

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

EDUARDO GUIMARÃES MARTINS

Ecologia Populacional e Alimentar de *Gracilinanus microtarsus*
(Marsupialia: Didelphidae)



Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para a obtenção do título de
Doutor em Ecologia.

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)

Eduardo Guimarães Martins.

Sérgio Furtado dos Reis

e aprovada pela Comissão Julgadora.

Orientador: Sérgio Furtado dos Reis

Campinas, 2007

Campinas, 15 de agosto de 2007

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis (orientador)

Sérgio Furtado dos Reis

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares

Arício Xavier Linhares

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

Wesley Augusto Conde Godoy

Prof. Dra. Sônia Aparecida Talamoni

Sônia Aparecida Talamoni

Prof. Dra. Renata Pardini

Renata Pardini

Suplentes:

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

Prof. Dr. Wesley Rodrigues da Silva

Prof. Dra. Elenore Zulnara Freire Setz

Agradecimentos

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

Ao Dr. Russell Lande pela oportunidade de estagiar em seu laboratório e pela orientação em parte deste projeto.

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

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

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

À todo pessoal do Clube Náutico Araraquara, por todo apoio logístico 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. Arício Xavier Linhares, Wesley Augusto Conde Godoy, Sônia Aparecida Talamoni e Renata Pardini pelas críticas e comentários à tese.

À todos os colegas e familiares que de algumas forma contribuíram para os meus estudos e projetos. Em especial à Sra. Maria Águeda S. G. Penha, Sr. Sylvio E. O. Martins, Srta. Francini Osses, Sr. José Eustáquio R. Penha, Sra. Maria Cristina S. Guimarães e Sra. Heloísa T. Christovão.

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

03/10639-7). Ao assessor científico da FAPESP deste projeto pelas críticas e sugestões ao projeto.

Índice

Resumo	xi
Abstract	xii
Introdução Geral	01
Objetivos Gerais	05
Área de Estudo	06
Captura e Coleta de Dados de <i>Gracilinanus microtarsus</i>	09

Capítulo 1

Semelparidade parcial no marsupial *Gracilinanus microtarsus*

Resumo	10
Introdução	10
Materiais e Métodos	13
Resultados	16
Discussão	22

Capítulo 2

Análise da viabilidade da população de *Gracilinanus microtarsus*

Resumo	26
Introdução	27
Materiais e Métodos	31
<i>Estimativa da taxa multiplicativa de crescimento e a sua variância amostral</i>	31
<i>Estimativas dos parâmetros demográficos</i>	34
<i>Modelagem da dinâmica populacional estocástica de G. microtarsus</i>	36
Resultados	42
<i>Taxa multiplicativa de crescimento e coeficientes de sensibilidade</i>	42
<i>Taxa multiplicativa máxima de crescimento, capacidade de suporte e variância demográfica</i>	43
<i>Simulações do modelo estocástico de dinâmica populacional</i>	44
Discussão	47

Capítulo 3

Dieta de *Gracilinanus microtarsus*: padrões de uso do recurso alimentar e variação intrapopulacional

Resumo	52
Introdução	53
Materiais e Métodos	56
<i>Análise da composição da dieta</i>	56
<i>Modelagem estatística da dieta</i>	57
<i>Estimativa da amplitude do nicho alimentar</i>	59
Resultados	60
<i>Composição da dieta</i>	60

<i>Modelagem da dieta</i>	63
<i>Amplitude do nicho alimentar</i>	67
Discussão	69
<i>Padrões de consumo do recurso alimentar</i>	69
<i>Variação intrapopulacional no consumo de itens alimentares</i>	71
<i>Variação intrapopulacional na amplitude do nicho alimentar</i>	75
<i>Capítulo 4</i>	
Efeitos do sexo e da estação sobre a variação interindividual na dieta de <i>Gracilinanus microtarsus</i>	
<i>Resumo</i>	78
Introdução	79
Materiais e Métodos	80
<i>Coleta de dados</i>	80
<i>Análise de dados</i>	81
Resultados	82
Discussão	84
Conclusões Gerais	88
Literatura Citada	89

Índice de Figuras

- Figura A.** Indivíduo da cuíca *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 4.**
- Figura B.** 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. 8.**
- Figura 1.1.** Número de machos e fêmeas das coortes de 2000 e 2001 de *Gracilinanus microtarsus* capturados no período de tempo em que a modelagem estatística dos dados de história de captura foi feita; **pág. 17.**
- Figura 1.2.** Estimativas ($\pm 1EP$) das taxas mensais de sobrevivência e recaptura de machos e fêmeas das coortes de 2000 e 2001 de *Gracilinanus microtarsus* nos períodos pré- e pós-reprodutivo; **pág. 21.**
- Figura 2.1.** Diagrama mostrando os componentes da variância do número de filhotes fêmea que sobrevive o seu primeiro ano; **pág. 38.**
- Figura 2.2.** Exemplo de uma simulação da dinâmica populacional estocástica de *Gracilinanus microtarsus* no caso em que o modelo incorpora apenas a estocasticidade demográfica e nos casos em que o modelo também incorpora a ocorrência de queimadas como eventos catastróficos para a população; **pág. 46.**

Figura 3.1. Índice padronizado de Shannon-Wiener calculado em cada trimestre do ano de 2001; **pág. 68.**

Figura 4.1. Estimativas dos valores de PS_i para os indivíduos de *Gracilinanus microtarsus* por sexo e estação; **pág. 83.**

Figura 4.2. Porcentagem do número de itens alimentares das categorias de presa detectadas nas fezes de machos e fêmeas de *Gracilinanus microtarsus* nas estações quente-úmida e fria-seca; **pág. 86.**

Índice de Tabelas

- Tabela 1.1.** Sumário das estatísticas de seleção de modelo para os modelos que descrevem as taxas de sobrevivência e recaptura pré- e pós-acasalamento das coortes de 2000 e 2001 de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 19.**
- Tabela 2.1.** Estimativas do tamanho de ninhada (b), das taxas de sobrevivência (s_r , s_d , s_j e s_a) e dos coeficientes de sensibilidade desses parâmetros em cada um dos anos do período de estudo; **pág. 35.**
- Tabela 2.2.** Estimativas da taxa multiplicativa de crescimento (λ), tamanho populacional (N) e variância demográfica (σ_d^2) em cada um dos anos do período de estudo; **pág. 43.**
- Tabela 3.1.** Porcentagem (%) e frequência (n) de ocorrência dos recursos alimentares encontrados nas fezes de *Gracilinanus microtarsus*; **pág. 62.**
- Tabela 3.2.** Estimativas dos parâmetros para o modelo reduzido do número de itens alimentares consumidos em função do sexo, da estação e do recurso alimentar; **pág. 64.**

Resumo

Gracilinanus microtarsus (Marsupialia: Didelphidae) é um pequeno marsupial de hábitos noturnos e arborícola que habita áreas de Mata Atlântica e Cerrado no Brasil. Os objetivos deste trabalho foram determinar a posição de *G. microtarsus* ao longo de duas dimensões ecológicas — estratégia reprodutiva e dieta — e definir níveis de agregação relevantes à dinâmica populacional da espécie. O estudo foi realizado no período de agosto de 2000 a fevereiro de 2003 em uma área de cerradão localizada no município de Américo Brasiliense, São Paulo. Os dados foram obtidos de indivíduos capturados em uma grade de captura de 3.600 m². No total, foram capturados 91 indivíduos de *G. microtarsus*. Os resultados mostraram que os machos apresentam altas taxas de mortalidade após o início do período reprodutivo, indicando que *G. microtarsus* é melhor descrito como semélparo parcial. Usando as estimativas de sobrevivência e dados adicionais sobre a biologia de *G. microtarsus*, foi construído um modelo de dinâmica populacional estocástico. Os resultados das simulações desse modelo estocástico mostraram que as probabilidades de *quasi*-extinção e de extinção de *G. microtarsus* são sensíveis ao número de indivíduos que sobrevivem à queimadas no cerradão. Quanto à dieta, os resultados mostraram que *G. microtarsus* é principalmente insetívoro e que sua dieta é significativamente influenciada pelo sexo, estação e recurso alimentar. Além disso, a dieta varia entre indivíduos e a variação interindividual também é influenciada pelo sexo e estação.

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. The objectives of this study were to determine the placement of *G. microtarsus* along two ecological scales, namely, reproductive strategy and diet, as well as to define levels of aggregation relevant to the dynamics of this species. This study was conducted from August 2000 to February 2003 in an area of cerrado located in Américo Brasiliense, São Paulo. Data were collected from individuals captured in a 3,600 m² trapping grid. A total of 91 individual *G. microtarsus* was captured. The results showed that males have high mortality rates after the beginning of the mating period, which suggests that *G. microtarsus* is best described as partially semelparous. Using survival estimates and additional data on the biology of *G. microtarsus*, it was constructed a stochastic population dynamic model. The results of the simulations showed that *quasi*-extinction and extinction probabilities of *G. microtarsus* are sensitive to the number of individuals that survive fires in the cerrado. As for the diet, the results showed that *G. microtarsus* is primarily insectivorous and that its diet is significantly affected by sex, season, and food resource. Furthermore, diet varies among individuals and the variation also is affected by sex and season.

Introdução Geral

A família Didelphidae (Mammalia: Marsupialia) é uma das mais antigas 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 na 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 conhecido (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 A), 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). *Gracilinanus microtarsus* possui dimorfismo sexual de tamanho, sendo os machos maiores que as fêmeas (Costa *et al.* 2003), e a reprodução se inicia nos meses de maior pluviosidade (Martins *et al.* 2006a; Passamani 2000; Tubelis 2000). A sua dieta é aparentemente composta principalmente por insetos (Martins & Bonato 2004), mas *G. microtarsus* atua também como importante dispersor das sementes de espécies da família Araceae em uma área de Mata Atlântica (Vieira & Izar 1999).

Os traços de *G. microtarsus*, como os de qualquer espécie, emergem da interação entre fatores endógenos — intrínsecos ao organismo — e forças ecológicas e evolutivas estocásticas e determinísticas operando sobre uma matriz de parâmetros ambientais variáveis. Este processo complexo resulta em deslocamento de escala e perguntas gerais sobre este processo envolvem, necessariamente, o posicionamento de uma dada espécie ao longo de dimensões ecológicas ou evolutivas relevantes. Igualmente importante é a definição dos níveis de agregação — indivíduos, classes de indivíduos, populações — relevantes para a descrição da dinâmica e a compreensão dos processos de interesse.



Figura A. *Gracilinanus microtarsus*. Foto: Vinícius Bonato.

Objetivos Gerais

Os objetivos gerais desta tese são determinar o posicionamento de *Gracilinanus microtarsus* ao longo de duas dimensões ecológicas, *viz.*, a estratégia reprodutiva e a dieta, e definir níveis de agregação relevantes para a descrição da dinâmica e a compreensão dos processos de interesse. Esta tese está dividida em quatro capítulos. O primeiro capítulo versa sobre a ocorrência de uma alta mortalidade de machos após o início da estação reprodutiva, fenômeno conhecido como semelparidade parcial. O segundo capítulo versa sobre a modelagem da dinâmica populacional estocástica de *G. microtarsus* e apresenta probabilidades de *quasi*-extinção e extinção sob diferentes cenários. O terceiro capítulo versa sobre a composição da dieta de *G. microtarsus*, bem como sobre os fatores endógenos e exógenos que a influenciam. O quarto capítulo versa sobre a variação interindividual na dieta de *G. microtarsus*.

Área de Estudo

Os trabalhos de campo foram realizados no Clube Náutico Araraquara, localizado no município de Américo Brasiliense, São Paulo (21°43'S, 48°01'W; Figura B). O Clube Náutico Araraquara preserva dois remanescentes de cerradão (73 e 307 ha), uma fisionomia do Cerrado caracterizada por florestas semidecíduas densas com árvores altas, dossel completamente fechado e pouca vegetação herbácea (Oliveira-Filho & Ratter 2002; 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 é denominado subtropical/tropical de altitude (classificação de Köppen: Cwa), 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). Embora as temperaturas na região não variem marcadamente durante o ano, as temperaturas mais baixas ocorrem de abril a setembro. Por outro lado, a precipitação é fortemente sazonal com a maior parte das chuvas ocorrendo entre outubro e março (Tolentino 1967). Por conseguinte, o clima da região

tem duas estações bem definidas, *viz.*, uma estação quente-úmida de outubro a março e uma estação fria-seca de abril a setembro.

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 B. (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.

Captura e Coleta de Dados de *Gracilinanus microtarsus*

Os indivíduos de *G. microtarsus* foram monitorados no menor remanescente de cerradão (73 ha) de agosto de 2000 a fevereiro de 2003. As capturas foram realizadas mensalmente por três noites consecutivas em agosto e setembro de 2000 e por duas noites consecutivas em outubro e dezembro de 2000 (não foram realizadas capturas em novembro de 2000); quinzenalmente por duas noites consecutivas de janeiro a dezembro de 2001; e mensalmente por cinco noites consecutivas de janeiro de 2002 a fevereiro de 2003. Uma grade de captura de 7×7 com 49 estações de captura distantes 10 m entre si foi utilizada para capturar os indivíduos de *G. microtarsus*. Uma armadilha *Sherman* (7,5 cm \times 9,0 cm \times 23,5 cm) foi colocada em árvores em cada estação de captura a cerca de 1,75 m do solo e foi utilizada uma isca contendo banana, pasta de amendoim e óleo de fígado de bacalhau. Os indivíduos capturados foram marcados com uma anilha numerada e o sexo e a idade foram registrados. A condição reprodutiva foi registrada apenas para as fêmeas porque os machos adultos de *G. microtarsus* possuem os testículos permanentemente no escroto. A idade foi determinada com base na seqüência de erupção dos dentes, sendo que os indivíduos foram registrados como adultos quando apresentavam dentição completa (Costa *et al.* 2003).

CAPÍTULO 1

SEMELPARIDADE PARCIAL NO MARSUPIAL *GRACILINANUS MICROTARSUS*

Resumo. – A ocorrência de semelparidade foi demonstrada em machos de várias espécies de marsupiais australianos da família Dasyuridae. Embora esse fenômeno tenha sido registrado em algumas espécies de marsupiais Neotropicais da família Didelphidae, nenhum estudo demonstrou conclusivamente a sua ocorrência baseado em estimativas de sobrevivência de animais marcados em estudos de campo. Neste capítulo, nós mostramos que a taxa sobrevivência dos machos do marsupial *Gracilinanus microtarsus* decresce acentuadamente após o início do período reprodutivo. Todavia, a mortalidade dos machos após o acasalamento não é completa e uma pequena porcentagem de machos pode eventualmente sobreviver para uma segunda estação reprodutiva. Os dados demográficos apresentados neste capítulo demonstram de forma conclusiva que *G. microtarsus* é melhor descrito como semélparo parcial.

1. INTRODUÇÃO

A semelparidade, como definido por Cole (1954:109), é a condição na qual a reprodução ocorre somente uma vez na vida e é seguida por morte, ocasionando a não-sobreposição de gerações. Esse fenômeno evoluiu muitas vezes de forma independente e é comum em plantas e invertebrados e incomum em vertebrados (Crespi & Teo 2002; Lesica & Young 2005; Stearns

1992). Entre os mamíferos, a semelparidade é rara e foi conclusivamente demonstrada, com base em estimativas de sobrevivência de indivíduos marcados em estudos de campo e observação direta, em várias espécies de marsupiais australianos dos gêneros *Antechinus* e *Phascogale* (Dasyuridae) (Bradley 1997, 2003; Braithwaite & Lee 1979; Cockburn 1997; Krajewski *et al.* 2000; Wood 1970). Nessas espécies, há uma mortalidade completa dos machos após o acasalamento, enquanto as fêmeas sobrevivem para reproduzir-se em uma segunda ou mesmo terceira estação reprodutiva (Bradley 1997; Wood 1970).

Enquanto uma mortalidade completa dos machos é obrigatória em algumas espécies de *Antechinus* e *Phascogale*, estudos detalhados de outras espécies de marsupiais dasyurídeos geraram evidências de diversidade e plasticidade espaço-temporal na sobrevivência dos machos após o acasalamento. Por exemplo, em populações insulares de *Parantechinus apicalis*, uma pequena e variável fração de machos pode sobreviver para se reproduzir após a primeira estação reprodutiva (Dickman & Braithwaite 1992; Mills & Bencini 2000), com a sobrevivência pós-acasalamento dos machos sendo aparentemente mediada por níveis variáveis de disponibilidade de recurso (Wolfe *et al.* 2004). Em uma outra espécie, *Dasyurus hallucatus*, uma completa mortalidade dos machos após o acasalamento ocorre somente em alguns anos e nas mesmas populações (Dickman & Braithwaite 1992; Oakwood *et al.* 2001). Nesses casos, as populações não são semélparas e a consequência demográfica é que as

gerações de machos não são discretas.

A ocorrência de semelparidade foi registrada em espécies de uma outra família de marsupiais, Didelphidae, que ocorre nas regiões Neártica e Neotropical (Boonstra 2005; Bradley 2003; Cockburn 1997). Estimativas de sobrevivência, todavia, mostraram que na espécie predominantemente Neártica, *Didelphis virginiana*, os machos sobrevivem para reproduzir em dois períodos de acasalamento dentro de uma mesma estação reprodutiva e, por conseguinte, esta espécie não é semélpara (Woods & Hellgren 2003). A semelparidade também foi registrada em duas espécies de didelfídeos Neotropicais, *Monodelphis dimidiata* e *Marmosops incanus*, embora a evidência não seja deduzida de estimativas de sobrevivência, mas da distribuição sazonal do peso de espécimes tomado no campo (*M. dimidiata*; Pine *et al.* 1985) e de classes etárias de espécimes de museu (*M. incanus*; Lorini *et al.* 1994). Embora a distribuição sazonal observada do peso ou de classes etárias seja útil como uma primeira aproximação para deduzir-se a condição de semelparidade, tal aproximação é baseada nas suposições de que a população estudada convergiu para a distribuição etária estável (Caswell 2001) e que espécimes de diferentes classes etárias são igualmente capturáveis; suposições que não necessariamente são válidas para populações naturais (Festa-Bianchet 1989). De uma perspectiva ecológica, a semelparidade e a plasticidade nessa estratégia reprodutiva são determinadas principalmente por padrões de sobrevivência pós-acasalamento (Schaffer 1974) e, por conseguinte, estimativas de sobrevivência derivadas de modelos

probabilísticos aplicados a dados de indivíduos marcados em estudos de campo são necessárias (Lebreton *et al.* 1992).

Neste capítulo, são apresentadas estimativas de sobrevivência pré- e pós-acasalamento para os indivíduos da população do marsupial *Gracilinanus microtarsus* de um cerradão de Américo Brasiliense, São Paulo. A reprodução de *G. microtarsus* nessa área de cerradão é marcadamente sazonal, com os indivíduos se reproduzindo pela primeira vez quando completam um ano de idade (agosto/setembro; Martins *et al.* 2006a). Logo após o início da estação reprodutiva no cerradão, há um decréscimo acentuado na densidade populacional (Martins *et al.* 2006a), sugerindo que os adultos de *G. microtarsus* sofrem altas taxas de mortalidade após se reproduzirem. Assim, os objetivos desse estudo foram investigar se as taxas de sobrevivência dos machos e fêmeas adultos de *G. microtarsus* decrescem após o início da estação reprodutiva e posicionar essa espécie no contínuo da semelparidade à iteroparidade.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

As histórias de captura para a realização desse estudo foram obtidas de indivíduos de *G. microtarsus* capturados durante ocasiões amostrais realizadas de agosto de 2000 a fevereiro de 2003. Os dados de história de captura dos indivíduos de *G. microtarsus* foram utilizados para modelar as taxas de sobrevivência (ϕ) e recaptura (p) de acordo com modelos de

populações abertas (Cormack 1964; Jolly 1965; Lebreton *et al.* 1992; Seber 1965), utilizando o programa MARK (White & Burnham 1999). Para investigar se as taxas de sobrevivência dos indivíduos de *G. microtarsus* decrescem após o início da estação reprodutiva e se as taxas de sobrevivência pós-acasalamento diferem entre machos e fêmeas, nós restringimos as taxas de sobrevivência (ϕ) e de recaptura (p) como funções dos seguintes efeitos (notação entre parênteses): 1) nenhum efeito (.); 2) sexo (sexo); 3) período, com os níveis do fator sendo os períodos pré- e pós-acasalamento (período); 4) aditivo do sexo e período (sexo + período); 5) interação entre sexo e período (sexo \times período).

O procedimento de *bootstrap* paramétrico foi utilizado para se avaliar a adequação de ajuste do modelo geral aos dados (Johnson & Omland 2004). Dez mil replicações do *bootstrap* paramétrico foram utilizadas para estimar a distribuição das *deviances*, que foi obtida simulando e ajustando dados gerados do modelo geral formulado. O modelo geral foi considerado ajustado adequadamente aos dados se a *deviance* observada se encontrasse dentro do núcleo da distribuição estimada das *deviances* (Johnson & Omland 2004). O valor limiar de $P = 0,05$ foi utilizado.

A seleção de modelo foi baseada na versão não-enviesada do Critério de Informação de Akaike, AIC_c (Burnham & Anderson 1998). De acordo com esse critério, o modelo mais parcimonioso é o que possui o menor valor de AIC_c (Burnham & Anderson 1998). O procedimento de ponderação dos modelos foi utilizado para se levar em consideração a incerteza na seleção de

modelo sobre as estimativas das taxas de sobrevivência e recaptura (Buckland *et al.* 1997; Burnham & Anderson 1998; Johnson & Omland 2004). Com esse procedimento, estimativas incondicionais das taxas de sobrevivência e recaptura (*i.e.*, não-condicionais a um modelo particular, mas condicionais a todo o conjunto de modelos candidatos) são obtidas ponderando as estimativas dos modelos pelo seu peso Akaike, w_i . Os pesos Akaike também foram utilizados para computar erros padrões incondicionais (Buckland *et al.* 1997; Burnham & Anderson 1998; Johnson & Omland 2004).

Nós restringimos nossas análises às coortes de indivíduos nascidos nas estações reprodutivas (agosto/setembro a dezembro) de 2000 e 2001 porque estas foram as únicas coortes para as quais nós obtivemos dados de história de captura-recaptura para os períodos pré- e pós-acasalamento. Além disso, devido ao decréscimo no número de indivíduos adultos capturados durante o período pós-acasalamento, as análises apresentadas nesse estudo se restringiram a um intervalo de tempo no qual havia um número suficiente de indivíduos de ambas as coortes para se estimarem as taxas de sobrevivência e recaptura. Por conseguinte, os dados de história de captura-recaptura utilizados para modelar as taxas de sobrevivência e recaptura da coorte de 2000 foram obtidos com base em 14 meses, dos quais sete corresponderam ao período pré-acasalamento (janeiro a julho de 2001) e sete ao período pós-acasalamento (agosto de 2001 a fevereiro de 2002). Para a coorte de 2001, os dados de história de captura-recaptura utilizados para modelar as taxas de sobrevivência e recaptura foram obtidos com base em 15 meses, dos quais

oito corresponderam ao período pré-acasalamento (dezembro de 2001 a julho de 2002) e sete ao período pós-acasalamento (agosto de 2002 a fevereiro de 2003). Para ambas as coortes, os dados de todas as ocasiões amostrais dentro de um dado mês foram agrupados para formar uma única ocasião amostral por mês. As análises foram feitas separadamente para cada coorte. Primeiro, foi modelada a taxa de recaptura e então a taxa de sobrevivência (Lebreton *et al.* 1992).

3. RESULTADOS

Um total de 31 indivíduos da coorte de 2000 (20 machos e 11 fêmeas) e 33 indivíduos da coorte de 2001 (23 machos e 10 fêmeas) foram capturados. A Figura 1.1 mostra a mudança temporal no número de machos e fêmeas de cada coorte que foram capturados durante o período de tempo para qual a modelagem estatística dos dados de história de captura foi feita. Embora o número de fêmeas capturadas por mês tenha sido semelhante entre os períodos pré- e pós-acasalamento, o número de machos capturados por mês decresceu acentuadamente após o início do período reprodutivo (Figura 1.1).

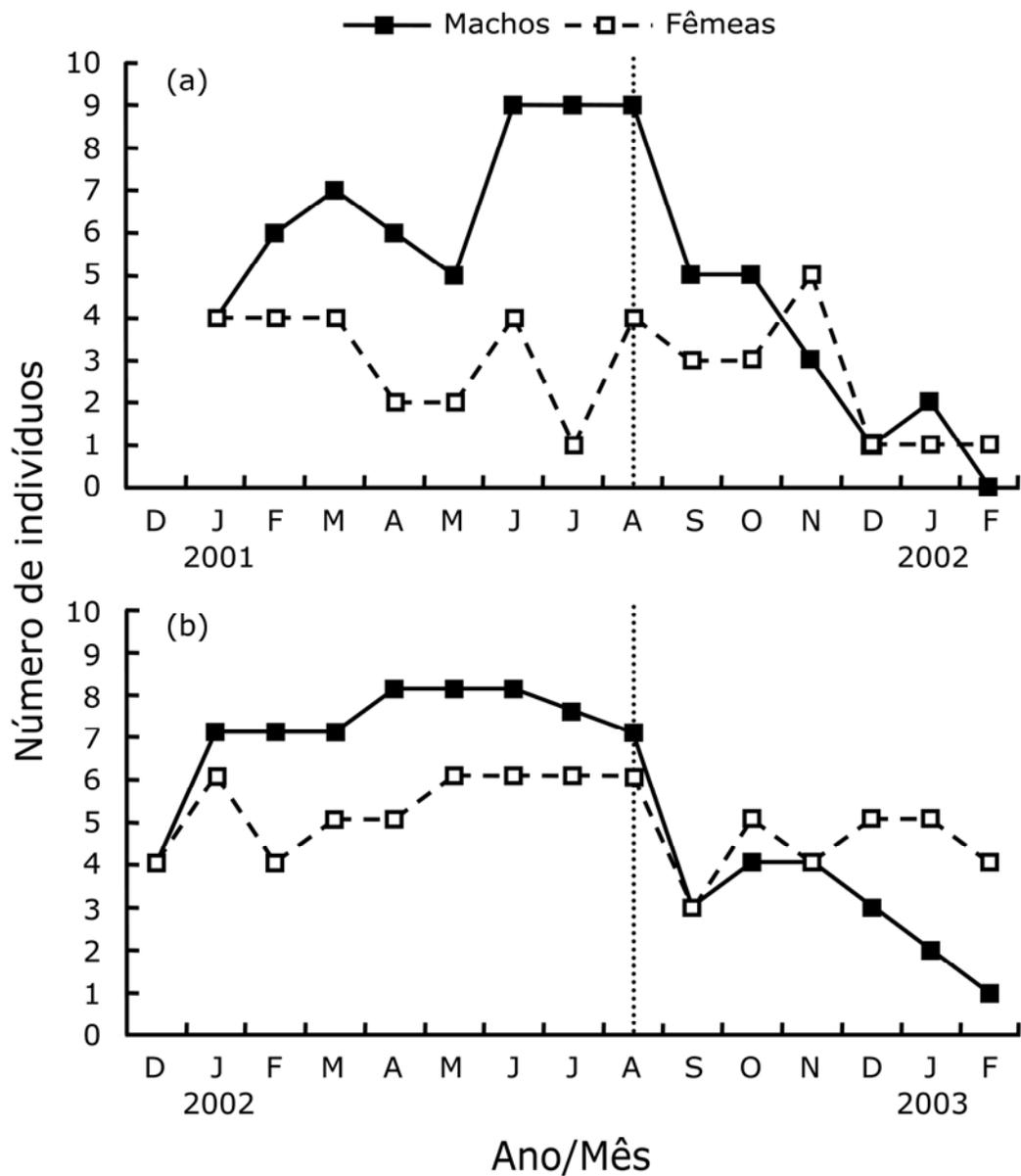


Figura 1.1. Número de machos e fêmeas das coortes de (a) 2000 e (b) 2001 de *Gracilinanus microtarsus* capturados no período de tempo em que a modelagem estatística dos dados de história de captura foi feita. A linha pontilhada indica o início do período reprodutivo.

A adequação de ajuste do modelo global $\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{sexo} \times \text{período})}\}$ avaliada utilizando o procedimento de *bootstrap* paramétrico mostrou que esse modelo se ajustou aos dados das coortes de 2000 e 2001 adequadamente (coorte de 2000: $P = 0,09$; coorte de 2001: $P = 0,22$). Um sumário das estatísticas de seleção de modelo para as coortes de 2000 e 2001 é apresentado na Tabela 1.1. O melhor modelo para descrever a taxa de sobrevivência dos indivíduos de *G. microtarsus* de ambas as coortes inclui a interação entre o sexo e o período (Tabela 1.1).

Tabela 1.1. Sumário das estatísticas de seleção de modelo para os modelos que descrevem as taxas de sobrevivência e recaptura pré- e pós-acasalamento das coortes de 2000 e 2001 de *Gracilinanus microtarsus*. Os modelos são organizados pela ordem crescente do valor de AIC_c e o modelo mais parcimonioso para cada coorte é apresentado em negrito. AIC_c é o Critério de Informação de Akaike não-viciado, Δ_i é a diferença entre o valor de AIC_c do modelo i e o valor de AIC_c do modelo mais parcimonioso, w_i é o peso Akaike do modelo i e K é o número de parâmetros estimáveis do modelo.

Modelo	AIC_c	Δ_i	w_i	K
coorte de 2000				
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{sexo})}\}$	218,62	0,00	0,38	6
$\{\phi_{(\text{sexo} + \text{período})} p_{(\text{sexo})}\}$	220,23	1,61	0,17	5
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{sexo} + \text{período})}\}$	220,66	2,04	0,14	7
$\{\phi_{(\text{período})} p_{(\text{sexo})}\}$	221,31	2,69	0,10	4
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{sexo} \times \text{período})}\}$	221,38	2,76	0,10	8
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(.)}\}$	221,77	3,15	0,08	5
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{período})}\}$	224,00	5,38	0,03	6
$\{\phi_{(.)} p_{(\text{sexo})}\}$	229,28	10,66	< 0,01	3
$\{\phi_{(\text{sexo})} p_{(\text{sexo})}\}$	229,85	11,23	< 0,01	4
coorte de 2001				
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(.)}\}$	237,86	0,00	0,40	5
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{sexo} \times \text{período})}\}$	239,30	1,44	0,19	8
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{período})}\}$	239,79	1,93	0,15	6
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{sexo})}\}$	239,96	2,10	0,14	6
$\{\phi_{(\text{sexo} + \text{período})} p_{(.)}\}$	241,51	3,65	0,06	4
$\{\phi_{(\text{sexo} \times \text{período})} p_{(\text{sexo} + \text{período})}\}$	241,97	4,11	0,05	8
$\{\phi_{(\text{sexo})} p_{(.)}\}$	247,58	9,72	< 0,01	3
$\{\phi_{(\text{período})} p_{(.)}\}$	251,71	13,85	< 0,01	3
$\{\phi_{(.)} p_{(.)}\}$	256,37	18,51	< 0,01	2

As estimativas das taxas de sobrevivência e captura dos indivíduos das coortes de 2000 e 2001, ponderadas pelos modelos, são apresentadas na Figura 1.2. As estimativas ponderadas da taxa de sobrevivência dos machos das duas coortes foram maiores nos meses do período pré-acasalamento que nos meses do período pós-acasalamento (Figura 1.2a). Já as estimativas ponderadas da taxa de sobrevivência das fêmeas das duas coortes foram altas nos meses de ambos os períodos (Figura 1.2a). Além disso, em ambas as coortes, as estimativas ponderadas da taxa de sobrevivência foram semelhantes entre os machos e as fêmeas nos meses do período pré-acasalamento, mas foram menores para os machos que para as fêmeas nos meses do período pós-acasalamento (Figura 1.2a). As taxas de recaptura tanto de machos quanto de fêmeas não diferiram entre os períodos pré- e pós-acasalamento (Figura 1.2b)

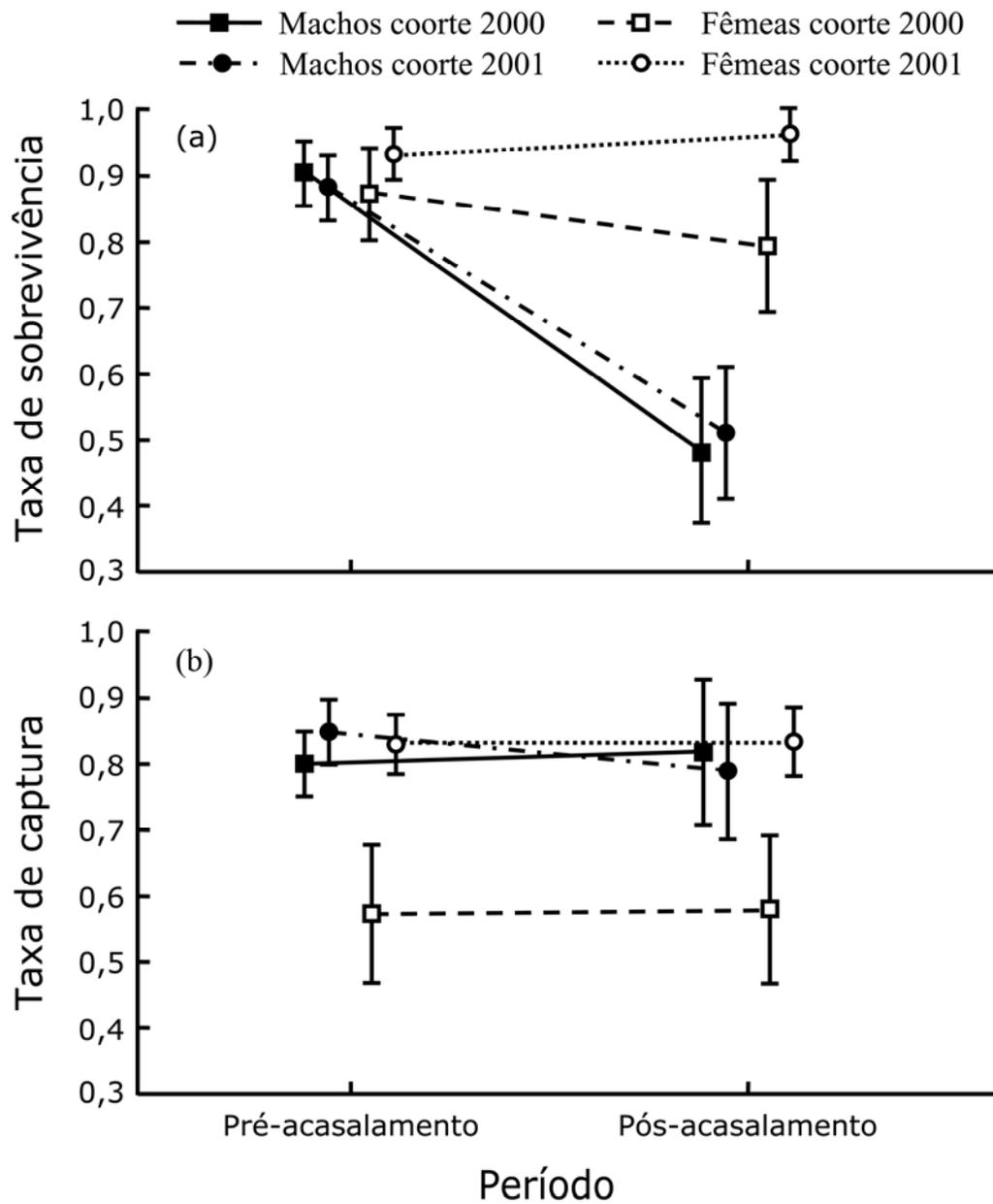


Figura 1.2. Estimativas ($\pm 1EP$) das taxas mensais de (a) sobrevivência e (b) recaptura de machos e fêmeas das coortes de 2000 e 2001 de *Gracilinanus microtarsus* nos períodos pré- e pós-reprodutivo. As estimativas apresentadas foram obtidas através do procedimento de ponderação pelo peso Akaike dos modelos.

4. DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo mostraram que enquanto as estimativas da taxa de sobrevivência mensal para as fêmeas de *G. microtarsus* permaneceram aproximadamente constantes entre os períodos pré- e pós-acasalamento, as estimativas da taxa de sobrevivência mensal decresceram acentuadamente para os machos após o início do período de acasalamento. Todavia, não é possível determinar diretamente dessa análise se o desaparecimento de machos da grade de captura no período pós-acasalamento foi causado por morte ou dispersão porque as estimativas das taxa de sobrevivência dependem tanto da probabilidade de sobrevivência quanto da probabilidade de os indivíduos não emigrarem permanentemente da grade de captura entre as ocasiões amostrais (White & Burnham 1999; Williams *et al.* 2002). Se a dispersão explica o desaparecimento, então os machos deveriam simplesmente estar se dispersando por todo o remanescente de cerradão e a densidade populacional dentro da grade de captura não deveria mudar; supondo que a emigração é compensada pela imigração (Boonstra *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005; Krebs & Boonstra 1978). Ao invés disso, foi observado um decréscimo acentuado na densidade populacional nos três meses subseqüentes ao início do período reprodutivo (quando a parcela capturável da população é composta somente por adultos; Martins *et al.* 2006a). Uma tendência de decréscimo semelhante foi observada no número de machos

adultos capturados após o início do período reprodutivo (Figura 1.1). Além disso, nós observamos que quatro machos capturados no período pós-acasalamento apresentavam sinais de declínio na condição corpórea, tais como perda de pelos e infestação por parasitas. Tais condições são geralmente associadas a baixas taxas de sobrevivência em alguns marsupiais (Bradley 2003; Bradley *et al.* 1980; Braithwaite & Lee 1979; Cockburn 1997; Oakwood *et al.* 2001). Esses dados indicam que de fato as baixas estimativas de probabilidade de sobrevivência dos machos no período pós-acasalamento se devem principalmente à mortalidade.

Todavia, a mortalidade pós-acasalamento, como demonstrada pelas estimativas das taxas de sobrevivência, não é completa nos machos de *G. microtarsus* como em marsupiais semélparos dos gêneros *Antechinus* e *Phascogale* (Bradley 2003; Cockburn 1997). Além disso, existe evidência direta de que dois machos marcados em nosso estudo sobreviveram da estação reprodutiva do ano 2000 para a estação reprodutiva do ano 2001. Esses dois machos representam 18% do número de machos capturados na grade de captura durante a estação reprodutiva do ano 2001, e essa porcentagem é provavelmente um limite inferior no número de machos sobrevivendo para uma segunda estação reprodutiva. Esses dados demográficos mostram que as gerações não são discretas e, portanto, demonstram que os machos de *G. microtarsus* não se comportam como semélparos na população estudada. A história de vida dos machos de *G. microtarsus*, como revelada nesse estudo, é melhor descrita como semelparidade parcial — uma condição na qual a

mortalidade é alta após o primeiro acasalamento, mas gradual ao longo do tempo, com uma fração dos indivíduos sobrevivendo para uma segunda estação reprodutiva (Boonstra 2005).

Dados demográficos incluindo estimativas de taxas de sobrevivência e evidência direta de sobrevivência de indivíduos para uma segunda estação reprodutiva, como a obtida nesse estudo para *G. microtarsus*, são fundamentais não somente por suas conseqüências para a dinâmica populacional (Caswell 2001; Doak *et al.* 2005; Oli & Dobson 2003), mas também porque satisfazem a condição suficiente e necessária para verificar a freqüência de acasalamento em mamíferos machos — isto é, a sua posição no contínuo da semelparidade a iteroparidade. Além disso, como demonstrado por Boonstra (2005; veja também Boonstra & Boag 1992), a freqüência de acasalamento em mamíferos machos é associada com diferentes respostas hormonais geradas pelo estresse resultante do comportamento agressivo durante o período de acasalamento (Boonstra & Boag 1992; Boonstra 2005). Machos semélparos diferem principalmente de machos semélparos parciais e iteróparos por apresentarem uma falha no funcionamento do *feedback* negativo do eixo hipotalâmico-pituitário-adrenocortical, que modula a resposta glucocorticóide adrenal ao estresse (Boonstra 2005). Por outro lado, ao contrário de machos iteróparos, o eixo gonadal de machos semélparos e semélparos parciais é insensível aos efeitos inibitórios dos altos níveis de glucocorticóide, fazendo com que os níveis de testosterona permaneçam altos durante todo o período reprodutivo (Boonstra 2005).

Dado que foi demonstrado demograficamente que *G. microtarsus* é parcialmente semélparo, é possível prever que o sistema de *feedback* negativo dos machos dessa espécie permaneça funcional após o início do período de acasalamento e que a dinâmica do eixo gonadal deva se comportar como em mamíferos machos semélparos. Todavia, existe um número crescente de evidências da ocorrência de plasticidade e variação no conjunto de respostas fisiológicas e hormonais durante o período de acasalamento e a frequência de acasalamento em mamíferos machos (Boonstra 2005; veja também Boonstra *et al.* 2001; Woods & Hellgren 2003), e, por conseguinte, o posicionamento de *G. microtarsus* ao longo do eixo funcional de estresse somente será determinado por evidência experimental. A revisão de Boonstra (2005) sobre a associação entre a dinâmica do eixo de estresse e o contínuo da semelparidade a iteroparidade estabelece as bases conceituais para pesquisas futuras. Nesse sentido, o problema fundamental será entender como a evolução moldou as respostas fisiológicas e demográficas das espécies e populações como função de fatores endógenos e exógenos. Os marsupiais neotropicais, em função de sua diversidade ecológica e evolutiva, se apresentam como organismos modelo para contribuir para esse objetivo.

CAPÍTULO 2

ANÁLISE DA VIABILIDADE DA POPULAÇÃO DE *GRACILINANUS MICROTARSUS*

Resumo. – A dinâmica de uma população apresenta componentes determinísticos e estocásticos que operam simultaneamente. A estocasticidade — ambiental e demográfica — reduz a média da taxa multiplicativa de crescimento das populações e pode levar à extinção populações que deterministicamente persistiriam de maneira indefinida. Por conseguinte, a sua incorporação em modelos de dinâmica populacional é fundamental para a análise da viabilidade de populações. Neste capítulo, a taxa multiplicativa de crescimento e sua sensibilidade à mudanças nos parâmetros demográficos foram estimadas para a população do marsupial *Gracilinanus microtarsus* e um modelo estocástico de dinâmica populacional foi construído para analisar a viabilidade dessa população. A média da taxa multiplicativa de crescimento da população foi estimada como $1,156 \pm 0,377$ indivíduos-ano⁻¹ e a análise de sensibilidade mostrou que a taxa multiplicativa de crescimento é mais sensível à mudanças na sobrevivência dos indivíduos em seu primeiro ano de vida. A média da variância demográfica (formulação estatística da estocasticidade demográfica) foi estimada como 1,188. Essa variância foi incorporada ao modelo estocástico de dinâmica populacional, bem como a ocorrência de catástrofes (queimadas no cerrado), para se avaliar a viabilidade da população de *G. microtarsus*. Os resultados da simulação desse modelo estocástico mostraram que a

ocorrência de queimadas aumenta as flutuações no tamanho populacional ao longo do tempo e que, quanto maior o número de indivíduos que sobrevivem à queimada no cerrado, maior é a probabilidade de *quasi-extinção* e de extinção da população. O modelo apresentado neste capítulo pode também ser útil para a análise da viabilidade de populações com uma história de vida semelhante a *G. microtarsus* e que habitam ambientes sujeitos a queimadas freqüentes.

1. INTRODUÇÃO

A dinâmica de uma população apresenta componentes determinísticos (previsíveis) e estocásticos (imprevisíveis) que operam simultaneamente (Lande *et al.* 2003). Populações cujos tamanhos se encontram abaixo da capacidade de suporte do ambiente tendem a crescer e aquelas cujos tamanhos se encontram acima da capacidade de suporte tendem a decrescer — tendências que refletem o componente determinístico da dinâmica de uma população (Berryman 1999; Case 2000). O componente estocástico da dinâmica de uma população é dado por variações aleatórias no tamanho populacional ao longo do tempo, que são geradas por interações complexas entre fatores endógenos e exógenos (Lande *et al.* 2003; Levin & Pacala 1997; Turchin 2003). Duas formas de estocasticidade são reconhecidas a partir dos dados da dinâmica de populações naturais: a estocasticidade ambiental e a estocasticidade demográfica (Engen *et al.* 1998; Lande *et al.* 2003).

A estocasticidade ambiental refere-se a variações temporais que influenciam de maneira semelhante a probabilidade de sobrevivência e fecundidade de todos os indivíduos de uma população (Engen *et al.* 1998; Lande *et al.* 2003). Uma forma extrema de estocasticidade ambiental é representada por catástrofes, como secas e queimadas, que ocorrem de forma imprevisível reduzindo acentuadamente o tamanho de uma população (Morris & Doak 2002). Já a estocasticidade demográfica refere-se a eventos individuais e aleatórios de mortalidade e reprodução que ocorrem de forma independente entre os indivíduos (Engen *et al.* 1998; Lande *et al.* 2003). Em termos estatísticos, a estocasticidade ambiental e a demográfica são descritas como componentes de variância da taxa multiplicativa de crescimento populacional, λ (Engen *et al.* 1998; Lande *et al.* 2003).

Considere, por exemplo, uma população de fêmeas não-estruturada por idade ou estágios e que se reproduz anualmente de forma sincronizada. As mudanças no tamanho dessa população ocorrem devido aos eventos de reprodução e sobrevivência das fêmeas, que são os componentes da aptidão (Lande *et al.* 2003). A aptidão de uma fêmea dessa população em um dado ano é dada pela sua viabilidade para a próxima estação reprodutiva (1 se a fêmea sobrevive e 0 se ela morre) mais o número de filhotes-fêmeas que sobrevivem o seu primeiro ano (Engen *et al.* 1998; Lande *et al.* 2003). A aptidão de um indivíduo em um dado ano pode ser estatisticamente decomposta em um valor esperado mais um desvio individual

$$w_i = \mu_w + \delta_i, \tag{1}$$

onde μ_w é a aptidão individual esperada e δ_i é o desvio da aptidão esperada para o i -ésimo indivíduo (Lande *et al.* 2003). A taxa finita de crescimento populacional, ou taxa multiplicativa de crescimento, de uma população de tamanho N em um dado ano é igual à média da aptidão individual

$$\lambda = \bar{w} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N w_i = \mu_w + \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \delta_i. \quad (2)$$

A estocasticidade na dinâmica da população de fêmeas será causada por variações ambientais que influenciam a aptidão média dos indivíduos e é descrita pela variância da aptidão média das fêmeas entre os anos

$$\sigma_e^2 = \text{Var}[\mu_w] \quad (3)$$

e por efeitos de amostragem dentro dos anos em uma população finita devido à variância demográfica, definida como a variância esperada na aptidão dos indivíduos dentro dos anos

$$\sigma_d^2 = \text{Var}[\delta_i]. \quad (4)$$

Tomando a variância em ambos os lados da equação (2) e usando-se a independência de μ_w e δ_i , obtém-se

$$\sigma_\lambda^2 = \text{Var}[\mu_w] + \frac{1}{N^2} \sum_{i=1}^N \text{Var}[\delta_i]$$

ou

$$\sigma_\lambda^2 = \sigma_e^2 + \frac{\sigma_d^2}{N} \quad (5)$$

Pela equação (5), percebe-se que a estocasticidade ambiental, σ_e^2 , influencia a taxa multiplicativa de crescimento populacional de uma dada

população independentemente de seu tamanho, ao passo que a estocasticidade demográfica, σ_d^2 , influencia mais fortemente a taxa finita de crescimento populacional de populações pequenas (Engen *et al.* 1998; Lande *et al.* 2003).

As estocasticidades ambiental e demográfica reduzem a taxa de crescimento mutiplicativo média das populações e podem levar à extinção populações que deterministicamente persistiriam de maneira indefinida (Engen *et al.* 1998; Lande *et al.* 2003; Morris & Doak 2002). Por conseguinte, a incorporação do componente estocástico nos modelos de dinâmica populacional é fundamental para a análise da viabilidade de populações, *i.e.*, a sua incorporação permite estimar a probabilidade de uma dada população decrescer a um determinado tamanho, ou até mesmo de ser extinta, no futuro (Coulson *et al.* 2001; Lande 1993; Lande *et al.* 2003; Morris & Doak 2002).

Neste capítulo, a taxa multiplicativa de crescimento e sua sensibilidade a mudanças nos parâmetros demográficos foram estimadas para a população do marsupial *Gracilinanus microtarsus* de um cerradão de Américo Brasiliense, São Paulo, e um modelo estocástico de dinâmica populacional foi construído para analisar a viabilidade dessa população. O modelo apresentado neste estudo foi construído com base em informações obtidas sobre a história de vida de *G. microtarsus* (Martins *et al.* 2006a,b) e estimativas de parâmetros demográficos da população estudada (Martins *et al.* 2006b; E. G. Martins, dados não-publicados), bem como de outras populações de marsupiais cuja

história de vida é semelhante à de *G. microtarsus* (Cockburn *et al.* 1985; Kraaijeveld *et al.* 2003; Lima *et al.* 2001; Shchipanov *et al.* 1996). Além disso, o modelo apresentado incorpora a ocorrência de queimadas na área de cerrado como um evento catastrófico para a população de *G. microtarsus*, visto que o fogo pode potencialmente diminuir a capacidade de suporte da área queimada e eventualmente ocasionar a morte de uma parcela dos indivíduos da população (Whelan 1995). Embora eventos de queimada sejam raros em ambientes de cerrado, uma grande quantidade de material combustível (*e.g.* folhas secas) se acumula nesse ambiente ocasionando queimadas de alta temperatura e que se alastram rapidamente (Mistry 1998; Mistry & Berardi 2005; Ramos-Neto & Pivello 2000). O modelo apresentado aqui, portanto, pode também ser útil para a análise da viabilidade de populações com uma história de vida semelhante à de *G. microtarsus* e que habitam ambientes sujeitos a queimadas freqüentes.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. *Estimativa da taxa multiplicativa de crescimento e a sua variância amostral.* – As coletas de dados para este estudo foram conduzidas de agosto de 2000 a fevereiro de 2003. Em nossos estudos (Martins *et al.* 2006a,b), não foi encontrada nenhuma evidência de que a probabilidade de sobrevivência e a fecundidade das fêmeas adultas dependem da idade em *G. microtarsus* e de que a abundância de machos limita a reprodução das fêmeas. Devido a isso e

visto que a reprodução dessa espécie é anual e aproximadamente sincrônica (Martins *et al.* 2006a), a taxa multiplicativa de crescimento da população estudada, λ , foi estimada como a aptidão média das fêmeas adultas (Akçakaya *et al.* 1999; Lande *et al.* 2003)

$$\hat{\lambda} = \bar{s} + \bar{f}, \quad (6)$$

onde os componentes da aptidão, \bar{s} e \bar{f} , são as médias da sobrevivência e fertilidade (número de filhotes fêmea que sobrevivem o seu primeiro ano) das fêmeas adultas, respectivamente. A sobrevivência das fêmeas adultas, \bar{s} , é dada pela estimativa da sua sobrevivência para a próxima estação reprodutiva, s_a , e a sua fertilidade média, \bar{f} , foi calculada pela equação

$$\bar{f} = s_r s_d s_j \frac{\bar{b}}{2}, \quad (7)$$

onde s_r é a sobrevivência da fêmea adulta durante o período de dependência dos filhotes (três meses), s_d é a sobrevivência dos filhotes durante o período de dependência (três meses), s_j é a sobrevivência dos filhotes entre o final do período de dependência até completarem um ano de idade (nove meses) e \bar{b} é o tamanho médio de ninhada produzida pelas fêmeas durante o período reprodutivo. O produto de s_r , s_d e s_j é a taxa de sobrevivência dos filhotes em seu primeiro ano de vida e o parâmetro \bar{b} é dividido por 2 porque a razão sexual das ninhadas é suposta ser 1:1. Logo, a equação para a estimativa da taxa multiplicativa de crescimento da população de *G. microtarsus* em um dado ano pode ser re-escrita como

$$\hat{\lambda} = s_a + s_r s_d s_j \frac{\bar{b}}{2}. \quad (8)$$

A variância amostral da taxa multiplicativa de crescimento foi estimada pela equação (Alvarez-Buylla & Slatkin 1993; Lande 1988)

$$\sigma_{\lambda}^2 = \sum_k \left(\frac{\partial \lambda}{\partial \pi_k} \right) \sigma_{\pi_k}^2, \quad (9)$$

onde π_k denota os parâmetros s_r , s_d , s_j , s_a e \bar{b} , $\sigma_{\pi_k}^2$ denota a variância amostral do parâmetro π_k e $\frac{\partial \lambda}{\partial \pi_k}$ é o coeficiente de sensibilidade de λ com relação ao parâmetro π_k (Caswell 1978, 2001). A variância amostral do parâmetro π_k foi calculada como

$$\sigma_{\pi_k}^2 = \frac{\pi_k(1 - \pi_k)}{n_k}, \quad (10)$$

no caso das taxas de sobrevivência, e como

$$\sigma_{\pi_k}^2 = \frac{1}{n_k} \left(\frac{1}{n_k - 1} \sum_i (\pi_k - \bar{\pi}_k)^2 \right), \quad (11)$$

no caso da fecundidade (tamanho de ninhada). Nessas duas equações, π_k denota os parâmetros demográficos e n_k denota o tamanho amostral. Os coeficientes de sensibilidade foram calculados como as derivadas parciais de λ com relação aos parâmetros s_r , s_d , s_j , s_a e \bar{b}

$$\begin{aligned} \partial \lambda / \partial s_r &= s_d s_j \bar{b} / 2, & \partial \lambda / \partial s_d &= s_r s_j \bar{b} / 2, & \partial \lambda / \partial s_j &= s_r s_d \bar{b} / 2, & \partial \lambda / \partial s_a &= 1, \\ \partial \lambda / \partial \bar{b} &= s_r s_d s_j / 2. \end{aligned} \quad (12)$$

Esses coeficientes também foram utilizados para avaliar qual dos parâmetros demográficos possui maior influência sobre a taxa multiplicativa de crescimento da população de *G. microtarsus*.

2.2. *Estimativas dos parâmetros demográficos.*—As estimativas dos parâmetros s_r , s_j e s_a para cada ano do período de estudo foram obtidas elevando estimativas mensais de sobrevivência (Martins *et al.* 2006b, Martins, dados não-publicados) à n -ésima potência, onde n é igual a três para a sobrevivência da fêmea adulta durante o período de dependência dos filhotes, s_r ; igual a nove para a sobrevivência dos filhotes entre o final do período de dependência até completarem um ano de idade, s_j ; e igual a 12 para a sobrevivência das fêmeas adultas até a próxima estação reprodutiva, s_a (Tabela 2.1). O parâmetro s_d , a sobrevivência dos filhotes durante o período de dependência, foi suposto ser igual a 0,500. A suposição desse valor para a taxa de sobrevivência dos filhotes durante o período de dependência é baseada nas estimativas existentes para marsupiais australianos do gênero *Antechinus* (Cockburn *et al.* 1985; Kraaijeveld *et al.* 2003), que possuem uma história de vida muito semelhante a *G. microtarsus* (Braithwaite & Lee 1979; Cockburn 1997; Martins *et al.* 2006a,b).

O tamanho de ninhada médio produzido pelas fêmeas, \bar{b} , foi estimado pela média do número de mamilos lactantes (Tabela 2.1). A estimativa do tamanho médio de ninhada com base no número de mamilos lactantes é

muito semelhante à estimativa obtida diretamente pela contagem do número de filhotes presos aos mamilos de fêmeas de *G. microtarsus* em uma área de Mata Atlântica (Tubelis 2000).

Tabela 2.1. Estimativas do tamanho de ninhada (b), das taxas de sobrevivência (s_r , s_d , s_j e s_a) e dos coeficientes de sensibilidade desses parâmetros em cada um dos anos do período de estudo.

Ano	b	s_d	s_j	s_r	s_a
2000	10,75	0,500 ^a	0,307	0,734	0,340
2001	11,75	0,500 ^a	0,506	0,467	0,048
2002	10,36	0,500 ^a	-	0,868	0,568
Média ponderada	10,81	0,500 ^a	0,422	0,710	0,346
Sensibilidade de λ	0,075	1,162	1,917	1,141	1,000

^a suposto ser igual a 0,500

2.3. *Modelagem da dinâmica populacional estocástica de G. microtarsus.* – A dinâmica populacional de *G. microtarsus* foi modelada pela versão estocástica e discreta do modelo logístico (Lande *et al.* 2003)

$$N_{t+1} = N_t + N_t \left\{ \bar{\beta} \left[1 - \left(\frac{N_t}{K} \right) \right] + \varepsilon_t \right\}, \quad (13)$$

onde $\bar{\beta}$ é igual a taxa multiplicativa máxima de crescimento menos um, $\lambda_{\max} - 1$, ε_t é o componente estocástico da taxa multiplicativa máxima de crescimento que possui média igual a zero e variância igual a variância demográfica dividida pelo tamanho populacional no tempo t , σ_d^2/N_t , e K é a capacidade de suporte do ambiente.

A taxa multiplicativa máxima de crescimento foi obtida através de uma regressão linear entre a densidade e o logaritmo da taxa de crescimento populacional do marsupial didelfídeo *Thylamys elegans* (Lima *et al.* 2001), onde o logaritmo da taxa multiplicativa máxima de crescimento é igual a estimativa do intercepto da equação linear ajustada aos dados (Morris & Doak 2002). O logaritmo da taxa multiplicativa máxima de crescimento foi estimado dos dados do marsupial *T. elegans* (Lima *et al.* 2001) por se tratar de uma espécie com uma história de vida semelhante a de *G. microtarsus* (Shchipanov *et al.* 1996; Martins *et al.* 2006a,b) e para a qual existem dados suficientes para se obter estimativas acuradas da taxa multiplicativa máxima de crescimento. A estimativa do logaritmo da taxa multiplicativa máxima de crescimento de *T. elegans* foi utilizada para fixar o intercepto da reta obtida por uma regressão linear entre o tamanho populacional das fêmeas de *G.*

microtarsus nos meses de setembro (baseado em Martins *et al.* 2006a) e o logaritmo das taxas multiplicativas de crescimento estimadas neste trabalho para cada ano do período de estudo (Morris & Doak 2002). A capacidade de suporte da área de cerradão estudada, K , foi estimada da equação da reta obtida através dessa análise de regressão (Morris & Doak 2002).

A variância demográfica foi estimada como

$$\sigma_d^2 = \underbrace{s_a(1-s_a)}_{\text{variância da sobrevivência das fêmeas adultas}} + \underbrace{\left(\sum_{b=0}^m q_b b \frac{s_d s_j}{2} \right)^2 s_r(1-s_r) + s_r \left(\frac{s_d s_j}{2} \right)^2 \sigma_b^2 + s_r \sum_{b=0}^m q_b b \frac{s_d s_j}{2} \left(1 - \frac{s_d s_j}{2} \right)}_{\text{variância do número de filhotes fêmea que sobrevivem o seu primeiro ano}}$$

(14)

onde q_b é a frequência relativa do tamanho de ninhada b e σ_b^2 é a variância do tamanho das ninhadas. A variância do número de filhotes fêmea que sobrevivem o seu primeiro ano de vida é dada pela soma da variância entre as fêmeas adultas no número de filhotes fêmea sobreviventes (primeiro termo); com a variância entre as categorias de tamanho de ninhada no número de filhotes fêmea sobreviventes (segundo termo); e com a variância dentro das categorias de tamanho de ninhada no número de filhotes fêmea sobreviventes (terceiro termo). A Figura 2.1 ilustra e ajuda a compreender em detalhes os componentes da variância do número de filhotes fêmea que sobreviverem o seu primeiro ano.

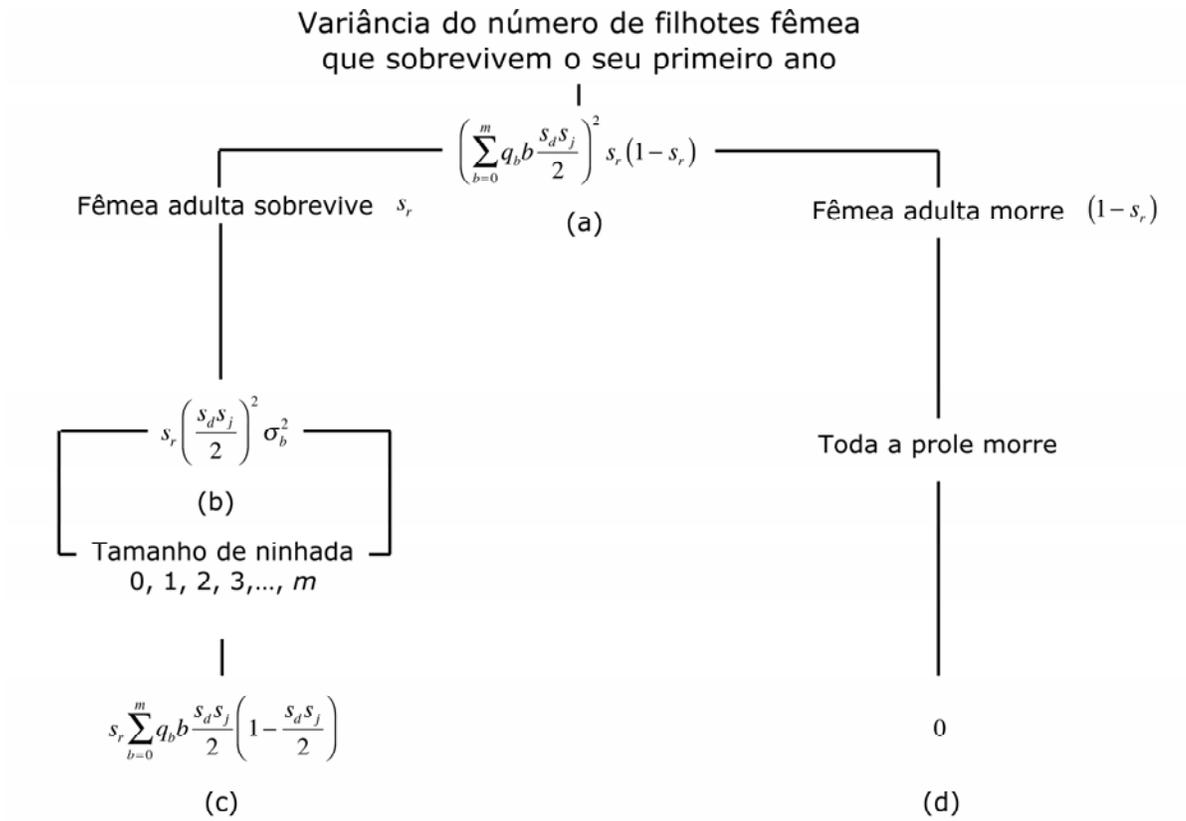


Figura 2.1. Diagrama mostrando os componentes da variância do número de filhotes fêmea que sobrevivem o seu primeiro ano. (a) A variância entre as fêmeas adultas no número de filhotes fêmea que sobrevivem o seu primeiro ano é dada pelo produto da variância da sobrevivência da fêmea adulta durante o período de dependência, $s_r(1-s_r)$, pelo número médio de filhotes fêmea que sobrevivem o seu primeiro ano elevado ao quadrado, $\left(\sum_{b=0}^m q_b b \frac{s_d s_j}{2} \right)^2$. (b) A variância entre as categorias de tamanho de ninhada no número de filhotes fêmea que sobrevivem seu primeiro ano é dada pelo produto da variância do tamanho de ninhada produzido pelas fêmeas

adultas, σ_b^2 , pela sobrevivência dos filhotes durante o seu primeiro ano de vida dividido por dois (devido à suposição de que a razão sexual no nascimento é igual a 1:1), $\left(\frac{s_d s_j}{2}\right)^2$, ponderada pela sobrevivência das fêmeas durante o período de dependência, s_r . (c) A variância dentro das categorias de tamanho de ninhada no número de filhotes fêmea que sobrevivem seu primeiro ano é dada pelo produto da variância da sobrevivência dos filhotes durante o seu primeiro ano de vida dividido por dois, $\frac{s_d s_j}{2} \left(1 - \frac{s_d s_j}{2}\right)$, pelo tamanho médio das ninhadas produzidas pelas fêmeas, $\sum_{b=0}^m q_b b$, ponderada pela sobrevivência das fêmeas durante o período de dependência, s_r . (d) A variância entre e dentro das categorias de tamanho de ninhada produzida pelas fêmeas adultas que morrem durante o período de dependência é igual a zero porque nesse caso toda a sua prole morre. A variância total do número de filhotes fêmea que sobrevivem o seu primeiro ano é dada pela soma de todos os componentes acima.

A estocasticidade ambiental não foi incorporada ao modelo devido à curta série de tempo de estimativas de abundância populacional disponível para se obter a estimativa da variância ambiental. Assim, a influência de fatores ambientais na dinâmica de *G. microtarsus* foi incorporada ao modelo em termos da ocorrência de queimadas (catástrofes) no remanescente de cerrado estudado, que é dividido em três fragmentos menores por estradas de terra que funcionam como obstáculos a propagação do fogo. Os três fragmentos são desiguais em tamanho, sendo que um ocupa 54% da área total do remanescente de cerrado e os outros dois ocupam 30% e 16%. A probabilidade de ocorrência de queimadas em um dado intervalo de tempo de uma simulação do modelo foi suposta ser igual a 0,05. No início de cada intervalo de tempo, um número aleatório foi gerado de uma distribuição uniforme entre 0 e 1. Se o número gerado fosse menor ou igual a 0,05, então um evento de queimada ocorria na área de cerrado. Caso houvesse a ocorrência de queimada, esta atingia apenas um fragmento. A probabilidade de a queimada ocorrer em um dos três fragmentos foi suposta ser igual entre os fragmentos (0,33), e o fogo foi suposto queimar todo o fragmento atingido e não se espalhar para outro fragmento devido à presença das estradas. Como consequência do evento de queimada, a capacidade de suporte da área de cerrado, K , foi reduzida pela mesma proporção da área do fragmento queimado no intervalo de tempo em que o fogo ocorreu. Após a queimada, a capacidade de suporte foi re-estabelecida a uma taxa constante até ser totalmente re-estabelecida no sexto intervalo de tempo, visto que altas

densidades de *G. microtarsus* somente ocorrem em áreas de cerrado queimadas há mais de seis anos (Briani *et al.* 2004).

Devido à escassez de dados sobre a sobrevivência de pequenos mamíferos, especialmente marsupiais, em um evento de queimada no cerrado, três cenários foram simulados: (1) todos os indivíduos presentes no fragmento queimado morrem; (2) metade dos indivíduos presentes no fragmento queimado morrem; (3) todos os indivíduos presentes no fragmento queimado sobrevivem. A simulação desses cenários foi baseada na suposição de que os indivíduos estão distribuídos homogeneamente por toda a área de cerrado de forma que o tamanho populacional total nos cenários (1) e (2) era reduzido proporcionalmente à área do fragmento queimado. Tanto para o caso em que o modelo não inclui a ocorrência de queimadas quanto para cada um dos cenários em que as queimadas ocorrem, foram realizadas 1.000 simulações com 100 intervalos de tempo cada uma. A *quasi-extinção* da população de *G. microtarsus* ocorreu quando o tamanho populacional em um dado intervalo de tempo decresceu a um valor menor ou igual a 100 indivíduos. Este valor foi arbitrariamente definido como um limite inferior abaixo do qual a população pode decrescer rapidamente à extinção total devido a efeitos genéticos e de Allee (Lande 1998; Lande *et al.* 2003; Morris & Doak 2002). As probabilidades de *quasi-extinção* e extinção em cada um dos cenários foram estimadas pela porcentagem de simulações, do total de 1.000, em que o tamanho populacional decresceu a um valor menor ou igual a 100 indivíduos pelo menos uma vez e a um valor igual a

zero, respectivamente. Todas as simulações foram iniciadas com um tamanho populacional igual a 358 fêmeas, pois este foi o valor da estimativa obtida no último ano de trabalho de campo (Tabela 2.2). O programa desenvolvido para a realização dessas simulações foi escrito em MATLAB (The Mathworks, Inc.).

3. RESULTADOS

3.1. Taxa multiplicativa de crescimento e coeficientes de sensibilidade. – A taxa multiplicativa média de crescimento da população de *G. microtarsus*, estimada a partir das médias ponderadas das estimativas dos parâmetros s_r , s_d , s_j , s_a e \bar{b} , foi igual a 1,156 indivíduos·ano⁻¹. O erro padrão, estimado como a raiz quadrada da variância dada pela equação (4), foi igual a $\pm 0,377$ e o intervalo de confiança de 95% foi igual a $0,417 \leq \lambda \leq 1,895$. Os coeficientes de sensibilidade de λ com relação aos parâmetros demográficos são apresentados na Tabela 2.1. A taxa multiplicativa de crescimento da população de *G. microtarsus* é mais sensível à mudanças nas taxas de sobrevivência dos filhotes entre o final do período de dependência da fêmea até completarem um ano de idade, s_j , e menos sensível à mudanças no tamanho de ninhada, b .

3.2. *Taxa multiplicativa máxima de crescimento, capacidade de suporte e variância demográfica.*—O logaritmo da taxa multiplicativa máxima de crescimento estimada através dos dados do marsupial *T. elegans* foi igual a 0,786 (logo a taxa multiplicativa máxima de crescimento de *T. elegans* foi igual a 2,195 indivíduos.ano⁻¹). Utilizando esse valor para fixar o intercepto da reta obtida por uma regressão linear entre as estimativas do tamanho populacional das fêmeas de *G. microtarsus*, N , e o logaritmo das estimativas da taxa multiplicativa de crescimento, $\log(\lambda)$, obtidas para cada ano do período de estudo (Tabela 2.2), foi estimada uma capacidade de suporte, K , igual a 436 fêmeas de *G. microtarsus* ($\log(\lambda) = -0,0018N + 0,786$). A variância demográfica em cada ano do período de estudo também é apresentada na Tabela 2.2. A média ponderada da variância demográfica foi igual a 1,188 e esse valor foi utilizado nas simulações de dinâmica populacional estocástica descritas abaixo.

Tabela 2.2. Estimativas da taxa multiplicativa de crescimento (λ), tamanho populacional (N) e variância demográfica (σ_d^2) em cada um dos anos do período de estudo.

Ano	λ	N	σ_d^2
2000	0,946	467	0,944
2001	0,742	485	1,224
2002	1,517	358	1,308

3.3. *Simulações do modelo estocástico de dinâmica populacional.* – A Figura 2.2a apresenta um exemplo de uma simulação da dinâmica estocástica da população de *G. microtarsus* ao longo de 100 anos sem a ocorrência de queimadas, ou seja, toda a variação no tamanho populacional apresentada nessa simulação é devida exclusivamente à estocasticidade demográfica. Em 1.000 simulações desse modelo que incorpora apenas a estocasticidade demográfica, o tamanho da população em 100 anos variou entre 320 e 540 indivíduos. As Figuras 2.2b, c e d apresentam um exemplo de uma simulação da dinâmica estocástica da população de *G. microtarsus* ao longo de 100 anos com a ocorrência de queimadas nos cenários em que todos os indivíduos presentes no fragmento queimado morrem (Figura 2.2b), metade dos indivíduos presentes no fragmento queimado morrem (Figura 2.2c) e todos os indivíduos presentes no fragmento queimado sobrevivem (Figura 2.2d). Em todos esses três cenários, há uma maior variação no tamanho populacional ao longo dos 100 anos que no caso em que somente a estocasticidade demográfica é incorporada ao modelo (Figura 2.2).

As simulações dos modelos que incorporam a ocorrência de queimadas mostram que quanto maior o número de indivíduos que sobrevivem à ocorrência do fogo, maior é a amplitude de variação no tamanho populacional ao longo do tempo (Figura 2.2b, c e d). Essa maior amplitude de variação no tamanho populacional, por conseguinte, resulta em maiores probabilidades de *quasi*-extinção e extinção quanto maior o número de indivíduos que sobrevivem ao fogo. A probabilidade de *quasi*-extinção nos

cenários em que todos os indivíduos presentes no fragmento queimado morrem, metade dos indivíduos presentes no fragmento queimado morrem e todos os indivíduos presentes no fragmento queimado sobrevivem foram estimadas como 0%, 55% e 70%, respectivamente. Eventos de extinção ocorrem com probabilidade estimada igual a 0,4% e 68% nos cenários em que metade dos indivíduos presentes no fragmento queimado morrem e em que todos os indivíduos presentes no fragmento queimado sobrevivem, respectivamente.

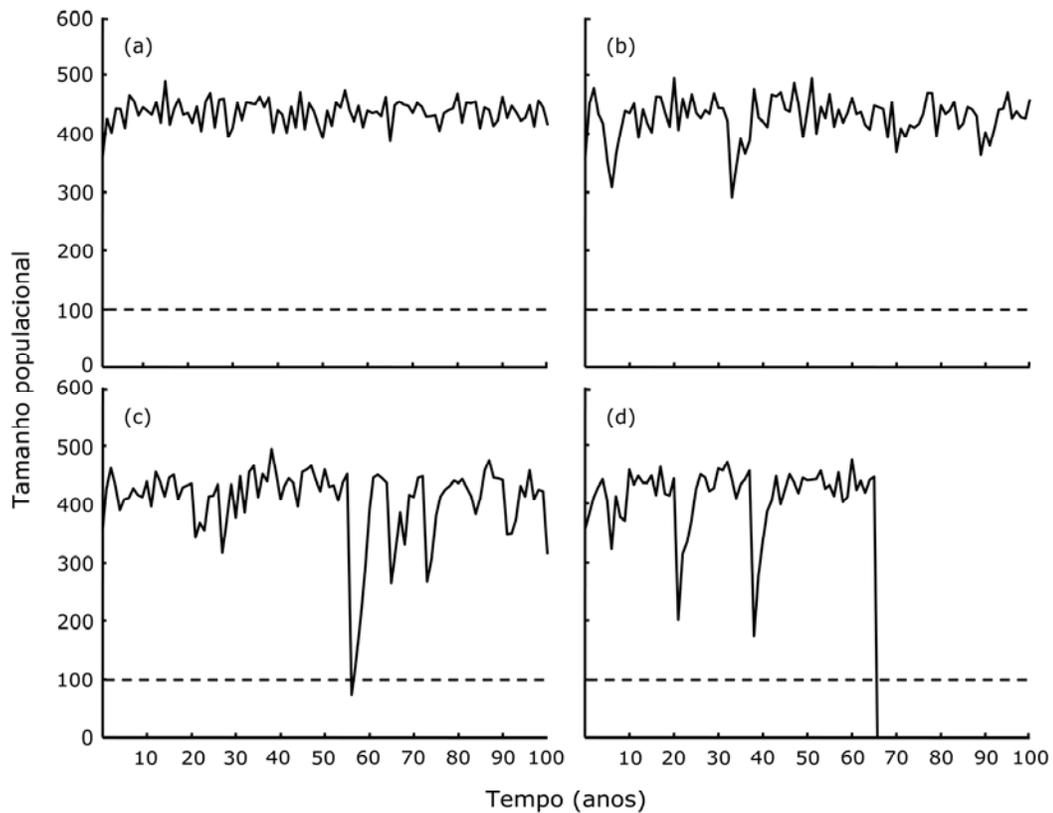


Figura 2.2. Exemplo de uma simulação da dinâmica populacional estocástica de *Gracilinanus microtarsus* no caso em que o modelo incorpora apenas a estocasticidade demográfica (a) e nos casos em que o modelo também incorpora a ocorrência de queimadas como eventos catastróficos para a população (b, c e d). Em (b), todos os indivíduos presentes no fragmento de cerradão queimado morrem, em (c) metade dos indivíduos presentes no fragmento de cerradão queimado morrem e em (d) todos os indivíduos presentes no fragmento de cerradão queimado sobrevivem.

4. DISCUSSÃO

A estimativa da média da taxa multiplicativa de crescimento obtida nesse estudo ($\lambda = 1,156$ indivíduos.ano⁻¹) sugere que a população de *G. microtarsus* cresceu em média 15,6% ao ano durante o período de estudo. Todavia, a estimativa relativamente alta do erro padrão ($\pm 0,377$) não permite excluir a possibilidade de a população de *G. microtarsus* estar em equilíbrio porque o intervalo de confiança de 95% da estimativa da taxa multiplicativa de crescimento ($0,417 \leq \lambda \leq 1,895$) inclui o valor 1,000. Essa estimativa relativamente ampla do intervalo de confiança resulta da imprecisão das estimativas obtidas dos parâmetros demográficos s_r , s_j e s_a , devido ao pequeno tamanho amostral, e da alta sensibilidade da taxa multiplicativa de crescimento a mudanças nesses parâmetros (veja equação 4 e Tabela 2.1).

Os coeficientes de sensibilidade calculados permitiram identificar os parâmetros de sobrevivência como os que possuem maior influência na taxa multiplicativa de crescimento de *G. microtarsus*, em especial os parâmetros de sobrevivência dos filhotes. Entre os parâmetros de sobrevivência dos filhotes, o que possui maior influência na taxa multiplicativa de crescimento é a sobrevivência entre o final do período de dependência das fêmeas adultas até o final do primeiro ano de vida, s_j (Tabela 2.1). Essa alta sensibilidade da taxa multiplicativa de crescimento à sobrevivência dos filhotes demonstra a importância do período reprodutivo de *G. microtarsus* estar associado à

estação quente-úmida do cerrado (Martins *et al.* 2006a) — estação em que há maior abundância de insetos nesse ambiente (Pinheiro *et al.* 2002; V. Bonato, dados não-publicados), gerando as condições ideais em termos da disponibilidade de alimento para a sobrevivência dos filhotes dessa espécie predominantemente insetívora (Martins & Bonato 2004; Martins *et al.* 2006a,c). Além disso, visto que a sobrevivência dos filhotes apresenta uma grande influência na taxa multiplicativa de crescimento e dado que a sobrevivência desses potencialmente depende da disponibilidade de alimento durante o período de dependência das fêmeas adultas e após o desmame, então é possível que a dinâmica populacional de *G. microtarsus* seja predominantemente determinada pela disponibilidade de alimento (Berryman 1999).

A estimativa média da variância demográfica ($\sigma_d^2 = 1,188$) obtida para a população de *G. microtarsus* estudada apresentou um valor relativamente alto quando comparada às estimativas obtidas para outros mamíferos, que apresentam valores entre 0,100 e 1,000 (Lande *et al.* 2003). Essa alta variância demográfica possivelmente resulta de uma alta variação na mortalidade dos indivíduos, bem como no número de filhotes que são produzidos pelas fêmeas de *G. microtarsus* (R. Lande, com. pessoal). Como consequência dessa alta variância demográfica, a estocasticidade demográfica deve ter uma grande influência no tamanho populacional de *G. microtarsus* ao longo do tempo, mesmo em populações de tamanho intermediário a grande, como

verificado na simulação do modelo que incorpora apenas estocasticidade demográfica (Figura 2.2a).

A amplitude de variação no tamanho da população de *G. microtarsus* estudada deve ser, todavia, maior que a obtida na simulação do modelo estocástico porque nesse modelo não foi incorporada a influência da estocasticidade ambiental — fator este que influencia a sobrevivência e fecundidade dos indivíduos de uma população de maneira semelhante e que predomina sobre a estocasticidade demográfica em populações de tamanho intermediário a grande (Engen *et al.* 1998; Lande 1993; Lande *et al.* 2003; Morris & Doak 2002). Exemplos de fatores ambientais potencialmente influenciando a sobrevivência e fecundidade dos indivíduos da população de *G. microtarsus* incluem a disponibilidade de alimento (Martins *et al.* 2006a; veja também discussão acima) e parasitas, como uma espécie de mosca causadora de míiase furuncular, já observada parasitando os jovens dessa espécie (F. R. Fernandes & L. Dominici, com. pessoal). Portanto, embora a variância ambiental não tenha sido estimada e incorporada ao modelo estocástico, é provável que a estocasticidade ambiental associada à alta estocasticidade demográfica possa levar a população de *G. microtarsus* a decrescer a valores iguais ou menores que 100 indivíduos (*quasi*-extinção) nos próximos 100 anos, mesmo na ausência de eventos de queimada no cerrado.

A simulação dos eventos de queimada no cerrado incorporados ao modelo estocástico mostrou que a probabilidade de *quasi*-extinção da população de *G. microtarsus*, bem como de extinção, nos próximos 100 anos

aumenta quanto maior é o número de indivíduos que sobrevivem ao fogo. Esse resultado, aparentemente contraditório, é facilmente explicado pela dinâmica determinística da população (Case 2000; Gotelli 1998; Lande *et al.* 2003). Em todos os três cenários simulados (que diferem pela quantidade de indivíduos que sobrevivem ao fogo), a capacidade de suporte do remanescente de cerradão é descrescida pela porcentagem do fragmento queimado. Assim, nos cenários em que metade dos indivíduos presentes no fragmento queimado sobrevive ao fogo e em que todos os indivíduos presentes no fragmento queimado sobrevivem ao fogo, o tamanho populacional será bem maior que a capacidade de suporte após a queimada, resultando em um decréscimo acentuado no tamanho da população (*undershoot*; Case 2000; Gotelli 1998; Lande *et al.* 2003). Esse fenômeno determinístico é facilmente compreendido através da equação (8). Pode-se verificar por essa equação que se o tamanho populacional no tempo t , N_t , for muito maior que a capacidade de suporte, K , então o termo entre colchetes será negativo (mais negativo quanto maior for N em relação a K) e, por conseguinte, o tamanho populacional no tempo $t+1$ será menor que no tempo t .

Para concluir, a imprecisão das estimativas da taxa multiplicativa de crescimento obtidas nesse estudo demonstra a necessidade de se obter mais dados que permitam gerar estimativas acuradas e precisas dos parâmetros demográficos de *G. microtarsus*, em especial dos parâmetros de sobrevivência, que apresentam maior influência sobre a taxa multiplicativa de crescimento

dessa espécie (Tabela 2.1). Os coeficientes de sensibilidade obtidos também sugerem que medidas de manejo visando a conservação dessa espécie deverão se concentrar em aumentar as taxas de sobrevivência de *G. microtarsus*, especialmente a taxa de sobrevivência das fêmeas adultas durante o período de dependência dos filhotes e a taxa de sobrevivência dos filhotes durante o período de dependência e após o desmame. As simulações do modelo estocástico de dinâmica populacional mostraram que só há probabilidade de *quasi*-extinção e de extinção da população de *G. microtarsus* nos próximos 100 anos se houver a ocorrência de queimadas e se uma grande parcela da população presente no fragmento queimado sobreviver. Todavia, é possível que a estocasticidade ambiental associada à estocasticidade demográfica possa causar a *quasi*-extinção ou a extinção dessa população nos próximos 100 anos, mesmo na ausência de queimadas. Para avaliar essa possibilidade e quantificar a probabilidade de *quasi*-extinção e de extinção da população de *G. microtarsus* no cerradão em função da estocasticidade ambiental serão necessários estudos a longo prazo.

Capítulo 3

DIETA DE *GRACILINANUS MICROTARSUS*: PADRÕES DE USO DO RECURSO ALIMENTAR E VARIAÇÃO INTRAPOPULACIONAL

Resumo. – A dieta de *Gracilinanus microtarsus* foi estudada no cerradão de Américo Brasiliense através da análise de fezes amostradas de indivíduos adultos. Insetos, aranhas, caramujos e frutos foram detectados nas fezes de *G. microtarsus*, com os insetos, particularmente cupins, besouros e formigas, sendo o recurso alimentar mais freqüentemente detectado. Esses recursos alimentares foram consumidos em proporção às suas abundâncias relativas no cerrado, sugerindo que *G. microtarsus* é um forrageador oportunista que se alimenta principalmente de insetos. A análise dos dados através de modelos lineares generalizados mostrou que o sexo, a estação e o recurso alimentar, bem como interações entre o sexo e a estação e entre a estação e os recursos alimentares, influenciam significativamente o número de itens alimentares detectados nas fezes. Os machos consumiram mais itens alimentares que as fêmeas nas estações quente-úmida e fria-seca. Machos também apresentaram uma amplitude de nicho maior que as fêmeas em ambas as estações, embora a diferença tenha sido significativa apenas durante a estação fria-seca. Tais diferenças observadas entre as dietas de machos e fêmeas podem estar relacionadas a diferentes necessidades energéticas associadas à diferença no tamanho corporal e à reprodução.

1. INTRODUÇÃO

A dieta de uma espécie é o resultado de interações complexas entre fatores endógenos e exógenos (*e.g.* Begg *et al.* 2003; McDonald *et al.* 2000; Van Horne *et al.* 1998; York *et al.* 2002) e o conhecimento da dieta tem uma importância fundamental na compreensão da biologia de qualquer espécie nas escalas individuais e populacionais, além de ter importantes implicações ecológicas, evolutivas e conservacionistas (Bolnick *et al.* 2003; Carr & McDonald 1986; Svanbäck & Persson 2004; Tebbich *et al.* 2004). Assim como em outros fenômenos de interesse ecológico ou evolutivo (Levin & Pacala 1997; Rice 2004), o estudo da dieta é a descrição de padrões e a quantificação da variação no consumo de alimento, bem como a busca pelas causas de variação entre os fatores endógenos, como o sexo, a idade e os morfotipos (Bolnick *et al.* 2003), e os fatores exógenos, como a estação do ano e o tipo de recurso alimentar (*e.g.* Agosta *et al.* 2003; Rubolini *et al.* 2003; Tebbich *et al.* 2004; Van Horne *et al.* 1998). Entretanto, dado que cada espécie percebe o ambiente em escalas espaço-temporais características e interage com a biota através de conjuntos únicos de fenótipos (Levin 1999, 2003; Levin & Pacala 1997), um passo fundamental antes de investigar a emergência de padrão e a variação no consumo de alimento é identificar fatores endógenos e exógenos que potencialmente influenciem o consumo de alimento por uma dada espécie.

A aplicação de tal enfoque ao estudo de dieta exige estatísticas e modelos estatísticos apropriados para caracterizar os padrões de consumo de alimento e a variação intrapopulacional neste consumo como uma função de fatores endógenos e exógenos. A estatística simples, embora útil, de porcentagem de ocorrência (Korschgen 1987) pode ser utilizada para identificar os recursos alimentares mais freqüentemente consumidos por uma dada espécie e tem sido amplamente utilizada para avaliar os padrões de consumo de alimento (*e.g.* Alves-Costa *et al.* 2004; Cáceres *et al.* 2002; Marquard-Petersen 1998; Zielinski & Duncan 2004). Por sua vez, modelos lineares generalizados (Dobson 2002; McCullagh & Nelder 1989) se apresentam como um formalismo estatístico apropriado para o estudo da variação intrapopulacional no consumo de alimento em função de fatores endógenos e exógenos. Além de identificar fatores estatisticamente significativos e a ordem de interação entre os fatores, esse formalismo também permite a interpretação das taxas de variação na quantidade de alimento consumido em termos de razões de taxas entre os níveis de fatores significativos (Dobson 2002; McCullagh & Nelder 1989). Já os índices de amplitude de nicho se apresentam como um formalismo estatístico apropriado para descrever a diversidade de alimento consumido por indivíduos de diferentes classes e, dessa forma, descrever a variação intrapopulacional no nicho alimentar (Krebs 1989; Schoener 1986).

Neste estudo, estas estatísticas e modelos foram utilizados para se investigar a dieta e o nicho alimentar da cuíca *Gracilinanus microtarsus*.

Gracilinanus microtarsus, e as espécies do gênero *Gracilinanus* em geral, têm sido tradicionalmente consideradas onívoras (Emmons & Feer 1997; Hershkovitz 1992; Vieira & Astúa de Moraes 2003), embora essa classificação não seja baseada em estudos detalhados da dieta dessas espécies. Recentemente, um estudo sobre a dieta de *G. microtarsus*, baseado no conteúdo estomacal e intestinal de cinco indivíduos coletados em um fragmento de Floresta Atlântica, revelou que insetos são os itens alimentares mais consumidos por essa espécie (Martins & Bonato 2004). Esse resultado indica que *G. microtarsus* é insetívoro, embora os dados disponíveis sejam muito limitados e, assim, estudos mais detalhados são necessários para entender os padrões de consumo de alimento e variação intrapopulacional na quantidade de alimento consumido e no nicho alimentar.

Diversos fatores endógenos e exógenos podem potencialmente determinar a variação intrapopulacional no consumo de alimento e no nicho alimentar de *G. microtarsus*. O sexo foi identificado como um fator endógeno, pois *G. microtarsus* é sexualmente dimórfico e o dimorfismo sexual em tamanho e seus correlatos, como necessidades energéticas, influenciam de maneira distinta as taxas de consumo de alimento por machos e fêmeas (Schoener 1986; Shine 1989; Bolnick *et al.* 2003). A sazonalidade foi identificada como um fator exógeno, pois a reprodução em *G. microtarsus* é fortemente associada com a estação quente-úmida (Martins *et al.* 2006a; Passamani 2000; Tubelis 2000). A reprodução sazonal pode causar variação temporal nas taxas de consumo de alimentos devido ao potencial aumento

das necessidades energéticas associadas à busca de parceiros sexuais, ao acasalamento e à gravidez e lactação (Gittleman & Thompson 1988; Thompson 1992). Além disto, a temperatura e a precipitação, que podem flutuar sazonalmente nos Cerrados, são os principais determinantes da dinâmica dos recursos alimentares (Batalha & Martins, 2004; Pinheiro *et al.* 2002; V. Bonato, dados não-publicados). Os recursos alimentares, tanto vegetais quanto animais, foram também identificados como um fator exógeno, pois, possivelmente, não estão distribuídos de maneira uniforme no ambiente, aumentando, assim, a complexidade dos padrões espaço-temporais de abundância e de disponibilidade de recursos alimentares (Batalha & Martins, 2004; Pinheiro *et al.* 2002, V. Bonato, dados não-publicados). Tendo identificado esses fatores, a variação intrapopulacional na quantidade de alimento consumido por *G. microtarsus* foi modelada em função do sexo, estação e recurso alimentar, e a variação intrapopulacional no nicho alimentar dessa espécie foi estimada em função do sexo e da estação.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. *Análise da composição da dieta.*--A dieta de *G. microtarsus* foi determinada pela análise de amostras fecais de indivíduos capturados quinzenalmente por duas noites consecutivas entre janeiro e dezembro de 2001, totalizando 46 dias de trabalhos de campo. As fezes foram analisadas no

laboratório sob lupa estereoscópica. Os recursos alimentares encontrados nas fezes foram identificados até o nível de ordem e, quando possível, até o nível de família e gênero usando chaves taxonômicas (Borror *et al.* 1989; Whitaker 1988) ou por comparação direta com coleções de referência de artrópodes e frutos coletados na área de estudo. A estatística de porcentagem de ocorrência foi utilizada para determinar a contribuição de cada recurso alimentar para a dieta de *G. microtarsus*. Essa estatística foi calculada como a frequência relativa de fezes contendo um recurso alimentar em particular (Korschgen 1987).

2.2. *Modelagem estatística da dieta.* – A variação na quantidade de alimento consumido por *G. microtarsus* foi modelada em função do sexo, estação e recurso alimentar. O dado primário usado neste modelo foi o número mínimo de itens alimentares de cada recurso alimentar (e.g., um fruto, dois besouros, três formigas) encontrado nas fezes (Whitaker *et al.* 1996). Dado que este número assume valores discretos, a distribuição de Poisson foi utilizada para aproximar os dados do número de itens alimentares consumidos. Assim, a teoria dos modelos lineares generalizados foi usada para se modelar a variação no número de itens alimentares consumidos como função do sexo, da estação e do recurso alimentar utilizando a regressão de Poisson (Dobson 2002; McCullagh & Nelder 1989).

A regressão de Poisson é escrita como

$$\log(E(\mathbf{y})) = \mathbf{X}^T \boldsymbol{\beta},$$

sendo o logaritmo a função de ligação entre $E(y)$ e uma combinação linear de parâmetros $\mathbf{X}^T \boldsymbol{\beta}$ (Dobson 2002; McCullagh & Nelder 1989). Na equação acima, \mathbf{y} é um vetor de dimensão $n \times 1$ para n observações. y_{ijk} é a quantidade de itens alimentares consumida por um dado indivíduo sendo que i indexa o sexo ($i = 1,2$), j indexa a estação ($j = 1,2$) e k indexa o recurso alimentar ($k = 1, \dots, m$). \mathbf{X}^T é uma matriz de ordem $n \times p$ de variáveis *dummy* e $\boldsymbol{\beta}$ é um vetor de parâmetros $p \times 1$. Dado que a variável resposta tem, por hipótese, distribuição de Poisson sabe-se que $E(\mathbf{y}) = \boldsymbol{\lambda}$ (Rice 1994) e, assim, a estrutura do modelo de regressão é escrita como

$$\log(E(\mathbf{y})) = \beta_0 + \beta_1(x_1) + \beta_2(x_2) + \beta_3(x_3) + \dots + \beta_p(x_p),$$

onde p é o número de variáveis independentes (incluindo todas as interações), os β_i 's são os parâmetros desconhecidos a serem estimados e os x_i 's são as variáveis independentes.

O método de seleção *backward* foi usado para se escolher o melhor modelo (Draper & Smith 1981). Este procedimento começa com o modelo completo que incorpora todos os fatores principais e todas as interações. As variáveis não significativas são excluídas uma de cada vez, reajustando-se o modelo a cada estágio se a significância for menor que o limiar de $\alpha = 0,1$ baseado na estatística χ^2 (Dobson 2002; McCullagh & Nelder 1989). Uma medida de aderência do modelo é a razão (r) entre a estatística de *deviance* (D) e os graus de liberdade. Quanto mais próximo esta razão for de 1, melhor será o ajuste do modelo (Dobson 2002; McCullagh & Nelder 1989).

Um aspecto conveniente do modelo linear generalizado é que as estimativas significativas dos parâmetros para os fatores e para as interações podem ser interpretadas em termos de razões de taxas (Dobson 2002; McCullagh & Nelder 1989). Por exemplo, se β_i é o coeficiente de x_i onde $x_i = 1$ se uma determinada característica está presente ou $x_i = 0$ em caso contrário, então a razão de taxas pode ser calculada como

$$e^{\beta_i} = \frac{E(y|x_i = 1)}{E(y|x_i = 0)}.$$

Se $\beta_i > 0$ / $\beta_i < 0$, e^{β_i} representa, nesse exemplo, quantas vezes um determinado recurso alimentar é mais/menos consumido quando $x_i = 1$ que quando $x_i = 0$. Este procedimento foi usado para avaliar a magnitude de variação nas taxas relativas de consumo de recursos alimentares entre os níveis estatisticamente significativos dos fatores. As análises estatísticas foram feitas com o programa SAS (SAS Institute, Inc. 1989).

2.3. Estimativa da amplitude do nicho alimentar. – Para avaliar a variação na amplitude do nicho alimentar de machos e fêmeas ao longo das estações, a amplitude do nicho alimentar foi estimada para cada trimestre de 2001 (dois correspondentes à estação quente-úmida e dois correspondentes à estação fria-seca) com o índice de diversidade de Shannon-Wiener (Colwell & Futuyma 1971; Krebs 1989)

$$H_{ij} = -\sum_k p_{(ij)k} \log p_{(ij)k},$$

onde H é o índice de diversidade de Shannon-Wiener (amplitude do nicho). $p_{(ij)k}$ é a frequência de ocorrência do recurso alimentar k encontrado nas fezes do sexo i no trimestre j . O índice de Shannon-Wiener pode assumir valores que vão de 0 a ∞ . Para se padronizar o índice em uma escala que vai de 0 a 1, o valor do índice de Shannon-Wiener, H , foi dividido por $\log n$, onde n é o número total de recursos alimentares (Krebs 1989). As estimativas de erro para os índices de amplitude de nicho podem ser obtidas usando-se expansões de séries de Taylor, que são válidas para tamanhos de amostra grande e índices simétricos. Em geral, devido ao pequeno tamanho de amostra e à natureza assimétrica do índice de Shannon-Wiener, a re-amostragem através de *bootstrap* não-paramétrico deve ser utilizada para calcular intervalos de confiança para as estimativas de amplitude do nicho. Portanto, neste estudo foram usadas 10.000 re-amostragens por *bootstrap* não-paramétrico para calcular percentis de 2,5 e 97,5 (Davison & Hinkley 1997; Efron & Tibshirani 1993).

3. RESULTADOS

3.1. *Composição da dieta.* – Um total de 146 fezes (100 de machos e 46 de fêmeas) obtidas de 38 indivíduos de *G. microtarsus* (25 de machos e 13 de fêmeas) foi analisado. Invertebrados (insetos, aranhas e caramujos) e frutos foram encontrados nas fezes, sendo insetos, principalmente os das ordens Isoptera (cupins), Coleoptera (besouros) e Hymenoptera (formigas), os

recursos alimentares mais freqüentes (Tabela 3.1). Nas fezes coletadas na estação úmida-quente ($n = 51$), os besouros (62,7%) foram os itens alimentares mais freqüentes, seguidos pelos cupins (45,1%) e pelas formigas (41,2%), ao passo que nas fezes coletadas na estação fria-seca ($n = 95$), os cupins (70,5%) foram os itens alimentares mais freqüentes, seguidos pelos besouros (47,4%) e pelas formigas (46,3%).

Alguns recursos alimentares encontrados nas 146 amostras fecais coletadas foram identificados até o nível de família dentro da ordem Coleoptera (Curculionidae - 14,4%, Meloidae - 6,8%, Scarabaeidae - 4,8%, Alleculidae - 1,4%, Tenebrionidae - 1,4%, Chrysomelidae - 0,7%, e Elateridae - 0,7%) e até o nível de gênero dentro da ordem Hymenoptera, família Formicidae (*Pachycondyla* - 8,9% e *Odontomachus* - 3,4%). A maioria dos cupins encontrada nas amostras fecais foi identificada como pertencente ao gênero *Syntermes*, baseado na comparação com cupins coletados na área de estudo. Os frutos encontrados nas amostras fecais também foram identificados até o nível de família (Solanaceae - 6,8%, Passifloraceae - 6,2%, Melastomataceae - 2,7%) e até o nível de gênero (veja Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Porcentagem (%) e frequência (*n*) de ocorrência dos recursos alimentares encontrados nas fezes de *Gracilinanus microtarsus* em um fragmento de cerradão do Clube Náutico Araraquara, Américo Brasiliense, São Paulo. Número total de fezes analisadas foi igual a 146.

Recurso alimentar	%	<i>n</i>
Invertebrados		
Insecta		
Isoptera	61,6	90
Coleoptera	52,7	77
Hymenoptera	44,5	65
Lepidoptera	16,4	24
Blattodea	11,0	16
Hemiptera	8,9	13
Orthoptera	8,2	12
Diptera	4,1	6
Psocoptera	2,1	3
Ephemeroptera	1,4	2
Arachnida		
Araneae	10,3	15
Gastropoda		
Pulmonata	2,7	4
Frutos		
Solanum	6,8	10
<i>Passiflora</i>	6,2	9
<i>Miconia</i>	2,7	4

3.2. *Modelagem da dieta.* – Um total de 772 itens alimentares foi encontrado nas fezes dos indivíduos de *G. microtarsus* e o número médio de itens alimentares encontrados por fezes foi de $5,3 \pm 6,4$ DP (mínimo = 1 e máximo = 55). O modelo saturado da regressão de Poisson usado nesse estudo para modelar o número de itens alimentares consumidos por *G. microtarsus* foi uma função do sexo (dois níveis: macho e fêmea), estação (dois níveis: quente-úmida e seca-fria), recurso alimentar (dez níveis: Araneae, Blattodea, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isoptera, Lepidoptera, Orthoptera, e frutos) e todas as interações. As ordens Ephemeroptera, Psocoptera e Pulmonata não foram incluídas no modelo saturado por causa do pequeno número de itens alimentares consumidos (≤ 5). Os três gêneros de frutos encontrados nas fezes foram agrupados no recurso alimentar frutos.

O método de seleção de modelo *backward* aplicado ao modelo saturado gerou um modelo reduzido tendo como fatores significativos o sexo, a estação e o recurso alimentar (com quatro níveis: Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, e Isoptera), e com interações significativas entre o sexo e a estação e entre a estação e o recurso alimentar (para dois níveis do recurso alimentar: Hymenoptera e Isoptera). A aderência do modelo reduzido aos dados avaliada pela estatística de deviança ($D = 1.667,51$; $g.l. = 1.450$) mostrou que o modelo se ajusta bem aos dados, visto que o valor de r ($= 1,15$) foi próximo a 1. As estimativas dos parâmetros do modelo reduzido são apresentadas na Tabela 3.2. O sexo, a estação, e os recursos alimentares

influenciaram, significativamente o número de itens alimentares consumidos por *G. microtarsus* (Tabela 3.2). Interações significativas entre o sexo e a estação e entre a estação e o recurso alimentar também foram detectadas (Tabela 3.2).

Tabela 3.2. Estimativas dos parâmetros para o modelo reduzido do número de itens alimentares consumidos em função do sexo, da estação e do recurso alimentar.

Parâmetro	Estimativa	Erro padrão	g.l.	Qui-quadrado	P
Intercepto	-2,7247	0,1642	1	275,46	< 0,0001
Sexo ^a	0,7400	0,1373	1	29,07	< 0,0001
Estação ^b	0,6560	0,2033	1	10,41	0,0013
Recurso alimentar ^c					
Coleoptera	1,5442	0,1414	1	119,18	< 0,0001
Diptera	-0,9985	0,3894	1	6,58	0,0103
Hymenoptera	1,6940	0,1653	1	105,01	< 0,0001
Isoptera	3,5115	0,1193	1	865,88	< 0,0001
Sexo × Estação	-0,4984	0,2033	1	6,01	0,0142
Estação × Recurso alimentar					
Estação × Hymenoptera	-0,4545	0,2753	1	2,72	0,0988
Estação × Isoptera	-1,2004	0,1909	1	39,55	< 0,0001

^aEstimativa do parâmetro em referência às fêmeas.

^bEstimativa do parâmetro em referência à estação fria-seca.

^cEstimativa do parâmetro em referência aos recursos alimentares Blattodea, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera, Araneae e Frutos.

As razões de taxas entre os sexos foram calculadas para avaliar a magnitude da diferença no consumo de itens alimentares entre os machos e as fêmeas. Dado que houve um efeito significativo da interação entre o sexo e a estação, as estimativas dos parâmetros para o sexo e a estação e suas interações foram usadas para calcular as razões de taxas entre os sexos dentro de cada estação. O consumo de itens alimentares pelos machos foi maior que o das fêmeas nas estações quente-úmida e fria-seca (em média, 1,3 e 2,1 vezes maior para os machos em relação às fêmeas nas estações quente-úmida e fria-seca, respectivamente). Dado que não houve interação significativa entre o sexo e o recurso alimentar no modelo reduzido, cada um dos recursos alimentares consumidos teve a mesma razão de taxa entre os machos e as fêmeas em cada estação (*i.e.* 1,3 e 2,1 vezes maior para os machos em relação às fêmeas nas estações quente-úmida e fria-seca, respectivamente).

As razões de taxas entre as estações também foram calculadas para avaliar a magnitude da diferença no consumo de itens alimentares entre as estações quente-úmida e fria-seca. Dado que houve um efeito significativo da interação entre o sexo e a estação, as estimativas dos parâmetros para o sexo e a estação e suas interações foram usadas para calcular as razões de taxas entre as estações dentro de cada sexo. Além disso, dado que também houve um efeito significativo da interação entre a estação e o recurso alimentar, as razões de taxas foram calculadas entre as estações dentro de cada sexo para cada um dos níveis de recurso alimentar significativo, *viz.*, Coleoptera (besouros), Diptera (dípteros), Hymenoptera (formigas) e Isoptera (cupins).

Para esses recursos alimentares significativos no modelo reduzido, os machos e as fêmeas consumiram itens alimentares em diferentes taxas entre as estações quente-úmida e fria-seca. Entretanto, as taxas relativas de consumo de itens alimentares foram diferentes para cada um dos recursos alimentares.

O consumo de cupins pelos machos e pelas fêmeas foi maior na estação fria-seca que na estação quente-úmida, embora os machos e as fêmeas tenham diferido no consumo desse recurso alimentar. O consumo de cupins pelos machos foi em média 2,8 vezes maior na estação fria-seca que na estação quente-úmida, enquanto o consumo de cupins pelas fêmeas foi em média 1,7 vezes maior na estação fria-seca que na estação quente-úmida. Por outro lado, tanto o consumo de besouros quanto o de dípteros pelos machos e pelas fêmeas foi maior na estação quente-úmida que na estação fria-seca, embora novamente os machos e as fêmeas tenham diferido no consumo desses recursos alimentares. Em média, tanto o consumo de besouros quanto o de mosquitos pelos machos foi 1,2 vezes maior na estação quente-úmida que na estação fria-seca, enquanto tanto o consumo de besouros quanto o de mosquitos pelas fêmeas foi em média 1,9 vezes maior na estação quente-úmida que na estação fria-seca. Com relação às formigas, foi observada uma tendência diferente de consumo entre os machos e as fêmeas nas duas estações. Enquanto os machos consumiram mais formigas na estação fria-seca que na estação quente-úmida (razão de taxa igual a 1,3), as fêmeas consumiram mais formigas na estação quente-úmida que na estação fria-seca (razão de taxa igual a 1,2).

3.3. *Amplitude do nicho alimentar.* – Os machos e as fêmeas apresentaram tendências opostas de variação sazonal na amplitude do nicho alimentar como estimado pelo índice padronizado de Shannon-Wiener e pelas reamostragens por *bootstrap* não-paramétrico (Figura 3.1). Os machos apresentaram um aumento na média da amplitude do nicho alimentar nos trimestres correspondentes à estação fria-seca, enquanto as fêmeas apresentaram uma diminuição na média da amplitude do nicho alimentar nos trimestres correspondentes a essa mesma estação (Figura 3.1). Embora as diferenças nas amplitudes de nicho alimentar resultantes da variação observada ao longo dos trimestres não sejam significativamente diferentes dentro de cada sexo, as tendências opostas de variação na amplitude de nicho alimentar de machos e fêmeas ao longo dos trimestres resultaram em diferenças significativas nas amplitudes de nicho alimentar entre os sexos nos trimestres correspondentes à estação fria-seca (Figura 3.1).

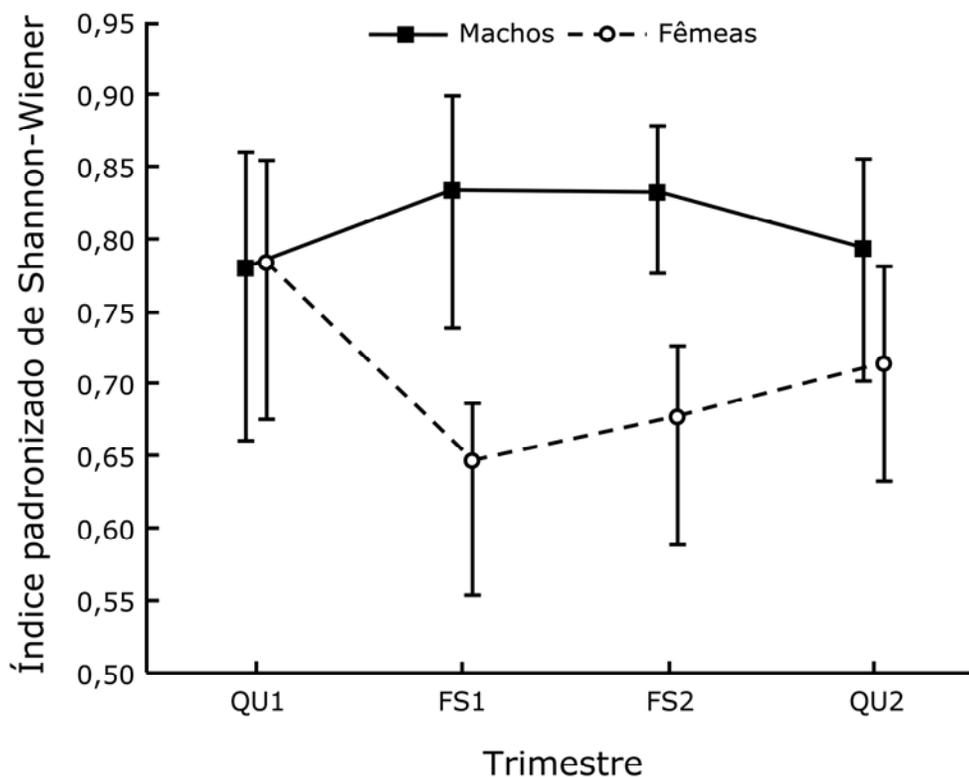


Figura 3.1. Índice padronizado de Shannon-Wiener calculado em cada trimestre do ano de 2001. As barras representam os limites dos intervalos de confiança de 95% (limite inferior: 2,5 e limite superior: 97,5) construídas com as reamostragens por *bootstrap* não-paramétrico. QU1: janeiro a março; QU2: outubro a dezembro; FS1: abril a junho; FS2: julho a setembro.

4. DISCUSSÃO

4.1. *Padrões de consumo do recurso alimentar.* – Os resultados mostraram que a dieta de *G. microtarsus* no fragmento de cerrado estudado foi composta de insetos, aranhas, caramujos e frutos, mas consistiu principalmente de insetos. Essa composição da dieta foi semelhante àquela registrada para essa espécie em um fragmento de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil, que consistiu de insetos, aranhas e caramujos, com insetos novamente sendo o recurso alimentar mais freqüente (Martins & Bonato 2004). Embora *G. microtarsus* seja considerado uma espécie onívora (Emmons & Feer 1997; Hershkovitz 1992; Vieira & Astúa de Moraes 2003), frutos ocorreram em freqüências relativamente baixas nas fezes coletadas no cerrado (presente estudo) e não foram encontradas nas amostras coletadas no fragmento de Floresta Atlântica (Martins & Bonato 2004), embora, nesse caso, isso possa ser atribuído ao pequeno número de amostras coletadas. Os resultados do cerrado, associados com os obtidos na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil, indicam que o consumo de frutos por *G. microtarsus* ocorre em uma freqüência relativamente baixa e que invertebrados, particularmente insetos, são o principal recurso alimentar para essa espécie. Portanto, *G. microtarsus* é uma espécie primariamente insetívora.

A estatística de porcentagem de ocorrência mostrou que os recursos alimentares mais importantes na dieta de *G. microtarsus* foram três taxa de insetos, *viz.*, Isoptera (cupins), Coleoptera (besouros) e Hymenoptera

(formigas). Esses insetos são os mais abundantes nos ambientes fortemente sazonais dos cerrados e compreendem cerca de 70% da abundância de insetos nesse bioma (Pinheiro *et al.* 2002). O consumo de recurso alimentar por *G. microtarsus*, como determinado por este estudo, comparado aos dados de abundância de insetos nos cerrados fornece evidência indireta de que essa espécie consome insetos na proporção de suas abundâncias relativas no ambiente, isto é, *G. microtarsus* se comporta como um forrageador oportunista (MacArthur & Pianka 1966).

Dado que os forrageadores oportunistas normalmente alteram suas dietas em resposta a flutuações na abundância e disponibilidade de recursos alimentares (Pianka 1986; Vieira & Astúa de Moraes 2003), uma evidência adicional de que *G. microtarsus* é um forrageador oportunista foi obtida pela comparação dos dados de porcentagem de ocorrência obtidos nesse estudo com os dados de Pinheiro *et al.* (2002) sobre a abundância sazonal relativa desses insetos nos cerrados. Besouros, que são o recurso alimentar mais freqüentemente encontrados nas fezes de *G. microtarsus* na estação quente-úmida, são também mais abundantes que cupins e formigas ao longo dessa estação nos cerrados (Pinheiro *et al.* 2002). Por outro lado, cupins, que são o recurso alimentar mais freqüentemente encontrados nas fezes de *G. microtarsus* na estação fria-seca, são mais abundantes que besouros e formigas ao longo dessa estação nos cerrados (Pinheiro *et al.* 2002).

4.2. *Variação intrapopulacional no consumo de itens alimentares.* – Os resultados obtidos usando o modelo linear generalizado revelaram que a variação intrapopulacional no número de itens alimentares consumidos por *G. microtarsus* foi atribuída a fatores tais como o sexo, a estação, e o recurso alimentar, bem como a interações entre o sexo e a estação e entre a estação e o recurso alimentar. Esse modelo também permitiu avaliar a magnitude da variação no consumo de itens alimentares entre níveis de fatores significativos e suas interações em termos de razões de taxas. As interações significativas entre os fatores mostram que, de forma a avaliar a variação no consumo de itens alimentares por *G. microtarsus*, cada fator principal não poderia ser levado em consideração sozinho sem também levar em conta o efeito de sua interação com outros fatores (Dobson 2002).

As razões de taxas calculadas entre os sexos dentro de cada estação mostraram que os machos tiveram um consumo de itens alimentares maior que o das fêmeas em ambas as estações, embora o consumo tenha sido ainda maior na estação fria-seca que na estação quente-úmida. Tais diferenças no consumo de itens alimentares entre os machos e as fêmeas podem refletir diferentes necessidades energéticas relacionadas ao tamanho corpóreo, como é o caso com algumas espécies que possuem dimorfismo sexual de tamanho (veja Shine 1989). De fato, é improvável que a quantidade de itens alimentares consumidos por machos e as fêmeas seja igual em uma espécie que possua dimorfismo sexual de tamanho (Shine 1989), como *G. microtarsus*. Todavia, é improvável que o tamanho corpóreo seja responsável pela

variação no consumo de itens alimentares entre os sexos nas duas estações, dado que em ambas as estações os machos são aproximadamente 1,5 vezes mais pesados que as fêmeas (E. G. Martins, obs. pessoal). Tal variação poderia resultar de potenciais mudanças temporais nas necessidades energéticas dos sexos associadas com a reprodução (Gittleman & Thompson 1988; Shine 1989; Thompson 1992), que em *G. microtarsus* é marcadamente sazonal (Martins *et al.* 2006a; Passamani 2000; Tubelis 2000).

Durante a reprodução, os machos nas espécies de mamíferos normalmente têm altos custos energéticos na procura por uma parceira sexual o no acasalamento, enquanto as fêmeas normalmente têm altos custos energéticos durante a gravidez e a lactação (Gittleman & Thompson 1988; Thompson 1992). Em *G. microtarsus*, a procura por parceiras sexuais e o acasalamento provavelmente ocorrem dentro de um período de duas semanas no último mês da estação fria-seca (Martins *et al.* 2006a). Dado que há um aumento acentuado na mortalidade dos machos após o acasalamento (Martins *et al.* 2006b), os machos possivelmente alocam a maior parte do tempo para a procura por parceiras sexuais e para o acasalamento de forma a se reproduzir com sucesso. Portanto, seria esperado que os machos tivessem um aumento no consumo de alimento durante a estação fria-seca (*i.e.* antes da estação reprodutiva) de forma a armazenar reservas de gordura a serem usadas durante a procura por parceiras sexuais e no acasalamento. Os resultados obtidos nesse estudo dão apoio a essa hipótese visto que o

consumo de itens alimentares pelos machos em relação às fêmeas foi maior na estação fria-seca que na estação quente-úmida.

A gravidez em *G. microtarsus* ocorre do final da estação fria-seca até o início da estação quente-úmida, ao passo que a lactação ocorre do início até a metade da estação quente úmida (Martins *et al.* 2006a). Nas fêmeas de pequenos mamíferos, os altos custos energéticos estão associados com a lactação (Thompson 1992) e, assim, seria esperado que as fêmeas de *G. microtarsus* tivessem um aumento no consumo de itens alimentares na estação quente-úmida. Embora o consumo de itens alimentares pelas fêmeas tenha sido menor que a dos machos na estação quente-úmida, a menor magnitude da diferença no consumo de itens alimentares entre os machos e as fêmeas nessa estação indica que as fêmeas de fato tiveram um aumento no consumo de alimento na estação quente-úmida.

Essas considerações são apoiadas pelas razões de taxas calculadas entre as estações dentro de cada sexo para cada recurso alimentar significativo no modelo reduzido. Com relação aos cupins, as razões de taxas mostraram que tanto os machos quanto as fêmeas consumiram uma maior quantidade desse recurso alimentar na estação fria-seca que na estação quente-úmida. Esse resultado não é inesperado visto que o cupim é o recurso alimentar mais abundante nos cerrados na estação fria-seca, tem uma distribuição agregada em ninhos e não possui praticamente nenhum mecanismo de defesa contra predadores, o que faz dele um recurso alimentar fácil de ser encontrado e capturado (Abensperg-Traun & Steven 1997; Pinheiro *et al.* 2002). Mais

importante foi a magnitude da diferença entre as estações para cada sexo, em que a maior diferença entre as estações para os machos indicou um maior aumento no consumo de cupins na estação fria-seca por este sexo.

Além disso, a taxa de consumo de formigas pelos machos também foi maior na estação fria-seca que na estação quente-úmida. As formigas, bem como os cupins, são recursos alimentares muito abundantes nos cerrados e distribuídos de forma agregada e, por isso, podem representar fontes ricas em energia (Abensperg-Traun & Steven 1997; Redford & Dorea 1984). Portanto, além dos machos terem um maior consumo desses recursos alimentares na estação fria-seca, a magnitude da diferença no consumo de itens alimentares entre as estações foi maior para os machos quando comparados às fêmeas. Esse resultado fornece evidência adicional que houve um aumento no consumo de itens alimentares pelos machos na estação fria-seca. Esse aumento pode ter sido associado com o armazenamento de reservas de gordura a serem usados durante a procura por parceiras sexuais e no acasalamento, bem como a obtenção da massa corpórea necessária para disputar parceiras sexuais.

O consumo de besouros e dípteros por ambos os sexos foi maior na estação quente-úmida que na estação fria-seca. Esse resultado também não foi inesperado visto que besouros e formigas são abundantes na estação quente-úmida nos cerrados (Pinheiro *et al.* 2002; V. Bonato, dados não-publicados). Entretanto, a magnitude da diferença entre as estações foi maior

para as fêmeas, indicando um maior aumento no consumo de besouros e mosquitos na estação quente-úmida por este sexo. Além disso, o consumo de formigas pelas fêmeas foi maior na estação quente-úmida que na estação fria-seca, ao contrário do que ocorreu com os machos. Portanto, além de apresentar um maior consumo de besouros, mosquitos e formigas na estação quente-úmida, a magnitude da diferença no consumo desses itens alimentares entre as estações também foi maior para fêmeas quando comparadas aos machos. Esse resultado fornece evidência adicional de um aumento no consumo de itens alimentares pelas fêmeas na estação quente-úmida. Esse aumento foi possivelmente relacionado aos custos energéticos associados com a gravidez e a lactação.

4.3. *Variação intrapopulacional na amplitude do nicho alimentar.* – Os resultados obtidos pelo índice padronizado de Shannon-Wiener e pelas reamostragens por *bootstrap* não-paramétrico mostraram que houve variação intrapopulacional no nicho alimentar de *G. microtarsus*. Os machos apresentaram uma tendência a aumentar a média da amplitude de seu nicho alimentar nos trimestres correspondentes à estação fria-seca, enquanto as fêmeas apresentaram uma tendência a diminuir a média da amplitude de seu nicho alimentar nos trimestres correspondentes a essa mesma estação. Essa tendência oposta de variação no nicho alimentar de machos e fêmeas pode ser atribuída à maior magnitude da diferença no consumo de itens alimentares entre os sexos na estação fria-seca, como revelado pelo modelo

linear generalizado, visto que há uma maior probabilidade de se obter uma dieta mais diversificada (ou seja, uma maior amplitude do nicho alimentar, como observado nos machos nessa estação), quanto maior o número de itens alimentares consumidos. Novamente essas diferenças devem estar relacionadas às mudanças temporais nas necessidades energéticas dos sexos associadas à reprodução.

A teoria de forrageamento ótimo prevê um aumento na amplitude do nicho alimentar sob condição de escassez de alimento (MacArthur & Pianka 1966; Stephens & Krebs 1986), como observado nos machos na estação fria-seca, quando há uma diminuição na abundância de insetos nos cerrados (Pinheiro *et al.* 2002; V. Bonato, dados não-publicados). Todavia, não foi observado um aumento na amplitude do nicho alimentar nessa mesma estação nas fêmeas, como previsto pela teoria de forrageamento ótimo, mas sim uma diminuição acentuada na amplitude do nicho alimentar. Embora essa predição da teoria de forrageamento ótimo seja apoiada por muitos estudos empíricos (veja Gray 1987; Perry & Pianka 1997), algumas discrepâncias entre essa predição e outros estudos empíricos têm chamado a atenção de pesquisadores dessa área (Pyke 1984; Perry & Pianka 1997). Essas discrepâncias têm sido atribuídas à falha de alguns estudos empíricos em satisfazer as premissas subjacentes à teoria de forrageamento ótimo e às dificuldades de se obter testes independentes da maioria dessas premissas (Pyke 1984).

Além disso, tradicionalmente, a teoria de forrageamento ótimo não tem considerado a variabilidade intrapopulacional no comportamento e fisiologia de indivíduos e de diferentes classes de indivíduos, e isso tem limitado a precisão de suas predições (Stephens & Krebs 1986). Assim, as predições dessa teoria têm sido baseadas na premissa de que os indivíduos ou classes de indivíduos dentro de uma população são ecologicamente equivalentes (Bolnick *et al.* 2003; Schoener 1986), isto é, os indivíduos ou classes de indivíduos percebem o ambiente da mesma forma independentemente das restrições impostas por fatores endógenos, como por exemplo o sexo (Schoener 1986). Dessa forma, os resultados da variação na amplitude do nicho alimentar de machos e fêmeas apresentados nesse estudo indicam que a premissa de que as classes de indivíduos dentro de uma população sejam ecologicamente equivalentes é inválida para *G. microtarsus*. Essa diferença entre as classes de indivíduos, *i.e.* entre os sexos, deve ser considerada em estudos futuros envolvendo o nicho alimentar e, de forma mais geral, a ecologia alimentar dessa espécie.

CAPÍTULO 4

EFEITOS DO SEXO E DA ESTAÇÃO SOBRE A VARIAÇÃO INTERINDIVIDUAL NA DIETA DE *GRACILINANUS MICROTARSUS*

Resumo. – A variação interindividual na dieta foi investigada em *Gracilinanus microtarsus*, um marsupial insetívoro cuja dieta é influenciada pelo sexo e estação no cerrado de Américo Brasiliense. Para medir a variação interindividual na dieta, as dietas de indivíduos machos e fêmeas foram comparadas àquelas de suas populações nas estações quente-úmida e fria-seca usando o índice de similaridade proporcional (PS_i). Os valores desse índice variam de 1 (sobreposição completa entre a dieta do indivíduo i e a dieta da população) em direção a zero (baixa sobreposição). Os valores médios de PS_i foram calculados como uma medida do grau de variação interindividual na dieta (quanto maior é o valor da média dos PS_i 's, menor é a variação entre a dieta dos indivíduos). A variação interindividual na dieta entre as fêmeas foi semelhante entre as estações, ao passo que entre os machos a variação decresceu da estação quente-úmida para a estação fria-seca. Os machos provavelmente apresentam uma redução na variação da dieta entre os indivíduos na estação fria-seca devido a restrições ao consumo de alimento geradas por interações entre fatores endógenos (necessidades fisiológicas associadas a altas taxas de crescimento em massa corporal) e exógenos (baixa abundância de alimento).

1. INTRODUÇÃO

A teoria ecológica do nicho, como originalmente formulada, (Hutchinson 1957), é baseada na suposição de que os indivíduos de uma população usam recursos similares e, por conseguinte, podem ser considerados como ecologicamente equivalentes (Bolnick *et al.* 2003). Sob esta perspectiva, o nicho é uma propriedade das populações e pode ser adequadamente caracterizado em termos da média do uso de recursos. Essa simplificação tem sido desafiada por estudos empíricos que mostraram que a variação intrapopulacional no uso de recursos é comum e pode ocorrer pela subdivisão do nicho populacional em diversas escalas de organização, como sexo, idade e morfotipos (*e.g.* Polis 1984; Shine *et al.* 2002; Walls *et al.* 1993). Todavia, os padrões de uso de recursos em uma dada escala de organização frequentemente emergem do comportamento coletivo de grandes conjuntos de indivíduos que apresentam variabilidade característica (Levin 1992). Logo, para populações cuja variação no uso de recursos foi demonstrada ser atribuída a diferenças entre os sexos, as idades ou os morfotipos, uma pergunta fundamental a ser feita é: existe variação interindividual no uso de recursos dentro de algum desses níveis de organização?

Este capítulo investiga a variação interindividual na dieta de *Gracilinanus microtarsus*. No capítulo anterior, foi demonstrado que o sexo e a estação influenciam significativamente o número de itens alimentares consumidos por *G. microtarsus* no cerrado de Américo Brasiliense (veja

também Martins *et al.* 2006c). As análises realizadas mostraram que o consumo de alimento por machos e fêmeas é desproporcionalmente influenciado pela estação, implicando uma forte interação entre o sexo e a estação (Martins *et al.* 2006c). Visto que o sexo e a estação contribuem significativamente para a variação intrapopulacional no consumo de alimento por *G. microtarsus*, o objetivo deste estudo foi investigar a ocorrência de variação interindividual na dieta dentro de cada sexo e se o sexo e a estação influenciam tal variação. Especificamente, as seguintes questões foram investigadas: 1) Existe variação interindividual na dieta de machos e fêmeas? 2) Qual é o grau de variação interindividual na dieta de cada sexo? 3) Os machos e as fêmeas diferem significativamente no grau de variação interindividual na dieta? 4) O grau de variação interindividual na dieta de machos e fêmeas é influenciado pelas estações?

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. *Coleta de dados.* – Os dados de dieta utilizados neste estudo foram obtidos pela análise de amostras fecais de indivíduos capturados quinzenalmente por duas noites consecutivas entre janeiro e dezembro de 2001. A descrição dos procedimentos de coleta e preservação das fezes e identificação dos itens alimentares detectados nas amostras, bem como informações detalhadas sobre a dieta de *G. microtarsus*, podem ser encontradas no **Capítulo 3** (veja também Martins *et al.* 2006c).

2.2. *Análise de dados.* – As dietas de indivíduos machos e fêmeas foram comparadas àquela de suas populações nas estações quente-úmida e fria-seca usando o índice de similaridade proporcional (PS) (Bolnick *et al.* 2002; Feinsinger *et al.* 1981). Essa medida é calculada como:

$$PS_i = 1 - 0.5 \sum_j |p_{ij} - q_j|,$$

onde p_{ij} é a proporção do j -ésimo recurso alimentar na dieta do indivíduo i e q_j é a proporção do j -ésimo recurso alimentar na dieta total da população (Bolnick *et al.* 2002). PS_i assume valores que variam de q_j , para indivíduos que se especializam em um único recurso alimentar, a 1, para indivíduos que consomem recursos alimentares em proporção direta à população como um todo (Bolnick *et al.* 2002).

Médias dos valores de PS_i foram calculadas para machos e fêmeas em cada estação como uma medida que sumariza o grau de variação interindividual na dieta por sexo e estação. Quanto maior é a média dos valores de PS_i , mais similar a dieta dos indivíduos é em relação à população e entre si e, por conseguinte, menor é a variação interindividual na dieta (Bolnick *et al.* 2002). A análise de covariância de dois fatores foi usada para se testar a significância dos efeitos do sexo e da estação, bem como sua interação, sobre a média dos valores de PS_i , de forma a controlar o efeito do número de fezes coletadas por indivíduo sobre a estimativa de PS_i . Comparações par a par entre os valores médios de PS_i por sexo e estação foram feitas usando-se o teste de Tukey. Os

valores de PS_i foram transformados para arco-seno antes das análises (Zar 1999).

3. RESULTADOS

Os valores de PS_i estimados para cada indivíduo de *G. microtarsus* variaram de 0,10 a 0,86. A distribuição das estimativas de PS_i para as fêmeas foi semelhante entre as estações quente-úmida e fria-seca, com a dieta dos indivíduos se assemelhando entre 30 e 70% à dieta populacional das fêmeas em ambas as estações (Figura 4.1). A distribuição das estimativas de PS_i para os machos na estação quente-úmida foi semelhante à das fêmeas, embora a média dos PS_i tenha sido ligeiramente menor. Na estação fria-seca, todavia, a dieta da maioria dos indivíduos se assemelhou entre 50 e 90% à dieta populacional dos machos.

Os valores médios de PS_i foram semelhantes entre as estações para as fêmeas, enquanto para os machos o valor médio de PS_i aumentou da estação quente-úmida para a estação fria-seca (Figura 1). Houve um efeito significativo da interação entre o sexo e a estação ($F_{1,33} = 19,13$; $P = 0,001$) sobre os valores médios de PS_i . O valor médio de PS_i dos machos na estação fria-seca foi significativamente maior que o dos machos na estação quente-úmida (Teste de Tukey: $q = 5,45$, g.l. = 33, $P < 0,001$) e que o das fêmeas nas estações quente-úmida ($q = 1,35$, g.l. = 33, $P = 0,006$) e fria-seca ($q = 1,34$, g.l. =

33, $P = 0,008$). As outras comparações par a par entre os valores médios de PS_i não foram significativas ($P > 0,10$ em todos os casos).

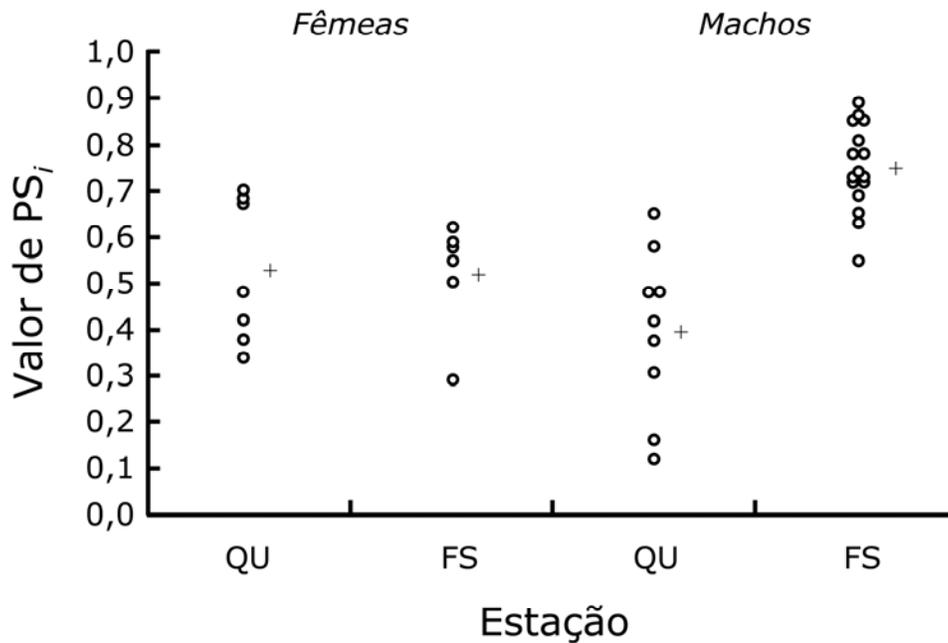


Figura 4.1. Estimativas dos valores de PS_i para os indivíduos de *Gracilinanus microtarsus* por sexo e estação. PS_i mede a sobreposição entre a dieta do indivíduo i e a dieta da população e varia de 1 (sobreposição completa entre a dieta do indivíduo i e a dieta da população) em direção a zero (baixa sobreposição). O sinal positivo indica os valores médios de PS_i , que foram calculados como uma medida do grau de variação interindividual (quanto maior é o valor da média dos PS_i 's, menor é a variação entre a dieta dos indivíduos). QU: estação quente-úmida; FS: estação fria-seca.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram que há variação interindividual na dieta de *G. microtarsus* e que os machos e as fêmeas diferem na escala de tempo durante a qual o grau de variação interindividual (medido como a média dos valores de PS_i) se mantém relativamente constante. Enquanto a média dos valores de PS_i para as fêmeas foram similares entre as estações, o valor médio de PS_i para os machos foi significativamente maior na estação fria-seca que na estação quente-úmida. Esse resultado indica uma maior similaridade entre as dietas dos machos durante a estação fria-seca que durante a estação quente-úmida. Logo, é evidente que o grau de variação interindividual na dieta de *G. microtarsus* no cerrado de Américo Brasiliense foi influenciada por uma interação entre o sexo e a estação.

A maior similaridade entre as dietas dos machos na estação fria-seca resulta do fato dos machos adotarem a estratégia de consumir um alto número de cupins nesta estação (Martins *et al.* 2006c). Tais insetos compõem grande parte da dieta dos machos na estação fria-seca (Figura 4.2), quando a abundância de alimentos para *G. microtarsus* é baixa (Pinheiro *et al.* 2002; V. Bonato, dados não-publicados). O consumo de um alto número de cupins durante condições de escassez de alimento deve ser uma estratégia de forrageamento que maximiza o consumo de energia pelos machos durante a estação fria-seca, visto que cupins representam um recurso alimentar agregado de alto valor e que é fácil de encontrar e capturar (Redford & Dorea,

1984; Abensperg-Traun & Steven 1997). Portanto, o uso da estratégia de consumir grandes quantidades de cupim durante a estação fria-seca deve permitir aos machos maximizar o consumo de energia, o que ajuda a explicar as altas taxas de crescimento em massa corpórea apresentado por esses indivíduos durante os três últimos meses dessa estação (E. G. Martins, dados não-publicados).

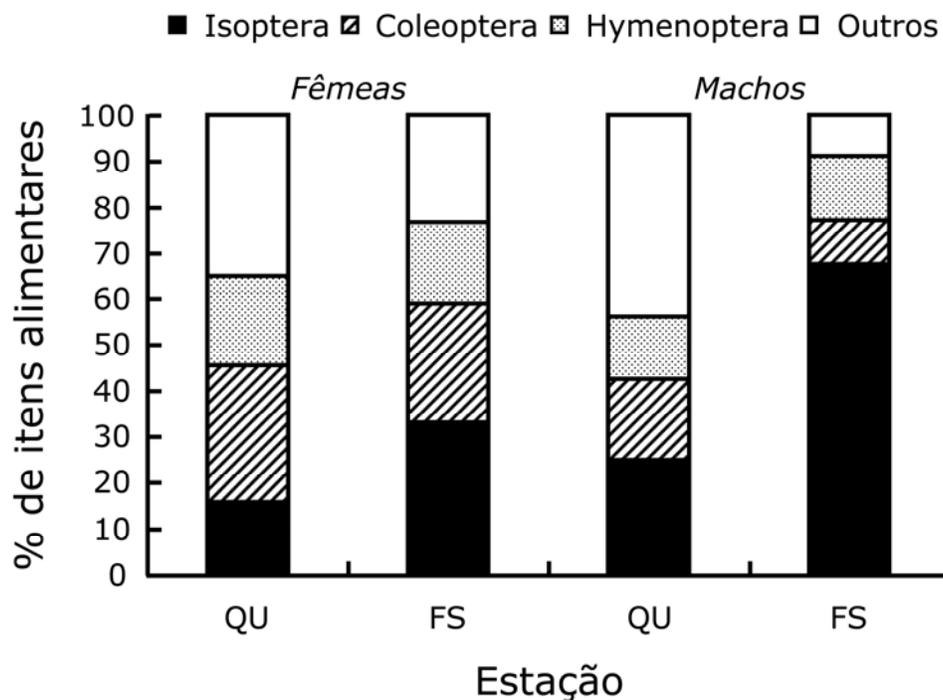


Figura 4.2. Porcentagem do número de itens alimentares das categorias de presa detectadas nas fezes de machos e fêmeas de *Gracilinanus microtarsus* nas estações quente-úmida e fria-seca. Note a grande contribuição de cupins (Isoptera) para a dieta de machos na estação fria-seca. A categoria Outros inclui: Araneae, Blattodea, Diptera, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera, e frutos (*Miconia*, *Passiflora*, e *Solanum*). QU: estação quente-úmida; FS: estação fria-seca.

A obtenção de uma grande massa corporal pelos machos de *G. microtarsus* deve ser importante para que os indivíduos sejam bem sucedidos na competição por fêmeas durante o curto período de acasalamento que ocorre no fim da estação fria-seca (Martins *et al.* 2006a). Logo após o início do período de reprodutivo, os machos sofrem altas taxas de mortalidade que são potencialmente causadas pelos efeitos negativos do estresse gerado por interações agressivas entre os machos que estão competindo por parceiras sexuais (Boonstra 2005; Martins *et al.* 2006b). Isso sugere que a obtenção de uma grande massa corporal deve ser importante para os machos se reproduzirem com sucesso. Além disso, o aumento na massa corporal pode também estar associado com o armazenamento de reservas de gordura, permitindo aos machos suprir suas necessidades energéticas associadas com a procura por fêmeas e o acasalamento (Gittleman & Thompson 1988; Martins *et al.* 2006a).

Os resultados apresentados nesse estudo mostram que os machos interagem com o ambiente durante a estação fria-seca de maneira diferente de como as fêmeas interagem, de tal forma que o resultado dessa interação é uma redução na variação interindividual na dieta dos machos. Tal redução na variação interindividual na dieta dos machos é possivelmente determinada por restrições ao consumo de alimento geradas por fortes interações entre fatores endógenos (necessidades fisiológicas associadas com altas taxas de crescimento em massa corporal) e exógenos (baixa abundância de alimento).

Conclusões Gerais

Os resultados apresentados nesta tese nos permitiram posicionar *Gracilinanus microtarsus* em duas dimensões ecológicas, *viz.*, a estratégia reprodutiva e a dieta. No primeiro caso, nós mostramos que *G. microtarsus* é um semélparo parcial, com os machos sofrendo altas taxas de mortalidade após o início do período reprodutivo. No segundo caso, nós mostramos que *G. microtarsus* é uma espécie principalmente insetívora e cuja dieta é significativamente influenciada pelo sexo, estação e recurso alimentar, bem como diversas interações entre esses fatores. Além disso, encontramos evidência de variação interindividual na dieta e que essa variação também é influenciada pelo sexo e pela estação. Logo, é evidente que estudos futuros deverão levar em consideração diferenças individuais e entre classes de indivíduos (sexos) na descrição da dinâmica populacional de *G. microtarsus*.

Literatura Citada

- Abensperg-Traun, M. & D. Steven. 1997. Ant- and termite-eating in Australian mammals and lizards: a comparison. *Australian Journal of Ecology (Austral Ecology)*, 22: 9-17.
- Akçakaya. H. R., M. A. Burgman & L. R. Ginzburg. 1999. *Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS® Ecolab 2.0*. Applied Biomathematics, Setauket.
- Agosta, S. J., D. Morton & K. M. Kuhn. 2003. Feeding ecology of the bat *Eptesicus fuscus*: 'preferred' prey abundance as one factor influencing prey selection and diet breadth. *Journal of Zoology (London)*, 260: 169-177.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Slatkin. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytical method. *Oikos*, 68: 273-282.
- Alves-Costa, C. P., G. A. B. da Fonseca & C. Christófaró. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 85: 478-482.
- Batalha, M. A. & F. R. Martins. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany*, 52: 149-161.
- Begg, C. M., K. S. Begg, J. T. Du Toit & M. G. L. Mills. 2003. Sexual and seasonal variation in the diet and foraging behavior of a sexually size

- dimorphic carnivore, the honey badger (*Mellivora capensis*). *Journal of Zoology (London)*, 260: 301-316.
- Berryman, A. A. 1999. *Principles of population dynamics and their application*. Stanley Thornes, Cheltenham.
- Bolnick, D. I., L. H. Yang, J. A. Fordyce, J. M. Davis & R. Svanback. 2002. Measuring individual level resource specialization. *Ecology*, 83: 2936-2941.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulseley & M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161: 1-28.
- Boonstra, R. 2005. Equipped for life: the adaptive role of the stress axis in male mammals. *Journal of Mammalogy*, 86: 236-247.
- Boonstra, R. & P. T. Boag. 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones. *Journal of Animal Ecology*, 61: 339-352.
- Boonstra, R., C. J. McColl & T. J. Karels. 2001. Reproduction at all costs: the adaptive stress response of male arctic ground squirrels. *Ecology*, 82: 1930-1946.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn & N. F. Johnson. 1989. *An introduction to the study of insects*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Bowler, D. E. & T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behavior to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80: 205-225.

- Bradley, A. J. 1997. Reproduction and life history in the red-tailed phascogale, *Phascogale calura* (Marsupialia: Dasyuridae): the adaptive stress senescence hypothesis. *Journal of Zoology (London)*, 241: 739-755.
- Bradley, A. J. 2003. Stress, hormones and mortality in small carnivorous marsupials. Pp. 250-263 in *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials* (M. Jones, C. Dickman & M. Archer, eds.). CSIRO Publishing, Melbourne.
- Braithwaite, R. W. & A. K. Lee. 1979. A mammalian example of semelparity. *The American Naturalist*, 113: 151-155.
- Briani, D. C., A. R. T. Palma, E. M. Vieira & R. P. B. Henriques. 2004. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1023-1037.
- Buckland, S. T., K. P. Burnham & N. H. Augustin. 1997. Model selection: an integral part of inference. *Biometrics*, 53: 603-618.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 1998. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Cáceres, N. C., I. R. Ghizoni & M. E. Graipel. 2002. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia*, 66: 331-340.
- Carr, G. M. & D. W. McDonald. 1986. The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour*, 34: 1540-1549.
- Case, T. J. 2000. *An illustrated guide to theoretical ecology*. Oxford University Press, New York.

- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*, 14: 215-230.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models*. Sinauer, Sunderland.
- Cockburn, A., M. P. Scott & D. J. Scotts. 1985. Inbreeding avoidance and male-biased natal dispersal in *Antechinus* spp. (Marsupialia: Dasyuridae). *Animal Behaviour*, 33: 908-915.
- Cockburn, A. 1997. Living slow and dying young: senescence in marsupials. Pp. 163-171 in *Marsupial biology: recent researches, new perspectives* (N. Saunder & L. Hinds, eds.). University of New South Wales Press, Sydney.
- Cole, L. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology*, 29: 103-137.
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, 51: 429-438.
- Costa, L. P., Y. L. R. Leite & J. L. Patton. 2003. Phylogeography and systematic notes on two species of gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* (Marsupialia: Didelphidae) from Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116: 275-292.
- Coulson, T., G. M. Mace, E. Hudson & H. Possingham. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 219-221.

- Crespi, B. J. & R. Teo. 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes. *Evolution*, 56: 1008-1020.
- Díaz, M. M., D. A. Flores & R. M. Barquez. 2002. A new species of gracile mouse opossum, genus *Gracilinanus* (Didelphimorphia: Didelphidae), from Argentina. *Journal of Mammalogy*, 83: 824-833.
- Dickman, C. R. & R. W. Braithwaite. 1992. Postmating mortality of males in the dasyurid marsupials, *Dasyurus* and *Parantechinus*. *Journal of Mammalogy*, 73: 143-147.
- Doak, D. F., K. Gross & W. F. Morris. 2005. Understanding and predicting the effects of sparse data on demographic analyses. *Ecology*, 86: 1154-1163.
- Dobson, A. J. 2002. *An introduction to generalized linear models*. Chapman & Hall, Boca Raton.
- Draper, N. R. & H. Smith. 1981. *Applied regression analysis*. John Wiley & Sons, New York.
- Eisenberg, J. F. & K. H. Redford. 2000. *Mammals of the neotropics: the central neotropics*. Vol. 3. University of Chicago Press, Chicago.
- Emmons, L. H. & F. Feer. 1997. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. University of Chicago Press, Chicago.
- Engen, S., Ø. Bakke & A. Slam. 1998. Demographic and environmental stochasticity – concepts and definitions. *Biometrika*, 54: 840-846.
- Feinsinger, P., E. E. Spears & R. W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*, 62: 27-32.

- Festa-Bianchet, M. 1989. Survival of male bighorn sheep in southwestern Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 53: 259-263.
- Fonseca, G. A. B., G. Herrmann & Y. L. R. Leite. 2000. Macrogeography of Brazilian mammals. Pp. 549-563 in *Mammals of the neotropics: the central neotropics* (J. F. Eisenberg & K. H. Redford, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Gardner, A. L. & G. K. Creighton. 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. Pp. 15-23 in *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson & D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington.
- Gargaglioni, L. H., M. E. Batalhão, M. J. Lapenta, M. F. Carvalho, R. V. Rossi & V. P. Veruli. 1998. Mamíferos da Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, São Paulo. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 40: 267-287.
- Gittleman, J. L. & S. D. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *The American Zoologist*, 28: 863-875.
- Gotelli, N. J. 1998. *A primer of ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Gray, R. D. 1987. Faith and foraging: a critique of the 'paradigm argument from design'. Pp 59-140 in *Foraging behavior* (A. C. Kamil, J. R. Krebs & H. R. Pulliam, eds.). Plenum Press, New York.
- 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.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Johnson, J. B. & K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 101-108.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic models. *Biometrika*, 52: 225-247.
- Korschgen, J. L. 1987. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios. Pp. 119-134 in *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre* (R. R. Tarrés, ed.). The Wildlife Society, Bethesda.
- Kraaijeveld, K., F. J. L. Kraaijeveld-Smit & G. J. Adcock. 2003. Does female mortality drive male semelparity in dasyurid marsupials? *Proceedings of the Royal Society of London B (Suppl.)*, 270: S251-S253.
- Krajewski, C., P. A. Woolley & M. Westerman. 2000. The reproductive strategies in dasyurid marsupials: implications of molecular phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 417-435.
- Krebs, C. J. & Boonstra, R. 1978. Demography of the spring decline in populations of the vole, *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology*, 47: 1007-1015.
- Lande, R. 1988. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia*, 75: 601-607.

- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, 142: 911-927.
- Lande, R. 1998. Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Researches on Population Ecology*, 40: 259-269.
- Lande, R., S. Engen & B. -E. Sæther. 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- Lee, A. K. & A. Cockburn. 1985. *Evolutionary ecology of marsupials*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lesica, P. & T. P. Young. 2005. A demographic model explains life-history variation in *Arabis fecunda*. *Functional Ecology*, 19: 471-477.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- Levin, S. A. & S. W. Pacala. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. Pp. 271-295 in *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions* (D. Tilman & P. Kareiva, eds.). Princeton University Press, Princeton.
- Levin, S. A. 1999. *Fragile dominion: complexity and the commons*. Perseus Book Group, Reading.

- Levin, S. A. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems*, 3: 498-506.
- Levin, S. A. 2003. Complex adaptive systems: exploring the known, the unknown and the unknowable. *Bulletin of the American Mathematical Society*, 40: 3-19.
- Lima, M., N. C. Stenseth, N. G. Yoccoz & F. M. Jaksic. 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 B*, 268: 2053-2064.
- Lorini, M. L., J. A. Oliveira & V. G. Persson. 1994. Annual age structure and reproductive patterns in *Marmosa incana* (Lund, 1841) (Didelphidae, Marsupialia). *Zeitschrift für Säugetierkunde (Mammalian Biology)*, 59: 65-73.
- MacArthur, R. H., & E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603-609.
- Marinho-Filho, J., F. H. G. Rodrigues & K. M. Juarez. 2002. The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. Pp. 266-284 in *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. (P. S. Oliveira & R. J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York.
- Marquard-Petersen, U. 1998. Food habits of Arctic wolves in Greenland. *Journal of Mammalogy*, 79: 236-244.
- Martins, E. G. & V. Bonato. 2004. On the diet of *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia, Didelphidae) in an Atlantic Rainforest fragment in southeastern Brazil. *Mammalian Biology*, 69: 58-60.

- Martins, E. G., V. Bonato, C. Q. da-Silva & S. F. dos Reis. 2006a. Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 461-468.
- Martins, E. G., V. Bonato, C. Q. da-Silva & S. F. dos Reis. 2006b. Partial semelparity in the Neotropical didelphid marsupial *Gracilinanus microtarsus*. *Journal of Mammalogy*, 87: 915-920.
- Martins, E. G., V. Bonato, H. P. Pinheiro & S. F. dos Reis. 2006c. Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology (London)*, 269: 21-28.
- McCullagh, P., & J. A. Nelder. 1989. *Generalized linear models*. Chapman & Hall, New York.
- McDonald, R. A., C. Webbon, & S. Harris. 2000. The diet of stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) in great Britain. *Journal of Zoology (London)*, 252: 363-371.
- Mills, H. R. & R. Bencini. 2000. New evidence for facultative male die-off in island populations of dibblers, *Parantechinus apicalis*. *Australian Journal of Zoology*, 48: 501-510.
- Mistry, J. 1998. Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography*, 22: 425-448.
- Mistry, J. & A. Berardi. 2005. Assessing fire potential in a Brazilian savanna. *Biotropica*, 37: 439-451.

- Morris, W. F. & D. F. Doak. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Nowak, R. M. 1991. *Walker's mammals of the world*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Oakwood, M., A. J. Bradley & A. Cockburn. 2001. Semelparity in a large marsupial. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 407-411.
- Oli, M. K. & F. S. Dobson. 2003. The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Cole's prediction revisited. *The American Naturalist*, 161: 422-440.
- Oliveira-Filho, A. T. & J. A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. Pp. 91-120 in *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (P. S. Oliveira & R. J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York.
- Passamani, M. 2000. Análise da comunidade de marsupiais em Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 11/12: 215-228.
- Perry, G. & E. R. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 360-364.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton University Press, Princeton.
- Pine, R. H., P. L. Dalby & J. O. Matson. 1985. Ecology, postnatal development, morphometrics, and taxonomic status of the short-tailed opossum,

- Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Annals of the Carnegie Museum*, 54: 195-231.
- Pinheiro, F., I. R. Diniz, D. Coelho & M. P. S. Bandeira. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27: 132-136.
- Polis, G. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *The American Naturalist*, 123: 541–564.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 15: 523-575.
- Ramos-Neto, M. B. & V. R. Pivello. 2000. Lightning fires in a Brazilian savanna national park: rethinking management strategies. *Environmental Management*, 26: 675-684.
- Redford, K. H., & J. G. Dorea. 1984. The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *Journal of Zoology*, 203: 385-395.
- Rice, J. A. 1994. *Mathematical statistics and data analysis*. Duxbury Press, Pacific Grove.
- Rice, S. 2004. *Evolutionary theory: mathematical and conceptual foundations*. Sinauer, Sunderland.
- Rocha, Y. T., R. R. Rodrigues & L. A. F. Matthes. 1994. Florística arbóreo-arbustiva de cerrado no município de Américo Brasiliense - SP. *Congresso Nacional de Botânica*, 45. Universidade Vale do Rio Sinos, São Leopoldo.

- Rubolini, D., A. Pirovano & S. Borghi. 2003. Influence of seasonality, temperature and rainfall on the winter diet of the long-eared owl, *Asio otus*. *Folia Zoologica*, 52: 67-76.
- SAS Institute, Inc. 1989. *SAS/STAT user's guide*. SAS Institute, Inc., Cary.
- Schaffer, W. M. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*, 55: 291-303.
- Schoener, T. W. 1986. Resource partitioning. Pp. 91-126 in *Community ecology pattern and process* (J. Kikkawa & D. J. Anderson, eds.). Blackwell Scientific, Boston.
- Seber, G. A. G. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika*, 52: 249-259.
- Shchipanov, N. A., S. I. Isayev & V. M. Aniskin. 1996. On the biology of mouse opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae, Marsupialia) in the province of Tarija (Bolivia). *Zoologicheskyy Zhurnal*, 75: 75-87.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism - a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64: 419-461.
- Shine, R., R. N. Reed, S. Shetty & H. G. Cogger. 2002. Relationships between sexual dimorphism and niche partitioning within a clade of sea-snakes (Laticaudinae). *Oecologia*, 133: 45-53
- Silva, J. M. C. & J. M. Bates. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American cerrado: a tropical savanna hotspot. *Bioscience*, 52: 225-233.

- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens, D. W. & J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Svanbäck, R. & L. Persson. 2004. Individual specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 73: 973-982.
- Szalay, F. S. 1994. *Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters*. Cambridge University Press, New York.
- Tebich, S., M. Taborsky, B. Fessl, M. Dvorak & H. Winkler. 2004. Feeding behavior of four arboreal Darwin's finches: adaptations to spatial and seasonal variability. *The Condor*, 106: 95-105.
- Thompson, S. D. 1992. Gestation and lactation in small mammals: basal metabolic rate and the limits of energy use. Pp. 213-259 in *Mammalian energetics* (T. E. Tomasi & T. H. Horton, eds.). Cornell University Press, Ithaca.
- Tolentino, M. 1967. *Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos*. Prefeitura Municipal de São Carlos, São Carlos.
- 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.

- Van Horne, B., R. L. Schooley & P. B. Sharpe. 1998. Influence of habitat, sex, age, and drought on the diet of Townsend's ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 79: 521-537.
- Vieira, E. M. & P. Izar. 1999. Interaction between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology*, 145: 75-82.
- Vieira, E. M. & D. Astúa de Moraes. 2003. Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. Pp. 267-280 in *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials* (M. Jones, C. Dickman, and M. Archer, eds.). CSIRO Publishing, Melbourne.
- Walls, S. C., J. J. Beatty, B. N. Tissot, D. G. Hokit & A. R. Blaustein. 1993. Morphological variation and cannibalism in a larval salamander (*Ambystoma macrodactylum columbianum*). *Canadian Journal of Zoology*, 71: 1543-1551.
- Whelan, R. J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whitaker, J. O. 1988. Food habits analysis of insectivorous bats. Pp. 171-189 in *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington.
- Whitaker, J. O., C. Neefus & T. H. Kunz. 1996. Dietary variation in the free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 77: 716-724.
- White, G. C. & K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46: 20-138.

- Williams, B. K., J. D. Nichols & M. J. Conroy. 2002. *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego.
- Wolfe, K. M., H. R. Mills, M. J. Garkaklis & R. Bencini. 2004. Post-mating survival in a small marsupial is associated with nutrient inputs from seabirds. *Ecology*, 85: 1740-1746.
- Wood, D. H. 1970. An ecological study of *Antechinus stuartii* (Marsupialia) in a south-east Queensland rain forest. *Australian Journal of Zoology*, 18: 185-207.
- Woods, H. A. & E. C. Hellgren. 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.
- York, M. M., D. K. Rosenberg & K. K. Sturn. 2002. Diet and food-niche breadth of burrowing owls (*Athene cunicularia*) in the Imperial Valley, California. *Western North American Naturalist*, 62: 280-287.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Zielinski, W. J. & N. P. Duncan. 2004. Diet of sympatric population of American martens (*Martes americana*) and fishers (*Martes pennanti*) in California. *Journal of Mammalogy*, 85: 470-477.