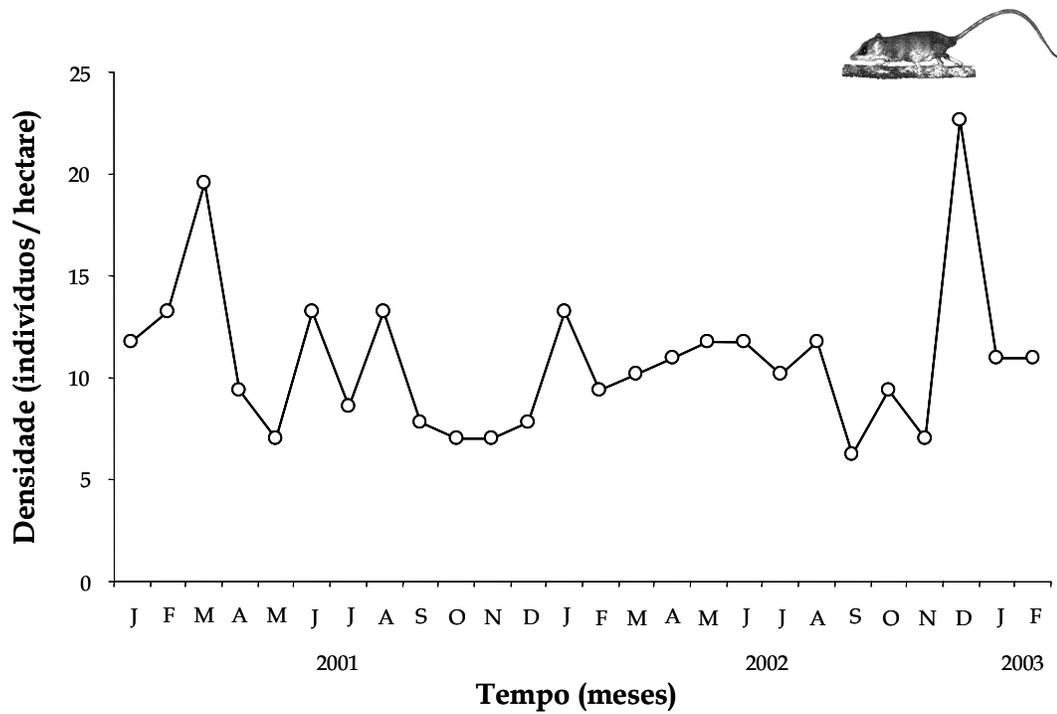


Figura 8. Variação temporal na densidade populacional da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara, Américo Brasiliense, SP, no período de 2001 a 2003.

Os modelos de sobrevivência-captura de Cormack-Jolly-Seber e de residência-captura de Pradel testados foram aqueles baseados na suposição de variação temporal nas taxas de sobrevivência, ϕ , residência, γ , e captura, p , bem como diferenças nessas taxas em função do sexo ($\phi_{\text{sexo+tempo}}$, $p_{\text{sexo+tempo}}$ e $\gamma_{\text{sexo+tempo}}$). Os testes de adequação-de-ajuste realizados tanto para o modelo de sobrevivência quanto para o modelo de residência apresentaram os mesmos valores das estatísticas dos testes. Não foram encontradas diferenças nas taxas de sobrevivência, residência e captura entre os sexos (Teste1: $\chi^2 = 32,94$; g.l. = 41; $P = 0,81$). Os testes de adequação-de-ajuste de ambos os modelos demonstraram que estes são adequados (Teste2 + Teste 3: $\chi^2 = 54,56$; g.l. = 61; $P = 0,71$) para os dois grupos (machos e fêmeas) e que estes modelos se ajustaram aos dados satisfatoriamente. Baseado no critério de informação de Akaike, o modelo alternativo com variação temporal na taxa de sobrevivência e com taxa de captura constante, ambos sem levar em consideração o sexo, ϕ_{tempo} , p , e o modelo com variação temporal na taxa de residência e com taxa de captura constante, ambos também sem levar em consideração o sexo, γ_{tempo} , p , foram os que melhor se ajustaram aos dados (Tabelas 4 e 5).

A estimativa da taxa de sobrevivência de *G. microtarsus* entre os meses obtida de acordo com o modelo ϕ_{tempo} , p , variou ao longo do período de estudo de 0,19 a 1,00 ($\bar{x} = 0,80 \pm 0,19$; Tabela 6). Esta taxa apresentou valores altos a intermediários ao longo de todo o ano, com grandes oscilações no período de abril a novembro, mas apresentou os valores mais baixos, em ambos os anos, de novembro para dezembro, período que corresponde a meados da estação úmida (Figura 9). A

taxa de captura estimada com o modelo $\phi_{tempo} P$. foi de 0,77 (Tabela 6). A estimativa da taxa de residência entre os meses obtida de acordo com o modelo $\gamma_{tempo} P$. variou ao longo do período de estudo de 0,17 a 1,00 ($\bar{x} = 0,81 \pm 0,20$; Tabela 7). A taxa de recrutamento, $1 - \gamma$, variou ao longo do período de estudo de 0,00 a 0,83 ($0,19 \pm 0,20$; Tabela 7). Esta taxa apresentou valores baixos a intermediários ao longo de todo o ano, mas apresentou os valores mais altos, em ambos os anos, de novembro para dezembro, período que corresponde a meados da estação úmida (Figura 9). A taxa de captura estimada com o modelo $\gamma_{tempo} P$. também foi de 0,77 (Tabela 7).

Tabela 4. Modelos de sobrevivência testados, identificados de acordo com cada variação específica nas taxas de sobrevivência, ϕ , e de captura, p .

Modelo	AIC _c	Número de parâmetros estimáveis	Desvio
$\phi_{tempo} P_{.}^*$	618,37*	26*	413,97*
$\phi_{tempo} P_{sexo}$	620,75	27	413,95
$\phi_{sexo} P_{.}$	623,85	3	470,26
$\phi_{sexo} P_{sexo}$	625,88	4	470,23
$\phi_{.} P_{.}$	631,04	2	479,49
$\phi_{.} P_{sexo}$	633,05	3	479,46
$\phi_{sexo+tempo} P_{.}$	639,70	51	369,94
$\phi_{sexo+tempo} P_{sexo}$	642,45	52	369,82
$\phi_{tempo} P_{tempo}$	653,38	49	389,30
$\phi_{sexo} P_{tempo}$	653,59	27	446,79
$\phi_{.} P_{tempo}$	660,53	26	456,13
$\phi_{sexo} P_{sexo+tempo}$	689,03	52	416,40
$\phi_{sexo+tempo} P_{tempo}$	690,95	75	345,54
$\phi_{.} P_{sexo+tempo}$	691,59	51	421,84
$\phi_{tempo} P_{sexo+tempo}$	698,03	74	356,08
$\phi_{sexo+tempo} P_{sexo+tempo}$	750,53	98	316,77

(*tempo* identifica variação ao longo do tempo e *sexo* variação entre os sexos nas taxas de sobrevivência ou captura. O ponto (.) identifica que determinada taxa é constante no tempo. AIC_c é a estimativa do critério de informação de Akaike: o modelo com o menor valor e marcado com um asterisco é o modelo mais parcimonioso).

Tabela 5. Modelos de residência testados, identificados de acordo com cada variação específica nas taxas de residência, γ , e de captura, p .

Modelo	AIC _c	Número de parâmetros Estimáveis	Desvio
$\gamma_{tempo} P_{.}^*$	610,37*	26*	406,20*
$\gamma_{tempo} P_{sexo}$	612,74	27	406,18
$\gamma_{sexo} P_{.}$	621,49	3	467,90
$\gamma_{sexo} P_{sexo}$	623,49	4	467,86
$\gamma_{.} P_{.}$	628,38	2	476,83
$\gamma_{sexo} P_{tempo}$	629,94	27	423,39
$\gamma_{.} P_{sexo}$	630,41	3	476,83
$\gamma_{.} P_{tempo}$	635,94	26	431,77
$\gamma_{tempo} P_{tempo}$	638,64	49	375,51
$\gamma_{sexo+tempo} P_{.}$	642,66	51	373,93
$\gamma_{sexo+tempo} P_{sexo}$	645,42	52	373,87
$\gamma_{sexo} P_{sexo+tempo}$	659,32	52	387,77
$\gamma_{.} P_{sexo+tempo}$	662,04	50	396,12
$\gamma_{sexo+tempo} P_{tempo}$	683,42	74	344,03
$\gamma_{tempo} P_{sexo+tempo}$	684,41	74	345,03
$\gamma_{sexo+tempo} P_{sexo+tempo}$	743,01	98	314,77

(*tempo* identifica variação ao longo do tempo e *sexo* variação entre os sexos nas taxas de residência ou captura. O ponto (.) identifica que determinada taxa é constante no tempo. AIC_c é a estimativa do critério de informação de Akaike: o modelo com o menor valor e marcado com um asterisco é o modelo mais parcimonioso).

Tabela 6. Estimativas das taxas de sobrevivência, ϕ , e captura, p , obtidas de acordo com o modelo apropriado, $\phi_{tempo}P.$, onde ϕ_i é a taxa de sobrevivência da ocasião i para $i+1$.

Parâmetro	Estimativa	Erro Padrão	IC95%
ϕ_1	0,826	0,108	0,520 - 0,954
ϕ_2	0,892	0,094	0,545 - 0,982
ϕ_3	0,861	0,093	0,572 - 0,966
ϕ_4	1,000	<0,0001	1,000 - 1,000
ϕ_5	1,000	<0,0001	1,000 - 1,000
ϕ_6	0,484	0,117	0,271 - 0,703
ϕ_7	1,000	<0,0001	0,999 - 1,000
ϕ_8	0,516	0,124	0,286 - 0,739
ϕ_9	0,891	0,139	0,324 - 0,993
ϕ_{10}	0,714	0,190	0,286 - 0,939
ϕ_{11}	0,192	0,125	0,047 - 0,537
ϕ_{12}	0,926	0,104	0,389 - 0,995
ϕ_{13}	0,859	0,091	0,578 - 0,964
ϕ_{14}	1,000	<0,0001	0,999 - 1,000
ϕ_{15}	1,000	<0,0001	0,999 - 1,000
ϕ_{16}	0,986	0,065	0,003 - 0,999
ϕ_{17}	0,839	0,109	0,515 - 0,962
ϕ_{18}	0,818	0,112	0,504 - 0,952
ϕ_{19}	0,906	0,116	0,394 - 0,993
ϕ_{20}	0,712	0,130	0,415 - 0,896
ϕ_{21}	0,747	0,153	0,376 - 0,935
ϕ_{22}	0,798	0,156	0,369 - 0,963
ϕ_{23}	0,580	0,159	0,277 - 0,832
ϕ_{24}	0,720	0,122	0,439 - 0,894
ϕ_{25}	0,862	0,173	0,261 - 0,991
p	0,767	0,027	0,709 - 0,816

Tabela 7. Estimativas das taxas de residência, γ , recrutamento, $1-\gamma$, e captura, p , obtidas de acordo com o modelo apropriado, $\gamma_{tempo}P.$, onde γ_i é a taxa de que o indivíduo presente na população na ocasião i já estivesse presente na população na ocasião $i-1$.

Parâmetro	Estimativa	Erro Padrão	IC95%	$1-\gamma$
γ_1	0,853	0,157	0,329 - 0,985	0,147
γ_2	0,957	0,091	0,219 - 0,999	0,043
γ_3	1,000	<0,0001	1,000 - 1,000	0,000
γ_4	1,000	<0,0001	0,999 - 1,000	0,000
γ_5	0,770	0,100	0,524 - 0,910	0,230
γ_6	0,674	0,147	0,356 - 0,885	0,326
γ_7	0,738	0,129	0,430 - 0,913	0,262
γ_8	0,764	0,151	0,385 - 0,943	0,236
γ_9	0,959	0,111	0,076 - 0,999	0,041
γ_{10}	0,787	0,147	0,396 - 0,954	0,213
γ_{11}	0,173	0,115	0,041 - 0,502	0,827
γ_{12}	0,682	0,156	0,342 - 0,898	0,318
γ_{13}	1,000	<0,0001	1,000 - 1,000	0,000
γ_{14}	0,864	0,102	0,534 - 0,972	0,136
γ_{15}	0,960	0,076	0,308 - 0,999	0,040
γ_{16}	0,880	0,089	0,579 - 0,975	0,120
γ_{17}	0,885	0,096	0,545 - 0,980	0,115
γ_{18}	0,949	0,083	0,389 - 0,998	0,051
γ_{19}	0,774	0,107	0,506 - 0,919	0,226
γ_{20}	1,000	<0,0001	0,999 - 1,000	0,000
γ_{21}	0,721	0,138	0,400 - 0,909	0,279
γ_{22}	0,772	0,146	0,399 - 0,945	0,227
γ_{23}	0,367	0,113	0,182 - 0,602	0,632
γ_{24}	1,000	<0,0001	0,999 - 1,000	0,000
γ_{25}	0,740	0,125	0,442 - 0,910	0,259
p	0,768	0,027	0,710 - 0,817	–

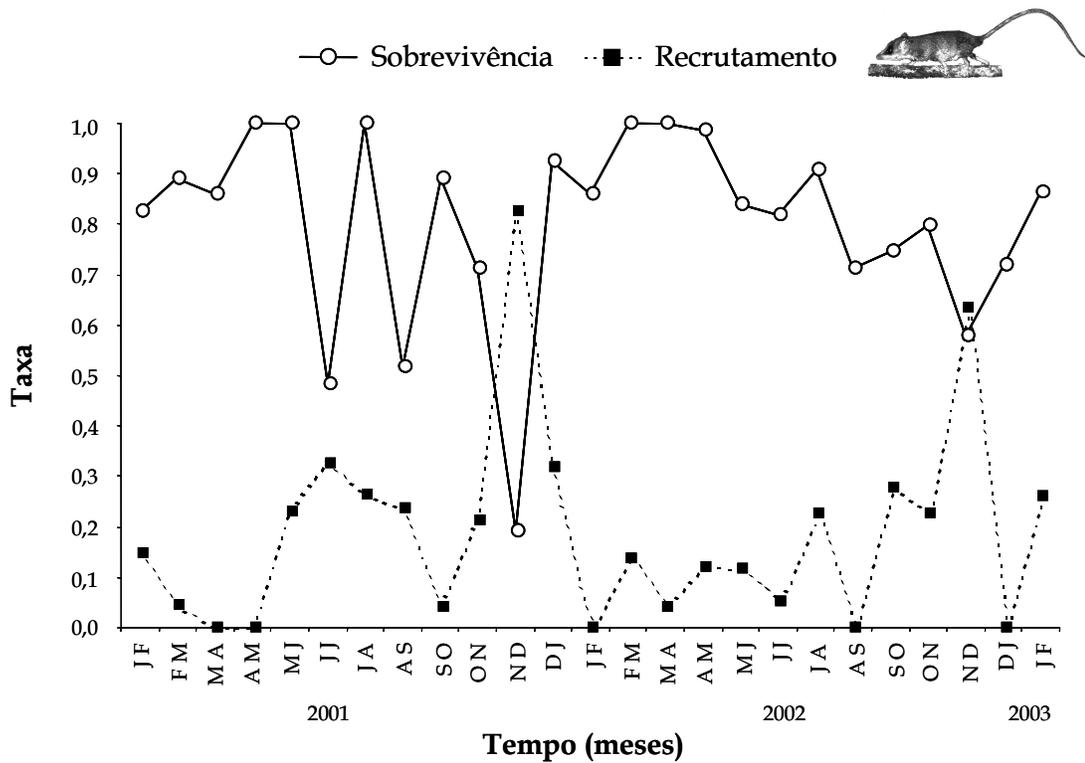


Figura 9. Taxas de sobrevivência e recrutamento da cuíca *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara, SP, no período de 2001 a 2003. As letras correspondem à primeira letra de cada mês e a combinação delas indica que a taxa apresentada é correspondente a de um dado mês para o mês seguinte (e.g., J F = taxa de sobrevivência ou recrutamento de janeiro para fevereiro).

1.5. Discussão

1.5.1. Razão sexual

A população de *Gracilinanus microtarsus* estudada no cerradão de Américo Brasiliense apresentou uma razão sexual desviada para os machos considerando o total de indivíduos capturados ao longo do período de estudo de janeiro de 2001 a fevereiro de 2003. Este resultado foi semelhante ao observado para a espécie *Gracilinanus agilis* em uma mata de galeria da região central do Brasil, onde foram encontradas 0,59 fêmeas para cada macho capturado (Mares & Ernest, 1995). A razão sexual desviada em favor de machos nesta população de *G. microtarsus* ao se considerar o total de indivíduos capturados no período de estudo, mas próxima de 1,0 fêmea para cada macho capturado em cada mês foi devida a uma possível maior atividade de dispersão dos machos, que é comum em mamíferos (Greenwood, 1980; Krebs & Davies, 1987). Ou seja, com a saída de machos marcados e a entrada de machos não-marcados na grade de captura ao longo dos meses, a proporção de machos capturados em cada mês permaneceu quase inalterada. Portanto, ao se calcular a razão sexual para o total de indivíduos capturados no período de estudo, esse maior número de machos capturados devido à freqüente entrada e saída de machos da área da grade de captura gerou uma razão sexual desviada para os machos.

1.5.2. Reprodução e estrutura etária

O período de atividade reprodutiva observado em *Gracilinanus microtarsus* neste estudo foi marcadamente sazonal. Essa sazonalidade na atividade reprodutiva também foi observada para outras populações desta espécie em duas áreas de Mata Atlântica, localizadas em Santa Teresa, Espírito Santo, e em Botucatu, São Paulo (Passamani, 2000; Tubelis, 2000), e para uma população de *Gracilinanus agilis* em um Cerrado da região de Brasília, Distrito Federal (Mares & Ernest, 1995). Este padrão sazonal de atividade reprodutiva também já foi observado em espécies de outros gêneros de cuícas como *Marmosa incana* (Lorini *et al.*, 1994), *Marmosa robinsoni* (Fleming, 1973), *Micoureus demerarae* (Quental *et al.*, 2001) e *Thylamys elegans* (Lima *et al.*, 2001), bem como em *Didelphis albiventris* (Mares & Ernest, 1995), *Didelphis marsupialis* (Cáceres & Monteiro-Filho, 1997; Fleck & Harder, 1995; Fleming, 1973; Julien-Laferrière & Atramentowicz, 1990) *Caluromys philander* (Julien-Laferrière & Atramentowicz, 1990), *Philander andersoni* (Fleck & Harder, 1995) e *Philander opossum* (Fleck & Harder, 1995; Fleming, 1973; Julien-Laferrière & Atramentowicz, 1990). As espécies de marsupiais, em geral, apresentam este padrão de atividade reprodutiva sazonal (Bronson, 1989; Lee & Cockburn, 1985) e em *G. microtarsus*, bem como nas cuícas *G. agilis*, *M. incana* e *M. demerarae*, o período de atividade reprodutiva coincidiu com a estação úmida (Lorini *et al.*, 1994; Mares & Ernest, 1995; Passamani, 2000; Quental *et al.*, 2001; Tubelis, 2000).

Entre os fatores ambientais que podem determinar esse padrão sazonal de atividade reprodutiva estão a sazonalidade da pluviosidade e a mudança no fotoperíodo (Cerqueira & Bergallo, 1993; O'Connell, 1979). As estações úmidas e secas na região de Américo Brasiliense são bem definidas e a estação úmida se inicia

em outubro, período em que já são capturadas fêmeas grávidas e lactantes de *G. microtarsus*. Esta relação entre a pluviosidade e o período de atividade reprodutiva de *G. microtarsus* possivelmente ocorre devido a um efeito direto das chuvas na abundância de artrópodes, que em áreas abertas de Cerrado são mais abundantes durante a estação úmida (Bonato *et al.*, no prelo; Pinheiro *et al.*, 2002). Um provável aumento na abundância de artrópodes nas áreas de cerradão do Clube Náutico Araraquara durante a estação úmida deve, portanto, propiciar as condições ideais para a manutenção das fêmeas reprodutivas e o desenvolvimento e sobrevivência dos juvenis.

Considerando o possível período de tempo de três meses entre o início da gestação e o final da lactação em *G. microtarsus* é possível que as fêmeas consigam produzir até duas ninhadas em um dado período de atividade reprodutiva (Tubelis, 2000). Todavia, neste estudo foi observada apenas uma fêmea em condição reprodutiva pela segunda vez em um mesmo período de atividade reprodutiva (2002-2003). Este fato associado às altas taxas de recrutamento e de sobrevivência em meados (dezembro a janeiro) da estação úmida, quando a população foi composta predominantemente por juvenis, corrobora a hipótese de que a concentração da atividade reprodutiva no início da estação úmida propicia as condições ideais, em termos da facilidade de obtenção de alimento, para a sobrevivência dos juvenis. Portanto, possivelmente a produção de apenas uma ninhada por fêmea em um dado período de atividade reprodutiva deve ser bem sucedida.

A ninhada de cada fêmea reprodutiva capturada foi de cerca de dez filhotes, número estimado com base no número de mamilos lactantes. Na única

fêmea de *G. microtarsus* capturada com filhotes foi verificado que o número de mamilos lactantes correspondia ao número de filhotes a ela associados. Esse tamanho médio de ninhada também foi semelhante ao encontrado através da observação de fêmeas reprodutivas com filhotes em ninhos artificiais para uma população desta espécie em uma área de Mata Atlântica em Botucatu, São Paulo, onde Tubelis (2000) registrou entre oito a 11 filhotes por fêmea. Dessa forma, a contagem do número de mamilos lactantes parece produzir uma estimativa razoavelmente precisa do tamanho de ninhada das fêmeas de *G. microtarsus*.

A variação sazonal na estrutura etária observada em *G. microtarsus* resultou do período de atividade reprodutiva marcadamente sazonal observado nessa população. Essa relação entre a atividade reprodutiva e a estrutura etária da população foi documentada para outras espécies de cuícas como *G. agilis* (Mares & Ernest, 1995), *M. incana* (Lorini *et al.*, 1994) e *M. demerarae* (Quental *et al.*, 2001) e parece ser um padrão comum em marsupiais (Lee & Cockburn, 1985; Cockburn, 1997).

Nesta população de *G. microtarsus* também foi observada uma diminuição no número de indivíduos adultos capturados a partir da metade (dezembro ou janeiro) do período de atividade reprodutiva. Isso possivelmente se deveu a uma mortalidade generalizada dos adultos visto que as taxas de sobrevivência em meados do período reprodutivo, quando o número de fêmeas reprodutivas também começou a diminuir, foram as mais baixas tanto em 2001 quanto em 2002. Além disso, o número de indivíduos adultos (adultos II), que permaneceram na população após o período reprodutivo, apresentou uma tendência a diminuir ainda mais ao longo do ano seguinte. Possivelmente, poucos indivíduos dessa classe etária

sobrevivem para se reproduzir uma segunda vez em um próximo período de atividade reprodutiva. Isso sugere que, em geral, os indivíduos de *G. microtarsus* apresentem um único evento de atividade reprodutiva durante sua vida, após o qual a mortalidade dos indivíduos é alta caracterizando uma estratégia reprodutiva do tipo semelpárica (Begon *et al.*, 1998).

A semelparidade bem como a iteroparidade são extremos de histórias de vida possíveis, sendo comum as espécies apresentarem histórias de vida localizadas no contínuo entre esses dois extremos (Begon *et al.*, 1998). Embora seja rara em vertebrados, em especial em mamíferos, a semelparidade é acentuada em algumas espécies de marsupiais australianos em que há mortalidade total dos machos adultos após a reprodução (*e.g.*, Braithwaite & Lee, 1977; Dickman & Braithwaite, 1992; Oakwood *et al.*, 2001). A semelparidade também já foi observada no marsupial americano *Didelphis virginiana* em que os machos sobrevivem apenas para se reproduzir uma vez (Cockburn, 1997; Woods & Hellgren, 2003). Já nas cuícas *M. incana* e *G. microtarsus* a mortalidade de adultos pós-reprodutivos é menos acentuada e uma pequena proporção dos machos e das fêmeas adultos ainda sobrevivem por algum tempo após o período reprodutivo (Lorini *et al.*, 1994; Presente estudo), o que os caracteriza como semelpáricos funcionais (Tallamy & Brown, 1999).

Essa história de vida ocorre em alguns mamíferos com uma longevidade máxima de aproximadamente um ano e cuja duração do período de atividade reprodutiva é suficiente para a produção de apenas uma ninhada (Braithwaite & Lee, 1977; Kraaijeveld *et al.*, 2003). Dessa forma, em ambientes marcadamente sazonais, a atividade reprodutiva dessas espécies deve ser sincronizada e restrita a

uma estação do ano em que a sobrevivência dos juvenis seja consideravelmente alta (Braithwaite & Lee, 1977). Essas características são encontradas em *G. microtarsus* cujos indivíduos, em geral, não sobrevivem por mais que um ano e cuja atividade reprodutiva é concentrada na primeira metade da estação úmida, na qual é possível que apenas uma ninhada seja produzida por fêmea. Embora haja sazonalidade na pluviosidade em Américo Brasiliense e, conseqüentemente, um possível aumento na abundância de artrópodes durante a estação úmida, favorecendo a sobrevivência dos juvenis, essa sazonalidade não é tão acentuada como no ambiente em que vivem algumas espécies de marsupiais semelpáricos (e.g. Braithwaite & Lee, 1977; Dickman & Braithwaite, 1992; Oakwood *et al.*, 2001; Woods & Hellgren, 2003). Dessa forma, essa história de vida deve ocorrer também em espécies que vivem em ambientes menos sazonais, como sugerido por Lorini *et al.* (1994) e observado neste estudo, embora seja possível que nos ambientes mais sazonais a expressão da semelparidade seja mais acentuada.

1.5.3. Dinâmica populacional

A população de *Gracilinanus microtarsus* estudada apresentou uma densidade populacional média de cerca de 11,0 indivíduos por hectare, que foi menor à observada para essa espécie por Roselli (1997) na mesma área de estudo, onde a autora observou em média 26,0 indivíduos por hectare. Isso possivelmente ocorreu devido ao fato de Roselli (1997) não ter incluído em sua estimativa de densidade a possibilidade de o tamanho efetivo da grade de captura ser maior que o utilizado, ou seja, de que nessa grade de captura também tenham sido capturados

indivíduos que viviam fora dos limites desta grade. Por outro lado, a densidade populacional de *Gracilinanus microtarsus* observada neste estudo foi mais alta que de outras espécies de marsupiais estudadas, como *Didelphis albiventris* (Mares & Ernest, 1995), *Didelphis marsupialis* (Atramentowicz, 1986; Bergallo, 1994; Cáceres & Monteiro-Filho, 1998), *Caluromys philander* (Atramentowicz, 1986), *Gracilinanus agilis* (Mares & Ernest, 1995), *Marmosa murina* (Atramentowicz, 1986), *Metachirus nudicaudatus* (Bergallo, 1994), *Micoureus demerarae* (Quental *et al.*, 2001) e *Philander opossum* (Atramentowicz, 1986) que apresentaram densidades que variaram de 0,01 a 7,0 indivíduos por hectare (Tabela 8).

A maioria dessas espécies de marsupiais apresentou um pico na densidade populacional durante a estação úmida (Tabela 8) devido à entrada de juvenis na população, como também foi observado na população de *G. microtarsus* estudada. O padrão de variação na densidade populacional de *G. microtarsus*, em que a densidade populacional é alta no início do ano e decresce ao longo do tempo até atingir os valores mais baixos ao final do ano, foi semelhante ao observado para as outras espécies de cuícas *G. agilis* (Mares & Ernest, 1995) e *M. demerarae* (Quental *et al.*, 2001), o que sugere que as espécies desse grupo compartilhem histórias de vida semelhantes.

Tabela 8. Variação na densidade populacional e estação do ano quando ocorrem os picos de densidade em oito espécies de marsupiais didelfídeos capturadas em estudos realizados na Amazônia, no Cerrado e na Mata Atlântica por diversos autores.

Espécie	Densidade (ind./ha)	Pico da densidade (estação do ano)	Ambiente	Referência
<i>D. albiventris</i>	2,0 - 6,0	Úmida e seca	Cerrado	Mares & Ernest (1995)
<i>D. marsupialis</i>	0,2 - 1,1	Seca	Amazônia	Atramentowicz (1986)
	0,1 - 1,5	Úmida	Mata Atlântica	Bergallo (1994)
	0,8 - 2,2	Úmida e seca	Mata Atlântica	Cáceres & Monteiro-Filho (1998)
<i>C. philander</i>	1,1 - 2,2	Úmida	Amazônia	Atramentowicz (1986)
<i>G. agilis</i>	0,5 - 7,0	Úmida	Cerrado	Mares & Ernest (1995)
<i>M. murina</i>	0,01 - 0,1	Seca	Amazônia	Atramentowicz (1986)
<i>M. nudicaudatus</i>	0,5 - 6,0	Úmida	Mata Atlântica	Bergallo (1994)
<i>M. demerarae</i>	0,2 - 3,7	Úmida	Mata Atlântica	Quental <i>et al.</i> (2001)
<i>P. opossum</i>	0,8 - 1,8	Seca	Amazônia	Atramentowicz (1986)

A compreensão dos processos subjacentes ao padrão sazonal de variação na densidade populacional exige a integração das informações sobre a história de vida com as informações sobre a variação nos parâmetros demográficos, como sobrevivência e recrutamento (Berryman, 1999; Lima *et al.*, 2001). A população de *G. microtarsus* estudada apresentou diminuições nas taxas de sobrevivência e densidade populacional na primeira metade dos períodos de atividade reprodutiva dos anos de 2001-2002 e 2002-2003, que coincidem com o início da estação úmida, possivelmente devidas a uma mortalidade pós-reprodutiva dos indivíduos adultos. Ainda na estação úmida, quando a disponibilidade de recursos alimentares, como insetos, é maior no Cerrado (Bonato *et al.*, no prelo; Pinheiro *et al.*, 2002), a população apresentou altas taxas de recrutamento, como resultado da entrada de indivíduos juvenis na população e, conseqüentemente, um aumento na densidade populacional.

A dinâmica populacional de *G. microtarsus*, portanto, deve resultar da influência de fatores intrínsecos, como a longevidade dos indivíduos e sua estratégia reprodutiva, determinando a sobrevivência dos adultos. Mas também deve resultar de fatores extrínsecos, como a disponibilidade de alimento, determinando o período de recrutamento e a sobrevivência de juvenis.

Capítulo 2

Área de vida de *Gracilinanus microtarsus* no cerrado de Américo Brasiliense, São Paulo

2.1. Introdução

Em uma população cada indivíduo ocupa e percorre uma determinada área do espaço formalmente reconhecida como área de vida, que é definida como a área utilizada pelo animal no desenvolvimento de suas atividades rotineiras de procura por alimento e parceiros sexuais e no cuidado da prole (Burt, 1943). O principal fator determinante do tamanho da área de vida ocupada por um indivíduo é a sua necessidade energética, que está relacionada à sua dieta e ao seu tamanho corporal (Greenwood & Swingland, 1983; McNab, 1963). Dessa forma, o tamanho bem como a localização da área de vida de um indivíduo podem variar ao longo do tempo como resultado da variação na disponibilidade e distribuição do alimento no espaço e da variação na massa corporal do animal durante o seu desenvolvimento ontogenético (Burt, 1943; Mace *et al.*, 1983).

A compreensão do uso do espaço através da estimativa do tamanho e sobreposição das áreas de vida são fundamentais nos estudos ecológicos e comportamentais (Slade & Swihart, 1983). Esses dados podem fornecer informações sobre as interações sociais que ocorrem na população como, por exemplo, o tipo de sistema de acasalamento (Madison, 1980; Ribble & Stanley, 1998; Soderquist, 1995) e a existência do comportamento territorial (Cáceres, 2003; Krebs & Davies, 1987; Pires & Fernandez, 1999). O sistema de acasalamento promíscuo é indicado pela

sobreposição da área de vida de um macho com as áreas de vida de várias fêmeas e vice-versa (Krebs & Davies, 1987; Ostfeld, 1990). A territorialidade é indicada por uma baixa sobreposição, de no máximo 10%, entre as áreas de vida dos indivíduos (Sandell, 1989).

O uso do espaço por marsupiais da região neotropical foi estudado para algumas espécies, como *Didelphis marsupialis* (Cáceres, 2003; Sunquist *et al.*, 1987), *Caluromys philander* (Julien-Laferrière, 1995) e *Micoureus demerarae* (Pires & Fernandez, 1999). Alguns desses estudos indicaram a predominância de um sistema de acasalamento promíscuo nos marsupiais, além de sugerirem a existência do comportamento territorial em fêmeas de algumas espécies. A territorialidade em fêmeas de pequenos mamíferos possivelmente evoluiu em espécies cujos filhotes nascem em um estado pouco desenvolvido e que estão sujeitos ao infanticídio por co-específicos, como em algumas espécies de marsupiais em que os filhotes permanecem em um ninho enquanto a fêmea desenvolve suas atividades de procura por alimento (Wolff, 1993, 1997).

2.2. Objetivos

Este capítulo tem por objetivo estudar o uso do espaço pela cuíca *Gracilinanus microtarsus* ao estimar o tamanho e a sobreposição das áreas de vida dos indivíduos. Especificamente, os objetivos são:

- 1) Estimar e comparar os tamanhos das áreas de vida de machos e fêmeas adultos.
- 2) Avaliar a influência da massa corporal no tamanho das áreas de vida.
- 3) Estimar e comparar a porcentagem de sobreposição das áreas de vida entre machos, entre fêmeas e entre machos e fêmeas durante o período reprodutivo.

2.3. Material e Métodos

2.3.1. *Estimativa do tamanho das áreas de vida*

Os tamanhos das áreas de vida podem ser estimados utilizando dados de pontos de localização coletados ao longo do tempo (Jennrich & Turner, 1969; Worton, 1987). Para a análise desses dados há um grande número de métodos atualmente disponíveis e esses podem ser divididos em métodos estatísticos e não-estatísticos. Dentre os métodos estatísticos existem os métodos da normal bivariada e os métodos não-paramétricos. Esses métodos são baseados em uma distribuição de utilização que dá a probabilidade de se encontrar o animal em um ponto particular do espaço. O tamanho da área de vida estimado através dos métodos estatísticos depende da distribuição da intensidade de atividades exercidas pelo animal dentro da sua área de vida (Anderson, 1982; Dixon & Chapman, 1980; Worton, 1987, 1989).

Dentre os métodos não-estatísticos são encontrados os métodos do polígono como, por exemplo, o método do polígono convexo mínimo (Mohr, 1947). Outras variações do método do polígono existem e foram propostas por diversos autores (*e.g.*, Harvey & Barber, 1965; Jennrich & Turner, 1969), mas são menos utilizadas que o método do polígono convexo mínimo. O tamanho da área de vida estimado através dos métodos do polígono depende, em geral, das localizações mais externas de um animal em sua área de vida. Dessa forma, esses métodos informam apenas o tamanho e o limite da área de vida de um indivíduo, sem nenhuma implicação da intensidade de uso de seu interior (Worton, 1987; Slade & Russel, 1998).

Neste trabalho, os tamanhos das áreas de vida de machos e fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus* foram estimados através do método do polígono convexo mínimo para indivíduos capturados em pelo menos três estações de captura diferentes utilizando o programa WILDTRAK (Mohr, 1947; Todd, 1992). Esse método foi utilizado devido a sua simplicidade e ampla utilização na identificação de padrões de uso do espaço por indivíduos de diferentes sexos dentro de uma espécie (Worton, 1987). No método do polígono convexo mínimo os pontos de localização mais externos de um indivíduo são conectados por uma regra de conexão na qual os ângulos internos do polígono não podem exceder a 180° (Mohr, 1947). Todavia, a curva do gráfico do tamanho da área de vida estimado por este método contra o número de pontos de localização utilizados para a estimativa não apresenta uma assíntota (Gautestad & Mysterud, 1995; Schoener, 1981). Dessa forma, antes da estimativa do tamanho da área de vida de *G. microtarsus* foram descartados 10% dos pontos de localização de captura mais distantes da média das coordenadas x e y dos dados dos indivíduos com dez ou mais pontos de localização, como sugerido por Schoener (1981).

Em cada ocasião amostral os indivíduos de *G. microtarsus* capturados foram pesados. A massa corporal média de cada indivíduo macho e fêmea adulto capturado foi estimada dividindo a soma dos pesos obtidos em cada ocasião amostral pelo número total de ocasiões amostrais em que o indivíduo foi capturado. Foi realizada uma análise de correlação entre o tamanho da área de vida estimado de machos e fêmeas adultos à massa corporal média desses indivíduos para avaliar a influência do tamanho corporal na determinação do tamanho da área de vida.

2.3.2. Estimativa da sobreposição das áreas de vida

A sobreposição das áreas de vida de machos e fêmeas de *Gracilinanus microtarsus* foi estimada apenas para os indivíduos adultos durante o período reprodutivo, uma vez que poucos adultos sobrevivem durante o período não-reprodutivo (ver Capítulo 1). A estimativa da sobreposição das áreas de vida foi realizada utilizando o programa WILDTRAK (Todd, 1992). Todavia, a porcentagem da área de vida de um indivíduo que se sobrepõe com a área de vida de outro indivíduo é raramente simétrica. Desta forma, foi utilizado um coeficiente de sobreposição, CS , que estima uma única porcentagem de sobreposição para um dado par de indivíduos (Walls & Kenward, 2001),

$$CS = 2 \times \frac{AS}{(A_z + A_v)} \quad (5)$$

onde AS é a área de sobreposição entre os indivíduos z e v e A_z e A_v são, respectivamente, o tamanho das áreas de vida dos indivíduos z e v . O coeficiente varia de 0 a 1, onde 0 significa nenhuma sobreposição e 1 significa sobreposição total.

2.4. Resultados

Do total de 91 indivíduos capturados durante o período de 2001 a 2003 apenas 24 adultos (14 machos e 10 fêmeas) foram capturados em pelo menos três estações de captura diferentes e puderam ter os tamanhos de suas áreas de vida estimados. O número de pontos de localização de captura por indivíduo macho variou de 3 a 20 ($\bar{x} = 7,4 \pm 4,5$ pontos de localização) e por indivíduo fêmea variou de 3 a 34 ($\bar{x} = 14,4 \pm 9,5$ pontos de localização). Foi observada uma correlação positiva entre o número de pontos de localização de captura e o tamanho da área de vida estimado utilizando 100% dos pontos de localização de machos ($r_s = 0,62$; $P = 0,02$; $n = 14$; Figura 10) e de fêmeas ($r_s = 0,73$; $P = 0,01$; $n = 10$; Figura 10). Aplicando o procedimento sugerido por Schoener (1981) para indivíduos capturados em pelo menos dez pontos de localização, o tamanho da área de vida estimado dos machos variou de 150 a 2.400 m² ($\bar{x} = 942,9 \pm 692,2$ m²; Tabela 9), ao passo que o tamanho da área de vida estimado das fêmeas variou de 50 a 1.350 m² ($\bar{x} = 280,0 \pm 384,6$ m²; Tabela 9). Os machos e as fêmeas diferiram significativamente no tamanho da área de vida estimado (Mann-Whitney $U = 17,5$; $P = 0,002$; $n = 24$).

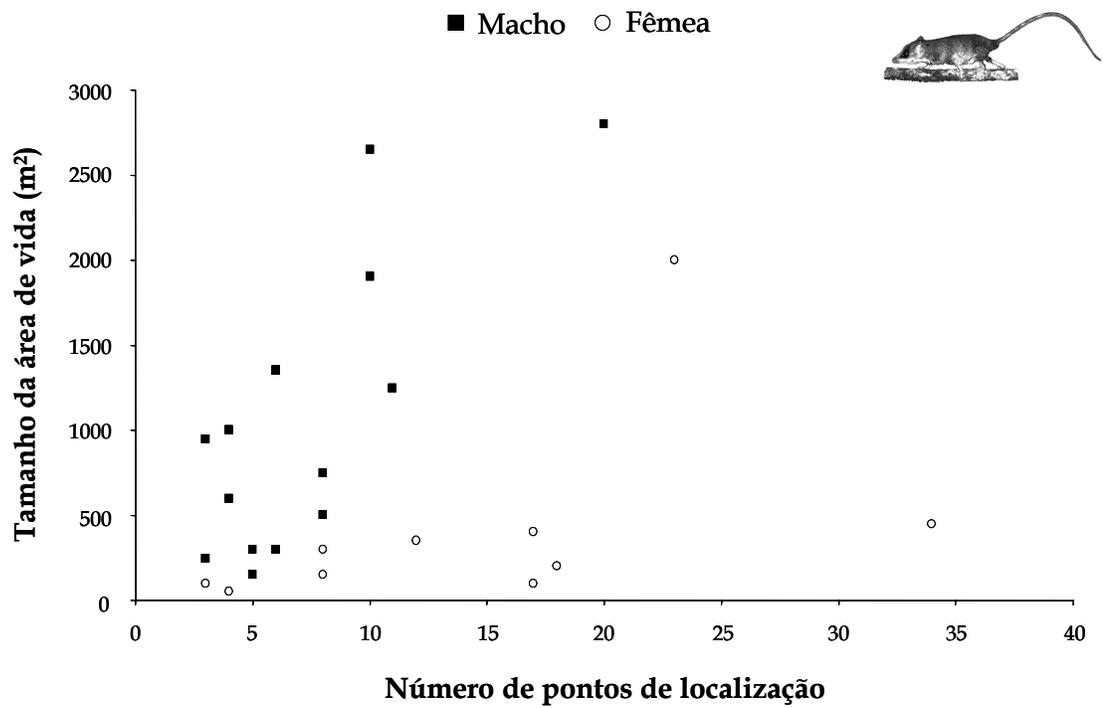


Figura 10. Correlação entre o número de pontos de localização de captura e a estimativa do tamanho da área de vida de indivíduos machos e fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus* pelo método do polígono convexo mínimo.

Tabela 9. Estimativa do tamanho da área de vida de indivíduos machos, M, e fêmeas, F, adultos de *Gracilinanus microtarsus* pelo método do polígono convexo mínimo utilizando 100% e 90% dos pontos de localização de captura.

Indivíduo	Área 100% (m ²)	Área 90% (m ²)
M11	1.350	—
M58	150	—
M78	500	—
M81	1.900	1.800
M86	300	—
M92	2.800	2.400
M108	950	—
M119	2.650	1.900
M122	600	—
M131	300	—
M137	1.250	950
M143	1.000	—
M149	750	—
M155	250	—
F09	350	250
F10	300	—
F100	100	—
F103	450	250
F117	2.000	1.350
F121	50	—
F126	150	—
F130	400	100
F133	100	100
F134	200	150

A massa corporal média de machos adultos variou de 26 a 40 gramas ($\bar{x} = 34,7 \pm 3,6$ gramas; Figura 11) e de fêmeas adultas de 20 a 31 gramas ($\bar{x} = 26,8 \pm 3,4$ gramas; Figura 11). Os machos apresentaram massa corporal significativamente maior que as fêmeas ($F_{1,22} = 29,3$; $P < 0,001$; $n = 24$). Não foi observada uma correlação entre o tamanho da área de vida estimado e a massa corporal média dos machos capturados ($r_s = 0,19$; $P = 0,52$; $n = 14$) e das fêmeas capturadas ($r_s = 0,17$; $P = 0,63$; $n = 10$; Figura 12).

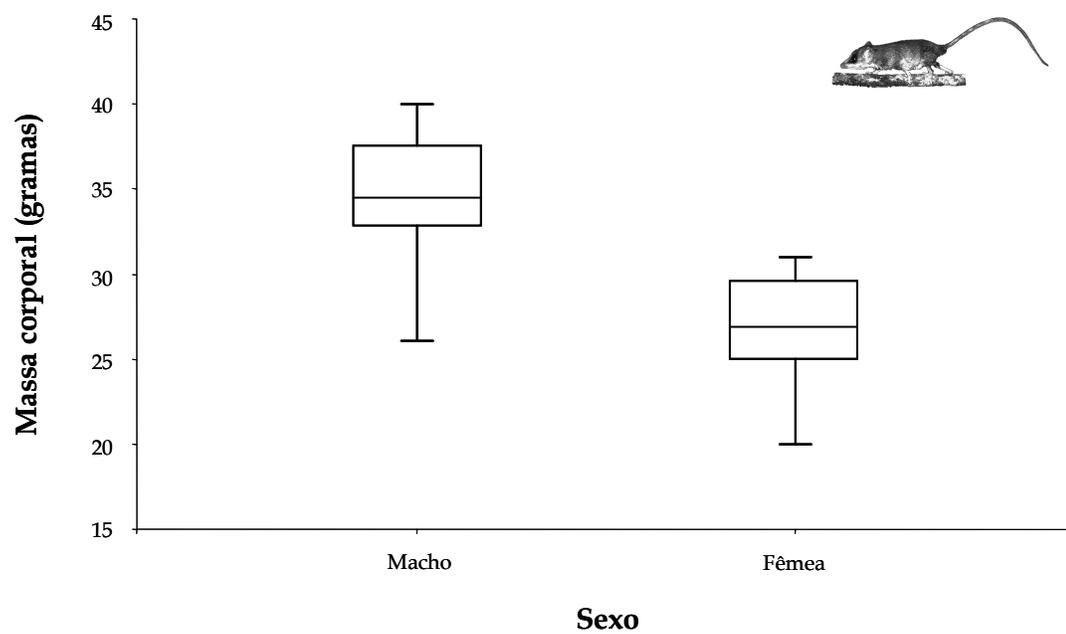


Figura 11. Box-plot da variável massa corporal para os machos e as fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus*.

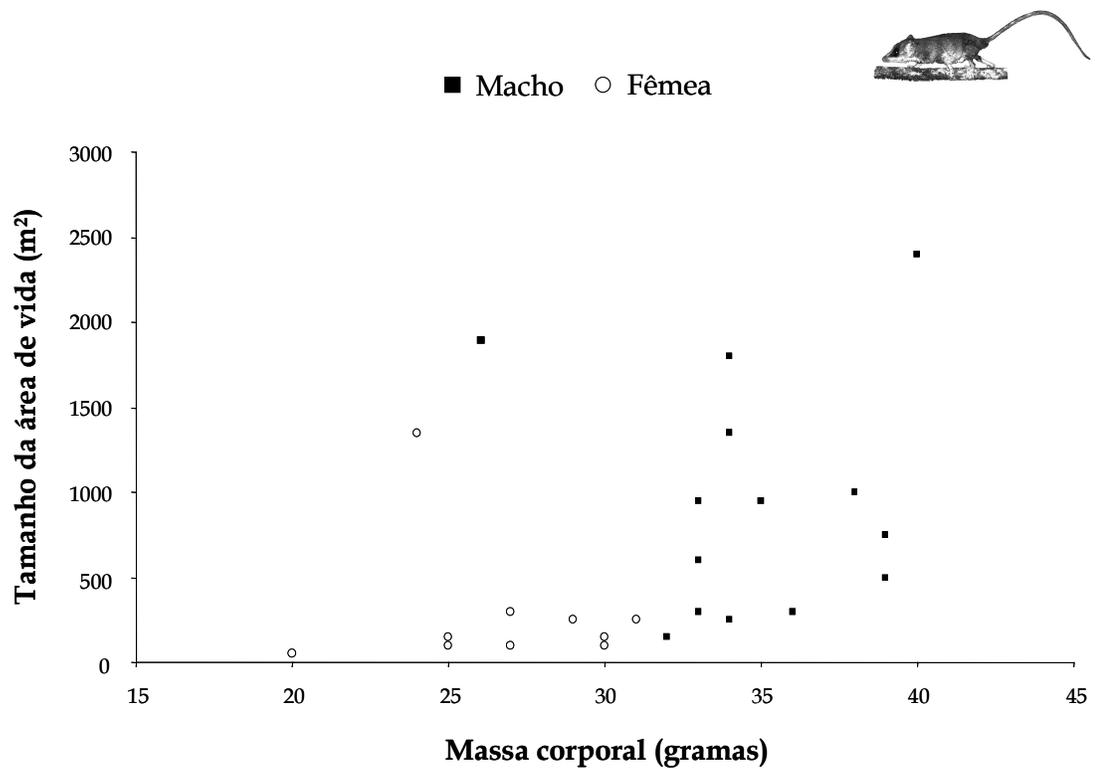


Figura 12. Correlação entre a massa corporal média de cada indivíduo e a estimativa do tamanho da área de vida de machos e fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus* pelo método do polígono convexo mínimo.

Durante os períodos reprodutivos cada macho sobrepôs parcialmente a área de vida de um a três outros machos ($\bar{x} = 2,0 \pm 0,7$ áreas de vida), enquanto cada fêmea sobrepôs parcialmente a área de vida de nenhuma a três outras fêmeas ($\bar{x} = 1,0 \pm 0,9$ áreas de vida; Figuras 13 e 14). Os machos sobrepuseram significativamente um número maior de áreas de vida de outros machos que as fêmeas sobrepuseram de outras fêmeas (Mann-Whitney $U = 13$; $P = 0,03$; $n = 17$). Cada macho sobrepôs parcialmente a área de vida de nenhuma a quatro fêmeas ($\bar{x} = 1,9 \pm 1,4$ áreas de vida; Figuras 13 e 14), enquanto cada fêmea sobrepôs parcialmente a área de vida um a quatro machos ($\bar{x} = 2,1 \pm 1,0$ áreas de vida; Figuras 13 e 14). Não houve diferença significativa entre o número de áreas de vida que cada macho sobrepôs parcialmente de fêmeas e o que cada fêmea sobrepôs parcialmente de machos (Mann-Whitney $U = 30$; $P = 0,56$; $n = 17$).

O valor do coeficiente de sobreposição de áreas de vida entre os machos variou de 0,28 a 0,66 ($\bar{x} = 0,46 \pm 0,14$), enquanto o valor do coeficiente de sobreposição de áreas de vida entre as fêmeas variou de 0,03 a 0,57 ($\bar{x} = 0,32 \pm 0,26$). Não houve diferença significativa entre o valor do coeficiente de sobreposição de áreas de vida de machos e fêmeas (Mann-Whitney $U = 10$; $P = 0,22$; $n = 13$). O valor do coeficiente de sobreposição de áreas de vida entre machos e fêmeas variou de 0,01 a 0,77 ($\bar{x} = 0,22 \pm 0,24$).

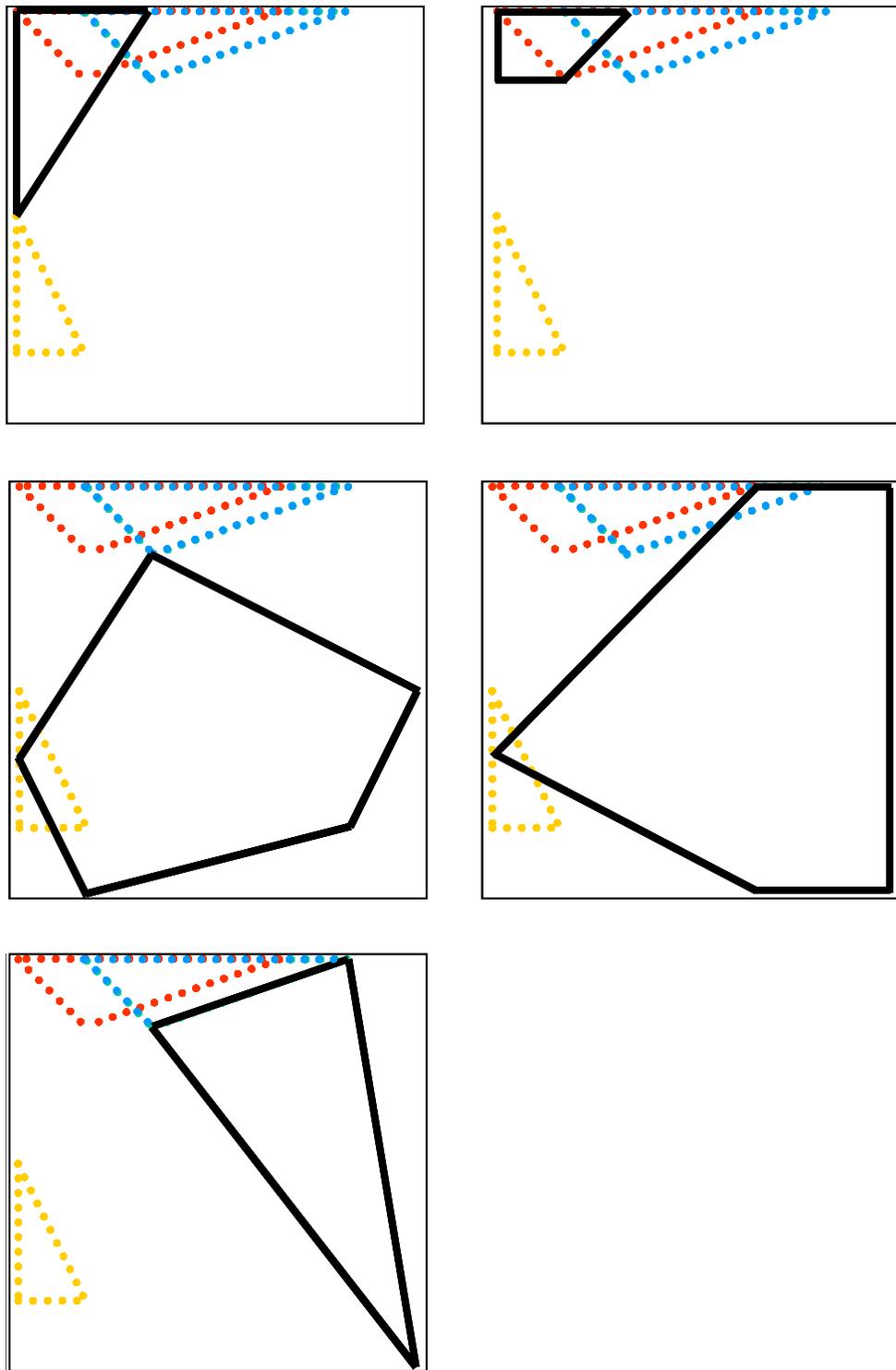


Figura 13. Sobreposição das áreas de vida de cada macho capturado (linha contínua e preta) com as fêmeas capturadas (linhas descontínuas e coloridas) de *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara durante o período reprodutivo de 2001-2002. Os limites da grade de captura são representados pelo quadrado.

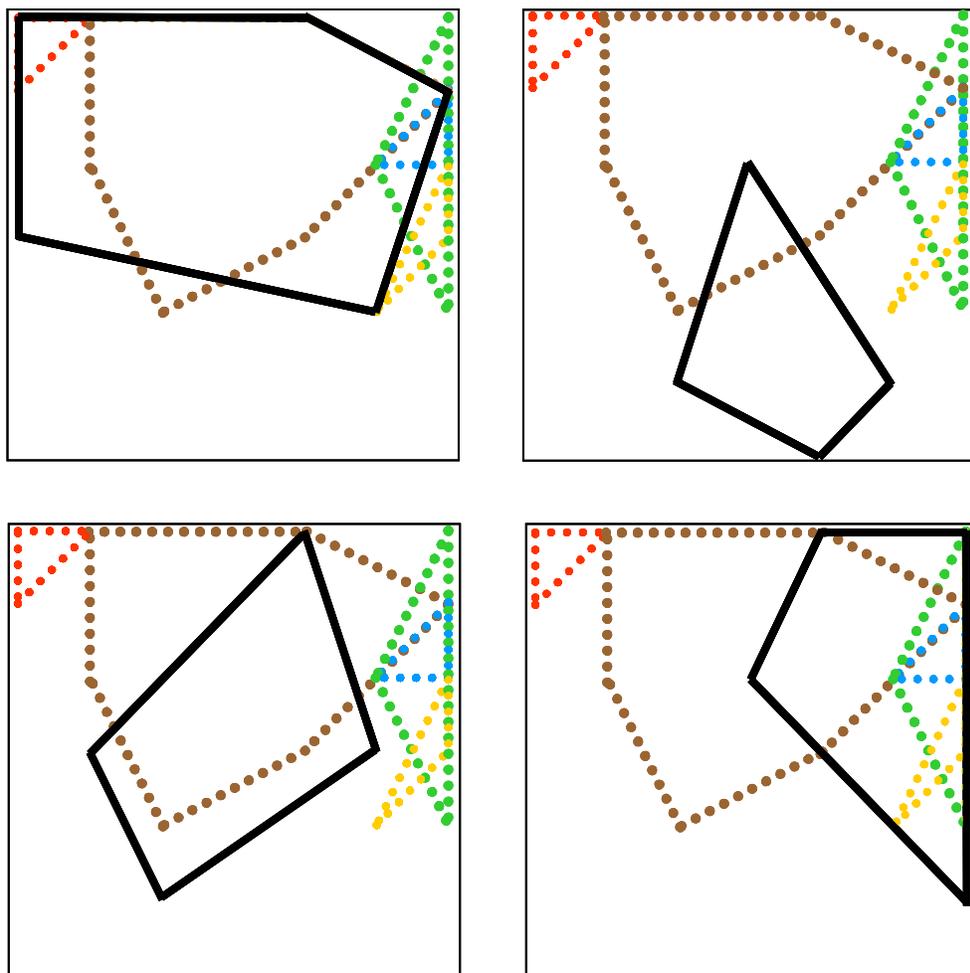


Figura 14. Sobreposição das áreas de vida de cada macho capturado (linha contínua e preta) com as fêmeas capturadas (linhas descontínuas e coloridas) de *Gracilinanus microtarsus* no cerradão do Clube Náutico Araraquara durante o período reprodutivo de 2002-2003. Os limites da grade de captura são representados pelo quadrado.

2.5. Discussão

Os tamanhos médios de área de vida estimados para os machos e as fêmeas adultos de *Gracilinanus microtarsus* neste estudo foram menores que os estimados para os dois sexos dessa espécie em um estudo prévio realizado no Clube Náutico Araraquara por Roselli (1997). Todavia, o estudo da área de vida realizado por Roselli (1997) apresenta duas diferenças metodológicas com relação ao estudo apresentado nesta dissertação. A autora utilizou uma grade de captura com uma área de aproximadamente 11.500 m², enquanto neste estudo foi utilizada uma grade de captura com uma área de 3.600 m². O menor tamanho da grade de captura utilizado neste estudo, portanto, pode ter ocasionado uma subestimativa do tamanho da área de vida de *G. microtarsus* dado que os indivíduos podem ocupar áreas de vida maiores que as definidas pelos limites da grade de captura (Roselli, 1997).

Além de utilizar uma grade de captura maior, Roselli (1997) utilizou todos os pontos de captura de cada indivíduo desde a primeira até a sua última captura, sem controlar o efeito da idade. Essa forma de análise dos dados pode, por sua vez, resultar em uma maior variação no tamanho e localização da área de vida ao longo do tempo e ter levado a uma superestimativa do tamanho dessas áreas (Gautestad & Mysterud, 1995). Isso pode ser devido à correlação entre o número de pontos de localização de capturas e o tamanho estimado da área de vida, já que o uso de dados obtidos por um período maior de tempo aumenta a probabilidade de capturar um dado indivíduo em um local que este raramente visita (Gautestad & Mysterud, 1995; Schoener, 1981).

Embora os tamanhos das áreas de vida de machos e fêmeas não tenham sido estimados precisamente devido ao pequeno tamanho da grade de captura utilizada neste estudo, os padrões de uso do espaço pelos indivíduos dos dois sexos podem ser comparados com relação aos seus tamanhos relativos. Neste estudo, os indivíduos machos de *G. microtarsus* ocuparam áreas de vida maiores que as fêmeas. Esse padrão também já foi observado para outras espécies de marsupiais didelfídeos como *Didelphis aurita* (Cáceres & Monteiro-Filho, 2001), *Didelphis marsupialis* (Cáceres, 2003; Sunquist *et al.*, 1987), *Micoureus demerarae* (Grelle, 1996) e *Thylamys velutinus* (Vieira & Palma, 1996), embora Pires & Fernandez (1999) não tenham observado essa diferença em outra população de *M. demerarae*. De fato, entre os mamíferos, os machos e as fêmeas geralmente ocupam áreas de vida de tamanhos diferentes, sendo que na maioria dos casos as áreas de vida ocupadas pelos machos são maiores (Mace *et al.*, 1983).

Diferenças entre o uso do espaço por machos e fêmeas podem ser devidas às diferenças entre o tamanho corporal dos machos e das fêmeas e, conseqüentemente, entre suas necessidades energéticas (Mace *et al.*, 1983; McNab, 1963). Esta hipótese não foi corroborada em *G. microtarsus*. Embora os machos tenham apresentado uma massa corporal média maior que as fêmeas, não foi observada, nem para os machos e nem para as fêmeas, uma correlação entre a massa corporal e o tamanho da área de vida estimado dos indivíduos. Isto sugere que as diferenças entre os tamanhos de áreas de vida ocupadas por machos e fêmeas devam ser influenciadas por outros fatores além da massa corporal.

As diferenças entre os tamanhos das áreas de vida de machos e fêmeas em alguns mamíferos nem sempre estão relacionadas apenas à existência de dimorfismo

sexual de tamanho (Dahle & Swenson, 2003; Mace *et al.*, 1983). Essas diferenças também podem estar relacionadas ao sistema de acasalamento da espécie que, por sua vez, podem ter determinado a evolução do dimorfismo sexual de tamanho (Shine, 1989; Mace *et al.*, 1983). Por exemplo, em espécies promíscuas ou poligínicas o tamanho da área de vida das fêmeas é influenciado apenas pela disponibilidade e distribuição espacial do alimento (Clutton-Brock & Harvey, 1978; Mace *et al.*, 1983). Já o tamanho da área de vida dos machos dessas espécies é influenciado por um fator adicional que é o número e a distribuição espacial de fêmeas receptivas. Esse fator pode determinar que os machos se movimentem mais no espaço devido à procura por parceiras sexuais e, dessa forma, apresentem áreas de vida maiores que as fêmeas (Emlen & Oring, 1977; Ostfeld, 1990).

Tanto os machos quanto as fêmeas de *G. microtarsus* sobrepuseram em média a área de vida de cerca de dois indivíduos do sexo oposto durante o período reprodutivo. Esse fato sugere que nessa espécie o sistema de acasalamento seja promíscuo, uma vez que este é definido como o sistema em que tanto os machos quanto as fêmeas acasalam com mais de um indivíduo, sendo, portanto, indicado pela sobreposição da área de vida dos machos com mais de uma área de vida de fêmeas e vice-versa durante o período reprodutivo (Krebs & Davies, 1987). Em virtude deste sistema de acasalamento, a atividade de procura dos machos por fêmeas receptivas possivelmente determinou o maior tamanho da área de vida estimado dos machos de *G. microtarsus*. A observação dessa relação se deve ao fato de a maioria dos pontos de localização utilizados para a estimativa do tamanho das áreas de vida terem sido obtidos durante os períodos reprodutivos (setembro a março), quando houve um número maior de adultos capturados em comparação ao restante do ano (ver Capítulo 1).

Com relação ao número de sobreposições parciais de áreas de vida entre indivíduos do mesmo sexo, as fêmeas sobrepuseram entre si um número menor de áreas de vida que os machos sobrepuseram entre si. Por outro lado, o coeficiente de sobreposição de áreas de vida por indivíduos do mesmo sexo foi igual entre os machos e as fêmeas. O comportamento territorial é suposto existir quando as áreas de vida apresentam uma sobreposição máxima de 10% (Sandell, 1989). Os valores dos coeficientes observados entre os machos e entre as fêmeas foi maior que o limite estabelecido por Sandell (1989), sugerindo a ausência do comportamento territorial tanto em machos quanto em fêmeas. Embora não tenha quantificado a porcentagem de sobreposição, Roselli (1997) também observou que tanto os machos quanto as fêmeas de *G. microtarsus* sobrepuseram grandes extensões de suas áreas de vida com outros indivíduos do mesmo sexo.

O comportamento territorial, todavia, já foi observado em fêmeas de outros marsupiais didelfídeos como as espécies *D. aurita* (Cáceres & Monteiro-Filho, 2001), *D. marsupialis* (Cáceres, 2003; Sunquist *et al.*, 1987) e *M. demerarae* (Pires & Fernandez, 1999;), mas não foi observado na espécie *Caluromys philander* (Julien-Laferrière, 1995). Em fêmeas de pequenos mamíferos a existência desse comportamento pode estar relacionada à baixa abundância e distribuição agregada de recursos alimentares (Ostfeld, 1990; Wolff, 1993). A ausência desse comportamento em *G. microtarsus* pode, portanto, estar relacionada a sua dieta composta principalmente por insetos (Martins & Bonato, 2004) que além de serem abundantes não são um recurso defensável (Bonato *et al.*, no prelo; Janzen, 1973; Krebs & Davies, 1987; Pinheiro *et al.*, 2002).

Um outro fator que pode estar relacionado à existência do comportamento

territorial em fêmeas de pequenos mamíferos é a vulnerabilidade de sua prole ao infanticídio devido à competição por ninhos (Ostfeld, 1990; Wolff, 1993, 1997). A prole de *G. microtarsus*, após um período obrigatório de permanência com a fêmea no início da amamentação, é deixada no ninho enquanto esta sai em busca de alimento (E. L. A. Monteiro-Filho, comunicação pessoal). Esse comportamento foi evidenciado neste estudo pela frequência extremamente baixa de captura de fêmeas lactantes com sua prole (ver Capítulo 1). Portanto, é possível que os filhotes de *G. microtarsus* sejam vulneráveis ao infanticídio no ninho enquanto a fêmea sai para buscar alimento. Todavia, as fêmeas de *G. microtarsus* não apresentaram comportamento territorial durante os períodos reprodutivos estudados, visto que sobrepuseram uma porcentagem alta (maior que 10%) de suas áreas de vida. Dessa forma, se o infanticídio cometido por outras fêmeas ocorre nessa espécie, é possível que haja apenas a existência de um comportamento agonístico para defesa do ninho e de uma pequena área em suas proximidades para evitá-lo. Essa permanência da fêmea próxima ao ninho durante a busca por alimento deve ser possível devido a uma maior abundância de insetos e outros artrópodes durante a estação úmida no Cerrado (Bonato *et al.*, no prelo; Pinheiro *et al.*, 2002), período que coincide com o período reprodutivo.

Os resultados obtidos permitiram conjecturar possíveis tipos de interações sociais que ocorrem em *G. microtarsus*. Todavia, o tamanho da grade de captura utilizada não permitiu interpretar claramente essas interações com base nas estimativas do tamanho e sobreposição das áreas de vida. Com isto conclui-se que essas possíveis interações devem ser reavaliadas e testadas novamente utilizando-se um tamanho maior de grade de captura ou, preferencialmente, utilizando os métodos de rádio-telemetria.

Conclusões Gerais

- 1) A razão sexual considerando o total de indivíduos capturados durante o período de estudo foi desviada para machos, mas em cada mês desse período foi próxima de uma fêmea para cada macho capturado.
- 2) A atividade reprodutiva foi marcadamente sazonal nos anos estudados, iniciando em setembro quando possivelmente ocorreram os primeiros acasalamentos e terminando em março quando foram encontradas poucas fêmeas lactantes. Todavia, essas atividades foram mais concentradas nos meses de setembro a dezembro dos anos estudados.
- 3) O tamanho médio de ninhada foi de aproximadamente 10 filhotes por fêmea.
- 4) Durante os períodos reprodutivos houve uma mortalidade acentuada dos indivíduos adultos evidenciada pelas baixas taxas de sobrevivência nesse período e pelos sinais de senilidade apresentados por alguns indivíduos. Poucos indivíduos adultos sobreviveram pelo seu segundo ano de vida e se reproduziram novamente, caracterizando uma estratégia reprodutiva do tipo semelpárica funcional em *Gracilinanus microtarsus*.
- 5) A estrutura etária ao longo de cada ano foi resultado do período de atividade reprodutiva marcadamente sazonal e a mortalidade de adultos após este período. A estrutura etária ao longo dos meses de cada ano foi função da maturação dos indivíduos das coortes de 2001 e 2002.
- 6) A densidade populacional ao longo do período de estudo variou de 6,3 a 22,7 ind./ha. A variação desta densidade em cada ano, bem como das taxas de sobrevivência e recrutamento, foram resultado dos processos marcadamente

sazonais de nascimento e morte dos indivíduos na população.

- 7) O tamanho da área de vida ocupada por machos adultos foi maior que a ocupada por fêmeas adultas.
- 8) Os machos adultos apresentaram uma massa corporal média maior que as fêmeas, mas não foi observada uma correlação entre a massa corporal e o tamanho da área de vida estimado dos indivíduos.
- 9) Cada indivíduo, macho ou fêmea, sobrepôs em média a área de vida de mais que um indivíduo do sexo oposto durante o período reprodutivo, indicando a existência de um sistema de acasalamento promíscuo.
- 10) O maior tamanho da área de vida dos machos foi possivelmente determinado pela sua maior movimentação no espaço, em comparação às fêmeas, devida à busca por parceiras sexuais em virtude do tipo de sistema de acasalamento promíscuo.
- 11) Os machos e as fêmeas sobrepuseram em média mais que 10% da área de vida de indivíduos do mesmo sexo, caracterizando a ausência do comportamento territorial nessa espécie.
- 12) Outros métodos para o estudo do uso do espaço por *Gracilinanus microtarsus* devem ser empregados para elucidar melhor os tipos de interações sociais que ocorrem nessa espécie.

Literatura Citada

- AKÇAKAYA, H. R., BURGMAN, M. A., & GINZBURG, L. R. 1999. *Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercising Using RAMAS[®] Ecolab 2.0* (2nd Ed.). Applied Biomathematics, Setauket, 285 p.
- ANDERSON, D. J. 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. *Ecology*, 63: 103-112.
- ANDERSON, D. R. & BURNHAM, K. P. 1999. Understanding information criterion for selection among capture-recapture or ring recovery models. *Bird Study*, 46: 14-21.
- ATRAMENTOWICZ, M. 1986. Dynamique de population chez trois marsupiaux didelphidés de Guyane. *Biotropica*, 18: 136-149.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. 1998. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* (3rd Ed.). Blackwell Science, Oxford, 1068 p.
- BERGALLO, H. G. 1994. Ecology of a small mammals community in an Atlantic Forest area in Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 29: 197-217.
- BERGALLO, H. G. & MAGNUSSON, W. E. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in Southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 80: 472-486.
- BERRYMAN, A. A. 1999. *Principles of Population Dynamics and their Application*. Stanley Thornes, Cheltenham, 243 p.
- BERRYMAN, A. A. 2002. Population: a central concept for ecology? *Oikos*, 97: 439-442.
- BONATO, V., MARTINS, E. G. & MACHADO, G. no prelo. Ecologia dos artrópodes de solo. In: *Biodiversidade, Ecologia e Conservação no Cerrado: a Estação Ecológica de Itirapina*. Eds. Martins, M., Brasileiro, C. A. & Sawaya, R. J.

- BRAITHWAITE, R. W. & LEE, A. K. 1977. A mammalian example of semelparity. *American Naturalist*, 113: 151-155.
- BRONSON, F. H. 1989. *Mammalian Reproductive Biology*. University of Chicago Press, Chicago, 325 p.
- BURT, W. H. 1943. Territoriality and home ranges concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346-352.
- CÁCERES, N. C. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. 1997. Reproductive biology of the common opossum, *Didelphis marsupialis* (Mammalia: Marsupialia), in Southern Brazil. *Brenesia*, 47-48: 117-124.
- CÁCERES, N. C. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. 1998. Population dynamics of the common opossum, *Didelphis marsupialis* (Mammalia, Marsupialia), in southern Brazil. *Zeitschrift für Säugetierkunde (Mammalian Biology)*, 63: 169-172.
- CÁCERES, N. C. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36: 85-92.
- CÁCERES, N. C. 2003. Use of space by the opossum *Didelphis aurita* Wied-Newied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20: 315-322.
- CAMUS, P. A. & LIMA, M. 2002. Populations, metapopulations, and the open-closed dilemma: the conflict between operational and natural population concepts. *Oikos*, 97: 433-438.
- CERQUEIRA, R. & BERGALLO, H. G. 1993. A possible case of photoperiod controlling the reproduction of a South American marsupial. *Ciência & Cultura*, 45: 140-141.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & HARVEY, P. H. 1978. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature*, 273: 191-195.

- COCKBURN, A. 1997. Living slow and dying young: senescence in marsupials. *In: Marsupial Biology: Recent Researches, New Perspectives*. Saunder, N. & Hinds, L. University of New South Wales Press, Sydney, p. 163-171.
- CORDERO, G. A. R. 2001. Ecological data on *Marmosops fuscatus* in a lowland tropical forest in Northern Venezuela. *Mammalia*, 65: 228-231.
- DAHLE, B. & SWENSON, J. E. 2003. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effects of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *Journal of Zoology*, 260: 329-335.
- DÍAZ, M. M., FLORES, D. A. & BARQUEZ, R. M. 2002. A new species of gracile mouse opossum, genus *Gracilinanus* (Didelphimorphia: Didelphidae), from Argentina. *Journal of Mammalogy*, 83: 824-833.
- DICKMAN, C. R. & BRAITHWAITE, R. W. 1992. Postmating mortality of males in the dasyurid marsupials *Dasyurus* and *Parantechinus*. *Journal of Mammalogy*, 73: 143-147.
- DIXON, K. R. & CHAPMAN, J. A. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology*, 61: 1040-1044.
- EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. H. 2000. *Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics*. Vol. 3. University of Chicago Press, Chicago, 610 p.
- EMMONS, L. H. & FEER, F. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals: a Field Guide* (2nd Ed.). The University of Chicago Press, Chicago, 380 p.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- FLECK, D. W. & HARDER, J. D. 1995. Ecology of marsupials in two Amazonian forests in Northeastern Peru. *Journal of Mammalogy*, 76: 809-818.

- FLEMING, T. H. 1973. The reproductive cycles of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy*, 54: 439-455.
- FONSECA, G. A. B., HERRMANN, G. & LEITE, Y. L. R. 2000. Macrogeography of Brazilian mammals. In: *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics*. Eisenberg, J. F. & Redford, K. H. University of Chicago Press, Chicago, p. 549-563.
- GARDNER, A. L. & CREIGHTON, G. K. 1989. A new generic name for Tate's (1933) *Microtarsus* group of South American mouse opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102: 3-7.
- GARDNER, A. L. 1993. Order Didelphimorphia. In: *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. 2nd Ed. Wilson, D. E. & Reeder, D. M. Smithsonian Ins Press, Washington, p. 15-23.
- GARGAGLIONI, L. H., BATALHÃO, M. E., LAPENTA, M. J., CARVALHO, M. F., ROSSI, R. V. & VERULI, V. P. 1998. Mamíferos da Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, São Paulo. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 40: 267-287.
- GAUTESTAD, A. O. & MYSTERUD, I. 1995. The home range ghost. *Oikos*, 74: 195-204.
- GOODLAND, R. J. A. 1971. A physiognomic analysis of the "cerrado vegetation" of Central Brazil. *Journal of Ecology*, 59: 411-419.
- GREENWOOD, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28: 1140-1162.
- GREENWOOD, P. J. & SWINGLAND, I. R. 1983. Animal movements: approaches, adaptations, and constraints. In: *The Ecology of Animal Movement*. Swingland, I. R. & Greenwood, P. J. Clarendon Press, Oxford, p. 1-6.

- GRELLE, C. E. 1996. Análise tridimensional de uma comunidade de pequenos mamíferos. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 64 p.
- HASTINGS, A. 1997. *Population Biology: Concepts and Models*. Springer-Verlag, New York, 220 p.
- HARVEY, M. J. & BARBER, R. W. 1965. Home range of *Microtus ochrogaster* as determined by a modified minimum area method. *Journal of Mammalogy*, 46: 398-408.
- HERSHKOVITZ, P. 1992. The South American gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): a taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana: Zoology*, 70: 1-56.
- JANZEN, D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, 54: 687-708.
- JENNRICH, R. I. & TURNER, F. B. 1969. Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology*, 22: 227-237.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D. & ATRAMENTOWICZ, M. 1990. Feeding and reproduction of three didelphid marsupials in two Neotropical forests (French Guiana). *Biotropica*, 22: 404-415.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D. 1995. Use of space by the woolly opossum *Caluromys philander* (Marsupialia, Didelphidae) in French-Guiana. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1280-1289.
- KRAAIJEVELD, K., KRAAIJEVELD-SMIT, F. J. L. & ADCOCK, G. J. 2003. Does female mortality drive male semelparity in dasyurid marsupials? *Proceedings of the Royal Society of London (Supplement)*, 270: 251-253.

- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1987. *An Introduction to Behavioural Ecology*. (2nd Ed.). Blackwell Scientific Publications, London, 389 p.
- LEBRETON, J. D., BURNHAM, K. P., CLOBERT, J. & ANDERSON, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- LEE, A. K. & COCKBURN, A. 1985. *Evolutionary Ecology of Marsupials*. Cambridge University Press, Cambridge, 284 p.
- LIMA, M., STENSETH, N. C., YOCCOZ, N. G. & JACKSIC, F. M. 2001. Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semi-arid Chile: seasonality, feedback structure and climate. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 2053-2064.
- LORINI, M. L., OLIVEIRA, J. A. & PERSSON, V. G. 1994. Annual age structure and reproductive patterns in *Marmosa incana* (Lund, 1841) (Didelphidae, Marsupialia). *Zeitschrift für Säugetierkunde (Mammalian Biology)*, 59: 65-73.
- MACE, G. M., HARVEY, P. H. & CLUTTON-BROCK, T. H. 1983. Vertebrate home-range size and energetic requirements. In: *The Ecology of Animal Movement*. Swingland, I. R. & Greenwood, P. J. Clarendon Press, Oxford, p. 32-53.
- MADISON, M. D. 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 65-71.
- MARES, M. A. & ERNEST, K. A. 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 76: 750-768.
- MARINHO-FILHO, J., RODRIGUES, F. H. G. & JUAREZ, K. M. 2002. The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. Columbia University Press, New York, p. 266-284.

- MARTINS, E. G. & BONATO, V. 2004. On the diet of *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia, Didelphidae) in an Atlantic Rainforest fragment in southeastern Brazil. *Zeitschrift für Säugetierkunde (Mammalian Biology)*, 69: 58-60.
- MCNAB, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist*, 162: 133-140.
- MOHR, C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37: 223-249.
- MONTEIRO-FILHO, E. L. A. 1987. Biologia reprodutiva e espaço domiciliar de *Didelphis albiventris* em uma área perturbada na região de Campinas, estado de São Paulo (Mammalia-Marsupialia). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 89 p.
- NOWAK, R. M. 1991. *Walker's Mammals of the World* (5th Ed.). The John Hopkins University Press, Baltimore, 657 p.
- OAKWOOD, M., BRADLEY, A. J. & COCKBURN, A. 2001. Semelparity in a large marsupial. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 407-411.
- O'CONNEL, M. A. 1979. Ecology of didelphid marsupials from northern Venezuela. *In: Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Eisenberg, J. F. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 73-87.
- OSTFELD, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 411-415.
- OTIS, D. L., BURNHAM, K. P., WHITE, G. C. & ANDERSON, D. R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62: 1-135.
- PARMENTER, R. R., YATES, T. L., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., DUNNUM, J. L., FRANKLIN, A. B., FRIGGENS, M. T., LUBOW, B. C., MILLER, M., OLSON, G. S.,

- PARMENTER, C. A., POLLARD, J., REXSTAD, E., SHENK, T. M., STANLEY, T. R. & WHITE, G. C. 2003. Small-mammal density estimation: a field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs*, 73: 1-26.
- 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.
- PINHEIRO, F., DINIZ, I. R., COELHO, D. & BANDEIRA, M. P. S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27: 132-136.
- PIRES, A. S. & FERNANDEZ, F. A. S. 1999. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest fragments in South-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 279-290.
- POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., BROWNIE, C. & HINES, J. E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107: 1-97.
- PRADEL, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of the recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52: 703-709.
- PRIMAVESI, O., PRIMAVESI, A. C. P. A., PEDROSO, A. F., CAMARGO, A. C., RASSINI, J. B., ROCHA-FILHO, J., OLIVEIRA, G. P., CORREA, L. A., ARMELIN, M. J. A., VIEIRA, S. R. & DECHEN, S. C. F. 1999. *Microbacia Hidrográfica do Ribeirão Canchim: um Modelo Real de Laboratório Ambiental*. Boletim de Pesquisa, Embrapa Pecuária Sudeste, São Carlos, 133 p.
- QUENTAL, T. B., FERNANDEZ, F. A. S., DIAS, A. T. C. & ROCHA, F. S. 2001. Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 339-352.
- RIBBLE, D. O. & STANLEY, S. 1998. Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boylii* and *P. truei*. *Journal of Mammalogy*, 79: 932-941.

- ROCHA, Y. T., RODRIGUES, R. R. & MATTHES, L. A. F. 1994. Florística arbóreo-arbustiva de cerrado no município de Américo Brasiliense - SP. *In: Congresso Nacional de Botânica*, 45. Universidade Vale do Rio Sinos, São Leopoldo.
- ROSELLI, K. C. 1997. Ecologia de pequenos mamíferos em uma área de cerrado do município de Américo Brasiliense - SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 113 p.
- SANDELL, M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. *In: Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Cornell University, Ithaca, p. 164-182.
- SCHOENER, T. W. 1981. An empirical based estimate of home range. *Theoretical Population Biology*, 20: 281-325.
- SHINE, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64: 419-461.
- SILVA, J. M. C. & BATES, J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52: 225-233.
- SLADE, N. A. & SWIHART, R. K. 1983. Home ranges indices for the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) in northeastern Kansas. *Journal of Mammalogy*, 64: 580-590.
- SLADE, N. A. & RUSSEL, L. A. 1998. Distances as indices to movements and home-range size from trapping records of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 79: 346-351.
- SODERQUIST, T. R. 1995. Spatial organization of the arboreal carnivorous marsupial *Phascogale tapoatafa*. *Journal of Zoology*, 237: 385-398.
- SUNQUIST, M. E., AUSTAD, S. N. & SUNQUIST, F. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy*, 68: 173-176.

- SZALAY, F. S. 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*. Cambridge University Press, New York, 495 p.
- TALLAMY, D. W. & BROWN, W. P. 1999. Semelparity and the evolution of maternal care in insects. *Animal Behaviour*, 57: 727-730.
- TODD, I. A. 1992. *Wildtrak: Non Parametric Home Range Analysis for Macintosh Computers*. 93 p. <http://www.geocities.com/RainForest/3722/>.
- TOLENTINO, M. 1967. *Estudo Crítico Sobre o Clima da Região de São Carlos*. Prefeitura Municipal de São Carlos, São Carlos, 78 p.
- 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.
- TURCHIN, P. 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton, 536 p.
- VIEIRA, E. M. & PALMA, A. R. T. 1996. Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia, Didelphidae) in Central Brazil. *Mammalia*, 60: 481-484.
- VIEIRA, E. M. & IZAR, P. 1999. Interaction between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology*, 145: 75-82.
- WALLS, S. S. & KENWARD, R. E. 2001. Spatial consequences of relatedness and age in buzzards. *Animal Behaviour*, 61: 1069-1078.
- WHITE, G. C., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. & OTIS, D. L. 1982. *Capture-Recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations*. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, 235 p.
- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46: 20-138.
- WOLFF, J. O. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos*, 68: 364-370.

- WOLFF, J. O. 1997. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. *Journal of Animal Ecology*, 66: 1-13.
- WOODS, H. A. & HELLGREN, E. C. 2003. Seasonal changes in the physiology of male Virginia opossums (*Didelphis virginiana*): signs of the dasyurid semelparity syndrome? *Physiological and Biochemical Zoology*, 76: 406-417.
- WORTON, B. J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*, 38: 277-298.
- WORTON, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, 70: 164-168.