

Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais

**ESTRATÉGIA REPRODUTIVA E ORGANIZAÇÃO ESPACIAL DE
UMA POPULAÇÃO DE *GRACILINANUS AGILIS*
(DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE) NA ESTAÇÃO ECOLÓGICA
DO PANGA, EM UBERLÂNDIA/MG**

Gabriel Pereira Lopes

2014

Gabriel Pereira Lopes

**ESTRATÉGIA REPRODUTIVA E ORGANIZAÇÃO ESPACIAL DE
UMA POPULAÇÃO DE *GRACILINANUS AGILIS*
(DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE) NA ESTAÇÃO ECOLÓGICA
DO PANGA, EM UBERLÂNDIA/MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de “Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais”.

Orientadora
Prof^a. Dr^a. Natália Oliveira Leiner

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2014

Gabriel Pereira Lopes

**ESTRATÉGIA REPRODUTIVA E ORGANIZAÇÃO ESPACIAL DE
UMA POPULAÇÃO DE *GRACILINANUS AGILIS*
(DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE) NA ESTAÇÃO ECOLÓGICA
DO PANGA, EM UBERLÂNDIA/MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de “Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais”.

_____ em 24 de Fevereiro de 2014

Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira – UFRJ

Prof^a. Dr^a. Natália Mundim Tôrres – UFU

Prof^a. Dr^a. Natália Oliveira Leiner
UFU
(Orientadora)

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2014

Dedico aos meus pais, irmão, avós,
minha namorada, amigos e,
especialmente, meu avô José (*in
memorian*) e tio William (*in
memorian*).

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, Carlos e Raquel, pois sem eles nada seria possível. Se consegui terminar esse mestrado, eles foram os grandes responsáveis, pois sempre incentivaram a minha profissão, me proporcionaram a oportunidade de estudar e me ensinaram a nunca desistir dos meus objetivos. Além disso, agradeço ao meu irmão, Pedro Henrique, à minha avó, Marlene, por sempre estarem presentes na vida e, à minha namorada, Raiane, por me apoiar nos momentos difíceis, pela compreensão, cumplicidade e pelos momentos felizes ao meu lado durante esses anos. Aos meus amigos que me deram força durante o mestrado também agradeço.

À minha orientadora, Natália Oliveira Leiner, por ter acreditado em mim desde o começo, pela grande dedicação nos ensinamentos, pelas conversas que sempre tivemos, pela orientação acadêmica e pelos conselhos na vida pessoal. Aprendi muito. Para mim, é um exemplo a seguir. Além disso, agradeço a todos do Laboratório de Ecologia de Mamíferos (LEMA), Ana Letícia, Jenifer, Pedro, Stéfanny e Yuri, pela ajuda nas coletas de campo e nos trabalhos de laboratório. Agradeço também ao Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga, por ceder seu laboratório e também equipamentos necessários para as análises de dados, e ao seu José Xavier da Silva “Zé do Panga”, pelo apoio nos trabalhos de campo e pela amizade.

Por fim, agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Uberlândia pelo auxílio durante esses dois anos e também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa acadêmica e apoio a eventos.

“Hoje me sinto mais forte

Mais feliz, quem sabe

Só levo a certeza

De que muito pouco sei

Ou nada sei.”

(*Tocando em frente* – A.

Sater e R. Teixeira)

ÍNDICE

	Página
RESUMO.....	VII
ABSTRACT.....	VIII
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	9
3 RESULTADOS.....	18
4 DISCUSSÃO.....	40
5 CONCLUSÃO.....	50
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52
ANEXOS.....	67

RESUMO

Lopes, Gabriel P. 2014. Estratégia reprodutiva e organização espacial de uma população de *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, em Uberlândia/MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais Renováveis. UFU. Uberlândia-MG. 70p.

Atributos da história de vida dos organismos, como estratégia reprodutiva e uso do espaço podem influenciar diretamente as flutuações populacionais, sendo fundamentais para a compreensão da ecologia das espécies. Nesse sentido, o presente estudo teve como objetivo caracterizar a população do marsupial *Gracilinanus agilis*, além de avaliar a organização espacial de machos e fêmeas da espécie em uma área de Cerrado em Uberlândia/MG. Amostramos os indivíduos de *G. agilis* durante agosto de 2010 abril de 2013, pelo método de captura-marcação-recaptura. Realizamos campanhas mensais com duração de quatro noites consecutivas, nas quais os animais foram capturados com auxílio de armadilhas Sherman dispostas em uma grade de captura. Como indicador do tamanho populacional de *G. agilis*, utilizamos o método do número mínimo de indivíduos conhecidos vivos (MNKA) e avaliamos a sobrevivência de machos e fêmeas pelo método de Jolly-Seber. Estimamos a área de movimento dos indivíduos pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MPC). Quanto ao padrão populacional, as fêmeas de *G. agilis* apresentaram atividade reprodutiva sincronizada e sazonal, sendo que a fase de desmame esteve restrita à estação chuvosa. Além disso, informações sobre a flutuação populacional indicaram um pico durante o início do período reprodutivo, especialmente na fase copulatória. Porém, no mês seguinte, a população sofreu uma redução abrupta no seu tamanho, que possivelmente foi ocasionada pela mortalidade pós-copulatória dos machos adultos devido à competição intrassexual por fêmeas e ao gasto energético excessivo. Já as fêmeas, permaneceram por mais tempo na população, até o final do cuidado maternal, sugerindo semelparidade. Em relação ao uso do espaço por *G. agilis*, a área de vida dos machos foi maior do que das fêmeas. Ao mesmo tempo, conforme o esperado, a relação positiva entre massa corporal e tamanho da área de vida foi observada apenas nos machos, principalmente no período reprodutivo. Por outro lado, a biomassa de artrópodes não influenciou o tamanho da área de vida dos indivíduos. Durante o estudo, os machos de *G. agilis* não exibiram comportamento territorial, além de que aumentaram a sobreposição com as fêmeas no período reprodutivo. Contrariamente, observamos que as fêmeas durante o período reprodutivo ocuparam áreas exclusivas, de modo que novos sítios só eram ocupados após a desocupação dos mesmos por outras fêmeas, sugerindo fortemente territorialidade entre fêmeas. Dessa forma, sugerimos que a adoção dessa estratégia deve ocorrer durante a atividade reprodutiva, com o propósito de defender os recursos alimentares e os filhotes do infanticídio. Assim, propomos que a própria adoção da semelparidade como estratégia reprodutiva pode ser um fator preponderante para a manutenção de um território, assim como a territorialidade deve ser favorecida principalmente, em espécies semelparas. Nesse sentido, a posse exclusiva de recursos para o cuidado com os filhotes é crucial para a sobrevivência da prole e para o sucesso reprodutivo das fêmeas que apresentam um alto investimento reprodutivo em uma única estação reprodutiva.

Palavra-chave: *Gracilinanus agilis*, semelparidade, uso do espaço, territorialidade, Cerrado.

ABSTRACT

Lopes, Gabriel P. 2014. Reproductive strategy and spatial organization of a *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) population in Estação Ecológica do Panga, in Uberlândia/MG. MSc.thesis. UFU. Uberlândia-MG. 70p.

Attributes of the life history of organisms, such as reproductive strategy and use of space can directly influence population fluctuations, being fundamental to the understanding of the species ecology. In this sense, the present study aimed to characterize *Gracilinanus agilis* population and the spatial organization of males and females of the species in an area of Cerrado in Uberlândia / MG. Females of *G. agilis* presented synchronized and seasonal reproductive activity, and weaning was restricted to the rainy season, what may allow an increase in litter survival and body condition. Population dynamics data indicated a peak in population numbers during the reproductive period, followed by a sharp reduction in its size, which was possibly caused by post-mating mortality of adult males due to competition for females and the excessive energy expenditure. Adult females also presented a decrease in their numbers, but most adults females survived until January or February. Absolute male and female mortality result in non overlapping generations, characterizing semelparity. Regarding the use of the space of *G. agilis*, males presented larger home ranges than females, due to sexual size dimorphism and their reproductive patterns. On the other hand, arthropod biomass did not affect the home range of individuals. In the study, male's *G. agilis* did not exhibit territorial behavior, increasing home range overlap with females during the reproductive period in order to achieve more matings. In contrast, we observed that females occupied exclusive areas during the breeding season, suggesting territoriality among females. Accordingly, we suggest that the adoption of this strategy should occur during the reproductive activity, in order to defend exclusive access to food resources and protect litters from infanticide. Thus, we propose that the adoption of semelparity as a reproductive strategy may affect the maintenance of a territorial behavior, as well as territoriality should be favoured mainly in semelparous species. Accordingly, the exclusive access to resources is crucial for offspring survival and reproductive success of females that have a high reproductive investment in a single breeding season.

Key-word: *Gracilinanus agilis*, semelparity, use of space, territoriality, Cerrado.

Introdução

As flutuações populacionais são resultado da interação entre os parâmetros demográficos, atributos de história de vida e comportamento de cada espécie, sendo que fatores intrínsecos e extrínsecos influenciam diretamente todos esses atributos (Sommer e Hommen 2000). Restrições energéticas das espécies (Schliekelman e Ellner 2001), assim como os efeitos dependentes de densidade (McNamara 1987), são vistos como fatores intrínsecos que controlam a dinâmica das populações. Ao mesmo tempo, diversos estudos já demonstraram que fatores extrínsecos, como variações ambientais associadas à disponibilidade de alimento, podem originar flutuações populacionais (Bergallo e Magnusson 1999). Isso ocorre em função do efeito do suprimento de recursos sobre as taxas de natalidade e de mortalidade (Arcese e Smith 1988), além da adoção de estratégias reprodutivas (Mills e Bencini 2000) e o uso do espaço pelos organismos (Leiner e Silva 2007). Dessa forma, dados sobre sobrevivência, biologia reprodutiva e organização espacial dos indivíduos constituem informações importantes sobre a estrutura das populações, possibilitando a compreensão dos fatores responsáveis pela regulação dos tamanhos populacionais e fornecendo subsídios para a avaliação da persistência das espécies (Brito e Fernandez 2000), assim como a elaboração de planos de conservação e manejo.

Estratégias reprodutivas

As estratégias reprodutivas são capazes de modificar profundamente o tamanho de uma população, uma vez que a capacidade de reprodução, a frequência de eventos reprodutivos e o tempo de crescimento dos organismos, influenciam diretamente a fecundidade dos indivíduos e podem afetar a sobrevivência através do investimento em cada evento reprodutivo (Fisher e Blomberg 2011). Dentro desse contexto, os seres vivos podem

apresentar dois tipos de estratégias reprodutivas, a semelparidade e a iteroparidade, que nos mamíferos eutérios estão classificadas ao longo de um gradiente rápido-lento (“*fast-slow*” *continuum*) de acordo com as características fisiológicas e comportamentais das espécies (Harvey et al. 1989). Nesse sentido, as espécies semélparas encontram-se no eixo “rápido”, de modo que os organismos são de pequeno porte, com alta taxa metabólica, menor longevidade, maturidade precoce, alta fecundidade, grande número de filhotes e estreito período de gestação. Opostamente, no eixo “lento”, situam-se as espécies iteróparas, que são organismos de grande porte, com baixa taxa metabólica, maior longevidade, maturidade tardia, baixa fecundidade, pequeno número de filhotes e longo período de gestação (Harvey et al. 1989, Promislow e Harvey 1990). Quanto aos mamíferos metatérios, os mesmos traços evolutivos do gradiente rápido-lento presentes nos eutérios parecem ocorrer no grupo, sendo que o tamanho da ninhada, a fase de desmame dos filhotes, a época da maturidade, o tempo de vida e a fecundidade anual, são os principais descritores da diversidade de histórias de vida nos marsupiais (Fisher et al. 2001).

A semelparidade ocorre em vários organismos, como bactérias, plantas, animais invertebrados e vertebrados (Cole 1954). Porém, nos mamíferos, esse tipo de estratégia reprodutiva é raro, tendo evoluído pelo menos seis vezes dentro do grupo, e atualmente, está restrita aos marsupiais das famílias Didelphidae (americanos) e Dasyuridae (australianos) (Krajewski et al. 2000). Mesmo com ancestrais filogeneticamente distantes, as duas famílias apresentam pouca diversificação evolutiva (Fisher et al. 2001) e histórias de vida e ecologia semelhantes (Croft e Eisenberg 2006). Nos dois grupos a semelparidade é caracterizada pela alta mortalidade dos machos após a fase copulatória, ausência de sobreposição de gerações e sincronização reprodutiva das fêmeas, que podem até participar de um segundo evento reprodutivo, mas que apresentam um declínio acentuado da fecundidade (Cockburn 1997).

Entre os dasyurídeos, a semelparidade já foi relatada em vários gêneros, como por exemplo, *Dasyurus*, *Parantechinus*, *Phascogale*, *Dasykaluta* e *Antechinus* (Dickman e Vieira 2006), enquanto que nos didelfídeos, tal estratégia reprodutiva ocorre somente em quatro espécies sul-americanas, *Monodelphis dimiata* (Pine et al. 1985; Balandron et al. 2012), *Marmosops incanus* (Lorini et al. 1994) e *M. paulensis* (Leiner et al. 2008), além de *Gracilinanus microtarsus* (Martins et al. 2006a).

Uso do espaço

A área utilizada por um animal para forrageamento, busca por sítios de nidificação, encontro com parceiros sexuais e cuidado da prole é denominada área de vida (Burt 1943). O tamanho de uma área de vida pode ser influenciado tanto por fatores bióticos quanto abióticos, como disponibilidade de alimento, sistema de acasalamento, sazonalidade, tamanho corporal dos indivíduos e densidade populacional (Gaulin e FitzGerald 1988; Julien-Laferrière 1999; Leiner e Silva 2007; Fernandes et al. 2010; Schradin et al. 2010). A manutenção e a fidelidade a uma área de vida influencia diretamente a aptidão dos indivíduos, pois permite ao animal otimizar a busca dos recursos necessários à sua sobrevivência dentro de um limite de espaço conhecido, sem que haja gasto energético desnecessário com movimentos aleatórios (Mitchell e Powell 2007). De acordo com Powell e Mitchell (2012), a área de vida faz parte de um mapa cognitivo, criado pelos animais, a partir de experiências anteriores, dos caminhos mais curtos que os levem a encontrar os recursos pretendidos, e também a evitar encontros com seus predadores (Powell 2000). Além disso, a área de vida é constantemente atualizada e o seu tamanho varia de acordo com as necessidades de cada indivíduo em determinado momento e com a variação espacial e temporal da distribuição dos recursos (Mitchell e Powell 2012).

Na maioria dos mamíferos, a massa corporal é um dos principais fatores reguladores do tamanho da área de vida, uma vez que, quanto maior o tamanho do corpo de um animal, maior é a sua demanda energética. Assim, animais maiores precisam de mais recursos para manter a atividade metabólica, e consequentemente, aumentam a área de vida em busca de alimento (McNab 1963). Dessa forma, a produtividade do habitat pode ter um efeito direto ou indireto sobre o tamanho da área de vida dos indivíduos, de modo que há uma relação inversa entre essas duas variáveis (Harestad e Bunnell 1979). Quando a produtividade do habitat é alta, os indivíduos necessitam de menos tempo e energia para encontrar o alimento, portanto, o caminho percorrido por um animal a procura de determinado recurso é menor e, consequentemente, também o tamanho da sua área de vida. Por outro lado, durante períodos de escassez de recursos alimentares, os animais tendem a aumentar a área de vida em busca de alimento para suprir seu gasto energético (Cáceres e Monteiro-Filho 2006).

Como os recursos estão distribuídos em diferentes locais no ambiente, a adoção de uma estratégia territorial pelos animais surge como forma de aumentar a chance de sobrevivência e o sucesso reprodutivo quando há uma limitação dos recursos ecológicos, sendo favorecida pela seleção natural quando os benefícios da manutenção de uma área exclusiva ultrapassam os custos de defesa da mesma (Brown 1964). De acordo com Maher e Lott (1995), existem duas definições de territorialidade: a comportamental, na qual o foco de estudo são as interações diretas entre o indivíduo dominante e seus vizinhos, bem como os mecanismos utilizados na defesa do território; e a ecológica, em que a preocupação não se concentra nas interações agonísticas entre os indivíduos, mas com a análise da demarcação de suas áreas. Em algumas espécies, os animais ocupam exclusivamente a totalidade da área de vida, ou parte desse espaço, e o defendem por sinais químicos e físicos contra indivíduos coespecíficos ou de outras espécies, delimitando assim um território (Powell 2000). Além

disso, devido à variação espacial e temporal na disponibilidade dos recursos, os animais podem utilizar sítios específicos dentro da área de vida que contenham maior abundância e qualidade de recursos, com maior intensidade (Seaman e Powell 2009), caracterizando assim as áreas núcleo (*core areas*) das áreas de vida (Samuel et al. 1985), mas nesse caso, não é caracterizado um território.

Nos pequenos mamíferos não-voadores, duas hipóteses tentam explicar a adoção de uma estratégia territorial por parte dos indivíduos. Para Ostfeld (1985), as fêmeas tendem a ser territoriais quando os recursos alimentares são escassos, desigualmente distribuídos e com lenta capacidade de renovação no ambiente. Já Wolff (1993) sugere que as fêmeas devem ser territoriais somente no período reprodutivo, na tentativa de proteger seus filhotes do infanticídio perpetrado por outras fêmeas. Os machos, por sua vez, possuem áreas de vida maiores do que as fêmeas e sobrepõem suas áreas intra e intersexualmente (Belcher e Darrant 2004; Pires et al. 2009), principalmente durante a reprodução, período de maior atividade dos indivíduos (Pires et al. 1999; Priotto et al. 2002), como acontece nos pequenos mamíferos com sistema de acasalamento promíscuo. Nesse caso, o sucesso reprodutivo dos machos depende do maior número de cópulas com fêmeas receptivas (Ostfeld 1990). Como a distribuição espacial dos machos depende da organização das fêmeas no espaço, e as mesmas são territoriais e tendem a ocupar áreas exclusivas, os custos de manter um território por parte dos machos são maiores que os benefícios em defendê-lo (Ostfeld 1985). Entre os marsupiais didelfídeos, geralmente as espécies parecem não adotar nenhuma estratégia territorial, no entanto, alguns estudos indicam que as fêmeas de *Micoureus demerarae* podem apresentar tal comportamento quando há um aumento da densidade populacional (Pires et al. 1999). Já no caso de *Marmosops paulensis*, as fêmeas são territoriais de acordo com a distribuição de *Piper* sp. (Piperaceae) no ambiente, a qual é previsível (Leiner e Silva 2009).

Espécie de estudo

A espécie estudada foi o marsupial didelfídeo *Gracilinanus agilis* (Burmeinster 1854) (FIGURA 1). Os indivíduos de *G. agilis* são de pequeno porte (20-45 g nos adultos) e apresentam dimorfismo sexual de tamanho, sendo os machos maiores que as fêmeas (Lopes 2011). Os indivíduos possuem hábito noturno e são predominantemente arborícolas (Vieira 2006). A dieta da espécie é onívora, constituída de frutos e principalmente por pequenos insetos, que correspondem cerca de 80% do total de alimento ingerido (Lessa e Costa 2010, Lamberto 2011). Em estudo com a espécie, Andreazzi et al. (2011) verificou que, no Pantanal, as populações de *G. agilis* apresentaram reprodução sincronizada durante a estação chuvosa, com recrutamento de novos indivíduos e baixa sobrevivência de adultos após o período reprodutivo. De acordo com esse padrão populacional, pode ser que a espécie seja semélpara. Por outro lado, estudos populacionais com *G. agilis*, no Cerrado (Mares e Ernest 1995) e mesmo no Pantanal (Aragona e Marinho-Filho 2009), não apontaram nenhuma conclusão a respeito do tipo de estratégia reprodutiva presente na espécie, sugerindo que a adoção tanto da semelparidade quanto da iteroparidade por uma população pode variar de acordo com o ambiente. Nesse sentido, o objetivo do nosso estudo foi caracterizar, de modo geral, a população de *G. agilis* da área de estudo quanto ao tamanho populacional, razão sexual e a estrutura etária dos indivíduos; e avaliar os padrões de uso do espaço de machos e fêmeas da espécie. Como o tamanho real de uma área de vida dificilmente é estimado pelo método de captura-marcção-recaptura devido ao número insuficiente de capturas dos indivíduos, optamos pelo uso do termo, área de movimento, como medida alternativa do tamanho da área de vida dos animais (ver Vieira e Cunha 2008). Assim, foram testadas as seguintes hipóteses:

1. A população de *Gracilinanus agilis* da Estação Ecológica do Panga deve apresentar estratégia reprodutiva semelpara;
2. Há uma relação inversa entre a disponibilidade de alimento e o tamanho da área de movimento dos indivíduos de *G. agilis*;
3. Há uma relação positiva entre massa corporal e tamanho da área de movimento dos indivíduos de *G. agilis*;
4. Machos possuem áreas de movimento maiores que as fêmeas, principalmente no período reprodutivo;
5. A sobreposição das áreas de movimento entre fêmeas é menor que a sobreposição entre machos e entre os sexos;
6. A sobreposição das áreas de movimento entre fêmeas deve ser menor na estação seca, uma vez que nessa época os recursos tendem a ser escassos;
7. Fêmeas tendem a ocupar áreas de movimento exclusivas durante o período reprodutivo com o intuito de defender os filhotes do infanticídio.

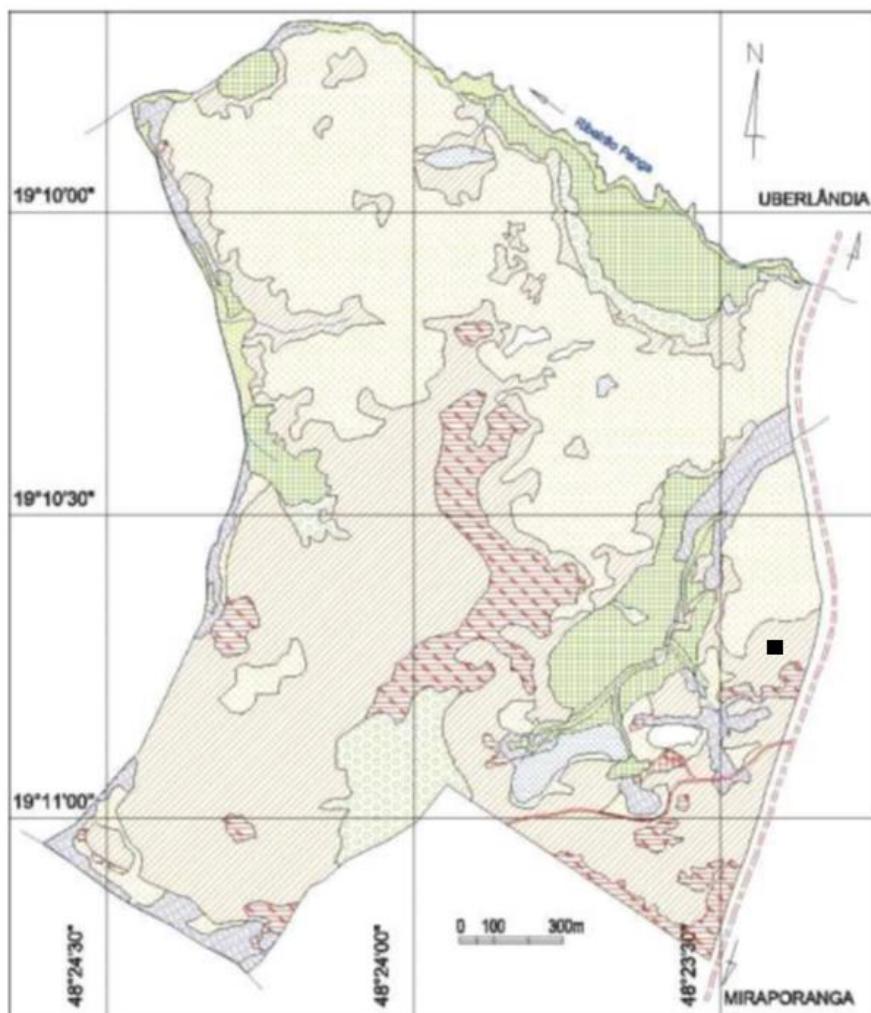


FIGURA 1. Espécime de *Gracilinanus agilis* na Estação Ecológica do Pangá em Uberlândia, MG, Brasil.

Material e Métodos

Área de estudo

Realizamos o estudo na Estação Ecológica do Panga (EEP) ($19^{\circ}10' S - 48^{\circ}24' O$), localizada 30 km ao sul do município de Uberlândia às margens da estrada de Campo Florido (MG 455), Minas Gerais, Brasil. A EEP abrange uma área total de 404 ha de extensão e é composta por diversas fitofisionomias do bioma Cerrado (FIGURA 2). O local de estudo é considerado um cerrado típico da EEP e constituído por uma vegetação secundária com ampla abundância de *Miconia albicans* (Melastomataceae) no estrato emergente (Ranal 2003; Cardoso et al. 2009). O clima da região é subtropical, caracterizado por duas estações bem definidas: inverno frio e seco (maio a setembro), e verão quente e chuvoso (outubro a abril) (Bruna et al. 2010), com média de $22^{\circ}C$ de precipitação anual e 1650 mm de precipitação (Embrapa 1982).



LEGENDA:

[Símbolo: Verde escuro com hachuras diagonais]	Mata seca semidecídua	[Símbolo: Vermelho escuro com hachuras diagonais]	Cerrado denso	[Símbolo: Cinza escuro com hachuras diagonais]	Campo úmido
[Símbolo: Verde escuro]	Matas de galeria	[Símbolo: Vermelho escuro com hachuras horizontais]	Cerrado típico	[Símbolo: Cinza escuro com hachuras horizontais]	Veredas
[Símbolo: Verde escuro com hachuras horizontais]	Cerradão distrófico	[Símbolo: Vermelho escuro com hachuras verticais]	Cerrado ralo	[Símbolo: Cinza escuro com hachuras verticais]	Área de uso antrópico
[Símbolo: Verde escuro com hachuras verticais]	Cerradão mesotrófico	[Símbolo: Branco]	Campo sujo	[Símbolo: Ponto preto]	Local de estudo

(Adaptado de Cardoso et al. 2009)

FIGURA 2. Mapa da cobertura vegetal da EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil.

Coleta de dados

Desenvolvemos o estudo entre agosto de 2010 e abril de 2013. Durante esse período, amostramos os indivíduos de *G. agilis* mensalmente pelo método de captura-marcação-recaptura (C-M-R) com o auxílio de armadilhas modelo Sherman (Equipos Fauna GSH 250 25 x 8 x 9 cm). Cada campanha de captura teve a duração de quatro noites consecutivas. De agosto de 2010 a junho de 2012, utilizamos 70 armadilhas dispostas em uma grade de 0.96 ha, composta por cinco transectos de 120 m, equidistantes 20 m. Em cada transecto, havia sete pontos de captura, distantes 20 m uns dos outros. Entre julho de 2012 e abril de 2013, com o intuito de aumentar o sucesso de captura dos indivíduos de *G. agilis*, o tamanho da grade aumentou para 1.4 ha, passando a ser composta por seis transectos de 140 m distantes entre si 20 m, com oito pontos de captura em cada transecto, equidistantes 20 m; (FIGURA 3). Nesse período, utilizamos 96 armadilhas. Em cada ponto de captura, sempre foram colocadas duas armadilhas, sendo uma fixada à árvore e outra ao nível do solo. Atraímos os animais para as armadilhas com iscas compostas de pasta de amendoim, banana, aveia e bacon.

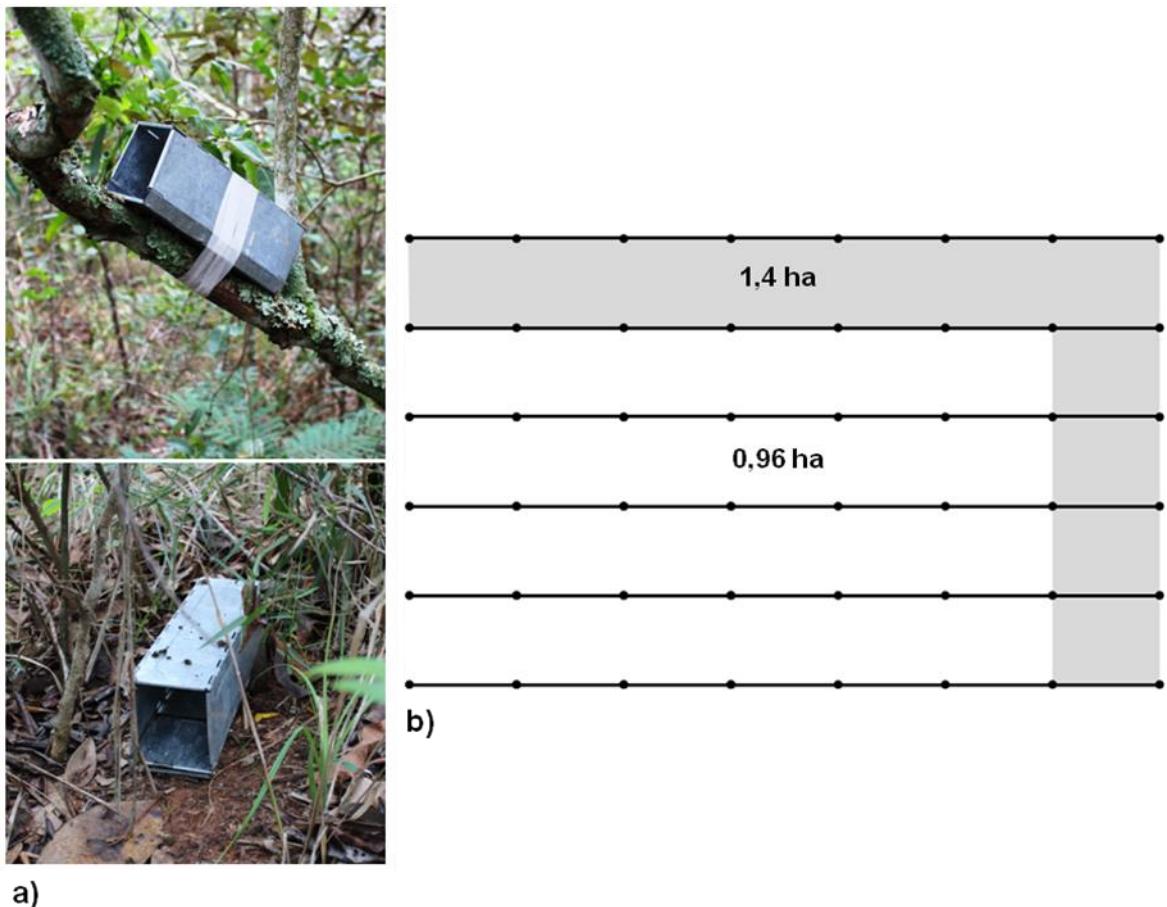


FIGURA 3. Armadilhas e grade de captura na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil: a) Armadilha Sherman fixada à árvore (superior) e no solo (inferior); b) Esquema da disposição das armadilhas na grade de captura. As linhas horizontais representam os transectos, enquanto os círculos, as estações de captura. A área cinza refere-se ao aumento do tamanho da grade a partir de julho de 2012.

Caracterização da população de G. agilis

Marcamos individualmente os animais capturados, com brincos de latão numerados (Zootech ZT 900 nº 1) e registramos os seguintes dados: sexo, idade através do padrão de erupção do quarto molar superior – M3M2, M4M3 e M4M4, juvenil, subadulto e adulto, respectivamente (Macedo et al. 2006); condição reprodutiva; massa corporal (g); local e data da captura. Além disso, observamos aspectos físicos dos indivíduos, como sinais de machucados no corpo e perda de pelo (alopecia), sinais que podem evidenciar a debilitação fisiológica dos animais. Consideramos reprodutivas as fêmeas capturadas que apresentaram vagina aberta e tetas inchadas (lactantes). Dado que não foi possível avaliar a condição reprodutiva dos machos, uma vez que os testículos atingem a posição escrotal quando os indivíduos se tornam sexualmente maduros e se mantém nessa posição permanentemente, independente da atividade reprodutiva no momento (Quental et al. 2001), assumimos que o inicio da reprodução dos machos esteve sincronizado com o inicio da reprodução das fêmeas, como já foi demonstrado em outros didelfídeos (Perret e Ben M'Barek 1991). Soltamos todos os indivíduos capturados sempre no mesmo ponto de sua captura.

Como indicador do tamanho populacional de *G. agilis*, utilizamos o método do número mínimo de indivíduos conhecidos vivos (MNKA) (Krebs 1966). O MNKA é muito utilizado em trabalhos com capturas e recapturas de indivíduos e assume que a população seja fechada durante cada sessão de captura (ausência de nascimento, morte, imigração e emigração) (Fernandez 1995). De acordo com esse método, o tamanho populacional (N_i) pode ser estimado pela seguinte fórmula: $MNKA = ni + zi$ ($i = 1, 2, 3, \dots, i$), onde (ni) representa o número de indivíduos capturados no tempo i , e (zi) indica o número de indivíduos marcados antes do tempo i , não capturados nesse tempo, mas capturados antes e depois de i (Krebs 1966). Além disso, também avaliamos a sobrevivência de machos e fêmeas

entre os meses de amostragem (2010 a 2013) pelo método de Jolly-Seber (Jolly 1965, Seber 1965), o qual assume que as populações sejam abertas (com inclusão de nascimento, morte, imigração e emigração). Calculamos a sobrevivência entre i e $(i + 1)$ pela fórmula:

$$\phi i, i + 1 = \frac{Mi + 1}{Mi - mi + Ri}$$

Nessa expressão, (Mi) comprehende o número de indivíduos marcados no tempo i , (mi) representa o número de indivíduos já marcados que foram capturados na amostra i e (Ri) o indica número de indivíduos capturados na amostra i , os quais foram soltos no momento i . Utilizamos o número de machos e fêmeas total e separado, entre período reprodutivo e não reprodutivo, para avaliar a razão sexual geral da população e em cada período (reprodutivo e não reprodutivo).

Como a dinâmica populacional depende dos indivíduos de ambos os sexos para se reproduzirem, analisamos somente a razão sexual de machos e fêmeas adultas da população de *G. agilis* maduros sexualmente, que é dada pela seguinte fórmula, como proposto Kvarnemo e Ahnesjö (1996):

$$\frac{\text{nº de machos reprodutivos}}{\text{nº de machos} + \text{nº de fêmeas reprodutivas}}$$

Estimativa do tamanho da área de movimento

Estimamos o tamanho da área de movimento dos indivíduos de *G. agilis* pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MPC) usando o programa *Calhome* (Kie et al. 1996). Neste, consideramos a área de movimento como sendo 95% das localizações dos animais. A exclusão de 5% das localidades é um procedimento consensual entre os pesquisadores, por significarem possíveis rotas exploratórias dos indivíduos, que eventualmente não fazem parte da área de vida (Powell 2000). Escolhemos o MPC por ser capaz de delinear o menor polígono convexo possível com todas as localizações de um indivíduo (Hayne 1949). Além disso, por ser o método mais tradicional existente, facilita comparações com estudos anteriores (Powell 2000). No entanto, como o MPC é sensível ao número de capturas, avaliamos a área de movimento somente dos indivíduos capturados, no mínimo, em cinco localidades diferentes, pois abaixo desse limiar não foi possível estimar a área dos indivíduos pelo programa Calhome.

Sobreposição das áreas de movimento

Analisamos o padrão de sobreposição de machos e fêmeas no programa *Image J*, mas apenas de indivíduos com pelo menos três capturas em locais diferentes, de modo a formar o desenho de uma área. Em seguida, calculamos a média das porcentagens das sobreposições para cada par de indivíduos entre machos (M-M), entre fêmeas (F-F) e entre machos e fêmeas (M-F). Dividimos as análises de sobreposição entre duas categorias: condição reprodutiva dos indivíduos (reprodutivos e não reprodutivos) e sazonalidade (estação seca e chuvosa). Tal dicotomia aconteceu, pois neste estudo, o período reprodutivo (acasalamento, gestação e amamentação) dos animais ocorreu entre o final da estação seca (julho ou agosto) e parte da estação chuvosa (outubro a fevereiro), e também por permitir testar as hipóteses (4), (5), (6) e (7) do trabalho que, obrigatoriamente, necessitam dessa separação.

Estimativa da disponibilidade de artrópodes

Avaliamos a disponibilidade de artrópodes mensalmente, entre fevereiro de 2011 e abril de 2013. Tal avaliação foi realizada simultaneamente às sessões de captura, sendo que em todos os transectos havia uma armadilha de queda ao nível do solo em cada ponto de captura. As mesmas permaneceram expostas por 72 h no local de estudo. Coletamos os artrópodes após esse período e secamos os mesmos por sete dias em temperatura ambiente (25 °C), em bandejas plásticas protegidas por tecidos que permitiram a entrada de ar, mas que evitaram o contato de insetos e a possível deterioração do material. Todo o processo de secagem do material coletado ocorreu no Laboratório de Ecologia de Mamíferos (LEMA) da Universidade Federal de Uberlândia. Posteriormente, com o auxílio de uma balança eletrônica de precisão (com três casas decimais), calculamos a biomassa úmida (g) de artrópodes de cada mês.

Análise de dados

Analisamos a razão sexual da população de *G. agilis* por um teste de chi-quadrado, usando apenas machos e fêmeas reprodutivas. Para analisar se havia relação inversa entre a biomassa de artrópodes e o tamanho da área de movimento dos indivíduos de *G. agilis*, realizamos um teste de regressão linear simples. Nesse caso, utilizamos a média da biomassa de artrópodes, presentes nas armadilhas de queda, de todos os pontos de captura localizados dentro da área de movimento de cada indivíduo, de acordo com os meses em que o animal foi capturado. Adicionalmente, aplicamos o mesmo teste para avaliar a relação entre massa corporal e tamanho da área de movimento dos indivíduos. Mas, nesse caso, analisamos as duas variáveis separadamente para cada sexo, excluindo assim, o efeito do sexo. Para analisar uma possível ocorrência de competição entre machos pelo acesso às fêmeas, usamos o tamanho dos testículos dos machos como um indicativo indireto. Nesse caso, o comprimento

dos testículos foi calculado pela multiplicação da altura pela largura dos testículos, sendo comparado entre indivíduos adultos (reprodutivos) e subadultos (não reprodutivos) por uma análise de variância (ANOVA). Utilizamos um teste *t* para verificar se o tamanho da área de movimento dos machos era maior que das fêmeas durante o período reprodutivo. Aplicamos o teste não paramétrico de Mann-Whitney para comparar a sobreposição das áreas de movimento dos machos entre estação seca e chuvosa, e entre indivíduos reprodutivos e não reprodutivos, uma vez que os valores não apresentaram distribuição normal e homogeneidade de variância. Utilizamos o mesmo teste para comparar as sobreposições entre machos e fêmeas, quando os indivíduos estavam reprodutivos e não reprodutivos. Comparamos a biomassa de artrópodes entre estação seca e chuvosa por um teste *t*. Usamos também o teste de Mann-Whitney para analisar se a massa corporal variava entre indivíduos sexualmente maduros (adultos e subadultos) e juvenis. Além disso, analisamos se a massa corporal de machos e fêmeas era diferente entre indivíduos adultos e juvenis por um teste de análise de variância (ANOVA). Por fim, aplicamos um teste *t*, separadamente para cada sexo, para analisar se a massa corporal dos indivíduos era maior no período reprodutivo. Transformamos todos os dados de biomassa de artrópodes em logaritmos (log) para atender a premissa de normalidade de cada teste *t* aplicado.

Resultados

População de G. agilis

Entre agosto de 2010 e abril de 2013, como resultado de um esforço amostral de 8040 armadilhas-noite, obtivemos 605 capturas (sucesso de captura=7,52) de 124 indivíduos

diferentes de *G. agilis*, sendo 82 machos e 42 fêmeas. No ano de 2011, a razão sexual da população (razão sexual=0,76) foi desviada em favor dos machos ($\chi^2=6,5$; gl=1; p<0,01; n=26). Já no ano de 2012, não houve desvio significativo em relação a nenhum dos sexos ($\chi^2=0,83$; gl=1; p=0,36; n=30), porém o número de machos foi maior do que o número de fêmeas (razão sexual=0,6).

O tamanho populacional médio de *G. agilis*, entre 2010 e 2013, foi de 8,83 indivíduos (D.P= ±6,48), sendo que o número de indivíduos capturados e recapturados foi maior entre os meses de junho e outubro (2011 – n=72 e 2012 – n=93, respectivamente) (FIGURA 4). Em todos os anos, a partir de julho, foi possível observar as primeiras fêmeas com sinais de atividade reprodutiva, através da presença de vagina aberta e, em todos os anos estudados, a partir de agosto, encontramos fêmeas lactantes. Como o período de gestação dos marsupiais varia de 15 a 30 dias (Lee e Cockburn 1985), provavelmente a reprodução deve ter começado no início de julho, e os dados indicaram que a duração da atividade reprodutiva ocorre até fevereiro (FIGURA 5). Tanto em 2011 quanto 2012, após outubro, a população de *G. agilis* sofreu drasticamente uma redução no seu tamanho, que corresponde à diminuição no número de machos adultos (100% de mortalidade), culminando no desaparecimento completo desses indivíduos da população a partir de outubro (FIGURA 4), sendo que a partir de agosto (2010) e setembro (2012), alguns machos foram capturados com o focinho machucado e sinais de alopecia no dorso. As fêmeas adultas apresentaram uma redução mais discreta e lenta, com desaparecimento dos indivíduos adultos entre janeiro e fevereiro (exceção de uma fêmea adulta que sobreviveu até abril de 2013) (FIGURA 4).

Após o desaparecimento dos machos adultos, houve a captura apenas de juvenis e, posteriormente, de subadultos. O mesmo fenômeno se repetiu entre as fêmeas, após seu desaparecimento. Os juvenis pertencentes às cohortes de 2011, 2012 e 2013 foram capturados

pela primeira vez em janeiro de 2011, março de 2012 e novembro de 2012, respectivamente, sendo que nos dois primeiros anos os primeiros juvenis capturados pertenceram ao sexo masculino. Os adultos dessas cohortes só apareceram em maio e junho (FIGURA 6). Dessa maneira, cada geração foi discreta e não houve sobreposição de gerações. Indivíduos sexualmente maduros (adultos e subadultos) apresentaram massa corporal maior do que juvenis (Mann-Whitney – $U = 6,8$; $p < 0,0001$, $n=72$), porém o aumento inicial de massa corporal ocorreu durante o período de cópula em machos (julho) e durante a lactação entre as fêmeas (de outubro em diante – ver FIGURA 7). O dimorfismo sexual de massa corporal ocorreu tanto entre os juvenis ($F_{(1,25)}=4,74$; $p=0,04$) quanto entre adultos ($F_{(1,39)}=15,5$; $p < 0,001$) (FIGURA 7), sendo que os machos sempre apresentaram maior massa corporal que as fêmeas (FIGURA 8). No entanto, indivíduos de ambos os sexos aumentaram sua massa corporal no período reprodutivo (machos – $t=-4,197$; $gl=13$; $p=0,001$; fêmeas – $t=-3,977$; $gl=8$; $p=0,004$) (FIGURA 8). Em relação ao tamanho dos testículos dos machos, os indivíduos adultos apresentaram maior tamanho testicular do que os subadultos ($F_{(1, 60)}=15,83$; $p < 0,01$) (FIGURA 9).

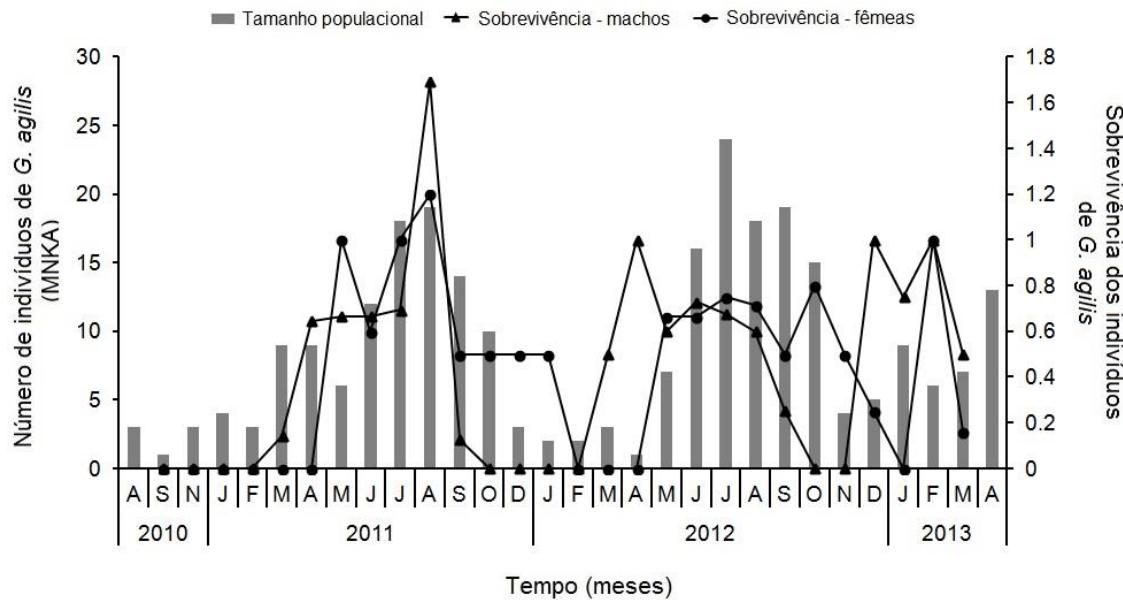


Figura 4. Variação do tamanho populacional estimado pelo método do MNKA e sobrevivência dos indivíduos de *G. agilis*, entre agosto de 2010 e abril de 2013, em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil. Nos meses de outubro e dezembro (2010) e novembro (2011) não foi possível realizar as campanhas de captura.

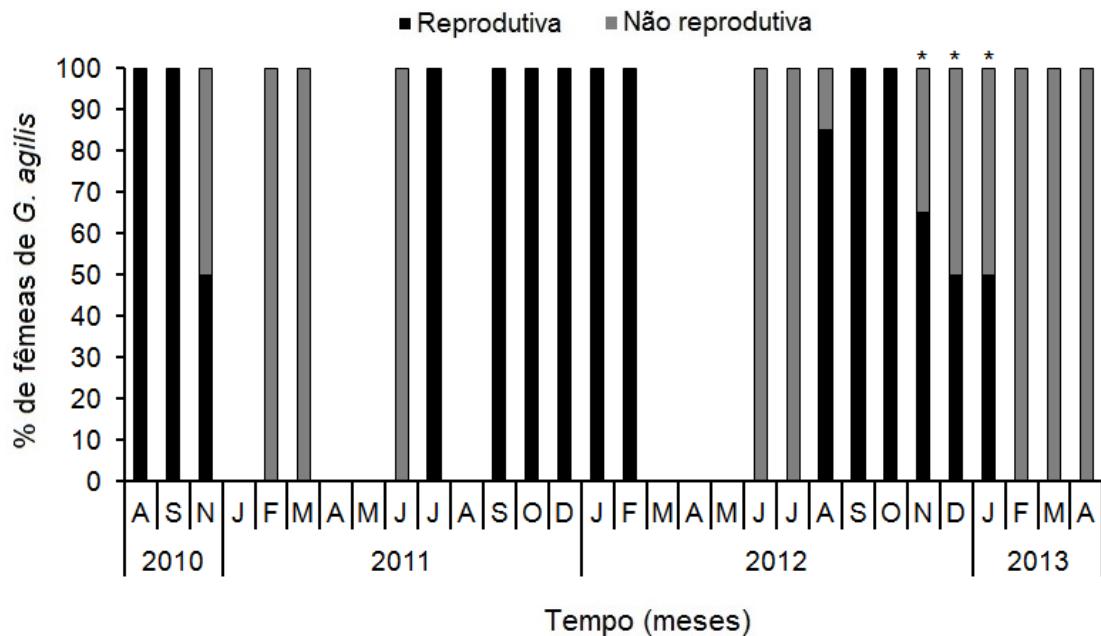


Figura 5. Proporção de fêmeas reprodutivas e não reprodutivas da população de *G. agilis*, entre agosto de 2010 e abril de 2013, em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil. Os asteriscos (*) indicam os meses de novembro, dezembro e janeiro, nos quais as fêmeas não reprodutivas são todas juvenis. Nos meses de outubro e dezembro (2010) e novembro (2011) não foi possível realizar as campanhas de captura.

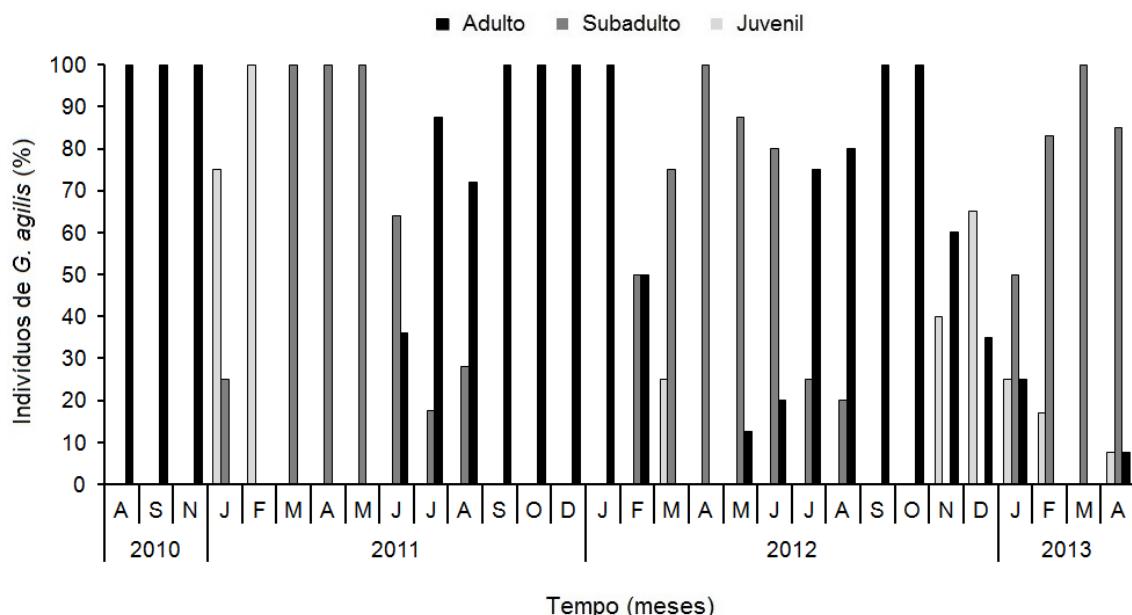


Figura 6. Estrutura etária da população de *G. agilis*, entre agosto de 2010 e abril de 2013, em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil. Nos meses de outubro e dezembro (2010) e novembro (2011) não foi possível realizar as campanhas de captura.

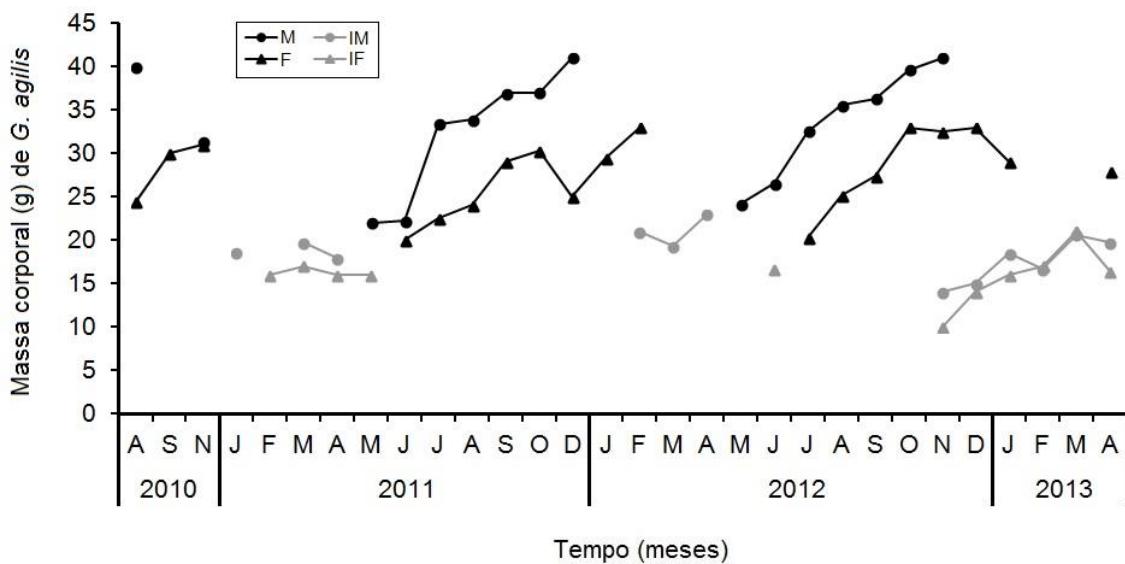
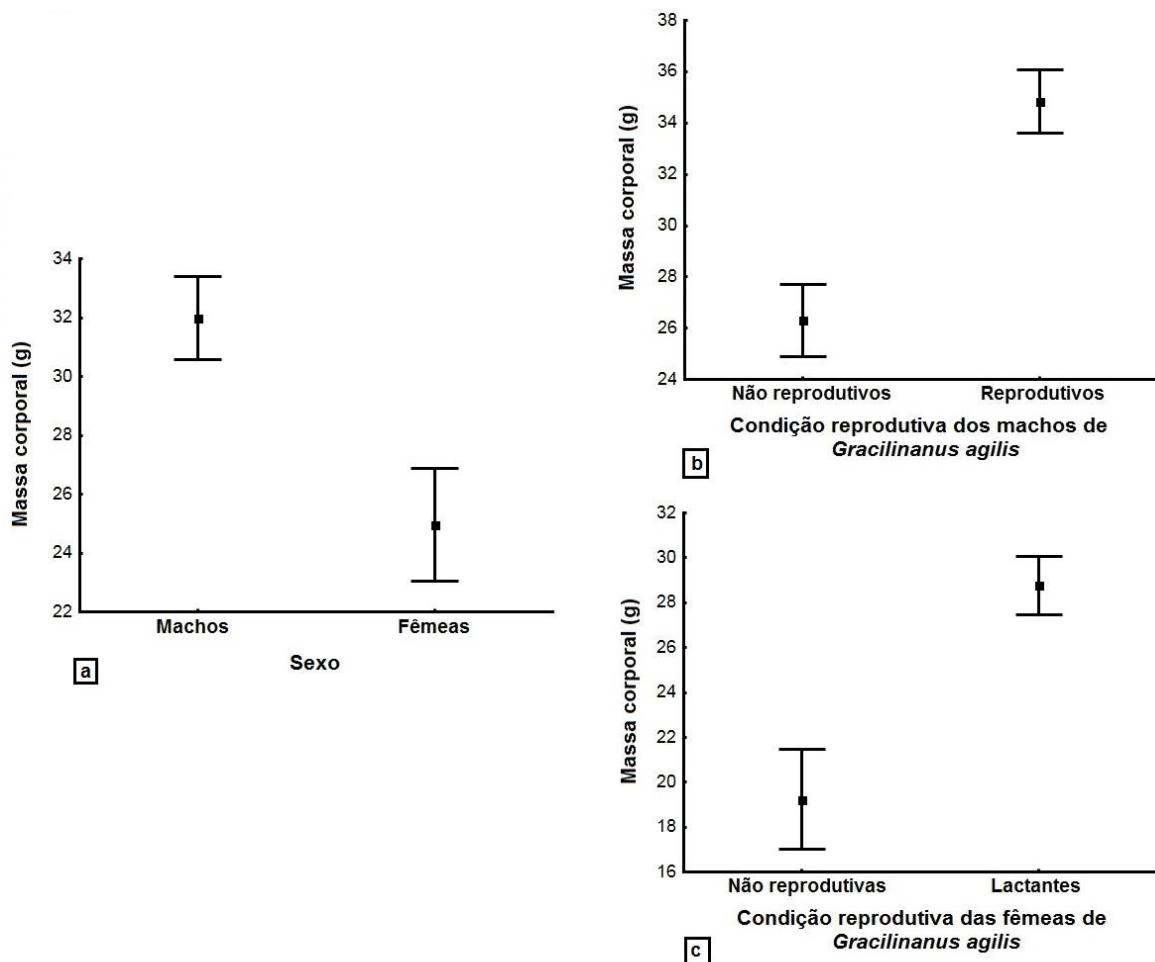


Figura 7. Comparaç $\mathbf{\acute{a}}$ o do aumento da massa corporal entre machos e fêmeas de *G. agilis* em relaç $\mathbf{\acute{a}}$ o à classe etária, em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil. Círculos e triângulos negros representam indivíduos sexualmente maduros (adultos e subadultos), enquanto círculos e triângulos cinza indicam os indivíduos juvenis. Nos meses de outubro e dezembro (2010) e novembro (2011) não foi possível realizar as campanhas de captura.



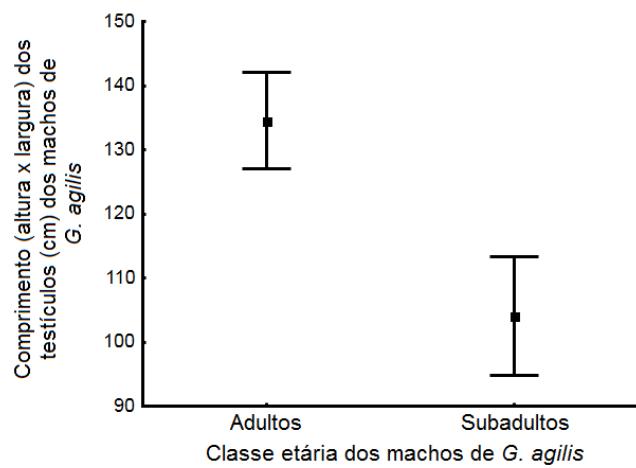


Figura 9. Relação entre o tamanho dos testículos (altura x largura – cm) e a classe etária dos indivíduos de *G. agilis* em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o erro padrão.

Uso do espaço por G. agilis

Pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MPC), foi possível estimar a área de movimento de 41 indivíduos de *G. agilis*, sendo 15 machos e 10 fêmeas (Anexo A). O tamanho médio da área de movimento foi de 0,32 ha ($D.P\pm 0,16$) e variou entre 0,09 e 0,64 ha. A área de movimento dos machos (média=0,4ha; $D.P\pm 0,13$) foi duas vezes maior que das fêmeas (média=0,2ha; $D.P\pm 0,12$) ($t=-3,663$; $gl=23$; $p=0,001$) (FIGURA 10). A estação chuvosa apresentou maior biomassa de artrópodes que a estação seca ($t=2,828$; $gl=16$; $p=0,012$) (Anexo B). Mas, ao analisarmos a relação entre a biomassa de artrópodes e o tamanho da área de movimento dos indivíduos de *G. agilis*, notamos que a disponibilidade deste recurso não influenciou a área de movimento de machos e fêmeas na área de estudo ($R^2=0,016$; $p=0,546$; $n=25$) (FIGURA 11).

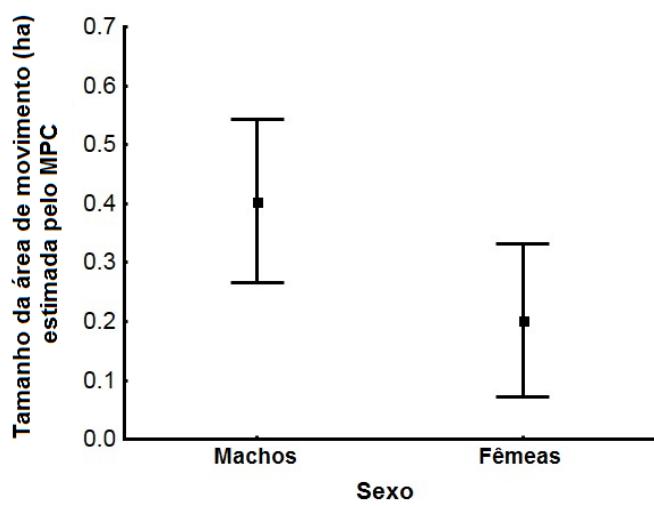


FIGURA 10. Comparação do tamanho da área de movimento (ha) estimada pelo método do MPC entre machos e fêmeas de *G. agilis* em uma área de cerrado típico na EE do Pangá em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o erro padrão.

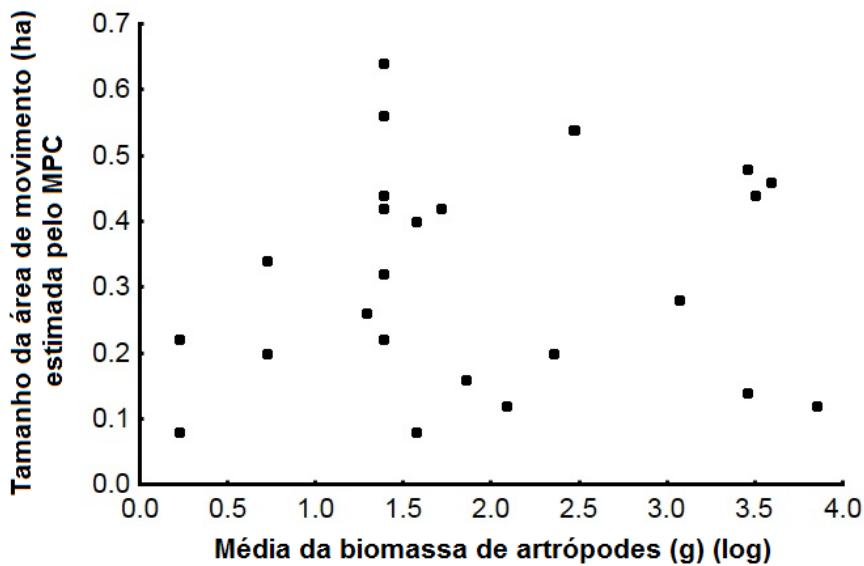


FIGURA 11. Relação entre o tamanho da área de movimento (ha) de *G. agilis* e o log da média da biomassa de artrópodes (g) dos meses em que cada indivíduo foi capturado em uma área de cerrado na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

A massa corporal influenciou positivamente apenas o tamanho da área de movimento dos machos (machos – $R^2= 0,297$; $p= 0,036$; $n= 15$; fêmeas – $R^2= 0,022$; $p= 0,685$; $n= 10$) (FIGURA 12). Além disso, o tamanho da área de movimento dos machos foi maior durante o período reprodutivo ($t=-2,801$; $gl=13$; $p=0,015$) (FIGURA 13). Por outro lado, o tamanho da área de movimento das fêmeas foi similar entre o período reprodutivo e o período não reprodutivo ($t=-0,836$; $gl=8$; $p=0,427$) (FIGURA 14).

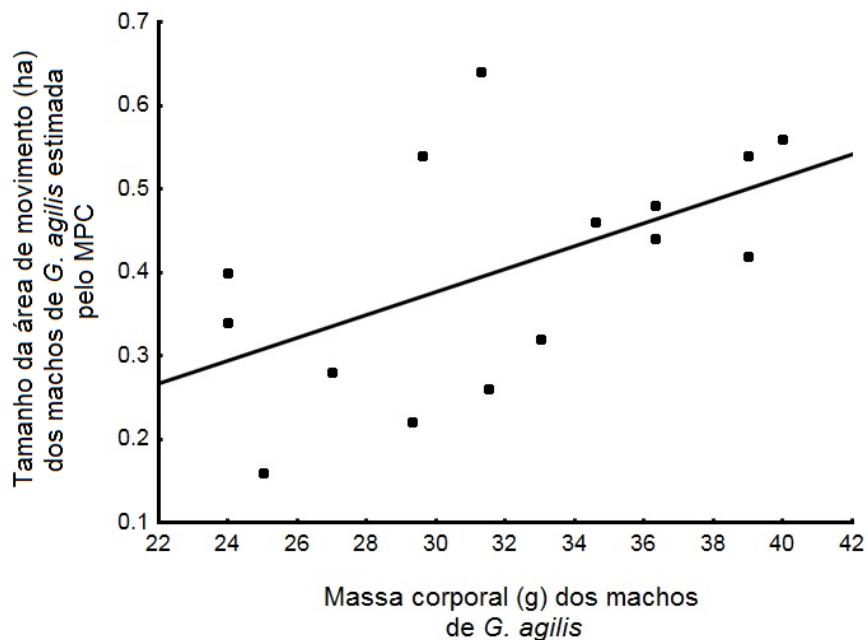


Figura 12. Relação entre a massa corporal (g) e o tamanho da área de movimento (ha) dos machos de *G. agilis* em uma área de cerrado na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

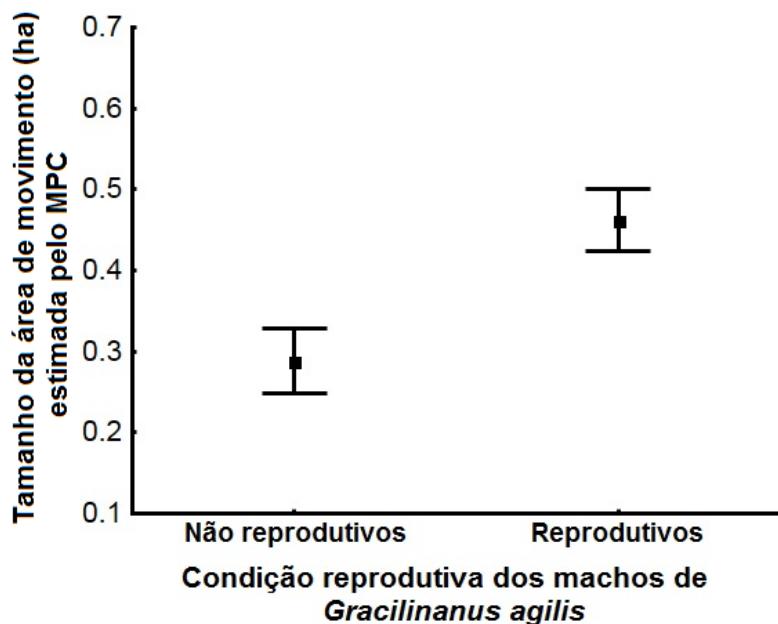


FIGURA 13. Comparação do tamanho da área de movimento (ha) entre os machos de *G. agilis* não reprodutivos e reprodutivos em uma área de cerrado na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o erro padrão.

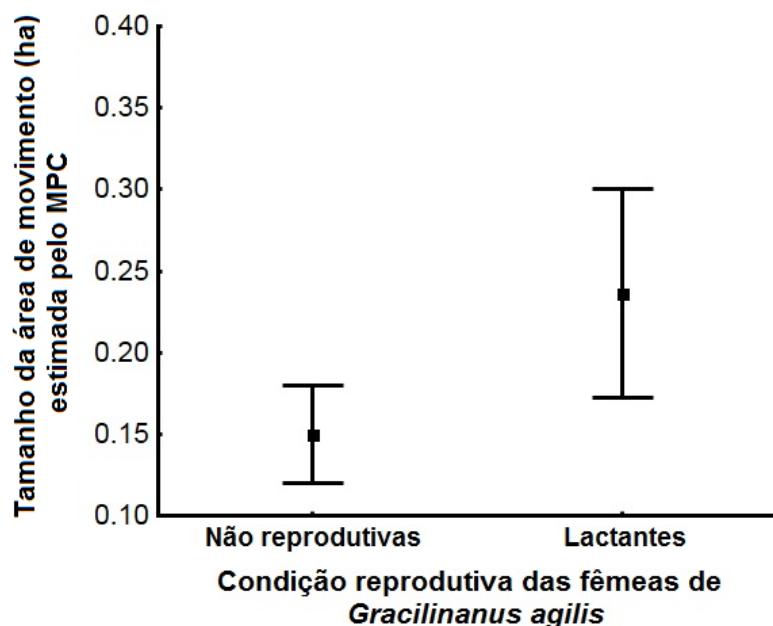


FIGURA 14. Comparação do tamanho da área de movimento (ha) entre as fêmeas de *G. agilis* não reprodutivas e lactantes em uma área de cerrado na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o erro padrão.

A média da sobreposição das áreas de movimento entre fêmeas ($2,06\%$; $D.P \pm 6,09$) foi menor que a sobreposição entre machos (média= 22% ; $D.P \pm 24$) e entre os sexos (média= $19,72\%$; $D.P \pm 22,35$). Entre as fêmeas não reprodutivas, em 2011, ocorreram duas sobreposições de áreas de vida: F309-F459 e F459-F495, e em 2012, não houve nenhuma sobreposição entre as fêmeas não reprodutivas (FIGURA 15). Por outro lado, quando as fêmeas estavam reprodutivas, tanto no ano de 2011 quanto em 2012, as mesmas não sobrepueram suas áreas de vida (FIGURA 16). Em 2012, no período reprodutivo, registramos um forte indício de territorialidade entre as fêmeas: F1101-F1171, F1101-F1177 e F1119-F1177, uma vez que as mesmas não sobrepueram temporalmente suas áreas de vida. Nesse caso, F1101 ocupou parte da área de movimento de F1171 a partir de setembro, quando F1171 deixou de ser capturada, em agosto. Além disso, a sobreposição de F1101 com F1177 ocorreu apenas no mês de outubro, enquanto a última captura de F1177 foi em setembro. Ao mesmo tempo, a sobreposição entre F1119 e F1177 também aconteceu somente a partir de outubro. Além disso, o tamanho da área de movimento das fêmeas foi maior no período reprodutivo do que no período não reprodutivo, no entanto, quando as mesmas estavam lactantes, a sobreposição das áreas de movimento entre as fêmeas foi menor, o que pode ser mais uma evidência de territorialidade (FIGURA 14).

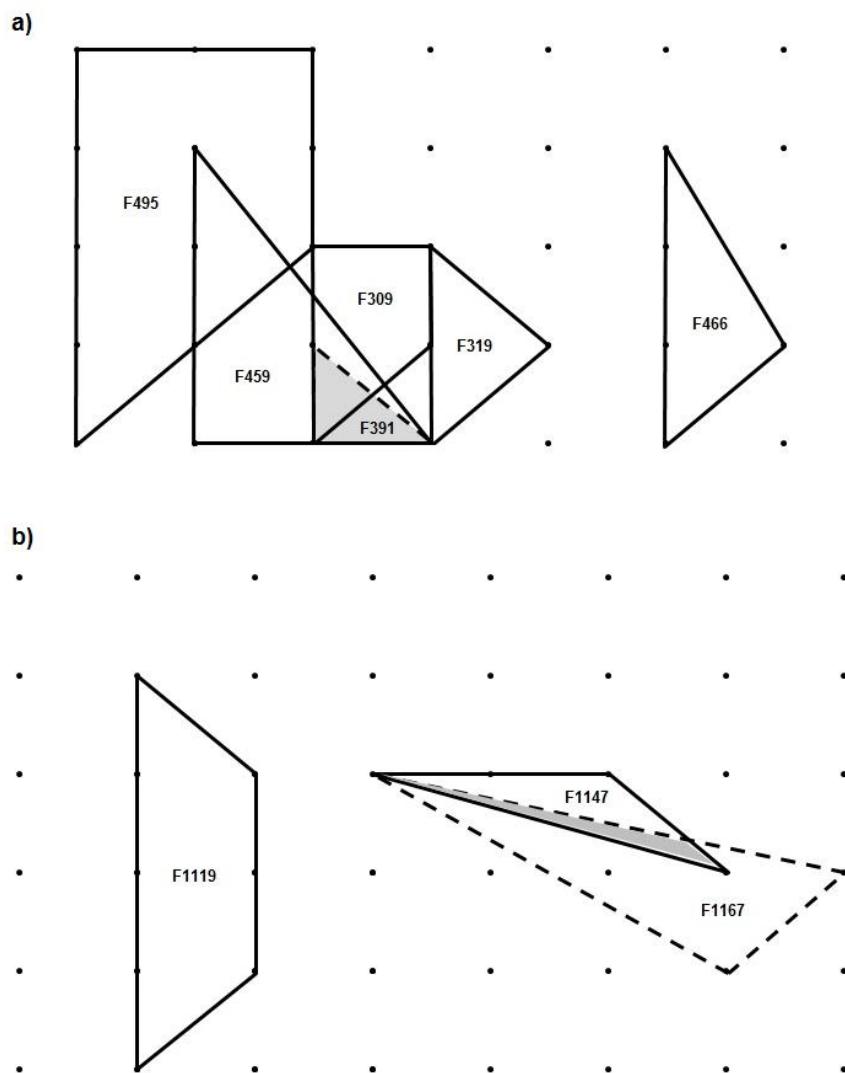


FIGURA 15. Padrões de sobreposição de áreas de movimento entre fêmeas não reprodutivas de *G. agilis* na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil: a) fêmeas capturadas entre março e outubro de 2011; b) fêmeas capturadas entre maio e julho de 2012, e entre novembro de 2012 e janeiro de 2013. Polígonos envolvidos com linhas contínuas representam a área de movimento ocupada por fêmeas, enquanto polígonos envolvidos com linhas tracejadas (F391 e F1167) indicam a área de movimento daquelas fêmeas que deixaram de ser capturadas na grade de captura, e que tiveram sua área ocupada por fêmeas vizinhas.

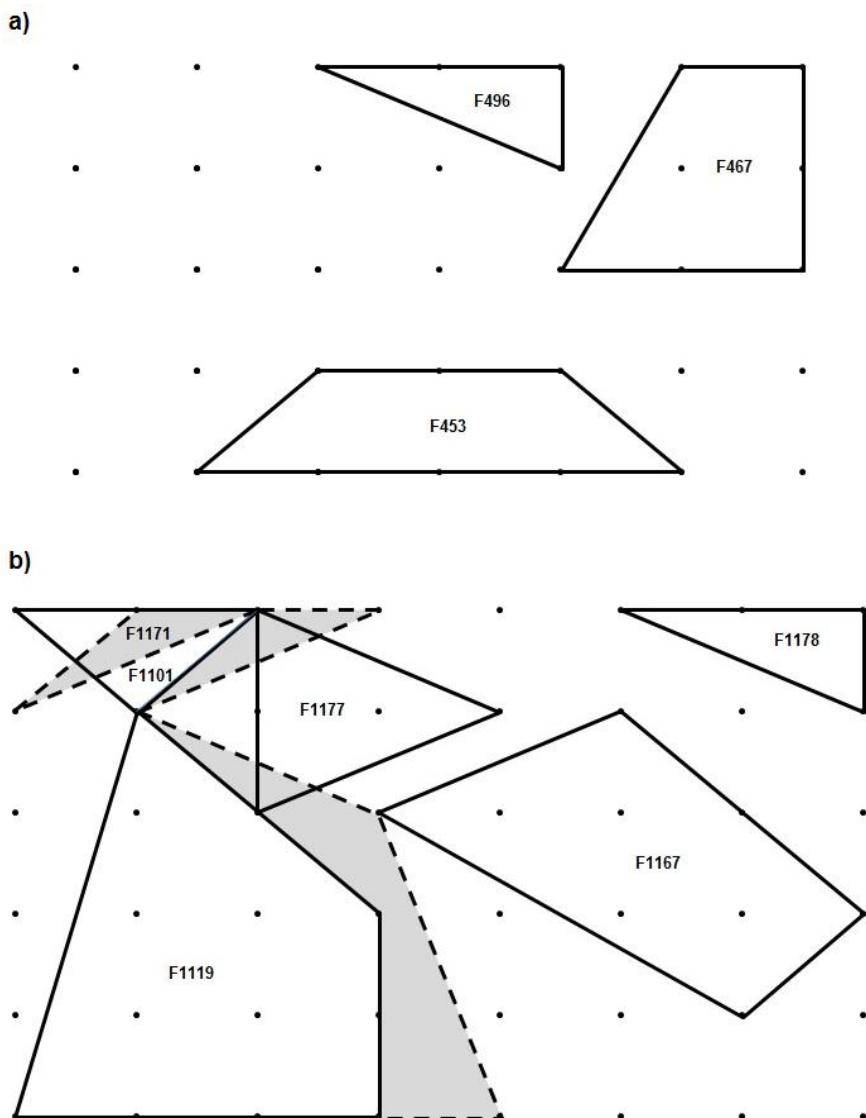


FIGURA 16. Padrões de sobreposição de áreas de movimento entre fêmeas reprodutivas de *G. agilis* na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil: a) fêmeas capturadas entre julho de 2011 e fevereiro de 2012; b) fêmeas capturadas entre agosto e dezembro de 2012. Polígonos envolvidos com linhas contínuas representam a área de movimento ocupada por fêmeas, enquanto polígonos envolvidos com linhas tracejadas indicam: a área de movimento da fêmea (F1171) que deixou de ser capturada na grade de captura e teve sua área ocupada por uma fêmea vizinha; e as fêmeas (F1119 e F1101) que ocuparam parte da área de movimento da fêmea (F1177), somente quando a mesma deixou de ser capturada.

Na estação seca, em 2011, ocorreram quatro sobreposições entre as fêmeas: F309-F459, F309-F496, F459-F495, F466-F467, e na estação seca de 2012, foram duas sobreposições: F1167-1195 e 1177-1195 (FIGURA 17). Já na estação chuvosa, não houve nenhuma sobreposição entre as áreas de vida das fêmeas (FIGURA 18). Contudo, não foi possível realizar uma comparação entre estação seca e chuvosa devido ao baixo número de fêmeas capturadas na estação chuvosa ($n=3$).

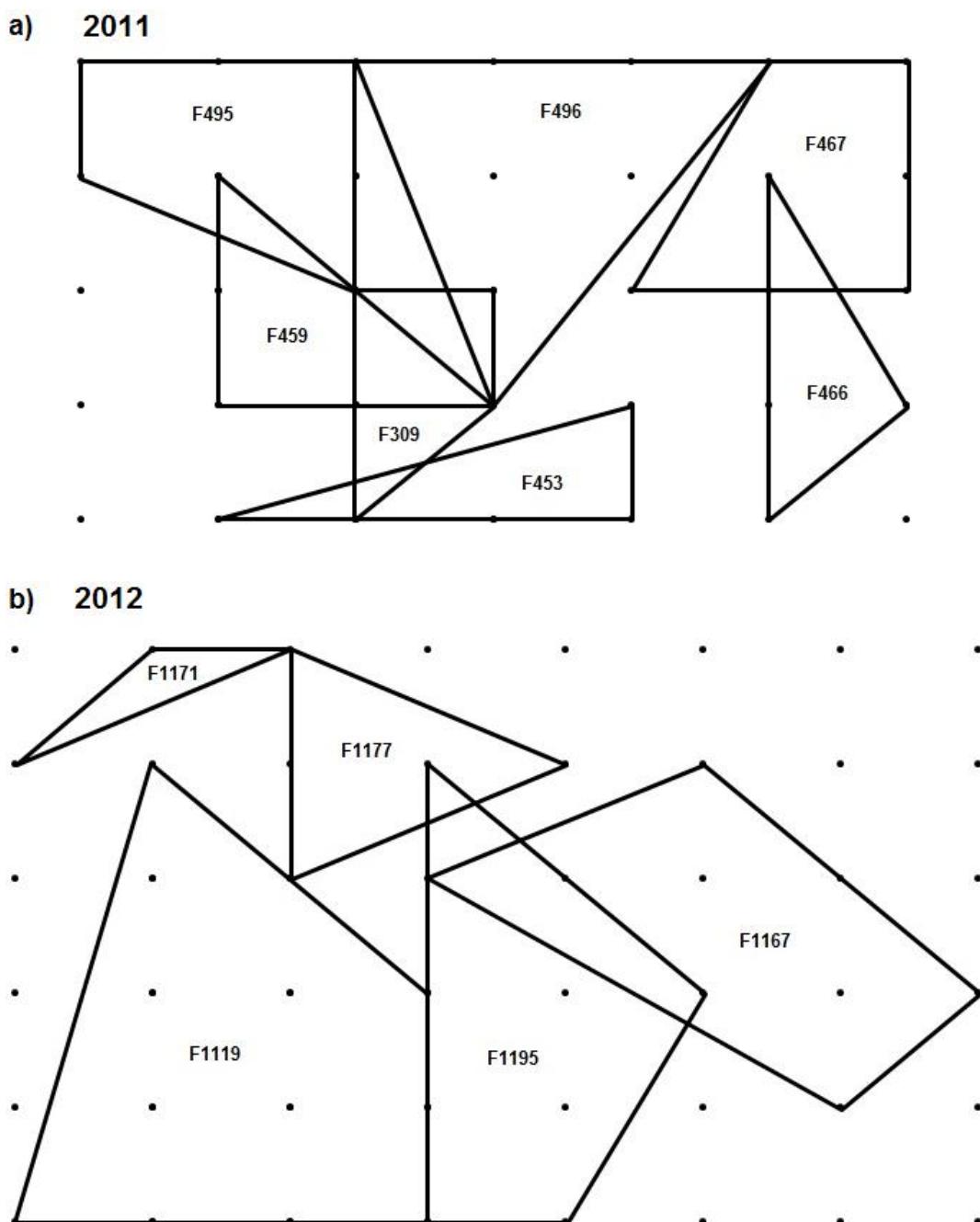
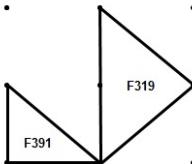
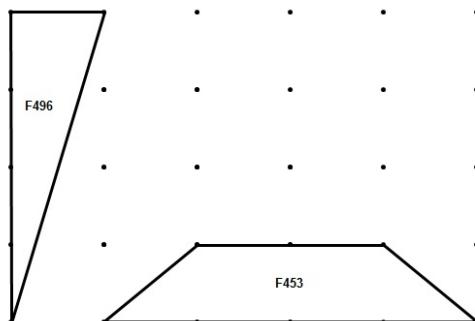


FIGURA 17. Padrões de sobreposição de áreas de movimento entre fêmeas de *G. agilis* durante a estação seca (maio a setembro) na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil: a) fêmeas capturadas no ano de 2011; b) fêmeas capturadas no ano de 2012. Polígonos envolvidos com linhas contínuas representam a área de movimento ocupada por fêmeas.

a) 2010-2011



b) 2011-2012



c) 2012-2013

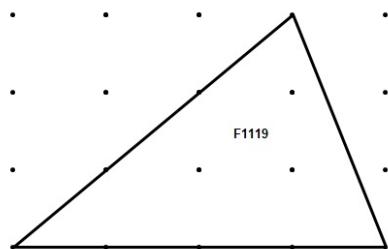


FIGURA 18. Padrões de sobreposição de áreas de movimento entre fêmeas de *G. agilis* durante a estação chuvosa (outubro a abril) na EE do Pangá em Uberlândia, MG, Brasil: a) fêmeas capturadas entre 2010-2011; b) fêmeas capturadas entre 2011-2012; c) fêmeas capturadas entre 2012-2013. Polígonos envolvidos com linhas contínuas representam a área de movimento ocupada por fêmeas.

Os machos sobrepueram extensivamente suas áreas de movimento com as fêmeas (FIGURA 19) e com outros machos (FIGURA 20), sendo que a sobreposição entre machos foi maior quando os indivíduos estavam reprodutivos (Mann-Whitney – $U=379$; $p=0,003$, $n=74$) (FIGURA 21) e também na estação seca que na chuvosa (Mann-Whitney – $U = 487$; $p<0,001$, $n=93$) (ANEXO C). Por outro lado, as sobreposições entre os sexos foram similares entre indivíduos reprodutivos e não reprodutivos (Mann-Whitney – $U=1480$; $p=0,714$, $n=111$) (ANEXO D).

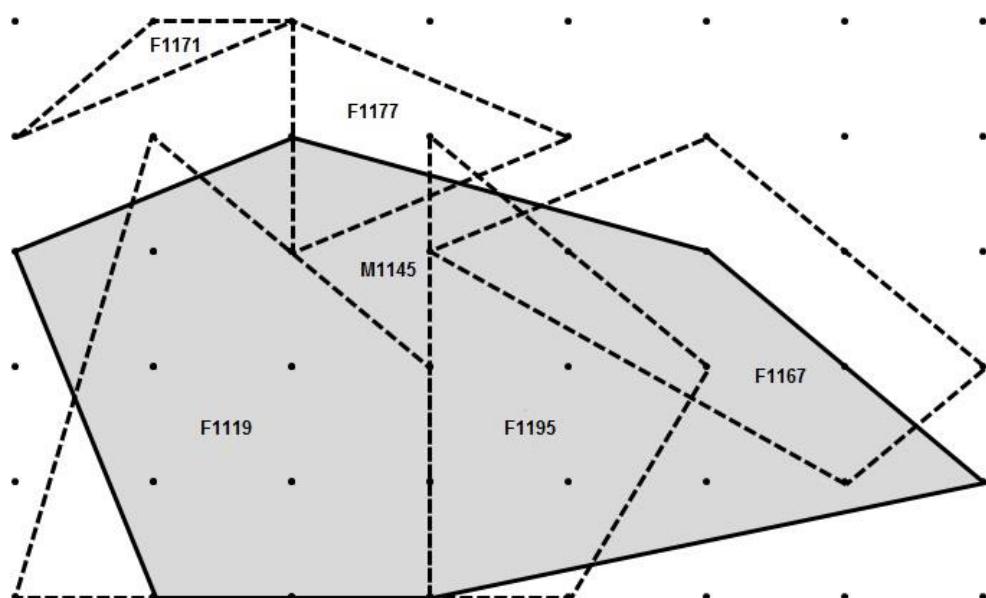


FIGURA 19. Padrões de sobreposição de áreas de movimento entre machos e fêmeas de *G. agilis* durante a estação seca (maio a setembro) de 2012, na EE do Pangá em Uberlândia, MG, Brasil: o polígono envolvido com linha contínua representa a área de movimento do macho (M1145), enquanto que polígonos com linhas tracejadas demonstram a área de movimento das fêmeas (F1119, F1195, F1167, F1177 e F1171).

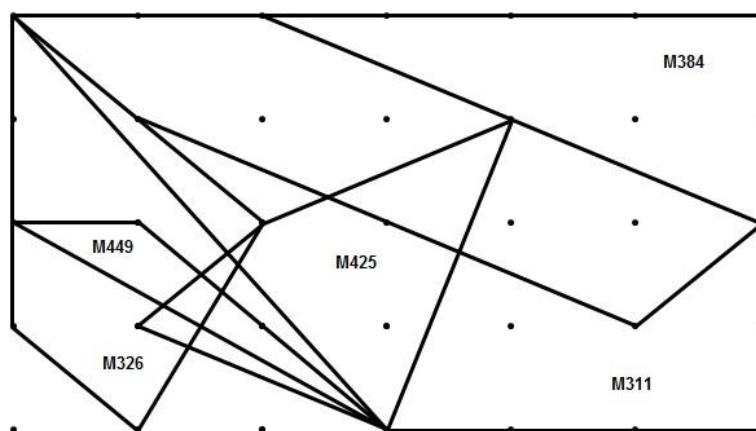


FIGURA 20. Padrões de sobreposição de áreas de movimento entre machos não reprodutivos de *G. agilis* durante o ano de 2011, na EE do Pangá em Uberlândia, MG, Brasil. Polígonos envolvidos com linhas contínuas representam a área de movimento dos machos.

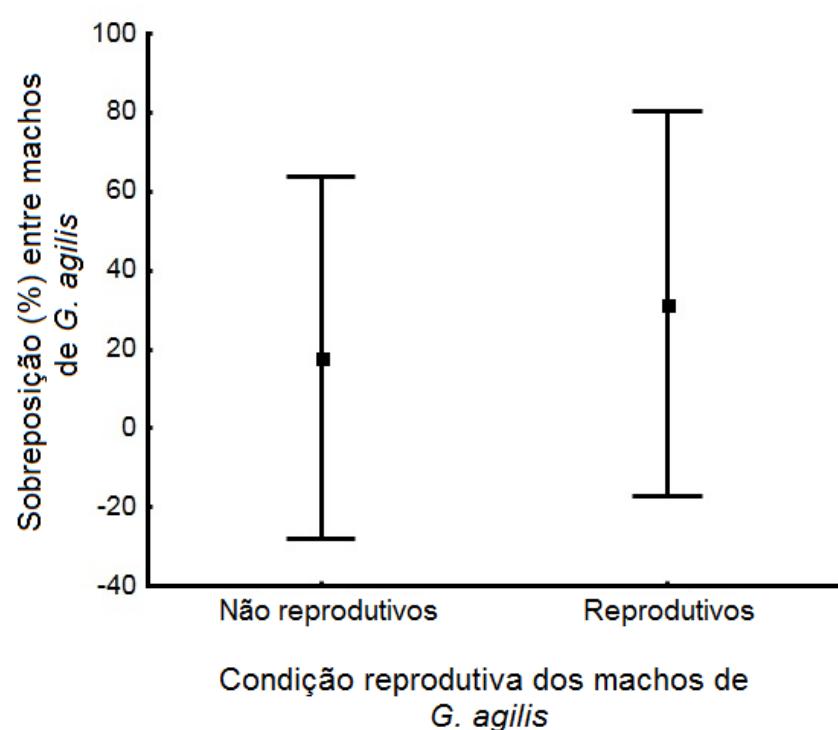


Figura 21. Comparação da sobreposição das áreas de movimento entre machos reprodutivos e não reprodutivos em uma área de cerrado na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o desvio padrão.

Discussão

Padrão populacional e estratégia reprodutiva

De acordo com nossos dados, no ano de 2011 a razão sexual de *G. agilis* foi desviada a favor dos machos. Ao mesmo tempo, em 2012, apesar de que não houve uma diferença significativa na razão sexual, o número de machos capturados também foi maior do que a quantidade de fêmeas. Nesse sentido, vários fatores podem ter contribuído para esses resultados, como a variação na disponibilidade de alimento entre os anos (Cameron 2004), além de características intrínsecas de cada sexo, como capacidade de dispersão (Greenwood 1980), vulnerabilidade a predadores (Sperry e Weatherhead 2009) e sensibilidade às alterações ambientais (Delean et al. 2009). Além disso, é possível que esse padrão seja reflexo de um desvio na razão sexual da ninhada (Trivers e Willard 1973, Clark 1978) ou ainda da mortalidade ou tempo de maturação diferencial entre os juvenis de cada sexo (Beirinckx et al. 2006, Tecot et al. 2013). Por outro lado, também pode ser apenas um viés amostral, uma vez que os métodos de captura podem aumentar ou diminuir as chances de animais de um determinado sexo serem capturados (Amrhein et al. 2012). Diversos trabalhos já sugeriram que em estudos de captura-marcção-recaptura, machos tendem a apresentar maior capturabilidade devido à sua maior mobilidade, de fato, tal ocorrência aconteceu no nosso estudo, pois os machos de *G. agilis* apresentaram maior área de movimento do que as fêmeas. Até o momento, estudos populacionais de *G. agilis* demonstraram diferentes resultados quanto à razão sexual. Tanto Aragona e Marinho-filho (2009) quanto Andreazzi et al. (2011) encontraram um desvio da razão sexual a favor dos machos, enquanto Mares & Ernest (1995) evidenciou uma razão sexual proporcional entre os sexos. Estudos com outros didelfídeos, como em *Micoures demerarae*, a razão sexual das populações situadas em diferentes fragmentos florestais também apresentou desvios em sentidos distintos, entre anos díspares

(Fernandez et al. 2008). Para elucidar quais das diversas hipóteses correntes na literatura explicam o desvio encontrado em 2011 são necessárias comparações das razões sexuais primárias e secundárias, e desenhos experimentais específicos.

As fêmeas de *G. agilis* apresentaram atividade reprodutiva entre julho e fevereiro em todos os anos de estudo, confirmando um padrão de reprodução sazonal e altamente sincronizado entre os indivíduos. Além disso, o aparecimento de fêmeas lactantes na população ocorreu entre agosto e fevereiro, ainda na estação seca, sugerindo que deve ocorrer um ajustamento entre a fase de desmame dos filhotes e a época de maior abundância de recursos alimentares (a partir de outubro). O ajuste entre desmame e maior disponibilidade de alimento também já foi apontada por outros estudos com pequenos mamíferos (Jonsson et al. 2002, Rademarker e Cerqueira 2006, Andreazzi et al. 2011), sendo que a relação entre esses dois fatores parece ser favorecida evolutivamente, uma vez que possibilita maior sobrevivência da prole (Andreazzi et al. 2011).

Nos mamíferos, o início da atividade reprodutiva está relacionado tanto a fatores sazonais, como aumento da precipitação (Lima e Jaksic 1998), disponibilidade de alimento (Julien-Laferrière e Atramentowicz 1990, Leiner et al. 2008) e fotoperíodo (McAllan et al. 2006), quanto fisiológicos, como feromônios (Flanagan et al. 2011) e concentração de hormônios sexuais no sangue (Brenner e West 1975). No nosso estudo, como as fêmeas de *G. agilis* apresentaram os primeiros sinais reprodutivos ainda na estação seca, que foi a época de escassez de recurso alimentar, provavelmente o fotoperíodo deve ser um dos reguladores da atividade reprodutiva na espécie, pois a reprodução se iniciou logo após o solstício de inverno. Dessa maneira, o fotoperíodo também pode ser um fator importante para a manutenção da semelparidade nos mamíferos e da sincronização reprodutiva, sendo que

geralmente as fêmeas participam de apenas um evento reprodutivo. Contudo, estudos futuros são necessários para avaliar essa relação em *G. agilis*.

Os dados de flutuação populacional indicam um pico durante o início do período reprodutivo, especialmente na fase de cópulas, seguido por uma redução abrupta do tamanho populacional a partir de outubro. Essa redução foi resultado principalmente do desaparecimento dos machos adultos, que pode ser explicado pela ocorrência de mortalidade pós-copulatória nesse sexo ou dispersão dos mesmos para outra área. Porém, a ausência de emigração, os sinais de alopecia, a alta infestação por parasitas e os machucados presentes no corpo dos indivíduos nesse período apoiam a redução da sobrevivência em decorrência da forte competição intrassexual e do gasto energético excessivo (ver Lee e Cockburn 1985). O mesmo padrão de declínio na condição corporal dos machos após a reprodução, também já foi observado em outras espécies semélparas (Oakwood et al. 2001, Martins et al. 2006b, Baladrón et al. 2012). As fêmeas também desapareceram da população, através de uma redução da sobrevivência que ocorreu em fevereiro, após o cuidado maternal. Dessa maneira, após a morte dos adultos, a população de *G. agilis* passou a ser composta por juvenis e subadultos, não ocorrendo sobreposição de gerações. Essas evidências sugerem fortemente a existência de semelparidade em *G. agilis*, assim como sugerido em outras espécies de didelfídeos, como *Marmosops paulensis* (Leiner et al. 2008), *Monodelphis dimidiata* (Pine et al. 1985; Balandron et al. 2012), *Marmosops incanus* (Lorini et al. 1994) e *Gracilinanus microtarsus* (Martins et al. 2006b); e também de dasyurídeos, como na maioria das espécies do gênero *Antechinus* spp. (Robert e Schwanz 2011).

O ganho acentuado de massa corporal nos machos de *G. agilis* durante o período pré-reprodutivo pode ser visto como uma evidência adicional da ocorrência de semelparidade, como já foi observado em *Monodelphis dimidiata* (Baladrón et al. 2012). De fato, em

pequenos mamíferos com sistema de acasalamento poligínico ou promíscuo, a massa corporal é um fator importante para o sucesso reprodutivo dos machos, devido à competição intrassexual e a garantia de acesso às fêmeas (Stockley et al. 1996). Nesse sentido, a massa corporal possibilita uma vantagem na competição entre machos, visto que garante maximização dos encontros copulatórios com fêmeas férteis durante a reprodução devido à hierarquia de dominância em função do tamanho do corpo (Ryser 1992, Holleley et al. 2006). Assim, a ocorrência de competição entre machos surge como uma das principais forças evolutivas para a adoção de uma estratégia reprodutiva semelpara (Holleley et al. 2006). Adicionalmente, outros estudos demonstraram que machos com maior massa corporal possuem maior tamanho testicular (Schulte-Hostedde et al. 2005), permitindo maior produção de esperma e a inseminação de um número maior de fêmeas, o que aumenta a chance de paternidade (Hynes et al. 2005, Holleley et al. 2006). Por outro lado, as fêmeas também exibiram aumento de massa corporal, porém a partir de agosto, quando as mesmas já estavam lactantes. Assim, o peso e o tamanho das fêmeas adultas são precursores de uma boa condição fisiológica, refletindo em um maior número de filhotes com melhores chances de sobrevivência (Tuomi 1980, Neuhaus 2000), o que é crucial no caso de espécies que participam de apenas um evento reprodutivo.

Diversos estudos tentam explicar a semelparidade nos mamíferos, de modo a entender os fatores que regem a mortalidade massiva dos machos após a copulação. A maioria dos trabalhos é realizada com os dasyurídeos, principalmente do gênero *Antechinus*, sendo que os estudos com os didelfídeos ainda são ausentes. No geral, a mortalidade pós-copulatória dos machos está relacionada com a intensa competição intrassexual por acesso às fêmeas, devido a um período curto e sincronizado de acasalamento (Braithwaite e Lee 1979, Fisher et al. 2013). Durante a estação reprodutiva, a elevação da concentração de testosterona no plasma,

aumenta a agressividade nos machos (Bradley 2003, Hynes et al. 2005), ampliando as interações agonísticas. Nesse sentido, a competição entre os indivíduos desencadeia um conjunto de respostas adaptativas ao estresse hormonal agudo, influenciado principalmente pela falha nos mecanismos normais de retroalimentação negativa do cortisol (Boonstra 2005). Consequentemente, o aumento do cortisol no sangue, provoca uma deficiência fisiológica severa nos indivíduos, culminando na supressão do sistema imunológico, perda de peso e aumento da infestação por parasitas, que são fatores determinantes para a alta mortalidade pós-copulatória (Bradley 2003, Naylor et al. 2008).

Apesar de ainda não existirem estudos relacionados à fisiologia reprodutiva e às respostas ao estresse hormonal em marsupiais didelfídeos, os nossos resultados indicam que a mortalidade pós-copulatória em *G. agilis* pode também ser explicada pelos mesmos fatores observados nos dasyurídeos. Nesse contexto, indícios, como sinais de agressão (como machucados no corpo) no final do período de acasalamento e maior abundância de indivíduos nesse intervalo de tempo, sustentam fortemente a ocorrência de uma intensa competição entre os machos. Adicionalmente, o aumento significativo dos testículos quando os machos tornaram-se reprodutivamente ativos também sugere aumento do nível de testosterona, insinuando maior agressividade. Além disso, a maior mobilidade dos machos no período reprodutivo, como consequência do sistema de acasalamento poligínico ou promíscuo e da organização espacial das fêmeas (ver uso do espaço) indica um alto investimento energético, acarretando em uma supressão da condição nutricional, o que pode ter contribuído para a redução da sobrevivência. Por fim, em ambientes com alta previsibilidade na disponibilidade de recursos alimentares, como o Cerrado, esse fator pode favorecer períodos reprodutivos curtos e sincronizados entre as fêmeas (Fisher et al. 2013) intensificando a competição entre os machos (Harcourt et al. 1995).

Uso do espaço

O tamanho da área de movimento de *G. agilis* (min= 0,09; máx= 0,64 ha) variou dentro da amplitude encontrada por outros trabalhos com didelfídeos de pequeno porte (massa corporal < 70 g), como *Marmosops paulensis* – 0,25 a 1,5 ha (Leiner e Silva 2009); *G. microtarsus* – 0,05 e 0,63 ha (Fernandes et al. 2010); e *G. agilis* – 0,01 e 0,82 ha (Ribeiro 2011), que utilizaram o MPC como estimador de área de vida. Tal variação no tamanho da área de vida pode ser influenciada pela densidade populacional (Pires et al. 1999), massa corporal (Fernandes et al. 2010), abundância e distribuição de alimento no ambiente (Leiner e Silva 2007), sexo e atividade reprodutiva (Vieira e Cunha 2008; Loretto e Vieira 2005).

Em geral, machos exibem áreas de vida maiores do que fêmeas em animais com sistema de acasalamento políginico ou promíscuo (Gaulin e FitzGerald 1988), como os marsupiais didelfídeos (Croft & Eisenberg 2006). Esse padrão se confirma em *G. agilis*, pois houve relação positiva entre massa corporal e tamanho da área de movimento apenas em indivíduos do sexo masculino. Dessa forma, pode ser que o dimorfismo sexual de tamanho seja um dos fatores que explique essa relação, uma vez que o ganho de massa corporal de *G. agilis*, no período pré-reprodutivo, parece ser importante para competição intrassexual durante a fase reprodutiva. Em *G. microtarsus*, também parece ocorrer o mesmo efeito, pois a área de vida dos juvenis aumentou proporcionalmente ao ganho de massa corporal e o crescimento dos machos foi mais rápido que das fêmeas, contribuindo para o dimorfismo sexual na espécie (Fernandes et al. 2010). Uma vez que tanto a massa corporal quanto a área de movimento dos machos de *G. agilis* foi maior no período reprodutivo, é possível apontar que a intensa movimentação nesse período seja o resultado de uma estratégia para maximizar o sucesso reprodutivo (Marmet et al. 2012), dado que o mesmo está diretamente relacionado com as cópulas obtidas por um macho (Holleley et al. 2006). Assim, quanto maior o número

de áreas de vida de fêmeas que ele consegue sobrepor, maior a chance cópulas realizadas. Nesse sentido, outros estudos com marsupiais também corroboraram o padrão de que machos apresentam maior área de vida do que fêmeas, devido ao dimorfismo sexual de tamanho e à estratégia reprodutiva de cada sexo (Cáceres & Monteiro-Filho 2001, Belcher & Darrant 2004, Moraes-Júnior & Chiarello 2005, Fernandes *et al.* 2010).

A relação inversa entre disponibilidade de recursos alimentares e o tamanho do uso do espaço também já foi avaliada em outros estudos com pequenos mamíferos não voadores, tanto em roedores, como *Apodemus flavicollis* (Stradiotto *et al.* 2009) e *Rhabdomys pumilio* (Schradin *et al.* 2010) quanto em marsupiais, como *Caluromys philander* (Julien-Laferrière 1995), *Didelphis aurita* (Loretto e Vieira 2005) e *G. agilis* (Ribeiro 2011). Nesse sentido, é assumido que na estação seca os indivíduos aumentam suas áreas de vida em busca de alimento devido à escassez desses recursos, e na estação chuvosa, época de maior abundância de recursos alimentares, a área de vida tende a ser menor (Julien-Laferrière 1995, Cáceres 2003). Utilizando os dados de disponibilidade de artrópodes no ambiente, observamos que o tamanho da área de movimento dos indivíduos de *G. agilis* não foi influenciado pela abundância desse recurso, o qual variou sazonalmente, com maior disponibilidade na estação chuvosa. O mesmo resultado foi obtido por Ribeiro (2011) e Leiner e Silva (2007) com *G. agilis* no Cerrado e *Marmosops paulensis* na Mata Atlântica, respectivamente. No entanto, tais trabalhos notaram que a abundância de frutos pode influenciar a movimentação e o uso do espaço por essas espécies, pois diferentemente dos artrópodes, os frutos apresentam distribuição agregada e previsibilidade espaço-temporal (ver Leiner e Silva 2007).

No Cerrado, Lamberto (2011) observou que o consumo de artrópodes por *G. agilis* compõe a maior parte da dieta dos indivíduos, porém, na estação chuvosa, quando a disponibilidade de artrópodes e frutos é abundante, a proporção de artrópodes consumida

pelas fêmeas se mantém constante e a ingestão de frutos tende a aumentar. Como parte da estação chuvosa coincide com o período que as fêmeas de *G. agilis* estão cuidando dos filhotes, talvez a maior ingestão de frutos na estação chuvosa deve funcionar como uma complementação nutricional por parte das fêmeas (Lamberto 2011), devido ao alto gasto energético com a lactação (Speakman 2008). Assim, pode ser que os frutos sejam o recurso alimentar limitante no ambiente, e que talvez, a sua disponibilidade controle o tamanho da área de movimento das fêmeas, ao invés da abundância de artrópodes.

A atividade reprodutiva parece influenciar o tamanho da área de movimento dos machos de *G. agilis*, mas não das fêmeas. Mesmo que a variação no ganho de massa corporal dos indivíduos de ambos os sexos na época reprodutiva não foi muito amplo, acreditamos que como *G. agilis* é uma espécie de pequeno porte, mesmo uma mudança de pequena magnitude no seu tamanho corporal pode influenciar no gasto energético dos indivíduos. Dessa maneira, a relação positiva entre tamanho do corpo e demanda energética (MacNab 1963; Harestad e Bunnell 1979; Swihart et al. 1988) poderia contribuir indiretamente para o aumento do tamanho da área de vida através da necessidade de suprir maiores demandas energéticas em indivíduos mais pesados. Porém, também parece que não houve relação entre massa corporal e área de movimento em fêmeas. É possível que as fêmeas mantenham o tamanho da área de movimento constante independente do aumento das suas necessidades energéticas em decorrência do aumento da disponibilidade de recursos alimentares no ambiente no período mais dispendioso da reprodução das fêmeas (Speakman 2008) e da necessidade de manter áreas fixas para cuidar dos filhotes (ver Loretto e Vieira 2005).

Como a sobreposição intersexual foi semelhante tanto no período reprodutivo quanto no reprodutivo, esse resultado sugere que não deve existir relação agonística territorial entre indivíduos do sexo oposto ao longo do ano, indicando que o sucesso reprodutivo de cada sexo

depende de recursos distintos (Clutton-Brock 1989). Nos pequenos mamíferos, comumente os machos não possuem cuidado parental e o sucesso reprodutivo é limitado pelo número de cópulas (Ostfeld 1990), diferentemente das fêmeas, que dependem da aquisição de alimento e de sítios seguros para o cuidado com os filhotes (Ostfeld 1990, Wolff 1993). Nesse sentido, a distribuição dos machos está relacionada com a organização espacial das fêmeas, que ao defenderem uma área exclusiva, aumentam os custos de manter um território por parte dos machos (Croft & Eisenberg 2006). Dessa forma, para garantir acesso ao maior número de fêmeas possível, os machos aumentam a sobreposição espacial intrassexual e intersexual no período reprodutivo, como ocorreu no nosso estudo com *G. agilis*.

Em relação às fêmeas, as mesmas ocuparam áreas exclusivas ao longo de todos os anos estudados, com sobreposição de partes das áreas de movimento apenas durante a estação seca (média = 12,58%) e não reprodutiva (média = 21,51%). Deste modo, pode ser que para as fêmeas de *G. agilis* os custos em manter um território durante a estação seca, quando os recursos alimentares são escassos e a densidade é alta, devem ser maiores do que os benefícios em defendê-lo, impedindo a adoção dessa estratégia. Ao mesmo tempo, a população de fêmeas de *G. agilis* nesse período foi composta por fêmeas juvenis e subadultas, sendo que nessas classes etárias, as mesmas necessitam de menor demanda energética e não precisam investir energia com a reprodução (Speakman 2005). Além disso, a sobreposição esteve restrita às fêmeas não reprodutivas, sendo que durante o período reprodutivo, as mesmas mantiveram áreas de movimento exclusivas, inclusive só ocupando o espaço de outras fêmeas quando os sítios foram desocupados, caracterizando territorialidade. Nesse sentido, a adoção da estratégia territorial no período reprodutivo corrobora a hipótese de Wolff (1993), sugerindo que esse comportamento auxilia na proteção dos filhotes contra o infanticídio cometido por outras fêmeas e na necessidade de manter abrigos seguros e

exclusivos, os quais influenciam diretamente no sucesso reprodutivo das fêmeas. Simultaneamente, o ajustamento do processo de desmame à estação chuvosa em *G. agilis* aponta que o consumo de alimento pelas fêmeas também é determinante para a sobrevivência da prole, apoiando a hipótese de Ostfeld (1985). Assim, a atividade reprodutiva parece ser o principal fator que pode explicar a territorialidade nas fêmeas de *G. agilis*, sendo que tanto a defesa dos filhotes quanto de recursos alimentares contribui para o maior sucesso reprodutivo das fêmeas. De fato, estudos anteriores já demonstraram que o status nutricional das mães influencia o tamanho e a condição corporal da ninhada (Jonsson et al. 2002), enquanto a garantia de abrigos seguros contra conespecíficos afeta a sobrevivência da prole (Wolff & Peterson 1998, Stockley e Bro-Jorgensen 2011).

Nos didelfídeos, a territorialidade em fêmeas também foi relatada por Pires et al. (1999) em *Micoureus demerarae*. Neste caso, o comportamento territorial das fêmeas foi influenciado pelo aumento da densidade populacional durante a estação reprodutiva em um fragmento perturbado quando o alimento era o recurso limitante. Por outro lado, Leiner e Silva (2009) demonstraram que as fêmeas de *Marmosops paulensis* na Mata Atlântica adotam a estratégia territorial de acordo com a disponibilidade dos frutos de *Piper* sp., os quais apresentam previsibilidade de distribuição. Já estudos com o gambá sul-americano, *Didelphis albiventris*, não encontraram evidências de territorialidade em nenhum dos sexos (Almeida et al. 2008, Sanches 2009). Quanto aos dasyurídeos, em *Dasyurus m. maculatus*, um marsupial australiano carnívoro, a territorialidade também ocorreu somente em fêmeas, com o intuito de garantir alimento durante no período reprodutivo (Belcher e Darrant 2004). Entre os roedores de pequeno porte, um estudo experimental com *Clethrionomys glareolus* comprovou que quando o alimento é o recurso limitante, a diminuição da sobreposição das áreas de vida das fêmeas garantiu aumento no tamanho da prole e a massa corporal dos filhotes (Jonsson et al.

2002). Além disso, Steinmann et al. 2009) verificaram que no período reprodutivo as fêmeas de *Calomys musculinus* mostraram-se mais agressivas em seus territórios. Em *Necromys lasiurus*, as fêmeas também demonstraram territorialidade somente na estação reprodutiva (Pires et al. 2009).

Conclusão

Nosso estudo aponta que o indício de territorialidade nas fêmeas de *G. agilis* parece estar relacionado com o período reprodutivo, assim como ocorre em roedores (Steinmann et al. 2009) e em outras espécies de didelfídeos (Pires e Fernandez 1999, Leiner e Silva 2009). Além do mais, os recursos alimentares influenciaram diretamente a reprodução sincronizada sazonal nas fêmeas, de modo que a fase de desmame dos filhotes esteve restrita a estação chuvosa, indicando que a aquisição de alimento é um fator importante para o sucesso reprodutivo da prole. Como a sobreposição das áreas de movimento ocorreu somente entre fêmeas não reprodutivas e as mesmas ocuparam áreas exclusivas durante o período reprodutivo, sugerimos que a adoção da territorialidade deve ocorrer como forma de proteção dos filhotes (Wolff 1993) e também dos recursos alimentares (Ostfeld 1985), os quais devem apresentar alta concentração no ambiente, o que diminui os custos em defendê-los. O comportamento territorial das fêmeas pode contribuir para a adoção de uma estratégia reprodutiva semelhante. Como a distribuição dos machos está relacionada com a organização espacial das fêmeas, uma vez que as mesmas ocupam áreas exclusivas, os custos da adoção de uma estratégia territorial nos machos tendem a ser altos (Ostfeld 1985, 1990). Em decorrência desse acontecimento, os machos sobrepuçaram extensivamente suas áreas de vida intra e intersexualmente durante o período reprodutivo. Assim, a alta sobreposição entre os machos

possivelmente aumentou as interações agonísticas, contribuindo para a intensa competição intrassexual por fêmeas e ocasionando uma possível mortalidade pós-copulatória nos machos. Já em relação às fêmeas, a mortalidade após o período reprodutivo pode ser decorrente dos altos custos com a longa fase de lactação e cuidado dos filhotes (Fisher e Blomberg 2011), assim como os custos associados à defesa dos territórios (Stockley e Bro-Jorgensen 2011).

Ao mesmo tempo, é possível que a semelparidade esteja relacionada a uma predisposição filogenética (Cockburn 1997) ou à previsibilidade dos alimentos no ambiente (Fisher et al. 2013) através da necessidade de ajuste da fase de lactação e desmame na estação chuvosa, resultando em um período curto e sincronizado de acasalamento. Nesse caso, a própria adoção da estratégia reprodutiva pode reforçar a necessidade de manutenção de um território durante o período reprodutivo para garantir recursos alimentares e abrigos exclusivos para o cuidado da prole. Dessa maneira, sugerimos que a territorialidade entre fêmeas deve ser favorecida principalmente, em espécies semélparas, em função das mesmas apresentarem investimento reprodutivo muito alto e restrito a uma única estação reprodutiva, de forma que o acesso exclusivo aos recursos e a garantia de sobrevivência da prole são fatores cruciais para o sucesso reprodutivo. Estudos futuros nesse sentido ainda são necessários, avaliando a organização espacial de populações de didelfídeos com diferentes estratégias reprodutivas dentro do gradiente rápido-lento.

Referências bibliográficas

- ALMEIDA, A. J., C. G. TORQUETTI, AND S. A. SALAMONI. 2008. Use of space by neotropical marsupial *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia: Didelphidae) in an urban forest fragment. *Revista Brasileira de Zoologia* 25: 214–219.
- AMRHEIN, V., B. SCAAR, M. BAUMANN, N. MINÉRY, J. P. BINNERT, AND F. KORNER-NIEVERGELT. 2012. Estimating adult sex ratios from bird mist netting data. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 713–720.
- ANDREAZZI, C. S., V. RADEMARKER, R. GENTILE, H. M. HERRERA, A. M. JANSEN, AND P. S. D'ANDREA. 2011. Population ecology of small rodents and marsupials in a semi-deciduous tropical forest of the southeast Pantanal, Brazil. *Zoologia* 28: 762–770.
- ARAGONA, M. AND MARINHO-FILHO, J. 2009. História natural e biologia reprodutiva de marsupiais no Pantanal, Mato Grosso, Brasil. *Zoologia* 26: 220–230.
- ARCESE, P., AND J. N. M. SMITH. 1988. Effects of Population Density and Supplemental Food on Reproduction in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology* 57: 119–136.
- BALADRÓN, A. V., A. I. MALIZIA, M. S. BÓ, AND M. S. LIÉBANA. 2012. Population dynamics of the southern short-tailed opossum (*Monodelphis dimidiata*) in the Pampas of Argentina. *Australian Journal of Zoology* 60: 238–245.
- BEIRINCKX, K., H. V. GOSSUM, M. J. LAJEUNESSE, AND M. R. FORBES. 2006. Sex biases in dispersal and philopatry: insights from a meta-analysis based on capture-mark-recapture studies of damselflies. *Oikos* 113: 539–547.

- BELCHER, C. A., AND J. P. DARRANT. 2004. Home range and spatial organization of the marsupial carnivore, *Dasyurus maculatus maculatus* (Marsupialia: Dasyuridae) in south-eastern Australia. *The Zoological Society of London* 262: 271–280.
- BERGALLO, H.G., AND W.E. MAGNUSSON. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 80: 472–486.
- BOONSTRA, R. 2005. Equipped for life: the adaptive role of the stress axis in male mammals. *Journal of Mammalogy* 86: 236–247.
- BRADLEY, A. J. 2003. Stress, hormones and mortality in small carnivorous marsupials. Pp. 25 –267 in *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials* (M. Jones, C. R. Dickman, M. Archer, eds.). CSIRO Publishing, Melbourne.
- BRAITHWAITE, R. W., AND A. K. LEE. 1979. A mammalian example of semelparity. *The American Naturalist* 113: 151–155.
- BRENNER, R. M., AND N. B. WEST. 1975. Hormonal regulation of the reproductive tract in female mammals. *Annu. Rev. Physiol.* 37: 273–302.
- BRITO, D., AND F. A. S. FERNANDEZ. 2000. Metapopulation viability of the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic forest fragments in south-eastern Brazil. *Animal Conservation* 3: 201–209.
- BROWN, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76: 160–169.
- BRUNA, E. M., J. F. GUIMARÃES, C. T. LOPES, P. DUARTE, A. C. L. GOMES, S. C. S. BELENTANI, R. PACHECO, K. G. FACURE, F. G. LEMOS, AND VASCONCELOS, H. L. 2010.

MAMMALIA, Estação Ecológica do Panga, a Cerrado protected area in Minas Gerais state, Brazil. Check List 6: 668–675.

BURT, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. Journal of Mammalogy 24: 346–352.

CÁCERES, N. C. 2003. Use of space by opossum *Didelphis aurita* Wied-Newied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. Revista Brasileira de Zoologia 20: 315–322.

CÁCERES, N. C., AND E. L. A. MONTEIRO-FILHO. 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of Southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 36: 85–92.

CÁCERES, N. C., AND E. L. A. MONTEIRO-FILHO. 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of Southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 36: 85–92.

CÁCERES, N. C., E. L. A. MONTEIRO-FILHO. 2006. Uso do espaço por marsupiais: fatores influentes, comportamento e heterogeneidade espacial. Pp. 203–215 in Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Evolução (N. C. Cáceres and E. L. A. Monteiro-Filho, eds.). Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande.

CAMERON, E. Z. 2004. Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. The Royal Society 271: 1723–1728.

CARDOSO, E., M. I. MORENO, E. M. BRUNA, AND H. L. VASCONCELOS. 2009. Mudanças fitofisionômicas no cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG. Caminhos de Geografia Uberlândia 10: 254–268.

- CLARK, A. B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201: 163–165.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 236: 339–372.
- COCKBURN, A. 1997. Living slow and dying young: senescence in marsupials. Pp. 28–40. in Marsupial biology: recent research new perspectives (N. Saunders and L. Hinds, eds.). Berlin, Springer.
- COLE, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Q. REV. BIOL.* 29: 103–137.
- CROFT, D. B., AND J. F. EISENBERG. 2006. BEHAVIOUR. PP. 229–298 in *Marsupials* (P. Armati, C. Dickman and I. Hume, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- DELEAN, S., AND G. DE'ATH, AND H. MARSH. 2009. Climate and maternal effects modify sex ratios in a weakly dimorphic marsupial. *Behavior Ecology Sociobiology*. doi 10.1007/s00265-009-0844-0.
- DICKMAN, C. R., AND E. VIEIRA. 2006. Ecology and life histories. Pp. 199–228 in *Marsupials* (P. Armati, C. Dickman and I. Hume, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- EMBRAPA, 1982. Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras do Triângulo Mineiro. Rio de Janeiro: Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos, p. 526.

- EMILY F HYNES, E. F., C. D. RUDD, P. D. TEMPLE-SMITH, G. SOFRONIDIS, D. PARIS, G. SHAW, AND M. B. RENFREE. 2005. Mating sequence, dominance and paternity success in captive male tammar wallabies. *Reproduction* 130: 123–130.
- FERNANDES, F. R., L. D. CRUZ., E. G. MARTINS, AND S. F. DOS REIS. 2010. Growth and home range size of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 26: 185–192.
- FERNANDEZ, F. A. S. 1995. Métodos para estimativas de parâmetros populacionais por captura, marcação e recaptura. *Oecologia Brasiliensis*. Pp. 01–26 in Tópicos em Tratamentos de Dados Biológicos vol. II (P. R. Peres-Neto, J. L. Valentin and F. A. S. Fernandez, eds.). Programa de Pós-graduação em Ecologia – Instituto de Biologia – UFRJ, Rio de Janeiro.
- FERNANDEZ, F. A. S., C. S. BARROS, AND M. SANDINO. 2003. Biased sex ratios in populations of the wooly mouse opossum *Micoureus demerarae*. *Natureza & Conservação* 1: 21–27.
- FISHER, D. O., AND S. P. BLOMBERG. 2011. Costs of Reproduction and Terminal Investment by Females in a Semelparous Marsupial. *Plos One* 6: e15226.
- FISHER, D. O., C. R. DICKMAN, M. E. JONES, AND S. P. BLOMBERG. 2013. Sperm competition drives the evolution of suicidal reproduction in mammals. *PNAS* 1–5.
- FISHER, D. O., I. P F. OWENS, AND C. N. JOHNSON. 2001. The ecological basis of life history variation in marsupials. *Ecology* v 82: 3531–3540.
- FLANAGAN, K. A, W. WEBB, AND L. STOWERS. 2011. Analysis of male pheromones that accelerate female reproductive organ development. *Plos One* 6: e16660.

- FLEMING, T. H. 1973. The reproductive cycles of three species of opossums and other mammals in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy* 54: 439–455.
- GAULIN, S. J. C., AND FITZGERALD. R. W. 1988. Home range size as a predictor of mating systems in *Microtus*. *Journal of Mammalogy* 69: 311–319.
- GREENWOOD, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28: 1140 –1162.
- HARCOURT, A. H., A. PURVIS, AND L. LILES. 1995. Sperm competition: mating system, not breeding season, affects testes size of primates. *Funct. Ecol.* 9: 468–476.
- HARESTAD, A. S., AND F. L. BUNNELL. 1979. Home range and body weight – a reevaluation. *Ecology* 60: 389–402.
- HARVEY, P. H., A. F. READ, AND D. E. L. PROMISLOW. 1989. Life history variation in placental mammals: unifying the data with theory. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 6:13–31.
- HAYNE, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30: 1–18.
- HOLLELEY, C. E., C. R. DICKMAN, M. S. CROWTHER, AND B . P. OILDROUYD. 2006. Size breeds success: multiple paternity, multivariate selection and male semelparity in a small marsupial, *Antechinus stuartii*. *Molecular Ecology* 15: 3439–3448.
- HYNES, E. F., C. D. RUDDZ, P. D. TEMPLE-SMITH, G. SOFRONIDS, D. PARIS, G. SHAW, AND M. B. RENFREE. 2005. Mating sequence, dominance and paternity success in captive male tammar wallabies. *Reproduction* 130: 123–130.

- JOLLY, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model. *Biometrika* 52: 225–247.
- JONSSON, P., T. HARTIKAINEN, E. KOSKELA, AND T. MAPPES. 2002. Determinants of reproductive success in voles: space use in relation to food and litter size manipulation. *Evolutionary Ecology* 16: 455–467.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D. 1995. Use of space by the woodly opossum *Caluromys philander* (Marsupialia, Didelphidae) in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1280–1289.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D. 1999. Foraging strategies and food partitioning in the neotropical frugivorous mammals *Caluromys philander* and *Potos flavus*. *Journal of Zoology* 247: 71–80.
- Julien-LAFERRIERE, D., AND M. ATRAMENTOWICZSOURCE. 1990. Feeding and Reproduction of Three Didelphid Marsupials in Two Neotropical Forests (FrenchGuiana). *Biotropica* 22: 404–415.
- KIE, J. G., J. A. BALDWIN, AND C. J. EVANS. 1996. Calhome: a program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin* 24: 342–344.
- KRAJEWSKI, C., P. A. WOOLLEY, AND M. WESTERMAN. 2000. The evolution of reproductive strategies in dasyurid marsupials: implications of molecular phylogeny. *Biol. J. Linn. Soc.* 71: 417–435.
- KREBS, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 76: 239–273.
- KVARNEMO, C., AND I. AHNESJÖ. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 404–408.

LAMBERTO, J. M. 2011. Dieta de *Gracilinanus agilis* (Didephimorphia: Didelphidae) e *Rhipidomys* sp. (Rodentia: Cricetidae) em uma área de cerrado stricto sensu na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. Monografia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.

LEE, A. K., AND A. COCKBURN. 1985. Evolutionary ecology of marsupials. Cambridge University Press, Cambridge.

LEINER, N. O., AND W. R. SILVA. 2007. Effects of resource availability on the use of space by the mouse opossum *Marmosops paulensis* (Didelphidae) in a montane Atlantic forest area, southeastern Brazil. *Acta Theriologica* 52: 197–204.

LEINER, N. O., AND W. R. SILVA. 2009. Territoriality in females of the slender opossum (*Marmosops paulensis*) in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 25: 671–675.

LEINER, N. O., E. Z. F. SETZ, AND W. R. SILVA. 2008. Semelparity and factors affecting the reproductive activity of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 89: 153–158.

LESSA, L. G., AND F. N. DA COSTA. 2010. Diet and seed dispersal by five marsupials (Didephimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology* 75: 10–16.

LIMA, M., AND JAKSIC, F. M. 1998. Delayed density-dependent and rainfall effects on reproductive parameters of an irruptive rodent in semiarid Chile. *Acta Theriologica* 43: 225–234.

- LOPES, G. P. 2011. Padrões do uso do espaço por *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) em uma área de cerrado da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG. Monografia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.
- LORETTTO, D., AND M. V. VIEIRA. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the Black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). *Journal of Mammalogy* 86: 287–293.
- LORINI, M. L., J. A. OLIVEIRA, AND V. G. PERSSON. 1994. Annual age structure and reproductive patterns in *Marmosa incana* (Lund, 1841) (Didelphidae, Marsupialia). *Mammalian Biology* 59: 65–73.
- MACEDO, J. S., D. LORETTTO, M. V. VIEIRA, AND R. CERQUEIRA. 2006. Classes dentárias e de desenvolvimento em marsupiais: um método de análise para animais vivos em campo. *Mastozoologia Neotropical* 13: 133–136.
- MAHER, C. R., AND D. F. LOTT. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behavior* 49: 1581 – 1597.
- MARES, M. A., AND K. A. ERNEST. 1995. Population and Community Ecology of Small Mammals in a Gallery Forest of Central Brazil 76: 750–768.
- MARMET, J., B. PISANU, J. L. CHAPUIS, G. JACOB, AND E. BAUDRY. 2012. Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a scramble competition mating system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 1449–1457.
- MARTINS, E. G., V. BONATO, , C. Q. DA SILVA, AND S. F. DOS REIS. 2006B. PARTIAL SEMELPARITY IN THE NEOTROPICAL didelphid marsupial *Gracilinanus microtarsus*. *Journal of Mammalogy* 87: 915–920.

- MCALLAN, B. M., AND F. GEISER. 2006. Photoperiod and the timing of reproduction in *Antechinus flavipes* (Dasyuridae: Marsupialia). *Mammalian Biology* 71: 129–138.
- MCNAB, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist* 97: 133–140.
- MCNAMARA, J. M. 1987. Starvation and Predation as Factors Limiting Population Size. *Ecology* 68: 1515 – 1519.
- MILLS, H. R., AND R. BENCINI 2000. New evidence of facultative male die-off in island populations of dibblers, *Parantechinus apicalis*. *Australian Journal of Zoology* 48: 501–510.
- MITCHELL, M. S., AND, R. A. POWELL. 2007. Optimal use of resources structures home ranges and spatial distribution of black bears. *Animal Behaviour* 74: 219–230.
- MITCHELL, M. S., AND, R. A. POWELL. 2012. Foraging optimally for home ranges. *Journal of Mammalogy* 93: 917–928.
- MORAES-JÚNIOR, E. A., AND A. G. CHIARELLO. 2005. A radio tracking study of home range and movements of the marsupial *Micoureus demerarae* (Thomas) (Mammalia, Didelphidae) in the Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 85–91.
- NAYLOR, R., S. J. RICHARDSON, AND B. M. MCALLAN. 2008. Boom and bust: a review of the physiology of the marsupial genus *Antechinus*. *J Comp Physiol B* 178: 545–562.
- NEUHAUS, P. 2000. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 75–83.

- OAKWOOD, M., A. J. BRADLEY, AND A. COCKBURN. 2001. Semelparity in a large marsupial. *Proceedings of The Royal Society B* 268: 407–411.
- OSTFELD, R. S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *The American Naturalist* 126: 1–15.
- OSTFELD, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 411–415.
- PERRET, M., AND S. BEN M'BAREK. 1991. Male influence on oestrous cycles in female wooly opossum (*Caluromys philander*). *Journal of Reproduction and Fertility* 91: 557–566.
- PINE, R. H., P. L. DALBY, AND 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 Carnegie Museum* 54: 195–231.
- PIRES, A. DOS S., F. A. S. FERNANDEZ, B. R. FELICIANO, AND D. DE FREITAS. 2009. Use of space by *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) in a grassland among Atlantic Forest fragments. *Mammalian Biology* 75: 270–276.
- PIRES, A. S., F. A. S. FERNANDEZ, AND D. FREITAS. 1999. Patterns of use of space by *Micoureus demerarae* (Marsupialia: Didelphidae) in a fragment of Atlantic forest in Brazil. *Mastozoologia Neotropical* 6: 5–12.
- POWELL, R. A, AND M. S. MITCHELL. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93: 948–958.

- POWELL, R. A. 2000. Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. Pp. 65–103 in Research Techniques in Animal Ecology (L. Boitani and T. K. Fuller, eds.). Columbia University Press, New York.
- PRIOTTO, J., A. STEINMANN, AND J. POLOP. 2002. Factors affecting home range size and overlap in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae) in Argentine agroecosystems. Mammalian Biology 67: 97–104.
- PROMISLOW, D. E. L., AND P. H. HARVEY. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. Journal of Zoology 220: 417–437.
- QUENTAL, T. B., F. A. DOS SANTOS, A. T. C. DIAS, AND F. S. ROCHA. 2001. Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. Journal of Tropical Ecology 17: 339–352.
- RADEMAKER, V., AND CERQUEIRA, R. Variation in the latitudinal reproductive patterns of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae). Austral Ecology 31: 337–342.
- RANAL, M. A. 2003. Soil spore bank of ferns in a gallery forest of the Ecological Station of Panga, Uberlândia, MG, Brazil. American Fern Journal 93: 97–115.
- RIBEIRO, J. F. 2011. Avaliação do uso espaço pelo marsupial *Gracilinanus agilis* em área de cerradão no Brasil Central. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Brasília, Brasília.
- ROBERT, K. A., AND L. E SCHWANZ. 2011. Emerging sex allocation research in mammals: marsupials and the pouch advantage. Mammalian Review 41: 1–22.

- RYSER, J. 1992. The mating system and male mating success of the Virginia Opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. *J. Zool. Lond.* 228: 127–139.
- SAMUEL, M. D., D. J. PIERCE, AND E. O. GARTON. 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range. *Jounal of Animal Ecology* 54: 711–719.
- SANCHES, V. Q. A. 2009. Área de vida e uso do espaço por *Didelphis albiventris* Lund, 1840 (Marsupialia, Didelphidae) na Ilha Mutum, Rio Paraná, Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande.
- SCHLIEKELMAN, P., AND S. P. ELLNER. 2001. Egg size evolution and energetic constraints on population dynamics. *Theoretical Population Biology* 60: 73 –92.
- SCHRADIN, C. G. SCHMOHL, H. G. RÖDEL, I. SCHOEPF, S. M. TREFFLER, J. BRENNER, M. BLEEKER, M. SCHUBERT, B. KÖNIG, AND N. PILLAY. 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour* 79: 195–203.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A. I., J. S. MILLAR, AND G. J. HICKLING. 2005. Condition dependence of testis size in small mammals. *Evolutionary Ecology Research* 7: 143–149.
- SEAMAN, D. E., AND R. A. POWELL. 2009. Identifying Patterns and Intensity of Home Range Use. *International Association of Bear Research and Management* 8: 243–249.
- SEBER, G. A. F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249–259.
- SOMMER, S., AND U. HOMMEN. 2000. Modelling the effects of life-history traits and changing ecological conditions on the population dynamics and persistence of the endangered Malagasy giant jumping rat (*Hypogeomys antimena*). *Animal Conservation* 4: 333–343.

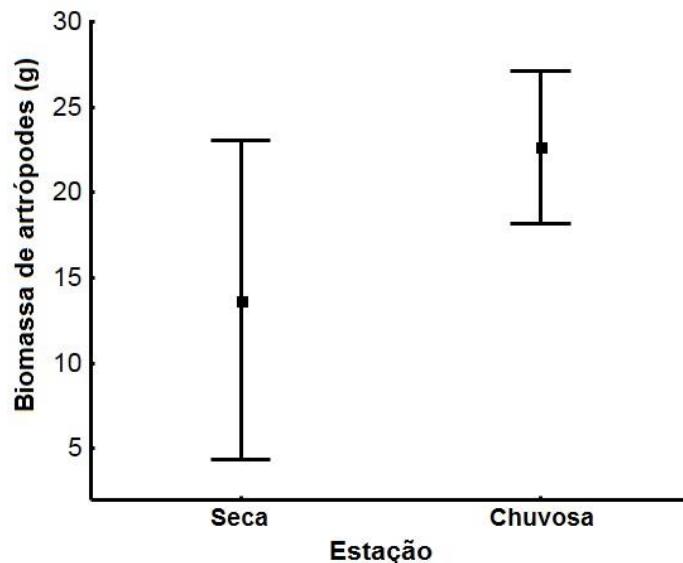
- SPEAKMAN, J. R. 2005. Body size, energy metabolism and lifespan. *The Journal of Experimental Biology* 208: 1717–1730.
- SPEAKMAN, J. R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 363: 375–398.
- SPERRY, J. H., AND P. J. WEATHERHEAD. 2009. Sex differences behavior associated with sex-biased mortality in an oviparous snake species. *Oikos* 118: 627–633.
- STEINMANN, A. R., J. W. PRIOTTO, AND J. J. POLOP. 2009. Territorial behaviour in corn mice, *Calomys musculinus* (Muridae: Sigmodontinae), with regard to mating system. *J. Ethol.* 27: 51–58.
- STOCKLEY, P., AND J. BRO-JORGENSEN. 2011. Female competition and its evolutionary consequences in mammals. *Biological Reviews* 86: 341–366.
- STOCKLEY, P., J. B. SEARLE, D. W. MACDONALD, AND C. S. JONES. 1996. Correlates of reproductive success within alternative mating tactics of the common shrew. *Behavioral Ecology* 7: 334–340.
- STRADIOTTO, A., F. CAGNACCI, R. DELAHAY, S. TIOLI, L. NIEDER, AND RIZZOLI. 2009. Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *Journal of Mammalogy* 90: 704–714.
- SWIHART, R. K., N. A. SLADE, AND B. J. BERGSTROM. 1988. Relating Body Size to the Rate of Home Range Use in Mammals. *Ecology* 69: 393–399.

- TECOT, S. R., B. D. GERBER, S. J. KING, J. L. VERDOLIN, AND P. C. WRIGHT. 2013. Risky business: sex differences in mortality and dispersal in a polygynous, monomorphic lemur. *Behavioral Ecology* 2–10.
- TRIVERS, R.L., AND D. E. WILLARD. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90–92.
- TUOMI, J. 1980. Mammalian reproductive strategies: a generalized relation of litter size to body size. *Oecologia* 45: 39–44.
- VIEIRA, E. M. Padrões de uso vertical do habitat por marsupiais brasileiros. Pp. 217–228 in Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Evolução (N. C. Cáceres and E. L. A. Monteiro-Filho, eds.). Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande.
- VIEIRA, M. V., AND A. A. CUNHA. 2008. Scaling body mass and use of space in three species of marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecology* 33: 872–879.
- WOLFF J. O., AND J. A. PETERSON. 1998. An offspring-defence hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology Ecology & Evolution* 10: 227–239.
- WOLFF, J. O. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68: 364–370.

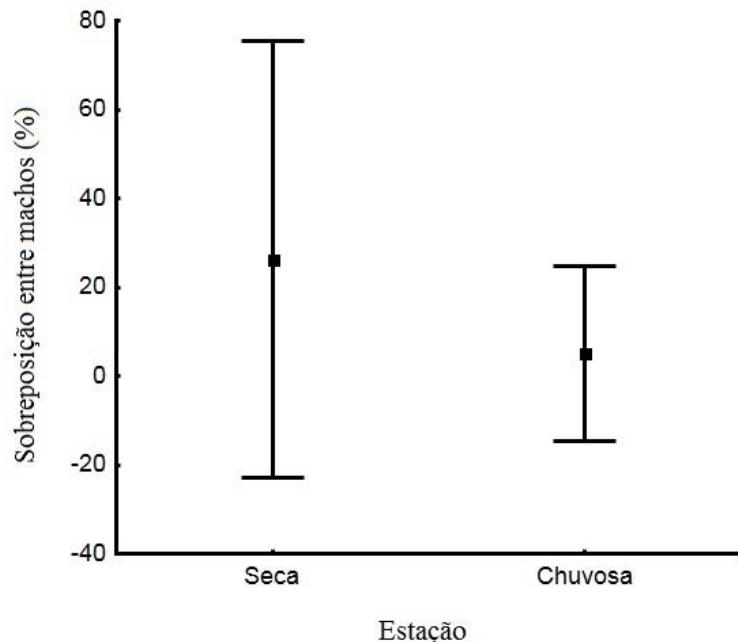
ANEXOS

ANEXO A. Tamanho de área de movimento (AM) (ha) para indivíduos de *Gracilinanus agilis* capturados pelo menos cinco vezes em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil, entre agosto de 2010 e abril de 2013. Informações sobre sexo, número de capturas, massa corporal (M. Corp.) média (g), condição reprodutiva (Cond. Rep.) e log da biomassa (Log. Biom.) de artrópodes (g).

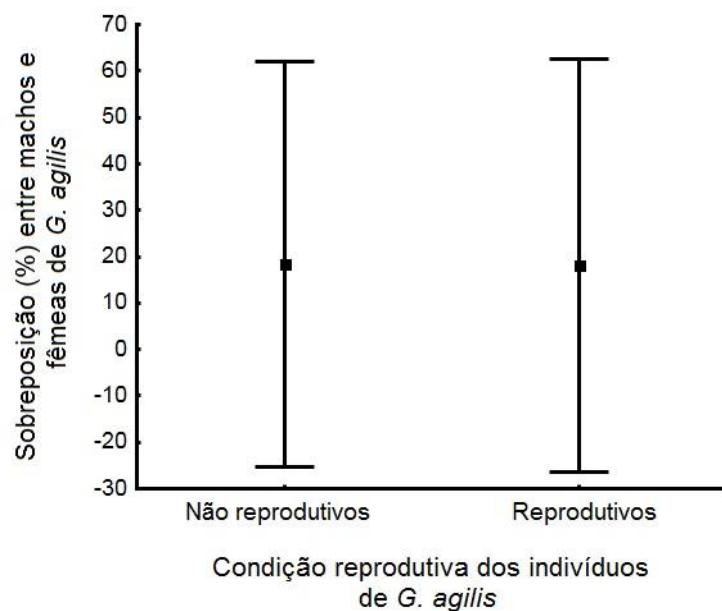
Indivíduo (Nº)	Sexo	Capturas (Nº)	M. Corp. (média – g)	Cond. Rep.	Log Biom. de Artrópodes (g)	Tamanho AM (ha)
384	M	6	25	Não rep.	1.86	0.16
384	M	9	34.6	Reprodutivo	3.59	0.46
311	M	6	24	Não rep.	1.57	0.4
309	F	5	16	Não rep.	1.57	0.08
326	M	7	29.6	Reprodutivo	2.47	0.54
495	F	5	24.25	Não rep.	2.36	0.2
459	F	5	21.66	Não rep.	2.08	0.12
467	F	5	34.66	Reprodutiva	3.46	0.14
496	F	9	25	Reprodutiva	3.50	0.44
489	M	6	36.33	Reprodutivo	3.46	0.48
409	M	8	39	Reprodutivo	2.47	0.54
453	F	6	28	Reprodutiva	3.85	0.12
1145	M	7	27	Não rep.	3.07	0.28
1145	M	8	36.3	Reprodutivo	1.39	0.44
1183	M	7	24	Não rep.	0.72	0.34
1195	F	5	15	Não rep.	0.72	0.2
1119	F	10	29	Reprodutiva	1.71	0.42
1156	M	11	31.3	Reprodutivo	1.39	0.64
1167	F	5	27.5	Reprodutiva	0.22	0.22
1163	M	5	31.5	Não rep.	1.29	0.26
1163	M	5	39	Reprodutivo	1.39	0.42
1173	M	8	29.3	Reprodutivo	1.39	0.22
1177	F	5	28.5	Reprodutiva	0.22	0.08
1176	M	7	33	Reprodutivo	1.39	0.32
1182	M	8	40	Reprodutivo	1.39	0.56



ANEXO B. Comparação da biomassa de artrópodes (g) estação seca e chuvosa em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, MG, Brasil, entre fevereiro de 2011 e abril de 2013. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o erro padrão.



ANEXO C. Comparação da sobreposição das áreas de movimento entre durante estação seca e chuvosa em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o desvio padrão.



ANEXO D. Comparação da sobreposição das áreas de movimento intersexual entre indivíduos reprodutivos e não reprodutivos em uma área de cerrado típico na EE do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Quadrados representam as médias, e as barras indicam o desvio padrão.