



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E  
CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS**



**INFESTAÇÃO DIFERENCIAL DE *EIMERIA* SPP.  
(APICOMPLEXA: EIMERIIDAE) EM INDIVÍDUOS DE  
*GRACILINANUS AGILIS* (DIDELPHIMORPHIA:  
DIDELPHIDAE) NA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DO PANGA,  
UBERLÂNDIA-MG: PADRÕES E PROCESSOS**

**ANA LETÍCIA SOUSA STRONA**

**2016**

**Ana Letícia Sousa Strona**

**INFESTAÇÃO DIFERENCIAL DE *EIMERIA* SPP.  
(APICOMPLEXA: EIMERIIDAE) EM INDIVÍDUOS DE  
*GRACILINANUS AGILIS* (DIDELPHIMORPHIA:  
DIDELPHIDAE) NA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DO PANGA,  
UBERLÂNDIA-MG: PADRÕES E PROCESSOS**

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

Orientadora

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Natália Oliveira Leiner

UBERLÂNDIA, MG  
Fevereiro - 2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

---

- S922i  
2016 Strona, Ana Letícia Sousa, 1991  
Infestação diferencial de *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) em indivíduos de *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG: padrões e processos / Ana Letícia Sousa Strona. - 2016.  
66 f. : il.
- Orientadora: Natália Oliveira Leiner.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.  
Disponível em: <http://dx.doi.org/10.14393/ufu.di.2018.96>  
Inclui bibliografia.
1. Ecologia - Teses. 2. Relação hospedeiro-parasito - Teses. 3. Marsupial - Reprodução - Teses. 4. Estação Ecológica do Panga (MG) - Teses. I. Leiner, Natália Oliveira. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

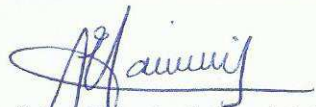
CDU: 574

Ana Letícia Sousa Strona

**INFESTAÇÃO DIFERENCIAL DE *EIMERIA* SPP.  
(APICOMPLEXA: EIMERIIDAE) EM INDIVÍDUOS DE  
*GRACILINANUS AGILIS* (DIDELPHIMORPHIA:  
DIDELPHIDAE) NA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DO PANGA,  
UBERLÂNDIA-MG: PADRÕES E PROCESSOS**

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

APROVADA em 26 de Fevereiro de 2016



Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Ana Elizabeth Iannini Custódio

UFU



Dr. Paulo Sergio D'Andrea

Fundação Oswaldo Cruz



Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Natália Oliveira Leiner

UFU

(Orientadora)

UBERLÂNDIA, MG  
Fevereiro-2016

## AGRADECIMENTOS

À Deus, pela minha vida, pela oportunidade dessa experiência, por me dar forças para lutar contra todos os desafios impostos durante essa etapa, além de todas as pessoas que tiveram muita paciência e que me ajudaram, tanto fisicamente quanto psicologicamente. Como eu gostaria de poder fazer muito mais do que apenas agradecer, mas infelizmente por agora não ter como, desejo que um dia eu consiga retribuir, de alguma maneira, a todos que contribuíram para a realização dessa pesquisa ou para aquelas que não foram finalizadas. Com certeza, o que eu mais aprendi nessa etapa da minha vida é que ninguém vive feliz sozinho, apenas consegue sobreviver, sendo os familiares e os amigos as melhores coisas da vida.

A minha orientadora Natália Leiner, pela confiança, paciência, conselhos e conhecimento compartilhado. Sou grata por todo o carinho e atenção. Aos membros atuais do laboratório: Claire, Jenifer e Stéfanny (que tenho muito carinho e gratidão) e também aqueles que já passaram por ele, especialmente o Gabriel (que abdicou do seu descanso para me ajudar), pela colaboração nos trabalhos de campo, nas análises laboratoriais, nas conversas sobre os dados e no apoio emocional. E a todos que não são do laboratório, mas que ajudaram e acompanharam nas aventuras do campo, mesmo que por um dia: Mãe, Pai, Pedro, Janete, Artur, Natália, Thiago, Michelle, Henrique, Uiara, João, Kim, Japa, Rafael e Iago.

À Universidade Federal de Uberlândia, ao Instituto de Biologia, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, pela oportunidade de realizar o mestrado, por todo o apoio logístico e financeiro, como também, por ter me proporcionado a convivência com docentes, secretárias, técnicos e funcionários que me ensinaram e auxiliaram em todas as dúvidas ou problemas que surgiram. Não posso esquecer os colegas e amigos, que encontrei na faculdade durante esses anos, e que conviveram comigo, sendo companheiros e compartilhando angústias, por exemplo, durante o infernal curso de campo, no qual tive a ajuda fundamental do Gudryan. Assim, além dos integrantes da minha turma do mestrado, a qual tenho maior orgulho em fazer parte e enorme prazer em conhecer pessoas maravilhosas e solícitas a ajudar, quero ainda agradecer: Antônio, Arthur, Danúbia, Gabriel, Janete, Japa, Karen, Maysa, Pedrim e Renan. Outros alunos da faculdade também me escutaram e se preocuparam comigo: Rafael Franca, Stella, Helen, Rafael Ceará, Renan Pitilin, Thaís, Jean, Bianca, Lucas, Gisele, Ana Paula, Lili e Liégy. Ao André Mendonça, à Priscilla Zangrandi e ao Emerson Vieira, por todo o aprendizado, auxílio e carinho durante a busca por

*Gracilinanus agilis*. À Sandra Méndez, que se dispôs a ajudar nas análises dos dados e nas burocracias. E à Ana Sílvia, pela disponibilidade do laboratório para as análises fecais. Ao Marcelo Levenhagem, pelo auxílio nas análises parasitológicas e na identificação dos endoparasitas, a qual também teve participação o Arnaldo Maldonado (IOC - FIOCRUZ). Ao Paulo Enrique, Gudryan, Japa e Dudu, pela ajuda nas análises estatísticas, como também, novamente ao Dudu, pela ajuda na construção dos gráficos e à Geovana, pela construção dos esquemas da grade de captura, além da formatação. Ao Iago, pela ajuda nas traduções e nas referências. Aos membros da banca examinadora, Ana Iannini e Paulo D'Andrea, pelo aceite na participação e sugestões na dissertação. E aos *Gracilinanus agilis*, por sobreviverem ao fogo e permitirem que a pesquisa continuasse.

Aos meus pais, Maria da Graça e José Carlos, por me dar amor incondicional, educar e proporcionar essa oportunidade. E a minha irmã, Geovana, pelo carinho e incentivo de sempre. Eu amo muito e sou eternamente grata por me aturarem e me acalmarem inúmeras vezes. Vocês são minha essência! Ao meu namorado, Iago, pelo companheirismo e paciência que, mesmo longe em determinada época, esteve presente me aconselhando e acalmando. E agora, mais do que nunca, está me ajudando e suportando essa loucura junto comigo. Eu te amo! Ao meu cunhado, Matheus, por ser atencioso e ter me acolhido nos desabafos desesperadores. E a todos os meus familiares e amigos, os quais eu não irei citar um por um, para não cometer injustiça e que me deram carinho e suporte para ir em frente. Ao Iago, Carla, Melina, Rafaela, Maysa, Karen, Artur, Matheus e Renan / Gudryan, pelo compartilhamento das suas casas ou auxílio moradia. À Carla, que sempre esteve ao meu lado me acalmando e me ajudando em tudo, amigona que viveu juntamente comigo esse mestrado em todos os sentidos. Ao Artur, que tirou as minhas dúvidas sobre as matérias e me acalmou. À Melina e ao Dudu, que sempre foram muito atenciosos comigo, tentando ao máximo me ajudar, ainda mais agora no finalzinho quando efetivamente me deram uma grande prova de amizade. E a minha neguinha, por estar sempre comigo.

Por fim, agradeço mais uma vez a todos e peço desculpas por estar ausente, preocupada, nervosa, ansiosa, desestabilizada, debilitada, descrente e chorona durante esses dois anos. Só peço mais um pouquinho de paciência e calma, porque daqui a pouco termina essa fase e começa outra...kkk. Resumindo: Brigadão!!!

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
<i>Sistema de estudo</i> .....	04
<i>Objetivos</i> .....	06
<b>CAPÍTULO 1: Reproductive effort and seasonality associated with male-biased parasitism in <i>Gracilinanus agilis</i> (Didelphimorphia: Didelphidae) infected by <i>Eimeria</i> spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) in the Brazilian cerrado</b> .....	07
RESUMO.....	09
SUMMARY.....	10
INTRODUCTION.....	11
MATERIALS AND METHODS.....	13
<i>Ethics statement</i> .....	14
<i>Parasitological examinations</i> .....	14
<i>Data analysis</i> .....	15
RESULTS.....	17
DISCUSSION.....	19
REFERENCES.....	23
<b>CAPÍTULO 2: Influência do uso do espaço e do número de recaptura de <i>Gracilinanus agilis</i> Burmeister, 1854 (Marsupialia: Didelphidae) na abundância de <i>Eimeria</i> spp. Schneider, 1875 (Protozoa: Apicomplexa) em um fragmento de cerrado na Estação Ecológica do Panga, MG</b>	28
RESUMO.....	29
ABSTRACT.....	30
INTRODUÇÃO.....	31
MATERIAL E MÉTODOS.....	34
<i>Área de estudo</i> .....	34
<i>Procedimentos de captura</i> .....	36
<i>Análises parasitológicas</i> .....	38
<i>Uso do espaço de <i>Gracilinanus agilis</i></i> .....	40
<i>Análises dos dados</i> .....	40
RESULTADOS.....	41
DISCUSSÃO.....	43
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46
DISCUSSÃO E CONCLUSÕES GERAIS.....	53
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS COMPLEMENTARES.....	56
ANEXOS.....	64

## RESUMO

STRONA, A. L. S. 2016. Infestação diferencial de *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) em indivíduos de *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG: padrões e processos. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 66 p.

A agregação de parasitas em determinados indivíduos da população de hospedeiros está associada à exposição e à suscetibilidade diferenciais, que variam de acordo com o sexo, o tamanho corporal, a condição reprodutiva, o comportamento de uso do espaço (que influencia a probabilidade de capturas e recapturas em diferentes locais) e os fatores ambientais. Desse modo, o objetivo desse estudo foi avaliar a influência de tais fatores sobre a infecção de *Eimeria* spp. (endoparasita intestinal) em *Gracilinanus agilis*, um marsupial dideláfideo semélparo neotropical. O local de coletas foi um fragmento de cerrado sentido restrito na Estação Ecológica do Panga, MG, entre 2011 a 2015. Foi utilizado um método de captura-marcação-recaptura para os hospedeiros e avaliada a prevalência e a abundância do parasita, por meio de análises fecais laboratoriais. A abundância e a prevalência de *Eimeria* spp. foram associadas, principalmente, à condição reprodutiva dos indivíduos, com ambos os sexos apresentando maior prevalência e alta abundância parasitária durante o final do período reprodutivo, que coincide com a época chuvosa. Machos apresentaram mais parasitas do que as fêmeas durante a estação seca, época de início do período reprodutivo, no qual o acasalamento ocorre. Não foi comprovada a hipótese de que a maior abundância de parasitas nos machos seria decorrente de seu maior deslocamento espacial. No entanto, o número de recapturas de *G. agilis* correlacionou-se significativamente com a abundância de *Eimeria* spp. Esse padrão pode ser explicado pelo maior contato do marsupial com suas próprias fezes, as quais transmitem os parasitas, como também pelo aumento do estresse ocasionado pelo aprisionamento na armadilha, que afeta negativamente a eficiência do sistema imunológico. Assim, a presença e a abundância de *Eimeria* spp. ao longo do período reprodutivo em ambos os sexos, parece estar mais associada com a susceptibilidade do hospedeiro do que com sua exposição, visto que não houve relação entre mobilidade e infecção. Porém, as medidas de deslocamento nesse estudo devem ser avaliadas com cautela, dado o baixo número de recapturas utilizado para estimativa do uso do espaço em *G. agilis*.

**Palavras-chave:** relação parasita-hospedeiro, condição reprodutiva, sexo, sazonalidade, número de recaptura, pequenos mamíferos



## ABSTRACT

STRONA, A. L. S. 2016. Differential infestation of *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) in *Gracilinanus agilis* individuals (Didelphimorphia: Didelphidae) at Estação Ecológica do Panga, Uberlândia-MG: patterns and processes. Master's Thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. Federal University of Uberlândia. Uberlândia-MG, Brazil. 66 p.

The aggregation of parasites in certain individuals of the host population is associated with differential exposure and susceptibility, which vary according to sex, body size, reproductive condition, space use behavior (which influences the probability of catches and recaptures in different locations) and environmental factors. Thus, the objective of this study was to evaluate the influence of such factors on the infection of *Eimeria* spp. (intestinal endoparasite) in *Gracilinanus agilis*, a semelparous didelphid neotropical marsupial. The collection site was a restricted-sense cerrado fragment at the Panga Ecological Station, MG, between 2011 to 2015. A capture-mark-recapture method was used for the hosts identification and the prevalence and abundance of the parasite were evaluated by means of laboratory fecal analyzes. The abundance and prevalence of *Eimeria* spp. were associated mainly with the reproductive status of the individuals, with both sexes presenting higher prevalence and high parasitic abundance during the end of the reproductive period, which coincides with the rainy season. Males had more parasites than females during the dry season, when the breeding season begins, in which mating occurs. The hypotheses wasn't confirmed that the highest abundance on males would be due to their greater spatial displacement. However, the number of recaptures of *G. agilis* was significantly correlated with the abundance of *Eimeria* spp. This pattern can be explained by the greater contact of the marsupial with its own feces, which transmit the parasites, as well as by the increased stress caused by the entrapment, that negatively influences the immunological system efficiency. Thus, the presence and abundance of *Eimeria* spp. during the reproductive period in both sexes seems to be due to behavioral differences that define distinctions in susceptibility to infection rather than host exposure, once we failed to find any correlation between host mobility and *Eimeria* infection. However, our estimates of *G. agilis* use of space should be viewed with caution, due to the low number of recaptures which could lead to underestimates, and consequently disrupts any existing relationship between these variables.

**Keywords:** parasite-host interaction, reproduction, gender, seasonality, number of recaptures, small mammals

## INTRODUÇÃO GERAL

Os parasitas podem ser classificados em microparasitas e macroparasitas. Os microparasitas, representados por vírus, bactérias, fungos e protozoários, são microrganismos com taxas altíssimas de reprodução no interior do hospedeiro, o que geralmente induz uma reinfecção, caracterizando as doenças epidêmicas. Os macroparasitas são helmintos, artrópodes e outros metazoários, os quais possuem superfície corporal maior e populações com tempo de geração maior, causando doenças endêmicas (ANDERSON; MAY, 1979).

O parasitismo é uma interação ecológica, na qual a espécie parasita depende obrigatoriamente da espécie hospedeira, utilizando-a como forma de locomoção, abrigo e fonte de nutrientes importantes para o seu desenvolvimento, reprodução e sobrevivência (SEPPÄLÄ et al., 2008). Devido à perda desses nutrientes, o parasita é prejudicial para o hospedeiro (MOON et al., 2010), diminuindo seu sucesso reprodutivo e até mesmo aumentando sua mortalidade (KORPIMAKI et al., 1993). Essa interação é universal e a mais difundida na natureza (PRICE, 1980; THOMPSON, 1994), uma vez que os parasitas infectam hospedeiros localizados em todas as posições tróficas (LAFFERTY et al., 2008). Dessa forma, os parasitas podem interferir na composição e na estrutura das comunidades animais (COMBES, 1996).

Apesar da sua importância implícita e com crescente discussão, ainda é pouco avaliado o efeito direto e indireto dos parasitas sobre a estrutura e biodiversidade das teias tróficas em geral (SUKHDEO, 2010). Porém, estudos já demonstraram que parasitas podem alterar a abundância e o comportamento de espécies-chave na comunidade (LAFFERTY, 1999), influenciar interações de predação e competição (SCHALL, 1992), além de regular as populações das espécies que modificam o ecossistema (THOMAS et al., 2005), interferindo, assim na comunidade biológica como um todo (HATCHER et al., 2006). Ao mesmo tempo, parasitas podem alterar a história de vida dos hospedeiros, modificando o comportamento (GHAI et al., 2015), a vulnerabilidade aos predadores (LAGRUE et al., 2007), a taxa de consumo alimentar (WRIGHT et al., 2006) e até mesmo os padrões de seleção sexual pelas fêmeas (JOHNSON; BOYCE, 1991).

A associação entre o parasita e o hospedeiro pode variar em quantidade, distribuição, magnitude e em tempo (CROMPTON, 1984), uma vez que a resistência ou susceptibilidade do hospedeiro ao parasita é dinâmica (LINARDI; GUIMARÃES, 2000). De fato, o parasita tende a superar a resposta imunológica do hospedeiro e, em contrapartida, o último procura

sempre manter-se resistente ao primeiro, gerando um processo de coevolução entre as espécies (THOMPSON, 1994). A hipótese da Rainha Vermelha de Van Valen (1973), referente à evolução contínua de "corridas armamentistas" entre predadores e suas presas, pode ser aplicada para os mamíferos e seus parasitas, sendo que esses hospedeiros exibem respostas epidemiológicas contra os últimos e esses moldam a biologia populacional dos primeiros (BORDES et al., 2009). Assim, os fatores que influenciam a resistência dos hospedeiros podem ser intrínsecos ou extrínsecos, interferindo a favor ou contra o parasita ou o hospedeiro.

Dentre os fatores intrínsecos estão o sexo, a idade, o tamanho corporal, a variação genética e o comportamento de uso do espaço (COMBES, 2001). Geralmente, em mamíferos, indivíduos do sexo masculino apresentam maior infecção por parasitas (KRASNOV et al., 2012), em decorrência da maior mobilidade, a qual aumenta a probabilidade de exposição (GAUFFRE et al., 2009) e pela menor imunocompetência, ocasionada pelos altos níveis de hormônios andrógenos (ZUK;MCKEAN, 1996). Com relação à idade, existem estudos mostrando maior infecção em indivíduos mais velhos, devido ao redirecionamento das energias para reprodução (BEHNKE et al., 1999), enquanto que outros estudos encontraram o padrão oposto em função da imunidade ainda em desenvolvimento dos juvenis (FULLER, 1996). Outro fator intrínseco é o tamanho corporal do hospedeiro, pois indivíduos com maior massa corporal disponibilizam mais energia ao parasita, para que esse possa reproduzir (SEPPÄLÄ et al., 2008).

O uso do espaço por cada hospedeiro é um fator intrínseco que deve ser abordado com ponderação já que pode ser influenciado por fatores bióticos, abióticos, evolutivos (STAMPS, 1977) e epidemiológicos (BORDES et al., 2009). Seu estudo ecológico torna-se complexo e, portanto, pouco estudado (WILSON et al., 1993; NATOLI et al., 2005; EASTERBROOK et al., 2007), porém relevante (RUBY; DUNHAM, 1987). Assim, o risco de contaminação de indivíduos por parasitas pode ser diferencial conforme a quantidade de deslocamento do hospedeiro (POULIN et al., 1991; BROWN et al., 1994; KRASNOV et al., 2005), pois indivíduos que deslocam menos tem área de vida menor e com isso apresentam menores possibilidades de encontros com parasitas (NUNN et al., 2003).

Desse modo, embora os movimentos exploratórios intensivos em ambientes heterogêneos (WOLF et al., 2007) possam favorecer o encontro com novos parceiros para reprodução (NEUDORF et al., 1997; PEDERSEN et al., 2006), novas fontes alimentares (FEDY; STUTCHBURY, 2004) e novas áreas para colonização (BRUINZEEL; VAN DE POL, 2004), também aumentam as chances de encontro com parasitas em estágio infeccioso

(WILSON et al., 1993), além de estarem mais susceptíveis à predação (LARSEN; BOUTIN, 1994; SCHMIDT; WHELAN, 2005) e à perda de alimentos estocados (GERHARDT, 2005).

Por outro lado, os fatores extrínsecos, representados pelas características ambientais que variam anualmente, sazonalmente e entre hábitat distintos, interferem na transmissão dos parasitas, por influenciar a distribuição espacial e movimentação dos hospedeiros. Além disso, esses fatores influenciam a capacidade de sobrevivência e recrutamento dos parasitas (SOUSA; GROSHOLZ, 1991; ABU-MADI et al., 1998; ESTRADA-PEÑA, 2003).

Os pequenos mamíferos são fontes de infecção zoonóticas, por serem hospedeiros de ectoparasitas ou endoparasitas, causadores de diversas doenças ao homem ou aos animais domésticos (MOUTOU; ARTOIS, 2001). Cerca de 250 espécies de mamíferos são encontrados no Cerrado brasileiro (PAGLIA et al., 2012), sendo que os pequenos mamíferos, com massa corporal inferior a 5 kg, são sua principal representação (MARINHO-FILHO et al., 2002). Dentre os pequenos mamíferos registrados no Cerrado, 26 espécies são marsupiais didelfídeos (PAGLIA et al., 2012). Contudo, apesar da considerável quantidade de estudos descrevendo as comunidades de pequenos mamíferos no Cerrado (ALHO, 2005; RIBEIRO; MARINHO-FILHO, 2005) e o grande número de endoparasitas que esses animais abrigam em comparação com regiões temperadas (BETTERTON, 1979), poucos trabalhos avaliam a relação parasita-hospedeiro e sua ecologia nesse bioma (GETTINGER, 1987; PUJOL-LUZ et al., 2004).

A maior parte dos estudos que investigam pequenos mamíferos utiliza o método de captura-marcação-recaptura. Esse método possui algumas desvantagens tais como: incapacidade de determinar a prevalência e a abundância parasitária total, por conta dos períodos de latência durante o ciclo de vida do parasita, heterogeneidade no número de recapturas para cada indivíduo, devido ao comportamento dispersivo diferencial e perda de peso corporal, em decorrência do estresse proporcionado pela armadilha (KAUFMAN; KAUFMAN, 1994). No entanto, esse método é mais favorável do que a utilização de necropsia dos hospedeiros, quando se analisa a mínima interferência na dinâmica populacional, o que proporciona um conhecimento em longo prazo e com um menor distúrbio no sistema (WILBER; PATRICK, 1997).

Essa pesquisa é relevante, não somente por contribuir com a ampliação do conhecimento a cerca do parasitismo de *Eimeria* spp. em *Gracilinanus agilis* no Cerrado, mas também, por fornecer subsídios para uma abordagem interdisciplinar one health, com vistas a uma melhor gestão no combate às ameaças à saúde dos animais e dos seres humanos nos ambientes que ambos compartilham (DANTAS-TORRES et al., 2012). O estudo é também

significativo porque investiga diferentes aspectos da biologia de *G. agilis*, que apresenta papel relevante na manutenção da vegetação do Cerrado, por promover a potencial dispersão de sementes da família Melastomataceae (CAMARGO et al., 2014).

### *Sistema de estudo*

A espécie hospedeira estudada foi *Gracilinanus agilis* Burmeister, 1854 (Didelphimorphia: Didelphidae), que se caracteriza por ser um marsupial didelídeo de pequeno porte, com o nome popular de cuíca-graciosa. Sua distribuição geográfica é relativamente ampla na América (Panamá, Colômbia, Peru, Bolívia, Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina), situando-se principalmente no domínio do Cerrado no Brasil Central (EISENBERG; REDFORD, 1999; COSTA et al., 2003; ROSSI et al., 2006). Dentro do bioma Cerrado, é comum ser encontrado em formações florestais como matas de galerias e cerradão (MARES; ERNEST, 1995; HANNIBAL; CACERES, 2010), porém, também pode ser capturado no cerrado sentido restrito (BRUNA et al., 2010), sendo considerado generalista (ARAGONA; MARINHO-FILHO, 2009).

É um animal com hábito noturno, solitário e preferencialmente arborícola (COSTA et al., 2003). A massa corporal varia em torno de 8 g a 36 g e possui cauda preênsil (ROSSI et al., 2006). O dimorfismo sexual no tamanho é evidenciado, com machos maiores do que fêmeas, além de haver diferenças no uso do espaço entre as estações reprodutivas para os dois sexos, pois os machos aumentam sua área de movimento e as fêmeas adotam uma estratégia territorial no período reprodutivo (LOPES, 2011). Além disso, as fêmeas vivem por mais tempo que os machos (ARAGONA; MARINHO-FILHO, 2009). A reprodução é marcadamente sazonal, com a atividade reprodutiva das fêmeas iniciando-se em julho e estendendo-se até fevereiro (LOPES; LEINER, 2015). O pico da população é na época seca (MARES; ERNEST, 1995), sendo que as taxas de sobrevivência são reduzidas após o período reprodutivo, em função da ocorrência de uma estratégia reprodutiva semélpara, em que todos os machos adultos apresentam mortalidade pós-copulatória (LOPES; LEINER, 2015). A dieta é preferencialmente insetívora (insetívoro-onívoro), com consumo ocasional de frutos no domínio Cerrado (BOCCHIGLIERI et al., 2010). Assim, dentre a sua relevância ecológica está o papel como potencial dispersor de sementes (CAMARGO et al., 2014) e como hospedeiro intermediário de algumas doenças, por exemplo a leishmaniose (QUARESMA et al., 2011) ou hospedeiro acidental de *Trypanosoma cruzi*, causador da doença de Chagas (HERRERA et al., 2005).

O gênero *Eimeria* Schneider, 1875 (Eucoccidiorida: Eimeriidae), pertencente ao filo Apicomplexa, é o endoparasita com maior abundância e prevalência em *Gracilinanus agilis* na Estação Ecológica do Panga (STRONA, 2013). Esse gênero apresenta mais de 24 espécies relevantes para a medicina veterinária e indústrias de produção animal, sendo encontrado em uma enorme diversidade de hospedeiros vertebrados como: mamíferos, aves, répteis, anfíbios, peixes e ocasionalmente artrópodes (FORTES, 1997; URQUHART et al., 1998). Com mais de mil espécies descritas mundialmente, já foram registradas 12 espécies distintas ocorrendo em marsupiais didelfídeos (DUSZYNSKI et al., 2000).

A infecção (ou coccidiose) pelo gênero *Eimeria* ocorre geralmente no trato intestinal do hospedeiro e já foi registrada em marsupiais brasileiros (LAINSON; SHAW, 1989). Geralmente, o ciclo de vida desse gênero é caracterizado por ser direto-monoxeno-fecal-oral (FORTES, 1997), envolvendo apenas um hospedeiro específico. O ciclo é iniciado quando o hospedeiro ingere um oocisto esporulado, o qual irá liberar os esporocistos, através de enzimas digestivas e, por consequência, os esporozoítos irão penetrar nas células epiteliais do intestino por meio do seu complexo apical. Em seguida, existe a possibilidade de migrarem para o local específico de colonização no hospedeiro, infectando outras células por meio de reprodução assexuada. A reprodução sexuada também ocorre promovendo a ruptura das células intestinais, que liberam oocistos não esporulados pelas fezes para continuação do ciclo de vida externamente ao hospedeiro. No ambiente externo, os oocistos esporulam apenas em condições adequadas de oxigenação, temperatura em cerca de 27°C e alta umidade (HAMMOND; LONG, 1973; URQUHART et al., 1998; SHIRLEY et al., 2005). Assim, a sobrevivência de algumas espécies do gênero *Eimeria* é influenciada por aspectos abióticos (FULLER, 1996).

Por fim, esse parasita possui, como característica, o fácil acesso a ser estudado em campo, pois sua abundância e prevalência podem ser obtidas por meio de técnicas não invasivas, visto que os oocistos são liberados pelas fezes dos animais. Estudos de longo prazo podem ser executados pela possibilidade de reinfecções individuais dos hospedeiros, já que a infecção propriamente dita possui uma duração em torno de 20 dias, dependendo da espécie. Entretanto, mesmo assim, poucos estudos trabalham com populações naturais (FULLER et al., 1995).

## Objetivos

Esse estudo teve como objetivo geral ampliar o conhecimento da relação ecológica entre *Gracilinanus agilis* e *Eimeria* spp. no bioma Cerrado. Com isso, foi investigado se determinados fatores intrínsecos e extrínsecos ao hospedeiro estabelecem os padrões de infecção de *Eimeria* spp. entre os indivíduos de *Gracilinanus agilis* na Estação Ecológica do Panga, MG.

O primeiro capítulo testa as seguintes hipóteses: 1) o sexo influencia a abundância de *Eimeria* spp. em *G. agilis*, com machos apresentando mais parasitas do que as fêmeas, 2) Machos reprodutivos e fêmeas lactantes apresentam maior abundância e aumento da prevalência de *Eimeria* spp., quando comparados a indivíduos não reprodutivos, 3) Indivíduos com maior peso corporal possuem maior abundância de *Eimeria* spp., e 4) A abundância e a prevalência de *Eimeria* spp. variam sazonalmente, com maior índice durante a estação chuvosa.

O segundo capítulo avalia a hipótese que a abundância de *Eimeria* spp. é determinada pela área de deslocamento e pelo número de recapturas dos indivíduos de *G. agilis*. Assim, indivíduos com maior área de deslocamento teriam maior abundância parasitária em comparação com aqueles que se deslocam menos no ambiente. Similarmente, indivíduos recapturados com maior quantidade possuiriam altos valores de abundância de *Eimeria* spp.

**CAPÍTULO 1: Reproductive effort and seasonality associated with male-biased parasitism in *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) infected by *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) in the Brazilian cerrado<sup>\*</sup>**

**Short title: *Eimeria* spp. loads in a semelparous didelphid**

<sup>\*</sup>Capítulo apresentado em inglês no formato do artigo submetido e aceito para publicação na Parasitology em 2015.





**Reproductive effort and seasonality associated with male- biased parasitism in *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) infected by *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) in the Brazilian cerrado**

Journal:	<i>Parasitology</i>
Manuscript ID:	— — PAR-2014-0337.R1
Manuscript Type:	— Original Article
Date Submitted by the Author:	14-Nov-2014
Complete List of Authors:	Strona, Ana Leticia; Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós- Graduação em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais Levenhagem, Marcelo; Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de
Key Words:	sex-biased parasitism, reproduction, semelparity, Didelphidae,

## RESUMO

A agregação dos parasitas entre os hospedeiros está associada com a diferença na exposição e susceptibilidade dos hospedeiros aos parasitas, que variam de acordo com o sexo, o tamanho corporal e a condição reprodutiva dos hospedeiros, além dos fatores ambientais. Foi avaliada a influência desses fatores na infecção por *Eimeria* spp. (Eimeriidae) em cuíca-graciosa (*Gracilinanus agilis*), a qual é um marsupial didelfídeo semélparo que se localiza no Cerrado. A abundância e prevalência de *Eimeria* spp. em *G. agilis* foram relacionadas com a condição reprodutiva dos indivíduos e com uma menor influência da estação climática, com ambos os sexos apresentando elevadas cargas de *Eimeria* spp. durante o final da reprodução/ época chuvosa. Por outro lado, os machos estiveram mais parasitados do que as fêmeas no início da reprodução/época seca. A elevada carga parasitária em machos pode ser decorrente da organização espacial e da dieta, entretanto estudos futuros devem avaliar o papel das diferenças fisiológicas entre os sexos que estão associadas aos hormônios andrógenos. Assim, o aumento repentino das cargas de *Eimeria* spp. nas fêmeas durante o final da reprodução/época chuvosa possivelmente esteve relacionado com as variações temporais na suscetibilidade, por causa do direcionamento energético para a reprodução devido à semelparidade, e na exposição aos estágios infecciosos, já que a morte dos machos pode explicar a manutenção das elevadas taxas de *Eimeria* spp. nesses hospedeiros durante o mesmo período.

**Palavras-chave:** parasitismo influenciado pelo sexo, condição reprodutiva, semelparidade, Eimeriidae, Didelphidae

## SUMMARY

The aggregation of parasites among hosts is associated with differential host exposure and susceptibility to parasites, which varies according to host gender, body size, reproductive status, and environmental factors. We evaluated the role of these factors on infection by *Eimeria* spp. (Eimeriidae) in the agile gracile mouse opossum (*Gracilinanus agilis*), a semelparous didelphid inhabiting neotropical savannahs. *Eimeria* spp. abundance and prevalence among *G. agilis* were associated to the breeding status of individuals and to a lesser extent to climatic season, with both sexes presenting higher *Eimeria* spp. burdens during late breeding/wet season. On the other hand, male-biased parasitism was restricted to dry/mating season. We suggest that male spatial organization and diet may account for increased parasite burdens within this sex, although future studies should evaluate the role of physiological differences associated to androgen hormones. Finally, a rapid increase in *Eimeria* spp. loads among females during the late breeding/wet season seems associated to seasonal changes in susceptibility, due to breeding costs related to semelparity, and exposure to infective propagules, while male-die off seems to explain maintenance of higher *Eimeria* spp. burdens within this sex in the same period.

**Key words:** sex-biased parasitism, reproduction, semelparity, Eimeriidae, Didelphidae

## INTRODUCTION

Although usually neglected, parasites represent 30 to 50% of known biodiversity (De Meus and Renaud, 2002), thus being crucial to ecosystem health and food web stability (Hudson et al., 2006). Moreover, they may mold community and population structure of hosts (Poulin, 1994; Albon et al., 2006). One of the main properties of host-parasite relationships is the aggregated distribution of parasites within host populations, which was theoretically pointed out by Crofton (1971) and first evidenced by Anderson & May (1979), with few hosts carrying large loads of parasites and being responsible for the majority of transmissions and the persistence of parasite populations (Lloyd-Smith et al., 2005; Sanchez et al., 2011). Such pattern is caused by differential host's exposure and susceptibility to parasites (Combes, 2001) as well as parasite population dynamics and environmental factors (Thomas et al., 2009). Host attributes related to exposure to parasites are home range size (Morand et al., 2004), population density (Arneberg et al., 1998), and body size (Harrison et al., 2010). On the other hand, host behavior, sex (Krasnov et al., 2005), and genetics (Meyer-Lucht et al., 2010) may influence host susceptibility, thus affecting parasite infection among individuals. Hence, one of the most discussed issues in epizootiological studies is the identification of host attributes driving infection dynamics and the implications of heterogeneities in parasite infection for host population structure and regulation.

Due to physiological, behavioral and ecological differences between males and females, parasitism is usually gender-biased in several vertebrate taxa, with males generally carrying larger loads of parasites than females (Moore and Wilson, 2002), although few studies demonstrated contrary patterns (Dare and Forbes, 2009). Several hypotheses, which are not mutually exclusive, have been proposed to explain this pattern. The first one is based on sexual size dimorphism in vertebrates, mostly mammals. Usually, individuals with larger body size are easier targets for parasites (Shine, 1989) and may sustain higher parasite loads, due to the amount of habitat and resources when compared to small-bodied individuals (Krasnov et al., 2005). Secondly, males' larger home ranges may increase their probability of encountering and being infected by parasites (Morand et al., 2004). The last hypothesis deals with differential susceptibility between sexes and states that males present higher parasite loads due to the immunosuppressive effects of androgens, especially testosterone, which makes males more prone to infections (Folstad and Karter, 1992, Klein, 2004).

Parasite burdens may also vary seasonally, due to climate influencing parasite populations and infection dynamics (Altizer et al., 2006) or due to seasonal events linked to reproduction (Sanchez et al., 2011). Several studies demonstrated an increase in parasite loads during breeding periods (Christe et al., 2010), through the occurrence of an energetic trade-off between reproductive effort and the activation of the immune system (Sheldon and Verhulst, 1996, Dare and Forbes, 2009). Not only allocation of energy to reproduction may reduce energy available for defenses, but there is also evidence of a detrimental impact of high parasite loads on reproductive success (Hillegass et al., 2010). Since gestation and lactation are extremely costly among small mammals (Speakman, 2008), usually females present a peak in parasite burdens during these periods (Sanchez et al., 2011).

*Eimeria* spp. Schneider, 1875 (Apicomplexa: Eimeriidae) is an intestinal protozoan that infects several vertebrate hosts, including fish, reptiles, birds and mammals. It is directly transmitted, through ingestion of contaminated food or by oral/fecal contact. One of their hosts are didelphid marsupials, which comprise approximately 90 species (Voss and Jansa, 2009), ranging from 10 to 2000g and occupying a variety of ecological niches. *Gracilinanus agilis* Burmeister, 1854 (Didelphimorphia: Didelphidae) is a small (8-36g), nocturnal marsupial, which consumes mainly insects and occasionally fruits (Lessa and Costa, 2010). In the study site, the number of captured individuals was higher between June and October (Lopes and Leiner, 2015). Breeding season started in July, and females raise and wean one to two litters between October and February, while adult males disappear between October-December, characterizing post-mating male die-off (Lopes and Leiner, 2015). These males presented several signs of reduced body condition prior to disappearance, such as fur loss and wounds. On the other hand, adult females disappear from the population between January-February, thus resulting in discrete generations and characterizing the adoption of a semelparous breeding strategy (Lopes and Leiner, 2015). Hence, our main objective was to evaluate the effect of host attributes (sex, breeding status and body mass) and seasonality on *Eimeria* spp. infection within *G. agilis* individuals. We hypothesized that 1) abundance of *Eimeria* spp. is gender-biased, with males presenting higher degree of parasitism than females, 2) breeding individuals present higher *Eimeria* spp. loads and increased *Eimeria* spp. prevalence than non-breeding individuals, especially breeding males and lactating females, 3) individuals with higher body mass present higher *Eimeria* spp. abundance, and 4) *Eimeria* spp. abundance and prevalence vary seasonally, with higher values during the wet season.

## MATERIALS AND METHODS

*Gracilinanus agilis* individuals were captured at Estação Ecológica do Panga (19°09'20"–19°11'10" S e 48°23'20"– 48°24'35" W, MG), a 409.5 hectare cerrado fragment in the south region of Uberlândia municipality, Minas Gerais state. Climate in the area is characterized by a dry winter from April to September and a wet summer from October to March (Schiavini and Araújo, 1989). Every month, from May 2011 to June 2012, 70 Sherman traps, baited with a mixture of banana, peanut butter, bacon and oatmeal, were set during four consecutive nights, in a capture grid of 0.96 hectare, which had five parallel transects separated by 20 meters. In each 120 meters transect, there were 7 trapping stations separated by 20 meters, with one trap on the ground and one trap placed in a tree branch (approximately 2.0 meters) in each station. In July 2012, we added another 120 m transect and an additional capture station at each transect, totaling 96 Sherman traps set in six parallel transects separated by 20 meters. Captures were done in this new capture grid until May 2013. The grid is part of a long term capture-mark-recapture study and is located in a cerrado stricto sensu area, containing a sparse arboreal stratum and herbaceous cover dominated by *Miconia albicans* (Cardoso et al. 2009).

Captured individuals were marked with numbered ear-tags and had their sex, age class, breeding status and body mass recorded. From each captured individual, faeces were collected, stored in small plastic recipients and frozen prior to analysis. Age class was estimated following Macedo *et al.* (2006), who proposed a method based only on the eruption of the last superior molars. In this way, those individuals presenting only the first and second fully functional superior molars (P3/M1 or M2) were considered juveniles, those with the third superior molar fully functional were considered sub-adults (P3/M3) and individuals with complete dentition (P3/M4) were considered adults. Breeding status was divided into three categories: non-breeding, early breeding (mating males and females, and pregnant females) and late breeding (males preceding die-off and lactating/weaning females). Non-breeding individuals were mostly juveniles and subadults, with males presenting abdominal testis (smaller than 10mm x 13 mm), and females presenting unperforated vagina. Early breeding subadult and adult males presented scrotal testis (larger than 10mm x 13 mm) and females presented perforated vagina and signs of gestation (indicated by palpation). Individuals belonging to late breeding periods were adults captured from October to February. In this period, males presented signs of debilitation (fur loss and wounds) and most females were

lactating or weaning their young, although a few non-breeding juveniles of both sexes were also captured. Moreover, this period preceded adult disappearance from the population (Lopes and Leiner, 2015).

### *Ethics statement*

Fieldwork carried out at Estação Ecológica do Panga, a research station administered by Universidade Federal de Uberlândia, was conducted after approval of Universidade Federal de Uberlândia. Permission to trap and handle Didelphidae was issued by SISBIO/ICMBio (Brazil) to Natalia Leiner (Permit Number: 22629-1) and all trapping and handling of didelphids agreed with the ethical principles on animal research as regulations of National Advice of Control and Animal Experimentation (CONCEA/Brazil). The protocol was approved by the Ethics Committee on Use of Animals of the Federal University of Uberlândia (Permit Number: 152/13). Neither endangered nor protected species were sampled during this research.

### *Parasitological examinations*

Gastrointestinal parasites were assessed through analysis of *G. agilis* faecal samples. The number of *Eimeria* spp. oocysts per gram of faeces (EPG) was evaluated using the McMaster technique (Gordon and Whitlock, 1939), which dilutes the faecal samples into a very dense sodium chloride solution in order to allow flotation of eggs/oocysts. Only samples weighing more than 0.3g were analyzed. Then, oocysts were counted under a light microscope (Leica DM500, magnification 100x). Faecal egg count is a non-invasive method, allowing proper evaluation of prevalence and intensity of infection, being widely used in wildlife populations and field studies (Meyer-Lucht et al., 2009; Viljoen et al., 2011).

In order to avoid underestimation of prevalence, due to the decreased effectiveness of fecal egg counts according to reduced parasite burden, along with EPG analysis, several drops of each diluted sample were colored with lugol and reanalyzed under a light microscope (Leica DM500, magnification 400x) to allow a qualitative evaluation of parasite presence. In this way, individuals were considered infected or not, based on the combination of the qualitative and quantitative analysis. Moreover, faecal samples weighing less than 0.3 grams were also qualitatively evaluated, since it was not possible to apply the McMaster technique.

Fresh feces belonging to individuals positive for *Eimeria* spp. oocysts according to the McMaster technique were collected and directly placed into 2.5% aqueous potassium

dichromate solution ( $K_2Cr_2O_2$ ), in order to allow proper identification of oocysts to genus level. Upon return to the laboratory, the fecal-dichromate solution was placed in a Petri dish and maintained in a thermostatically controlled incubator at 27°C for approximately five days (Duszynski and Wilber, 1997), allowing oocysts to sporulate. Sporulated oocysts were observed under a light microscope (Leica DM500, magnification 400x) and identified as *Eimeria* spp. (Figure 1) according to the presence of four sporocysts, each containing two sporozoites (Duszynski and Wilber, 1997).

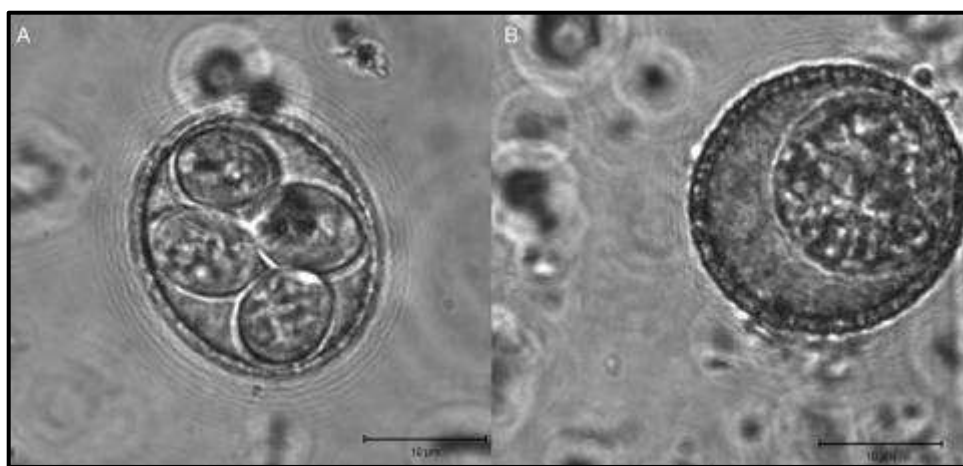


Fig.1. Sporulated (A) and unsporulated (B) oocysts of *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) infesting *G. agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the Estação Ecológica do Panga. Scale bar 10µm.

### Data analysis

The discrepancy index (D) was used to evaluate the distribution of *Eimeria* spp. parasites among hosts. This index quantifies the aggregation as a departure from a uniform distribution, in which all hosts are equally infested (Poulin, 1993). In this way, D varies between 0 and 1, the latter corresponding to maximum overdispersion, with only one host harbouring all parasites. In order to estimate prevalence of *Eimeria* spp. for each sex, we pooled fecal samples into three groups, for males and females separately: non-breeding, early breeding (mating and female gestation)/dry season and late breeding (lactating females and males preceding die-off)/wet season. Each individual was assigned as positive for *Eimeria* spp. if a single fecal sample inside the evaluated group was positive and as negative if none of the fecal samples were positive.

Data analysis was performed using generalized linear mixed models (GLMM), which is an increasingly widespread method in epidemiological studies dealing with longitudinal or



correlated data, particularly when they are binary or in the form of counts. GLMM were used to examine the separate effects of sex, breeding status, climatic season and body mass on *G. agilis* parasite loads. The advantages of using this statistical procedure include the incorporation random effects and handling of non-normal distributions, such as exponential family distributions by using log-link functions. A set of different models were fitted using a negative binomial distribution and a log- linear link function for abundance of *Eimeria* spp. Random effects were incorporated, due to repeated measures from the same individuals. Hence, specific effects of covariates and factors (fixed effects) were tested while accounting for the variance explained by potentially confounding variables, which are included as 'random variables'. Sex, breeding status and climatic season (wet x dry season) were included in both models as categorical, fixed predictors, while body mass was added as a continuous predictor. Breeding status was assigned into three categories: non-breeding, early breeding (mating males and females, and pregnant females) and late breeding (males preceding die-off and lactating/weaning females). Although late breeding periods and the wet season extensively overlapped, GLMM allows investigation of the separate effects of each variable. Moreover, during the dry season, breeding status varied from non-breeding to early breeding, and throughout the wet season we were able to capture not only late breeding individuals, but also newborn and juveniles from both sexes, which were considered as non-breeding individuals in the wet season.

Analyses were carried out in R 3.1 (R Development Core Team, 2008), using the statistical package glmmADMB. This package estimates GLMM parameters (fixed-effects and random- effects parameters, such as effects of each variable, differences among treatments, standard deviation of random effects and all interactions) by Laplace approximation, which reduces bias in estimation and is considered more accurate (Bolker et al., 2008). After running and checking parameter estimates for each model, models were ranked according to Akaike's information criterion corrected for small samples (AICc, Burnham and Anderson, 2002). AICc is essentially AIC with a greater penalty for extra parameters, thus reducing the probability of selecting models with too many variables when the number of samples (n) is small or the number of parameters (k) is too large. The formula used for estimating AICc was as proposed by Burnham & Anderson (2002):  $AICc = AIC + (2k(k+1)/n - k - 1)$ . Models with lowest AICc values (difference lower than 2 from other models) were selected as the most parsimonious, and their significance was assessed by comparing it to a null model (containing only the response variable and the random-effect) through analysis of variance.

## RESULTS

From May 2011 to May 2013, 98 individuals of *G. agilis* (66 males and 32 females) were captured at the study site with a total of 381 recaptures, through a sampling effort of 7600 trap- nights (3640 from May 2011 to June 2012 and 3960 from July 2012 to May 2013). Twenty-nine individuals were captured only once, while 69 individuals were recaptured from 2 to 17 different times. A total of 441 fecal samples were assessed for *Eimeria* spp. prevalence, which were pooled into 107 samples in order to count each individual only once at each different breeding status/climatic season. On the other hand, 410 fecal samples allowed an estimation of *Eimeria* spp. abundance, with each individual being analyzed between one and seventeen times, due to the possibility of recaptures during the same trapping session and between sessions.

*Eimeria* spp. presented an overdispersed distribution among hosts (D values = 0.97), with most hosts presenting few or no endoparasites, while a few individuals were highly infested. Such a pattern, which is extremely common in host-parasite relationships, supports our view that endoparasite abundance varies within the *G. agilis* population and that individual attributes and/or environmental characteristics should influence infection dynamics in the study site. Based on 107 fecal samples, both sexes presented similar prevalence (83.3% of males infected with *Eimeria* spp. oocysts, and 84.4% of females, N = 55 males and 27 females). Prevalence peaked during late breeding, which partially corresponded to the wet season, with approximately 82% (N =14) of males and 79% (N =11) of females infected by *Eimeria* spp. During the dry season, prevalence of non-breeding males (48.2%, N = 6) and females (39.1%, N = 9), and early breeding males (47.8%, N=11) and females (50%, N = 6) were considerably lower. Considering only pooled recaptures of the same individuals at different breeding status (N = 39), it was possible to observe that 36% (N = 14) of the individuals were uninfected during the dry, non-breeding season, and then became infected during the early breeding/dry season and especially during late breeding/wet season, while only 5% of the individuals (N = 2) followed a different, contrary pattern. However, it is important to notice that those two individuals were captured only once at each breeding status. Finally, most individuals (59%, N = 23) remained positive or negative for the presence of *Eimeria* spp., irrespective of their breeding status.

Model selection showed that abundance of *Eimeria* spp. was influenced by the sex, season and breeding status of *G. agilis* individuals (Table 1). In the best model, males

presented higher *Eimeria* spp. loads than females during the dry season, while individuals of both sexes presented similar abundance of *Eimeria* spp. during the wet season, which corresponded to the late breeding period ( $X^2 = 25.88$ ,  $p < 0.00009$ ). Actually, during the wet/late breeding season, both males and females presented greater infection by *Eimeria* spp. when compared to non-breeding males/females and early breeding individuals (Figure 2). On the other hand, during the dry season, mating males presented higher *Eimeria* spp. loads than mating females, while non-breeding individuals presented similar, low *Eimeria* spp. loads (see Figure 2). Since differences in AICc values greater than two were considered as the limit to distinguish models (Burnham and Anderson, 2002), then the model including sex and breeding status should also be included as a parsimonious candidate. In this model, males presented greater *Eimeria* spp. loads than females, and both sexes increased their infection during late breeding when compared to the other two periods ( $X^2 = 21.1$ ,  $p = 0.0001$ ).

Table 1. Summary of GLMM results, evaluating the negative binomial models responsible for explaining *Eimeria* spp. (Eimeriidae) abundance in *G. agilis* individuals at Estação Ecológica do Panga, from May 2011 to May 2013.

Model	AICc	$\Delta AIC$	D.F.
(Sex $\times$ season) + breeding status	3800.42	0.0	8
Sex + breeding status	3801.20	0.8	6
Sex + season	3802.56	2.1	5
Sex + breeding status + season	3803.16	2.7	7
Sex + breeding status + body mass	3803.20	2.8	7
(Sex $\times$ breeding status) + season	3804.14	3.7	9
Season	3804.26	3.8	4
Sex + season + body mass	3804.52	4.1	6
Breeding status	3804.80	4.4	5
Season + body mass	3804.92	4.5	5
Sex + breeding status + season + body mass	3805.16	4.7	8
Breeding status + body mass	3805.44	5.0	6
Breeding status + season	3806.60	6.2	6
Breeding status + season + body mass	3807.06	6.6	7
Body mass	3810.72	10.0	4
Sex + body mass	3812.42	12.0	5
Sex	3817.14	16.7	4

AICc, Akaike's Information Criterion value corrected for small sample size;  $\Delta i$ , value difference between the most parsimonious model  $i$ . Models are ranked according to their AICc value.

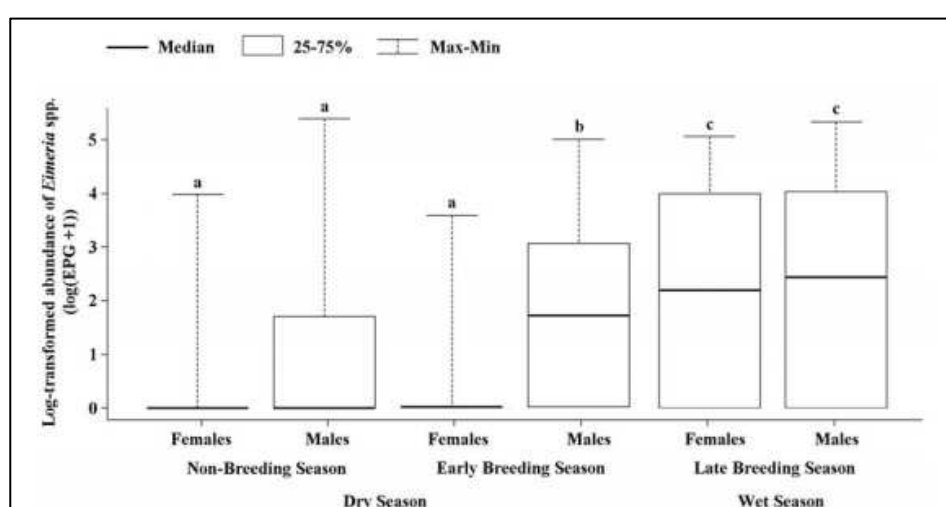


Fig. 2. *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) abundance (log (EPG+1)) according to *G. agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) sex, breeding status and season in the Estação Ecológica do Panga, from May 2011 to May 2013. Different letters indicate significant differences between evaluated categories.

## DISCUSSION

Male-biased parasitism is a widespread phenomenon in small mammals (Krasnov et al., 2012). As expected, we found higher *Eimeria* spp. loads in *G. agilis* males than females, however this trend disappeared during the wet season, which overlapped with the late breeding period in both sexes. In this way, the first hypothesis was not supported by our data, since the influence of sex on parasite burden varied seasonally, according to climate and breeding status. Usually, males present higher parasite loads than females, due to increased exposure to parasites via larger home ranges (Krasnov et al., 2005) and body mass, which could help to support a higher amount of parasites (Harrison et al., 2010), and increased susceptibility due to the immunosuppressive effects of androgen hormones (Klein, 2004).

Contrary to one of the predicted hypothesis, our study population failed to demonstrate a relationship between body mass and heterogeneities of *Eimeria* spp. loads among *G. agilis*. However, a previous study reported heavier males than females throughout their lifetimes (Lopes and Leiner, 2015). According to Harrison et al. (2010), the effects of body mass and sex are often confounded in analyses of mammalian mating systems when males are larger than females. In their study, by controlling the difference in body mass between sexes, they found no effect of sex, suggesting that sexual size dimorphism was responsible for the gender-biased parasitism. However, this seems not to be the case in the studied *G. agilis* population, once models including body mass presented very weak support in the analyses. Moreover, while the degree of sexual size dimorphism, estimated by male: female body mass ratios, was maintained during *G. agilis* lifecycle (see Lopes and Leiner, 2015), our results demonstrated that differences in parasitism between sexes varies according to their breeding status and the climatic season.

The heterogeneities in *Eimeria* spp. abundance among *G. agilis* individuals may be associated to the spatial behaviour of males and females. Slightly higher parasite burden in non-breeding males when compared to females could be due to larger male mobility and female territorial behavior in *G. agilis* (Lopes, 2014). We suggest that such space use patterns could increase male exposure to parasites and the probability of encountering new foci of infection through overlapping male ranges, while female territoriality could protect them from parasites. In the breeding season, due to the polygynous/promiscuous mating system of didelphids, usually males increase their home range, in order to maximize mating opportunities (Ryser et al., 1992). *Gracilinanus agilis* males follow the same pattern, with an

increased overlap between male ranges during the breeding period, while females maintain exclusive areas, overlapping only with males (Lopes, 2014). By travelling greater distances, *G. agilis* males in neotropical savannahs consume more insects than females (Martins et al., 2006, Camargo et al., 2014), which might expose them to *Eimeria* spp. infection. Such spatial organization of individuals could be responsible for larger parasite loads within males, which has already been demonstrated in rodents infested by fleas (Krasnov et al., 2005). In fact, it is possible that males are responsible for infecting females in this period, once several females were uninfected during the non-breeding period and became infected during the breeding period (approximately 54% of the females, while 45% remained positive or negative for infection, irrespective of the period). Moreover, females' smaller ranges combined with exclusive areas could create foci of infection, which could be picked up by several males. Hence, based on our findings it possible that males encounter a high number of parasites and may act as important links, as spreaders of infection between infected and susceptible hosts, as already pointed out by Ferrari *et al.* (2004). In fact, immune responses, social behavior and host susceptibility determine not only parasite loads, but also transmission heterogeneities (Wilson et al., 2001; Altizer et al., 2003), with usually males being pointed out as drivers of population-level infection rates in small mammals (Ferrari et al., 2004; Luong et al., 2009).

An alternative explanation for the male-biased parasitism during the dry season is the reduced immunocompetence of males due to androgen and stress hormones that suppress the immune function (Klein, 2004). Although the role of both hormones in increased parasite burden, due to their immune suppressive effect, has been extensively debated in several taxonomic groups (Owen-Ashley et al., 2004; Roberts et al., 2004; Roberts et al., 2007), most studies have found conflicting results (Evans et al., 2000; Ezenwa, 2011; Fuxjager et al., 2011). Within the *G. agilis* population, both hormones might play a role in the observed male-biased parasitism during early breeding season. Hence, we suggest that male-biased parasitism is linked to male spatial patterns and greater insect intake, that increase their exposure, and both hormones that add-up to the other factors, contributing to the higher *Eimeria* spp. loads of males when compared to females during the early breeding season. Nevertheless, in order to understand the role of stress hormones (corticosterone) and testosterone on immune response and parasite infection in *G. agilis*, future studies should experimentally evaluate the role of these key interacting hormones and track physiological changes and their associated alterations in parasitism among didelphids.

Finally, while parasitism was male-biased during the dry season, our results demonstrated that both sexes experienced an increase in parasite infection during late

breeding/wet season, although female suffered an abrupt peak in *Eimeria* spp. abundance, catching up to male loads in this period. Energetic costs associated to growth and breeding may contribute with increased parasite burden (Sheldon and Verhulst, 1996), due to the limited amount of energy available to invest in these activities and in the activation of the immune system. The rapid increase in female infection indicates a greater cost of reproduction during late breeding for females when compared to males. A similar finding was found for northern leopard frogs infested by *Rhabdias ranae* (Dare and Forbes, 2009). Among marsupials, lactation may lead to negative energy balance, compromising the amount of energy allocated to other life-history components (Fisher & Blomberg, 2011). Hence, we suggest the occurrence of a trade-off between female reproductive effort and parasite defenses accounting as one of the mechanisms associated to female elevated parasite loads, a trend already demonstrated in several previous studies (Christe et al., 2010; Sanchez et al., 2011). The adoption of a semelparous reproductive strategy among *G. agilis* (Lopes and Leiner, 2015) highlight the greater energetic costs within late breeding females. Moreover, greater overlap between male/female ranges during breeding periods probably contributed to increased female infection, peaking in late breeding when most females have already picked up *Eimeria* spp. from males. Finally, lactating females may be more exposed to *Eimeria* spp. infections, via increased food consumption which increases the risk of ingesting contaminated food. In fact, Camargo *et al.* (2014) previously demonstrated that *G. agilis* females increase arthropod and fruit consumption during lactation/weaning periods, due to high energetic requirements. Males also increased their parasite loads during late breeding/wet season, but only slightly when compared to females. Post-mating die-off occurring in this period among *G. agilis* males (Lopes and Leiner, 2015) might contribute to greater parasite loads, as evidenced by several semelparous dasyurids and didelphids (Bradley et al., 2003; Leiner et al., 2008). In dasyurids presenting male die-off, mortality is stress-related and is characterized by an increase in plasma glucocorticoid levels, leading to immune suppression, and diseases associated to higher parasite burdens (Bradley et al., 2003; Naylor et al., 2008). The same trend may apply to *G. agilis*, although it still needs further study.

Apart from breeding costs, during the wet season, high temperatures and humidity may contribute to oocyst survival and sporulation rate (Fayer, 1980; Fuller, 1996), thus increasing the number of infective propagules in the environment. In fact, in the laboratory, oocysts were unable to sporulate in temperatures lower than 27°C and low humidity. Unfortunately, we could not measure the number of foci of infection and of infective stages of *Eimeria* spp. during each climatic season. Although the effects of climatic season and

breeding status were difficult to separate, especially during the late breeding/wet season, we observed that non-breeding individuals (N = 11 juveniles, totaling 20 fecal samples) captured during the wet season presented lower *Eimeria* spp. abundance (mean log(EPG +1)) = 1.11, standard deviation = 1.65, median = 0) than late breeding adults (mean log(EPG +1)) = 2.24, standard deviation = 1.95, median = 2.478). This finding indicates that breeding costs and the associated increase in food consumption within both sexes may play a larger part than climate on *Eimeria* spp. infection among *G. agilis* individuals, although prevalence results suggests that vertical transmission may occur, once juveniles and late breeding adults had similar prevalence (juveniles = 55% and late breeding adults = 72%, N = 36 individuals). Finally, model selection results reinforces the importance of breeding status, rather than seasonality, affecting *Eimeria* spp. abundance among *G. agilis* individuals, once all selected models included breeding status and neither included seasonality alone. Nevertheless, as an observational study, in order to clearly extricate the combined effects of breeding costs and season, experiments in captive conditions manipulating breeding costs and climatic conditions should be applied.

In conclusion, our results demonstrate that sex-biased parasitism is not universal within a single species and that instead bias may change or disappear according to host behavior and susceptibility. In our study, male-biased parasitism by *Eimeria* spp. in *G. agilis* was restricted to the dry season, probably due to their space use patterns and increased insect consumption, although immune suppression through sex and stress hormones elevation during the early breeding period may also play a role that needs further investigation. On the other hand, during the wet season, females presented a rapid increase in parasite loads, reaching up to male parasite burdens. We suggest that breeding costs of females and their increased exposure to a high number of infective propagules, due to their greater insect consumption and high environmental temperatures and humidity in the wet season might contribute to the observed patterns. Hence, our findings indicate that several mechanisms may account for sex-biased parasitism, which is a complex issue that seems to be inextricably linked to breeding effort within *G. agilis* individuals parasitized by *Eimeria* spp., probably due to the associated costs of reproduction for both sexes in a semelparous species, and to a lesser extent seasonality.

## REFERENCES

- Albon, S. D., Stien, A., Irvine, R. J., Langvatn, R., Ropstad, E. and Halvorson, O.** (2002). The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society, London B* **269**, 1625-1632. Doi: 10.1098/rspb.2002.2064.
- Altizer, S., Nunn, C. L., Thrall, P. H., Gittleman, J. L., Antonovics, J., Cunningham, A. A., Dobson, A. P., Ezenwa, V., Jones, K. E., Pedersen, A. B., Poss, M. and Pulliam, J. R. C.** (2003). organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology. Evolution and Systematics* **34**, 517-47. Doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.030102.151725.
- Altizer, S., Dobson, A., Hosseini, P., Hudson, P., Pascual, M. and Rohani, P.** (2006). Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters* **9**, 467-484. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00879.x.
- Anderson, R. M. and May, R. M.** (1979). Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* **280**, 361-367. Doi: 10.1038/280361a0.
- Arneberg, P., Skorping, P., Grenfell, B. and Read, A. F.** (1998). Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society, London B* **265**, 1283-1289. Doi: 10.1098/rspb.1998.0431.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. and White, J. S.** (2008). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **24**, 127-135. Doi: 10.1016/j.tree.2008.10.008.
- Bradley, A. J.** (2003). Stress, hormones and mortality in small carnivorous marsupials. In *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials* (ed. Jones, M., Archer, M. and Dickman, C.), pp. 254-267. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R.** (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-theoretic Approach*, 2nd Edn. Springer-Verlag, New York, USA.
- Camargo, N. F., Ribeiro, J. F., Camargo, A. J. A. and Vieira, E. M.** (2014). Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriologica* **59**, 183-191. Doi: 10.1007/s13364-013-0152-y.
- Cardoso E., Moreno M. I., Bruna E. M. and Vasconcelos H.L .** (2009). Mudanças fitofisionômicas no cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na estação ecológica do Panga, Uberlândia-MG. *Caminhos de Geografia* **10**, 254-268.
- Combes, C.** (2001). *Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions*, 1st Edn. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Christe, P., Arlettaz, R. and Vogel, P.** (2000). Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecology Letters* **3**, 207-212. Doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00142.x.
- Crofton, H. D.** (1971). A model of host-parasite relationships. *Parasitology* **63**, 343-364. Doi: 10.1017/S0031182000079890.



**De Meeus, T. and Renaud, F.** (2002). Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends in Parasitology* **18**, 247-251. Doi: 10.1016/S1471-4922(02)02269-9.

**Dare, O. K. and Forbes, M. R.** (2009). Patterns of Infection by Lungworms, *Rhabdias ranae* and *Haematoloechus* spp., in Northern Leopard Frogs: A Relationship between Sex and Parasitism. *Journal of Parasitology* **95**, 275-280. Doi: 10.1645/GE-1713.1.

**Duszynski, D. W. and Wilber, P. G.** (1997). A guideline for the preparation of species description in the Eimeriidae. *Journal of Parasitology* **83**, 333-336. Doi: 10.2307/3284470.

**Evans, M. R., Goldsmith, A. R. and Norris, S. R. A.** (2000). The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47**, 156-163. Doi: 10.1007/s002650050006.

**Ezenwa, V. O., Ekernas, L. S. and Creel, S.** (2012). Unravelling complex associations between testosterone and parasite infection in the wild. *Functional Ecology* **26**, 123-133. Doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01919.x.

**Fayer, R.** (1980). Epidemiology of protozoan infections: Coccidia. *Veterinary Parasitology* **6**, 75-103. Doi: 10.1016/0304-4017(80)90039-4.

**Fernandes, F. R., Cruz, L. D., Martins, E. G. and dos Reis, S. F.** (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. Doi: 10.1017/S0266467409990526.

**Ferrari, N., Cattadori, I. M., Nespereira, J., Rizzola, A. and Hudson, P. J.** (2004). The role of host sex in parasite dynamics: field experiments on the yellownecked mouse *Apodemus flavicollis*. *Ecology Letters* **7**, 88-94. Doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00552.x.

**Fisher, D. O. and Blomberg, S. P.** (2011). Costs of reproduction and terminal investment by females in a semelparous marsupial. *PLoS One* **6**, e15226. Doi: 10.1371/journal.pone.0015226.

**Folstad, I. and Karter, A. J.** (1992). Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* **139**, 603-622. Doi: 10.1086/285346.

**Fuller, C. A.** (1996). Population dynamics of two species of *Eimeria* (Apicomplexa:Eimeriidae) in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): biotic and abiotic factors. *Journal of Parasitology* **82**, 220-225. Doi: 10.2307/3284150.

**Fuxjager, M. J., Fougopoulos, J., Diaz-Uriarte, R. and Marler, C. A.** (2011). Functionally opposing effects of testosterone on two different types of parasite: implications for the immunocompetence handicap hypothesis. *Functional Ecology* **25**, 132-138. Doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01784.x.

**Gordon, H. M. and Whitlock, H. V.** (1939). A new technique for counting nematode eggs in sheep faeces. *Journal of Commonwealth Science Industry Organizations* **12**, 50-52.

**Harrison, A., Scantlebury, M. and Montgomery, W. I.** (2010). Body mass and sex- biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* **119**, 1090-1104. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.18072.x.

**Hillegass, M. A., Waterman, J. M. and Roth, J. D.** (2010). Parasite removal increases reproductive success in a social African ground squirrel. *Behavioral Ecology* **21**, 696-700. Doi: 10.1093/beheco/arq041.

**Hudson, P. J., Dobson, A. P. and Lafferty, K. D.** (2006). Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution* **21**, 381–385. Doi: 10.1016/j.tree.2006.04.007.

**Hughes, V. L. and Randolph, S. E.** (2001). Testosterone increases the hormones potential of tick- borne parasites. *Parasitology* **123**, 365-371. Doi: 10.1017/S0031182001008599.

**Klein, S. L.** (2004). Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infections. *Parasite Immunology* **26**, 247-264. Doi: 10.1111/j.0141-9838.2004.00710.x.

**Krasnov, B. R., Morand, S., Hawlena, H., Khokhlova, I. S. and Shenbrot, G.** (2005). Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* **146**, 209-217. Doi: 10.1007/s00442-005-0189-y.

**Krasnov, B. R., Bordes, F., Khokhlova, I. S. and Morand, S.** (2012). Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. *Mammalia* **76**, 1-13. Doi: 10.1515/mammalia-2011-0108.

**Leiner, N. O., Setz, E. Z. F. and Silva, W. R.** (2008). Semelparity and factors affecting the reproductive activity of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* **89**, 153-158. Doi: 10.1644/07-MAMM-A-083.1.

**Lessa, L. G. and Costa, F. N.** (2010). Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia, Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology* **75**, 10-16. Doi: 10.1016/j.mambio.2008.11.002.

**Lloyd-Smith, J. O., Schreiber, S. J., Kopp, P. E. and Getz, W. M.** (2005). Superspreading and the effect of individual variation on disease emergence. *Nature* **438**, 355–359. Doi: 10.1038/nature04153.

**Lopes, G. P.** (2014). *Estratégia reprodutiva e organização espacial de uma população de Gracilinanus agilis (Didelphimorphia:Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG.* Master's dissertation, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Brazil.

**Lopes, G. P. and Leiner, N. O.** (2015). Semelparity in a population of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia:Didelphidae) inhabiting the Brazilian cerrado. *Mammalian Biology* **80**, 1-16. Doi: 10.1016/j.mambio.2014.08.004.

**Luong, L. T., Grear, D. A., and Hudson, P. J.** (2009). Male hosts are responsible for the transmission of a trophically transmitted parasite, *Pterygodermatites peromysci*, to the intermediate host in the absence of sex-biased infection. *International Journal for Parasitology* **39**, 1263–8. Doi: 10.1016/j.ijpara.2009.03.007.

**Macedo, J. S., Loretto, D., Vieira, M. V. and Cerqueira, R.** (2006). Classes dentárias e de desenvolvimento em marsupiais: um método de análise para animais vivos em campo. *Mastozoologia Neotropical* **13**, 133–136.

**Martins, E. G., Bonato, V., Pinheiro, H. P. and Reis, S. F.** (2006) Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: patterns of food consumption and intra-population variation. *Journal of Zoology* **269**, 21–28. Doi: 10.1111/j.1469-7998.2006.00052.x.

**Meyer-Lucht, Y., Otten, C., Püttker, T., Pardini, R., Metzger, J. P. and Sommer, S.** (2010). Variety matters: adaptive genetic diversity and parasite load in two mouse opossums from the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Genetics* **11**, 2001-2013. Doi: 10.1007/s10592-010-0093-9

**Moore, S. L. and Wilson, K.** (2002). Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* **297**, 2015-2017. Doi: 10.1126/science.1074196.

**Morand, S., Bellocq, G., Stanko, M. and Miklisova, D.** (2004). Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of central Europe? *Parasitology* **129**, 505-510. Doi: 10.1017/S0031182004005840.

**Naylor, R., Richardson, S. J. and McAllan, B. M.** (2008). Boom and bust: a review of the physiology of the marsupial genus *Antechinus*. *Journal of Comparative Physiology B* **178**, 545-562. Doi: 10.1007/s00360-007-0250-8.

**Owen-Ashley, N. T., Hasselquist, D. and Wingfield, J. C.** (2004). Androgens and the immunocompetence handicap hypothesis: unraveling direct and indirect pathways of immunosuppression in song sparrows. *American Naturalist* **164**, 490-505. Doi: 10.1086/423714.

**Poulin, R.** (1993). The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal of Parasitology* **23**, 937-944. Doi: 10.1016/0020-7519(93)90060-C.

**Poulin, R.** (1999). The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International of Journal Parasitology* **29**, 903-914. Doi: 10.1016/S0020-7519(99)00045-4.

**R Development Core Team** (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, Available at: <http://www.R-project.org>.

**Roberts, M. L., Buchanan, K. L. and Evans, M. R.** (2004). Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Animal Behavior* **68**, 227-239. Doi: 10.1016/j.anbehav.2004.05.001.

**Roberts, M. L., Buchanan, K. L., Hasselquist, D. and Evans, M. R.** (2007). Effects of testosterone and corticosterone on immunocompetence in the zebra finch. *Hormones and Behavior* **51**, 126-134. Doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.09.004.

**Ryser, J.** (1992). The mating system and male mating success of the Virginia Opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. *Journal of Zoology London* **228**, 127-139. Doi: 10.1111/j.1469-7998.1992.tb04437.x.

**Sanchez, A., Devevey, G. and Bize, P.** (2011). Female-biased infection and transmission of the gastrointestinal nematode *Trichuris arvicolae* infecting the common vole *Microtus arvalis*. *International Journal of Parasitology* **41**, 1397-1402. Doi: 10.1016/j.ijpara.2011.09.004.

**Sheldon, B. C. and Verhulst, S.** (1996). Ecological immunology: costly parasite defenses and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 317-321. Doi: 10.1016/0169-5347(96)10039-2.

**Shine, R.** (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* **64**, 419-461. Doi: 10.1086/416458.

**Speakman, J. R.** (2008). The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **363**, 375-398. Doi: 10.1098/rstb.2007.2145.

**Thomas, F., Guégan, J. and Renaud, F.** (2009). *Ecology and Evolution of Parasitism*, 1st Edn. Oxford University Press, Oxford, USA.

**Viljoen, H., Bennet, N. C., Ueckermann, E. A. and Lutermann, H.** (2011). The Role of Host Traits, Season and Group Size on Parasite Burdens in a Cooperative Mammal. *PLoS One* **6**, e27003. Doi: 10.1371/journal.pone.0027003.

**Voss, R. S. and Jansa, S. A.** (2009). Phylogenetic Relationships and Classification of Didelphid Marsupials, an Extant Radiation of New World Metatherian Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **322**, 1-177. Doi: 10.1206/322.1.

**Wilson, K., Bjornstad, O. N., Dobson, A. P., Merler, S., Poglayen, G., Randolph, S. E., Read, A. F. and Skorpington, A.** (2001). Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In *The ecology of wildlife diseases* (ed. Hudson, P. J., Rizzoli, A., Grenfell, B. T., Heesterbeek, H. and Dobson, A. P.), pp. 6-44. Oxford University Press, Oxford, USA.

**CAPÍTULO 2: Influência do uso do espaço e do número de recaptura de *Gracilinanus agilis* Burmeister, 1854 (Marsupialia: Didelphidae) na abundância de *Eimeria* spp. Schneider, 1875 (Protozoa: Apicomplexa) em um fragmento de cerrado na Estação Ecológica do Panga, MG**

\* Capítulo apresentado em português conforme as normas: SILVA, A. M.; PINHEIRO, M. S. de F.; FRANÇA, M. N. **Guia para normalização de trabalhos técnico-científicos:** projetos de pesquisa trabalhos acadêmicos, dissertações e teses. 5. ed. Uberlândia: EDUFU, 2005.

## RESUMO

A área de vida é um dos atributos dos hospedeiros que está diretamente relacionado à infecção parasitária diferencial entre os indivíduos de uma população, uma vez que a mobilidade influencia a exposição aos parasitas. Assim, o objetivo desse estudo foi analisar se a área de deslocamento e o número de recapturas dos indivíduos de *Gracilinanus agilis* interferem na abundância parasitária de *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae). Para isso, os marsupiais foram capturados entre o período de 2011 a 2015 em um fragmento de cerrado sentido restrito na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. A abundância de *Eimeria* spp. foi obtida através de análises fecais (OPG) enquanto o método do Mínimo Polígono Convexo foi utilizado para obtenção da área de deslocamento baseado nos locais de recaptura. Não foi encontrada relação entre a área de deslocamento e a abundância parasitária, mesmo analisando machos e fêmeas separadamente. Porém, é preciso avaliar as medidas de área de deslocamento com cautela, uma vez que estas foram baseadas em um número baixo de recapturas, o que pode resultar em subestimativas; portanto, comprometendo a relação entre uso do espaço e infecção por *Eimeria* spp. em *G. agilis*. No entanto, o número de recapturas de *G. agilis* correlacionou-se significativamente com a abundância de *Eimeria* spp. infectando indivíduos de *G. agilis*. Esse padrão pode ser explicado pelo maior contato do marsupial com suas próprias fezes, as quais transmitem os parasitas, como também pelo aumento do estresse ocasionado pelo aprisionamento na armadilha, que afeta negativamente a eficiência do sistema imunológico.

**Palavras-chave:** parasitismo, área de deslocamento, número de recaptura, pequenos mamíferos, Cerrado

## ABSTRACT

Home range is one of the traits of hosts that is directly related to differential parasite infection among individuals of a population, since mobility influences the exposure to parasites. Thus, the aim of this study was evaluated if spatial displacement and number of recapture of individuals of *Gracilinanus agilis* interfere with parasite abundance of *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae). For this purpose, marsupials were captured between 2011 to 2015 in a restricted-sense cerrado fragment at the Panga Ecological Station, Uberlândia, MG. Abundance of *Eimeria* spp was obtained by fecal analyzes (OPG) while a Minimum Convex Polygon method was used to obtain the spatial displacement based on the recapture locations. No correlation was found between spatial displacement and parasite abundance, even when analyzing males and females separately. However, it is necessary to evaluate the measures of spatial displacement with caution, because these were based on a low number of recaptures that may result in underestimates, so it can impact the correlation between space use and infection by *Eimeria* spp. in *G. agilis*. However, the number of recaptures of *G. agilis* correlated significantly with the abundance of *Eimeria* spp. infecting individuals of *G. agilis*. This pattern can be explained by the greater contact of marsupials with their own feces, which transmit the parasites, as well as by the increased stress caused by the entrapment, that negatively influences the immunological system efficiency.

**Key words:** parasitism, spatial displacement, number of recaptures, small mammals, neotropical savannahs

## INTRODUÇÃO

Os parasitas representam boa parte do número de organismos vivos no planeta e atuam como principal força seletiva sobre seus hospedeiros, alterando seu comportamento, ecologia, fisiologia e dinâmica populacional (TOMPKINS et al., 2001; GUNN; IRVINE, 2003; IRVINE et al., 2006). Vários vertebrados, dentre eles os mamíferos, são frequentemente infectados por diversas espécies de parasitas (CRAWLEY, 1992; POULIN; MORAND, 2004). A dinâmica das populações de espécies de parasitas e a transmissão dos mesmos para os hospedeiros são influenciadas por suas histórias de vida (DANIELS; FISH, 1990), fatores climáticos (DAVIDSON et al., 1994; LARESCHI; KRASNOV, 2010) e atributos dos hospedeiros, tais como sexo, idade e tamanho corpóreo (ZUK; MCKEAN, 1996; ANDERSON; GORDON 1982; KORALLO et al., 2007; GETTINGER; ERNEST, 1995).

Além desses fatores, variações comportamentais dos hospedeiros também podem afetar a transmissão, a abundância e a prevalência dos parasitas na população dos hospedeiros. Dentre essas variações comportamentais, a área de vida ocupada pelo hospedeiro é uma importante característica ecológica, que determina a riqueza e a prevalência de espécies parasitas (NUNN et al., 2003; EZENWA et al., 2006), assim como a transmissão dos parasitas entre os hospedeiros (BORDES et al., 2009). A área de vida de um animal diz respeito à área utilizada em seus deslocamentos diários ou sazonais, que possui condições e recursos necessários para sua sobrevivência, como fontes alimentares, parceiros sexuais, abrigo, menor quantidade de interações agonísticas (*e.g.* predadores ou competidores) e condições ambientais favoráveis (BURT, 1943; JEWELL, 1966; BAKER, 1978).

O comportamento e a ecologia de um animal, tais como sua área de vida (uso do habitat), interações intraespecíficas e resistência ou não para realizar dispersão, variam de acordo com as características comportamentais peculiares de cada indivíduo (RÉALE et al., 2007). Por exemplo, indivíduos altamente exploratórios tendem a dispersar para áreas mais distantes e desconhecidas que indivíduos menos exploratórios (FRASER et al., 2001; BREMNER-HARRISON et al., 2004; DUCKWORTH; BADYAEV, 2007). O deslocamento diferencial entre os indivíduos interfere na quantidade de recaptura dos mesmos, podendo ser decorrente de uma característica própria ou do meio, o que diferencia os indivíduos categorizando-os em ‘trap-prone’ ou ‘trap-happy’ (frequentemente recapturados) e ‘trap-shy’ (não capturados facilmente) (HAMMOND; ANTHONY, 2006). A exploração diversificada e a frequência da sobreposição de territórios podem ser representadas pelo número de locais



diferentes de recapturas. Assim, indivíduos exploratórios são aqueles recapturados em vários locais distintos e distantes de seu local de nascimento, apresentando maiores áreas de vida (BOON et al., 2008), e estão sujeitos à perda de alimentos estocados (GERHARDT, 2005) e à predadores (JONSSON et al., 2000; BIRO et al., 2004; BRODIN; JOHANSSON, 2004). Por outro lado, esses mesmos indivíduos são também favorecidos para a descoberta de novas áreas para colonização (BRUINZEEL; VAN DE POL, 2004), além da obtenção de novas fontes alimentares (FEDY; STUTCHBURY, 2004), de novos parceiros para reprodução (NEUDORF et al., 1997; PEDERSEN et al., 2006) e de novos e melhores territórios para sua prole (BOON et al., 2007).

Estudos avaliando a influência do uso do espaço sobre o parasitismo sugerem que espécies hospedeiras com grandes áreas de vida apresentam uma alta diversidade de parasitas (NUNN et al., 2003; LINDENFORS et al., 2007), em função da maior diversidade de habitat utilizados e do compartilhamento do espaço com uma maior diversidade de hospedeiros, expondo assim os indivíduos ao contato com um maior número de espécies de parasitas e de hospedeiros parasitados. Por outro lado, alguns estudos empíricos propõem que a transmissão de parasitas depende indiretamente do comportamento gregário dos hospedeiros (NUNN; DOKEY, 2006; VICENTE et al., 2006; ROGERSON et al., 2008), já que em grupo há mais chances da ingestão de recursos e até mesmo de fezes contaminadas e, conseqüentemente, os hospedeiros com grandes áreas de vida podem apresentar uma menor diversidade de parasitas do que aqueles com menor área, pois diminuirão o contato com os focos infecciosos (BORDES et al., 2009). O comportamento do hospedeiro pode também ser afetado pelo parasitismo (BARNARD; BEHNKE, 1990; LOZANO, 1991; MACLEOD; GOSLER, 2006), visto que indivíduos infectados apresentam uma maior disposição para entrar em uma armadilha e obter o alimento do que os não infectados, pelo fato de precisarem de mais energia para ser encaminhada ao sistema imune (COLTHERD et al., 2010).

*Gracilinanus agilis* Burmeister, 1854 (Didelphimorphia: Didelphidae) é um marsupial arborícola, noturno e insetívoro que habita o cerrado brasileiro, sendo parasitado por ectoparasitas como: *Tur lativentralis* (SARAIVA et al., 2012) e larvas do berne *Metacuterebra apicalis* (PUJOL-LUZ et al., 2004), e endoparasitas tais como: *Trypanosoma cruzi* (HERRERA et al., 2005), *Pterygodermatites (Paucipectines) jagerskioldi* (TORRES et al., 2007), *Gracilioxyuris agilis* (FEIJÓ et al., 2008), *Physaloptera herthameyeriae* (TORRES et al., 2009) e *Leishmania (Viannia) braziliensis* (QUARESMA et al., 2001). Além desses, o endoparasita do gênero *Eimeria* (Coccidia) foi recentemente encontrado em *G. agilis* por Strona e colaboradores (2015), mas pouco se sabe sobre essa relação. Durante o período

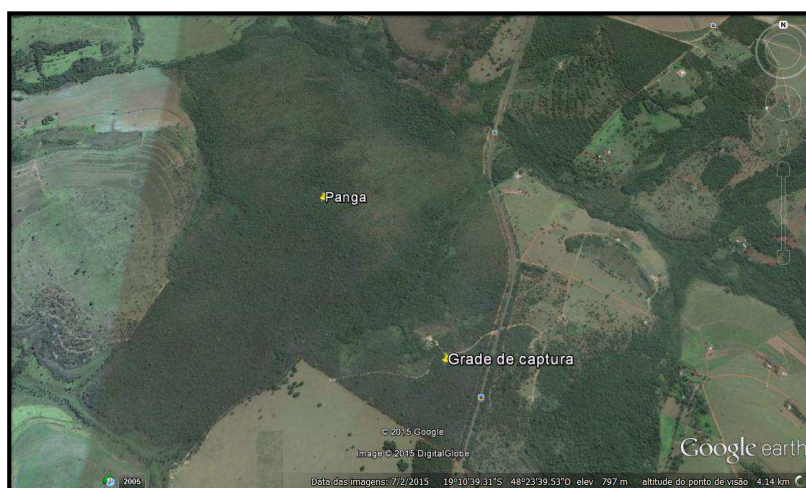
reprodutivo, os machos de *Gracilinanus agilis* aumentam o tamanho da área de deslocamento com o intuito de garantir acesso a mais cópulas (LOPES, 2014), deixando-os também mais expostos aos parasitas, por terem mais contato com os demais indivíduos e maior probabilidade de encontrar focos infecciosos.

Esse padrão se repete em vários outros mamíferos com sistema de acasalamento promíscuo/poligínico, em que a maior mobilidade dos machos contribui para a maior infecção encontrada nesse sexo (RANDOLPH, 1977; GROMOV et al., 2000; KRASNOV et al., 2012). De fato, durante a época reprodutiva os machos de *G. agilis* são os indivíduos com maiores quantidades de *Eimeria* spp (STRONA et al., 2015). Assim, espera-se uma relação positiva entre a área de deslocamento do marsupial e a quantidade de endoparasita para essa relação parasita-hospedeiro. Portanto, um dos objetivos desse trabalho foi testar a hipótese de que indivíduos de *Gracilinanus agilis* que apresentam maior área de deslocamento devem apresentar maior infecção por *Eimeria* spp., em termos de abundância (quantidade de parasitas nas fezes). Outra hipótese testada nesse estudo foi a de que indivíduos de *G. agilis* com maior número de recaptura possuem uma maior abundância de *Eimeria* spp.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado em um fragmento de cerrado sentido restrito situado na Estação Ecológica do Panga (EEP) (Figura 3), localizada a uma distância média de 35 km ao sul do centro do município de Uberlândia, Triângulo Mineiro-MG, Brasil. A EEP é delimitada, ao norte, pelo ribeirão do Panga, um dos afluentes do rio Tijuco, e, ao leste, pela rodovia MGC-455, que liga Uberlândia a Campo Florido, com posição geográfica entre as coordenadas 19° 09' 20" – 19° 11' 10" de latitude Sul e 48° 23' 20" – 48° 24' 35" de longitude oeste (SCHIAVINI; ARAÚJO, 1989). A EEP possui uma área de cerca de 410 há, com altitude variando de 740 a 830m em relação ao nível do mar (SCHIAVINI; ARAÚJO, 1989).



**Figura 3:** Demarcação da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG, indicando o posicionamento da grade de captura, no período de 2011 a 2015. Fonte: Google Earth.

Até 1984, essa área era uma fazenda direcionada principalmente à agropecuária. Porém, em 1986, tornou-se propriedade da Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e, desde então, tornou-se uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) no Cerrado do estado de Minas Gerais (CARDOSO; SCHIAVINI, 2002). Dentro da EEP existem poucas áreas modificadas por ações antrópicas, o que não ocorre no entorno, onde são encontradas intensas perturbações como desmatamento, atividades pecuárias e agrícolas (LOPES; SCHIAVINI, 2007). Apesar de ser uma área protegida, houve registros de incêndios nos anos de 1992, 2003, 2006, 2007 (CARDOSO et al., 2009) e, recentemente, em outubro de 2014, alterando a vegetação no fragmento estudado.

O clima da região é do tipo Aw Megatérmico, de acordo com a classificação de Köppen-Geiger, caracterizado por possuir nítida sazonalidade, com verões chuvosos (outubro a março) e invernos secos (abril a setembro) (KOTTEK et al., 2006). A temperatura e pluviosidade médias anuais são aproximadamente 22°C e 1.500mm, respectivamente (Laboratório de Climatologia e Recursos Hídricos da Universidade Federal de Uberlândia).

A Estação Ecológica do Panga apresenta uma vegetação representativa das diferentes fitofisionomias encontrados na região dos Cerrados do Brasil central, as quais consistem, segundo a classificação de Ribeiro e Walter (1998), em formações florestais - mata de galeria, mata seca semidecídua (ou de encosta) e cerradão (mata mesotrófica e distrófica); formações savânicas - cerrado sentido restrito (cerrado típico, denso e ralo), campo cerrado e campo sujo seco; e formações campestres - campo sujo úmido e veredas (SCHIAVINI; ARAÚJO, 1989).

O cerrado sentido restrito é a fitofisionomia que ocupa a maior parte do fragmento, cujas árvores são relativamente baixas, tortuosas, inclinadas, com ramificações irregulares e retorcidas e, geralmente, com evidências de queimadas nos troncos. A vegetação possui ainda arbustos e subarbustos espalhados com determinadas espécies possuindo órgãos subterrâneos perenes, que permitem a rebrota após a queima. Como o cerrado sentido restrito apresenta subdivisões devido à forma de agrupamento e espaçamento do estrato arbóreo, a região amostrada é caracterizada principalmente por vegetação do cerrado típico, sendo uma formação de transição com indivíduos lenhosos baixos e mais espaçados, porém com uma pequena porção de cerrado denso (CARDOSO et al., 2009) (Figura 4).



**Figura 4:** Vegetação da área estudada de cerrado sentido restrito na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG, no período de 2011 a 2015. Fonte: Ana Letícia S. Strona.

### *Procedimentos de captura*

O método de captura-marcação-recaptura foi realizado para amostragem dos indivíduos. As sessões de captura foram realizadas mensalmente, com duração de quatro noites consecutivas, durante o período de 17/05/2011 a 26/06/2015, constituindo mais de quatro anos de pesquisa, com um esforço amostral total de 11.704 armadilhas/noite. Ressalta-se que o mês de novembro de 2011 não foi amostrado em consequência de problemas logísticos.

Para execução desse método, foi delimitada uma grade de captura, subdivida em transectos, os quais continham estações de capturas onde foram dispostas armadilhas de alumínio do tipo Sherman (Equipos Fauna GSH 250 25 x 8 x 9 cm). Em cada estação de captura foram dispostas duas armadilhas, uma delas posicionada no solo e outra fixada em árvores em uma altura de cerca de 2 m de altura (Figura 5). Com o intuito de atrair os marsupiais para dentro das armadilhas, foram colocadas iscas compostas de banana, pasta de amendoim, bacon e aveia.

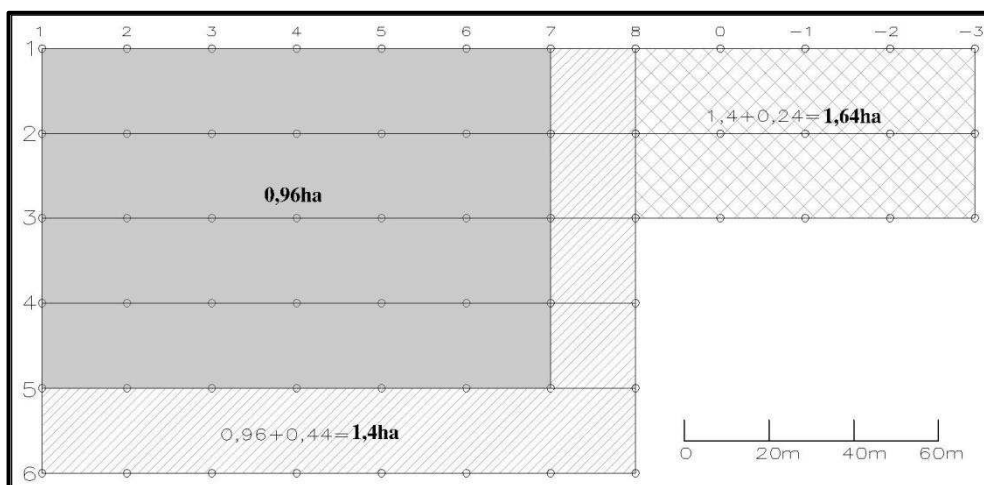


**Figura 5:** Armadilha do tipo Sherman fixada em árvore (esquerda) e no solo (direita) em uma área estudada de cerrado sentido restrito na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. Fonte: Gabriel Pereira Lopes.

Até junho de 2012, a grade de captura correspondia a 0,96 ha e era composta por cinco transectos paralelos com sete estações de capturas cada, totalizando 70 armadilhas mensais (esforço amostral = 3.640 armadilhas/noite). Para maximizar o número de indivíduos capturados, a grade foi ampliada, entre julho de 2012 e outubro de 2014, para 1,4 ha, com seis transectos paralelos, contendo oito estações cada, totalizando 96 armadilhas mensais (esforço amostral = 4.224 armadilhas/noite). A partir de novembro de 2014, foram adicionadas outras 12 estações de captura em três transectos, compreendendo uma grade de 1,64 ha com 120 armadilhas ao mês (esforço amostral = 3.840 armadilhas/noite). Isso se fez necessário, porque a grade de captura anteriormente delimitada foi danificada pelo fogo. Apesar da grade de



capturas ter alterado seu tamanho ao longo das coletas, foi mantida a distância de 20 metros entre transectos e entre estações de capturas (Figura 6).



**Figura 6:** Esquema da localização das armadilhas na grade de captura aumentada inicialmente de 0,96 ha para 1,4 ha e posteriormente para 1,64 ha no período de maio de 2011 até junho de 2015 na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. Os números maiores representam os transectos, enquanto os menores as estações de captura.

Os indivíduos de *Gracilinanus agilis* (Figura 7) capturados foram marcados com brincos de latão numerados (Zootech ZT 900 n° 1) sendo, no momento da captura, registrados: a data e o local de captura, o sexo, a idade, a massa corporal e a condição reprodutiva. A datação tornou possível identificar a estação climática da captura. O local ou ponto de captura foi posteriormente utilizado para determinar a área de deslocamento do indivíduo. A idade foi classificada de acordo com o padrão de erupção dos molares superiores, sendo assim dividida em juvenil (M3M2), subadulto (M4M3) e adulto (M4M4) (MACEDO et al., 2006).



**Figura 7.** Espécime de *Gracilinanus agilis* capturado na Estação Ecológica do Panga. Fonte: Gabriel Pereira Lopes.

Em marsupiais neotropicais, a maturidade sexual é atingida em épocas similares para ambos os sexos da mesma idade (D'ANDREA et al., 1994). Na área estudada, o ciclo reprodutivo de *G. agilis* iniciou-se entre os meses de junho e agosto, finalizando entre setembro e dezembro, ao longo dos quatro anos de estudo. O acompanhamento desses ciclos reprodutivos possibilitou classificar a condição reprodutiva em três períodos: não reprodutivo, início e final da reprodução.

Foram considerados não reprodutivos os indivíduos com média de 18,9g de massa corporal (variando de 10g a 36g), obtida com o uso de um dinamômetro (g). A categorização de machos quanto à condição reprodutiva foi feita considerando a coloração dos testículos, depois de descidos (MCALLAN et al., 1991) e suas dimensões, aferidas com o uso de paquímetro. Machos iniciando o ciclo reprodutivo apresentavam testículos azulados de menor tamanho (menores ou iguais a 13mm x 10mm), enquanto que, ao final do ciclo reprodutivo, possuíam testículos maiores (superiores a 13mm x 10mm) e com coloração azul-arroxeadada mais intensa. A categorização de fêmeas quanto à condição reprodutiva considerou o fato de estarem ou não lactantes, o que era identificado pela presença de tetas inchadas. Indivíduos no início da reprodução apresentavam média da massa corporal de 28,1g (variando de 12-48g), enquanto que, no final da reprodução possuíam média da massa corporal de 33,4g e variando entre 14-52g.

Durante o processo de triagem e manipulação dos indivíduos capturados, amostras fecais encontradas nas armadilhas foram coletadas, identificadas, armazenadas em “eppendorfs” e congeladas para posterior análise em laboratório. Após a coleta dos dados, o animal foi solto no seu respectivo local de captura. Essa metodologia está de acordo com os princípios éticos de experimentação animal, conforme regulamentações do Conselho Nacional de Controle e Experimentação Animal (CONCEA), tendo sido aprovada pela Comissão de Ética na Utilização de Animais (CEUA) – UFU (Anexo 1) e regulamentada pela licença permanente para coleta de material zoológico do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade / Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (Anexo 2).

### *Análises parasitológicas*

A detecção e a quantificação de possíveis endoparasitas foram avaliadas por meio da técnica não invasiva de OPG (ovos ou oocistos por gramas de fezes) (GORDON; WHITLOCK, 1939). Apenas amostras com peso igual ou superior a 0,3 gramas puderam ser analisadas por meio dessa técnica. Após a diluição e posterior filtragem, a amostra processada

foi colocada em uma câmara de McMaster, a qual possui uma região delimitada em 12 colunas com o intuito de identificar e contar os ovos leves de helmintos e oocistos de protozoários, utilizando microscópio ótico com objetiva de 10x. A abundância dos parasitas foi dada pela quantificação de ovos/oocistos encontrados por gramas de fezes (OPG), a qual foi realizada de acordo com a fórmula: número total de formas parasitárias = média da quantidade de formas contadas dentro das 12 colunas na câmara de McMaster multiplicada por 100 (fator de diluição ou o equivalente ao número de ovos em um grama). Esse método quantitativo é simples, recomendado por World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology (WAAVP) e o mais amplamente utilizado há vários anos para estudos parasitológicos veterinários, porém possui variações nos procedimentos do protocolo inicial para se adequar a cada objeto de estudo (WOOD et al., 1995; COLES et al. 2006).

Além dessa técnica, essas mesmas amostras como também aquelas com peso inferior a 0,3g foram analisadas pelo método qualitativo para comprovar os resultados obtidos pela técnica de OPG e proporcionar a identificação de outras formas parasitárias (ovos pesados, por exemplo, ovos de *Ascaris lumbricoides*, além de larvas de helmintos). O método qualitativo foi caracterizado pela montagem, em lâmina/lamínula com lugol, de uma alíquota das amostras fecais diluídas em solução saturada, utilizando um microscópio ótico na objetiva de 40x. A identificação dos morfotipos de endoparasitas foi realizada com o auxílio do técnico Marcelo A. Levenhagen (Laboratório de Parasitologia da Universidade Federal de Uberlândia) e do pesquisador Dr. Arnaldo Maldonado Júnior (Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios do Instituto Oswaldo Cruz/ Fundação Oswaldo Cruz).

Amostras fecais de indivíduos positivos para oocistos de protozoários pertencentes ao filo Apicomplexa foram esporuladas, seguindo a técnica proposta por Duszynki e Wilber (1997). A técnica consistiu em misturar “a fresco” as amostras fecais com a solução de bicromato de potássio 2,5% em um frasco coletor e, em seguida, colocá-lo em uma estufa BOD a 27°C por aproximadamente cinco dias. Posteriormente, através da montagem em lâmina/lamínula com lugol de uma alíquota da mistura e com auxílio de um microscópio ótico no aumento de 40x, foram visualizados os oocistos esporulados, sendo identificados como *Eimeria* spp., devido à presença de quatro esporocistos contendo dois esporozoítos cada um (DUSZYNSKI; WILBER, 1997).



### *Uso do espaço de *Gracilinanus agilis**

Como não foi delimitada a real área de vida dos indivíduos (por exemplo, a partir do uso de rádio colares), determinou-se a área de deslocamento de *Gracilinanus agilis*, estimada por meio do método do Mínimo Polígono Convexo (MPC) (MOHR, 1947), usando o programa CALHOME (Home Range Analysis Program) (KIE et al., 1996). Nesse programa, foram considerados 95% do total da área de deslocamento de um indivíduo, com vistas à padronização, devido à possibilidade das áreas do entorno serem trajetos exploratórios dos indivíduos e não sua respectiva área de vida (POWELL, 2000). Para maximizar o número de estimativas de diferentes indivíduos, implementar o método do MPC e estimar a área de deslocamento, foram utilizados no mínimo três pontos distintos de capturas para um mesmo indivíduo, independentemente se as armadilhas estavam instaladas no sub-bosque ou no solo. Com o intuito de obter o formato do mínimo polígono convexo (HAYNE, 1949), os locais de recaptura considerados não podiam estar no mesmo transecto ou alinhados.

### *Análises dos dados*

Para testar a hipótese de relação entre tamanho da área de deslocamento e a abundância média de *Eimeria* spp. (dada pela média da quantidade de oocistos de *Eimeria* spp. encontrada em cada indivíduo), foi realizado um teste de correlação de Spearman, uma vez que os dados não atingiram normalidade, mesmo após transformação de  $\log_{10}+1$ . Entretanto, foram utilizados os dados transformados para permitir melhor visualização. Esse teste foi realizado com todos os dados, assim como separadamente para cada sexo. Nesse caso, a área de deslocamento foi considerada variável independente e contínua, enquanto a abundância de parasitas foi variável dependente e contínua (sob forma de contagem).

Esse mesmo teste foi utilizado com o intuito de avaliar se a abundância média de *Eimeria* spp. estava relacionada com o número de recapturas de determinado indivíduo. Ressalta-se que foram usados os dados de abundância média parasitária transformados em  $\log_{10}+1$  para obter melhor visualização nos gráficos. Além do teste com os dados brutos dos indivíduos, foram realizados testes para machos e fêmeas separadamente. A abundância média de *Eimeria* spp. foi considerada variável dependente e contínua, enquanto que o número de recapturas foi considerado a variável independente e discreta. Todas as análises foram realizadas utilizando o programa estatístico Systat 10.2 (SYSTAT SOFTWARE INC., 2002), o software R 3.1 (R Development Core Team, 2008) e o programa GraphPad Prism 5.00 (GRAPHPAD, 2007) ao nível de 5% de significância.

## RESULTADOS

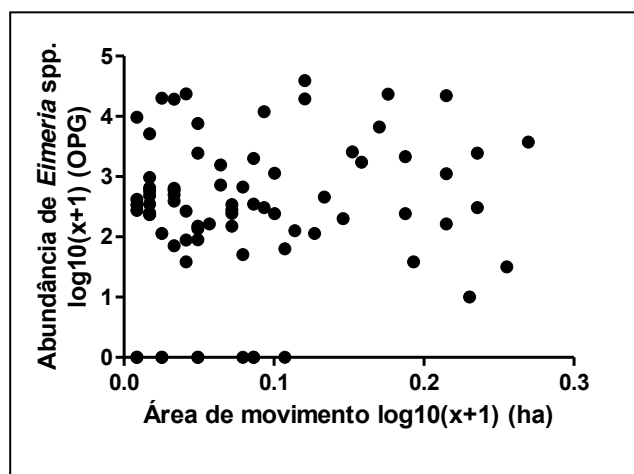
Foram analisados 77 indivíduos de *Gracilinanus agilis* (46 machos e 31 fêmeas) para a estimativa do tamanho da área de deslocamento, do número de recapturas, da abundância de parasitas e da prevalência parasitária (porcentagem de indivíduos infectados de uma população). A média da área de deslocamento dos indivíduos foi de 0,23 hectares, sendo a média dos machos (0,30ha) maior que a média das fêmeas (0,14ha). A maior área de deslocamento encontrada, dentre todos os indivíduos durante o estudo, foi de 0,86ha, pertencente a um macho recapturado por 17 vezes, com abundância parasitária média de 3.753,33 oocistos por grama. Por outro lado, 0,02ha foi a menor área de deslocamento obtida para seis indivíduos, correspondendo a quatro fêmeas e dois machos (média de quatro recapturas e 1.779,86 oocistos por grama).

O número de recapturas para cada indivíduo variou de 4 a 18 vezes, com média de 9,0 vezes para machos e 7,9 para fêmeas. A quantidade mínima de recapturas foi encontrada para 12 indivíduos (sete machos e cinco fêmeas), sendo que três desses indivíduos não possuíam parasitas e a média da abundância parasitária entre esses indivíduos foi de 257,64 oocistos por grama, com área de deslocamento variando de 0,14 a 0,02ha. Por outro lado, apenas dois machos e uma fêmea foram recapturados 18 vezes, apresentando alta abundância média de *Eimeria* spp, em torno de 1.508,67 oocistos por grama e áreas de deslocamento variando entre 0,18 e 0,72 hectares. O número de locais diferentes de recapturas para um mesmo indivíduo variou entre 3 e 15, com média de 6,9 para machos e 5,4 para fêmeas.

A prevalência de parasitas foi de 87%, com 43 machos e 24 fêmeas sendo parasitados. Apenas 7% dos machos não foram registrados com infecção por *Eimeria* spp, enquanto 23% das fêmeas foram registradas livres desse parasita. A abundância parasitária variou de 0 a 3.9272,73 oocistos por grama e apenas um indivíduo macho apresentou esse valor máximo, com 11 recapturas sendo encontrado em oito locais diferentes, correspondendo a uma área de deslocamento igual a 0,32ha. A abundância de parasitas média total dos indivíduos foi de 3.143,89 oocistos por grama, sendo 1.875,26 oocistos por grama nas fêmeas e 3.998,85 oocistos por grama nos machos.

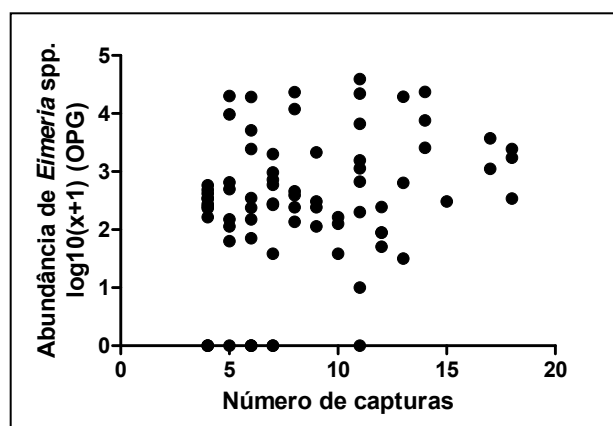
A relação entre a área de deslocamento e a abundância parasitária dos indivíduos não foi significativa ( $r_s = 0,096$ ;  $p = 0,406$ ;  $n = 77$ ) (Figura 8). O mesmo foi encontrado quando se analisou, separadamente, machos ( $r_s = -0,028$ ;  $p = 0,807$ ;  $n = 46$ ) e fêmeas ( $r_s = 0,129$ ;  $p =$

0,265;  $n = 31$ ). Isso significa que, independentemente do sexo, a abundância de parasitas nos hospedeiros não foi influenciada pela área de deslocamento dos indivíduos.



**Figura 8:** Relação entre a área de movimento ou deslocamento em  $\log_{10}(x+1)$  (ha = hectares) e a abundância média de *Eimeria* spp. em  $\log_{10}(x+1)$  (OPG = oocistos por gramas de fezes) dos indivíduos de *Gracilinanus agilis*, capturados no período de 2011 a 2015, em um fragmento de cerrado sentido restrito na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

Foi constatada uma relação significativa entre a abundância média de *Eimeria* spp. e o número de recapturas dos indivíduos de *G. agilis* ( $r_s = 0,266$ ;  $p = 0,020$ ;  $n = 77$ ) (Figura 9). Entretanto, quando essas variáveis foram avaliadas separadamente por sexo, não foram encontradas relações significativas entre a abundância média parasitária e o número de recapturas para machos ( $r_s = 0,189$ ;  $p = 0,100$ ;  $n = 46$ ) ou fêmeas ( $r_s = 0,208$ ;  $p = 0,070$ ;  $n = 31$ ). Assim, a abundância de parasitas nos hospedeiros foi influenciada pela quantidade de recapturas dos indivíduos.



**Figura 9:** Relação entre o número de capturas e a abundância média de *Eimeria* spp. em  $\log_{10}(x+1)$  (OPG = oocistos por gramas de fezes) dos indivíduos de *Gracilinanus agilis*, capturados no período de 2011 a 2015, em um fragmento de cerrado sentido restrito na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

## DISCUSSÃO

Pouco são os estudos sobre a relação do comportamento dispersivo de hospedeiros e sua relação com a susceptibilidade aos seus parasitas (EASTERBROOK et al., 2007). Em alguns desses estudos são mencionadas: as taxas diferenciais de encontro de hospedeiros com parasitas (RANDOLPH, 1975; POULIN et al., 1991), a alteração do comportamento dos hospedeiros em decorrência do parasitismo (KLEIN, 2003; THOMAS et al., 2005), a influência da territorialidade no número de parasitas (BARNARD; BEHNKE, 1990) e a determinação do alcance geográfico da área de parasitismo, de acordo com o alcance de dispersão dos hospedeiros (COMBES, 2001).

Estudos recentes com vertebrados têm demonstrado que a infecção por parasitas influencia diversos aspectos da ecologia dos seus hospedeiros, incluindo os movimentos (THOMAS et al., 2005). Ao mesmo tempo, a maior movimentação dos hospedeiros pode favorecer o contato com os parasitas, aumentando suas chances de infecção assim como o número de parasitas presentes nesses indivíduos (POULIN, 1996). Os nossos dados não são conclusivos com relação à influência dos movimentos e uso do espaço por *Gracilinanus agilis* na abundância de *Eimeria* spp. desses hospedeiros. Corroborando parcialmente nossa hipótese, machos foram mais recapturados, apresentaram maior área de deslocamento e também apresentaram maior abundância de *Eimeria* spp. (STRONA et al., 2015), o que poderia ser explicado por uma maior exposição aos parasitas presentes no ambiente (OSTFELD et al., 1996; MEJLON, 2000) em função dos seus movimentos (KRASNOV et al., 2005; MARMET et al., 2009). Além disso, observamos maior quantidade de oocistos em indivíduos com mais recapturas, porém não houve relação entre a área de deslocamento e a abundância de *Eimeria* spp, em *G. agilis*.

A ausência de relação entre área de deslocamento dos indivíduos de *G. agilis* e sua maior infecção por *Eimeria* spp. pode ser explicada por algumas limitações desse estudo. Primeiro, o baixo número de recapturas dos indivíduos pode ter comprometido as estimativas de área de deslocamento, transformando-as em subestimativas. O método do MPC é altamente dependente do número de capturas usado nos cálculos (KIE et al., 1996), por isso é comum gerar resultados menos acurados quando são obtidas apenas poucas recapturas, como no nosso caso. Uma opção para solucionar tal problema seria utilizar uma métrica diferente de uso do espaço, que fosse menos dependente do número de capturas, como, por exemplo, medidas de distância linear entre pontos de captura (SLADE; RUSSELL, 1998; PÜTTKER et

al., 2012). Segundo, a medida de abundância de endoparasitas nos indivíduos pode não ter sido tão precisa e sensível na contagem dos oocistos por grama (OPG), utilizando a técnica de McMaster, quando comparada aos outros métodos usados para a obtenção desse dado, como a técnica de flutuação modificada e/ou com contagem automatizada, além da multivalente técnica FLOTAC (CHRISTIE; JACKSON, 1982; MES et al., 2007; CRINGOLI et al., 2010). Terceiro, o efeito de borda provocado pela ocorrência de fogo na área estudada pode ter diminuído o tamanho da área de vida e a oferta de recursos alimentares para *G. agilis* (BRIANI et al., 2004). Esse fato pode ter contribuído, para o aumento das taxas de recapturas, como também pode ter reduzido à possibilidade de deslocamento e sobrevivência dos indivíduos. Apesar dessas limitações, os estudos existentes são ambíguos com relação aos efeitos da infecção por parasitas com trabalhos demonstrando maior movimentação por parte dos indivíduos parasitados (THOMAS et al., 2002; LAFFERTY; SHAW, 2013), assim como menor movimentação pelos mesmos (MAIN; BULL, 2000; DEBEFFE et al., 2014).

Apesar de não termos encontrado relação evidente entre área de deslocamento e infecção por *Eimeria* spp., houve uma relação positiva entre o número de recapturas e o número de oocistos presente nos indivíduos de *G. agilis*. Coltherd e colaboradores (2010) também encontraram, em pequenos mamíferos, uma relação significativa entre maior abundância endoparasitária e mais quantidade de recaptura, se comparada aos dos indivíduos não parasitados ou levemente infectados. Ao mesmo tempo, estudos descrevendo mudanças comportamentais induzidas por parasitas também encontraram resultados semelhantes (BARNARD; BEHNKE, 1990; LOZANO, 1991; MACLEOD; GOSLER, 2006). Réale e colaboradores (2000) afirmaram que indivíduos mais fragilizados pelo parasitismo tendem a ser mais frequentemente capturados em armadilhas que oferecem iscas alimentares ricas em nutrientes, porque provavelmente têm mais dificuldades para encontrar proteínas metabolizáveis no ambiente natural, que seriam fundamentais para o funcionamento adequado do sistema imune (HOUDIJK; ATHANASIADOU, 2003; KYRIAZAKIS; HOUDIJK, 2006). Dessa maneira, é possível que haja uma alteração no comportamento de forrageamento desses indivíduos, para maximizar a aquisição de nutrientes e minimizar o parasitismo (KOSKI; SCOTT, 2001).

Ao mesmo tempo, o maior número de oocistos de *Eimeria* spp. encontrados em indivíduos de *G. agilis* com mais recapturas pode ser decorrente do maior tempo aprisionado dentro da armadilha, o que torna o alimento disponível exposto ao contato com as fezes contaminadas por oocistos de *Eimeria* spp.. Dessa maneira, há um favorecimento da transmissão fecal-oral, responsável pela infecção por *Eimeria* spp, aumentando a abundância

parasitária (WRIGHT; GOMPPER, 2005). Além disso, a permanência do hospedeiro na armadilha durante todo o período noturno propiciaria, ao mesmo tempo, o estresse de *G. agilis* (BATISTA et al., 2009) que reduz as reações imunológicas (CHARMANDARI et al., 2005) e o favorecimento de maiores quantidades do estágio infeccioso de *Eimeria* spp. (FULLER et al., 1995).

O maior número de recapturas de alguns indivíduos de *G. agilis* pode representar diferenças no comportamento de exploração desses indivíduos ligadas a sua “personalidade individual”, conforme definido por Wilson e colaboradores (1994). A maior atividade de exploração do ambiente em busca de recursos pode tornar tais indivíduos mais expostos a encontrar focos de parasitas e aumentar suas chances de infecção (MOHR, 1961; NILSSON; LUNDQVIST, 1978; POULIN, 1996). Boyer e colaboradores (2010), avaliando a questão do comportamento exploratório diferencial dos esquilos (*Tamias sibiricus*) e a quantidade de carrapatos parasitas nesses indivíduos, encontrou uma relação positiva entre o uso do espaço e o número de recapturas com o parasitismo no esquilo.

Concluimos que não há relação significativa entre o uso do espaço de *Gracilinanus agilis* e sua abundância parasitária por *Eimeria* spp. na área estudada, necessitando portanto de mais estudos nessa direção. Limitações ligadas ao efeito de borda ocasionado pela queimada e, principalmente, ao número de capturas usadas para métricas de uso do espaço podem ter incutido ruídos nas relações encontradas, em função de subestimativas do tamanho das áreas de deslocamento. Além disso, existem críticas sobre a representatividade e acurácia do uso da técnica McMaster, avaliando o número de oocistos dos endoparasitas por grama, como medida de abundância parasitária nos indivíduos. Portanto, é necessário que os nossos resultados sejam interpretados com cautela. Entretanto, foi observado que o aumento do número de recaptura acompanhou uma maior abundância de parasitas, o que pode ser explicado pelo modo de transmissão fecal-oral entre o parasita e o hospedeiro, pela procura de recursos alimentares que melhorem o sistema imune, como também pelo aumento do estresse, o qual possui efeito imunossupressor e é ocasionado pelo aprisionamento na armadilha. Apesar de não ter sido encontrada uma relação entre parasitismo com o tamanho da área de deslocamento, isso não significa que a mesma não seja comprovada em outros pequenos mamíferos ou demais parasitas, ou que tenha passado despercebida em função das limitações metodológicas do nosso estudo. A nossa sugestão é que novos estudos avaliem a relação entre parasitismo e uso do espaço por meio de outras técnicas, como o uso de métricas de distância lineares entre pontos de capturas para avaliar os movimentos e de outras técnicas que consigam obter um número mais acurado de oocistos encontrados nos hospedeiros.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, R. M.; GORDON, D. M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. **Parasitology**, v. 85, n. 2, p. 373-398, 1982. Doi: 10.1017/S0031182000055347.
- BAKER, R. R. **The Evolutionary Ecology of Animal Migration**. London: Hodder & Stoughton, 1978.
- BARNARD, C. J.; BEHNKE, J. M. **Parasitism and host behaviour**. London, UK: Taylor and Francis, 1990.
- BATISTA, J. S.; BEZERRA, F. S. B.; AGRA, E. G. D.; CALADO, E. B.; GODÓI, R. M.; RODRIGUES, C. M. F.; NUNES, F. C. R.; BLANCO, B. S. Efeitos da contenção física e química sobre os parâmetros indicadores de estresse em catetos (*Tayassu tajacu*). **Acta Veterinaria Brasilica**, v. 3, n. 2, p. 92-97, 2009.
- BIRO, P. A.; ABRAHAMS, M. V.; POST, J. R.; PARKINSON, E. A. Predators select against high growth rates and risk-taking behaviour in domestic trout populations. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 271, n. 1554, p. 2233-2237, 2004. Doi: 10.1098/rspb.2004.2861.
- BOON, A. K.; RÉALE, D.; BOUTIN, S. The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1094-1104, 2007. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01106.x.
- BOON, A. K.; RÉALE, D.; BOUTIN, S. Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. **Oikos**, v. 117, p. 1321-1328, 2008. Doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16567.x.
- BORDES, F.; MORAND, S.; KELT, D. A.; VAN VUREN, D. H. Home range and parasite diversity in mammals. **The American Naturalist**, v. 173, n. 4, p. 467-474, 2009. Doi: 10.1086/597227.
- BOYER, N.; RÉALE, D.; MARMET, J.; PISANU, B.; CHAPUIS, J. L. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 3, p. 538-547, 2010. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01659.x.
- BREMNER-HARRISON, S.; PRODOHL, P. A.; ELWOOD, R. W. Behavioural trait assessment as a release criterion: boldness predicts early death in a reintroduction programme of captive-bred swift fox (*Vulpes velox*). **Animal Conservation**, v. 7, n. 03, p. 313-320, 2004. Doi: 10.1017/S1367943004001490.
- BRIANI, D. C.; PALMA, A. R. T.; VIEIRA, E. M.; HENRIQUES, R. P. B. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1023-1037, 2004. Doi: 10.1023/B:BIOC.0000014467.27138.0b.
- BRODIN, T.; JOHANSSON, F. Conflicting selection pressures on the growth/predation-risk trade-off in a damselfly. **Ecology**, v. 85, n. 11, p. 2927-2932, 2004. Doi: 10.1890/03-3120.
- BRUINZEEL, L. W.; VAN DE POL, M. Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. **Behavioral Ecology**, v. 15, n. 2, p. 290-296, 2004. Doi: 10.1093/beheco/arh019.
- BURT, W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. **Journal of mammalogy**, v. 24, n. 3, p. 346-352, 1943. Doi: 10.2307/1374834.

- CARDOSO, E.; MORENO, M. I. C.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Mudanças fitofisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG. **Caminhos de Geografia**, v. 10, n. 32, p. 254-268, 2009.
- CARDOSO, E.; SCHIAVINI, I. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 3, p. 277-289, 2002. Doi: 10.1590/S0100-84042002000300004.
- CHARMANDARI, E.; TSIGOS, C.; CHROUSOS, G. Endocrinology of the stress response. **Annual Review of Physiology**, v. 67, p. 259-284, 2005. Doi: 10.1146/annurev.physiol.67.040403.120816.
- CHRISTIE, M.; JACKSON, F. Specific identification of strongyle eggs in small samples of sheep faeces. **Research in veterinary science**, v. 32, n. 1, p. 113-117, 1982.
- COLES, G. C.; JACKSON, F.; POMROY, W. E.; PRICHARD, R. K.; VON SAMSON-HIMMELSTJERNA, G.; SILVESTRE, A.; TAYLOR, M. A.; VERCROYSSSE, J. The detection of anthelmintic resistance in nematodes of veterinary importance. **Veterinary parasitology**, v. 136, n. 3-4, p. 167-185, 2006. Doi: 10.1016/j.vetpar.2005.11.019.
- COLTHERD, J. C.; MORGAN, C.; JUDGE, J.; SMITH, L. A.; HUTCHINGS, M. R. The effects of parasitism on recapture rates of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). **Wildlife Research**, v. 37, n. 5, p. 413-417, 2010. Doi: 10.1071/WR09159.
- COMBES, C. **Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions**. University of Chicago Press, Chicago e London, IL, 2001. 728 p.
- CRAWLEY, M. J. Population dynamics of natural enemies and their prey. In: M.J. CRAWLEY (ed.). **Natural enemies: the population biology of predators, parasites and diseases**, Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 40–89, 1992. Doi: 10.1002/9781444314076.ch3.
- CRINGOLI, G.; RINALDI, L.; MAURELLI, M.P.; UTZINGER, J. FLOTAC: new multivalent techniques for qualitative and quantitative copromicroscopic diagnosis of parasites in animals and humans. **Nature Protocols**, v. 5, p. 503-515, 2010. Doi: 10.1038/nprot.2009.235.
- D'ANDREA, P. S.; CERQUEIRA, R.; HINGST, E. D. Age estimation of the Gray Four Eyed Opossum, *Philander opossum* (Didelphimorphia: Didelphidae). **Mammalia**, v. 58, n. 2, p. 283-291, 1994. Doi: 10.1515/mamm.1994.58.2.283.
- DANIELS, T. J.; FISH, D. Spatial distribution and dispersal of unfed larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in southern New York. **Environmental Entomology**, v. 19, n. 4, p. 1029-1033, 1990. Doi: 10.1093/ee/19.4.1029.
- DAVIDSON, W. R.; SIEFREN, D. A.; CREEKMORE, L. H. Seasonal and annual abundance of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) in Central Georgia. **Journal of Medical Entomology**, v. 31, n. 1, p. 67-71, 1994. Doi: 10.1093/jmedent/31.1.67.
- DEBEFFE, L.; MORELLET, N.; VERHEYDEN-TIXIER, H.; HOSTE, H.; GAILLARD, J. M.; CARGNELUTTI, B.; PICOT, D.; SEVILA, J.; HEWISON, A. J. M. Parasite abundance contributes to condition-dependent dispersal in a wild population of large herbivore. **Oikos**, v. 123, n. 9, p. 1121-1125, 2014. Doi: 10.1111/oik.01396.
- DUCKWORTH, R. A.; BADYAEV, A. V. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 38, p. 15017-15022, 2007. Doi: 10.1073/pnas.0706174104.
- DUSZYNSKI, D. W.; WILBER, P.G. A guideline for the preparation of species descriptions in the Eimeriidae. **The Journal of Parasitology**, v. 83, n. 2, p. 333-336, 1997. Doi: 10.2307/3284470.



- EASTERBROOK, J. D.; KAPLAN, J. B.; GLASS, G. E.; PLETNIKOV, M. V.; KLEIN, S. L. Elevated testosterone and reduced 5-HIAA concentrations are associated with wounding and hantavirus infection in male Norway rats. **Hormones and behavior**, v. 52, n. 4, p. 474-481, 2007. Doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.07.001.
- EZENWA, V. O.; PRICE, S. A.; ALTIZER, S.; VITONE, N. D.; COOK, K. C. Host traits and parasite species richness in even and odd-toed hoofed mammals, Artiodactyla and Perissodactyla. **Oikos**, v. 115, n. 3, p. 526-536, 2006. Doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.15186.x.
- FEDY, B. C.; STUTCHBURY, B. J. M. Territory switching and floating in white-bellied antbird (*Myrmeciza longipes*), a resident tropical passerine in Panama. **The Auk**, v. 121, n. 2, p. 486-496, 2004. Doi: 10.1642/0004-8038(2004)121[0486:TSAFIW]2.0.CO;2.
- FEIJÓ, I. A.; TORRES, E. J.; MALDONADO JR., A.; LANFREDI, R. M. A new oxyurid genus and species from *Gracilinanus agilis* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazil. **Journal of Parasitology**, v. 94, n. 4, p. 847-851, 2008. Doi: 10.1645/GE-1428.1.
- FRASER, D. F.; GILLIAM, J. F.; DALEY, M. J.; LE, A. N.; SKALSKI, G. T. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. **The American Naturalist**, v. 158, n. 2, p. 124-135, 2001. Doi: 10.1086/321307.
- FULLER, R. J.; GREGORY, R. D.; GIBBONS, D. W.; MARCHANT, J. H.; WILSON, J. D.; BAILLIE, S. R.; CARTER, N. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. **Conservation Biology**, v. 9, n. 6, p. 1425-1441, 1995. Doi: 10.1046/j.1523-1739.1995.09061425.x.
- GERHARDT, H. C. Acoustic spectral preferences in two cryptic species of grey tree frogs: implications for mate choice and sensory mechanisms. **Animal Behaviour**, v. 70, n. 1, p. 39-48, 2005. Doi: 10.1016/j.anbehav.2004.09.021.
- GETTINGER, D.; ERNEST, K. A. Small-mammal community structure and the specificity of ectoparasite associations in central Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 55, n. 2, p. 331-341, 1995.
- GORDON, H. M.; WHITLOCK, H. V. A new technique for counting nematode eggs in sheep faeces. **Journal of the Council for Scientific and Industrial Research**, Canberra, v. 12, n. 1, p. 50-52, 1939.
- GRAPHPAD. **GraphPad Prism 5: Statistics Guide**. GraphPad Software Inc. Press, San Diego CA, USA v. 94, p. 1-26, 2007.
- GROMOV, V. S.; KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I. Space use in Wagner's gerbil *Gerbillus dasyurus* in the Negev Highlands, Israel. **Acta Theriologica**, v. 45, n. 2, p. 175-182, 2000. Doi: 10.4098/AT.arch.00-20.
- GUNN, A.; IRVINE, R. J. Subclinical parasitism and ruminant foraging strategies: a review. **Wildlife Society Bulletin**, v. 31, p. 117-126, 2003.
- HAMMOND, E. L.; ANTHONY, R. G. Mark-recapture estimates of population parameters for selected species of small mammals. **Journal of Mammalogy**, v. 87, n. 3, p. 618-627, 2006. Doi: 10.1644/05-MAMM-A-369R1.1.
- HAYNE, D.W. Calculation of size of home range. **Journal of Mammalogy**, v. 30, n. 1, p. 1-18, 1949. Doi: 10.2307/1375189.
- HERRERA, L.; D'ANDREA, P. S.; XAVIER, S. C. C.; MANGIA, R. H.; FERNANDES, O.; JANSEN, A. M. *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals of the National Park 'Serra da Capivara' and its surroundings (Piauí, Brazil), an area endemic for Chagas disease. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 99, n. 5, p. 379-388, 2005. Doi: 10.1016/j.trstmh.2004.07.006.

- HOUDIJK, J. G. M.; ATHANASIADOU, S. Direct and indirect effects of host nutrition on ruminant gastrointestinal nematodes. **Matching Herbivore Nutrition to Ecosystems Biodiversity. Universidad Autónoma de Yucatán, Yucatán, México**, p. 213-236, 2003.
- IRVINE, R.J.; CORBISHLEY, H.; PILKINGTON, J.G.; ALBON, S.D. Low-level parasitic worm burdens may reduce body condition in free-ranging red deer (*Cervus elaphus*). **Parasitology**, v. 133, n. 4, p. 465-475, 2006. Doi: 10.1017/S0031182006000606.
- JEWELL, P. A. The Concept of Home range in Mammals. **Symposia of the Zoological Society of London**, v. 18, p. 85-109, 1966.
- JONSSON, P.; KOSKELA, E.; MAPPE, T. Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scale experiments. **Oecologia**, v. 122, n. 4, p. 487-492, 2000. Doi: 10.1007/s004420050970.
- KIE, J. G.; BALDWIN, J. A.; EVANS, C. J. CALHOME: a program for estimating animal home ranges. **Wildlife Society Bulletin (1973-2006)**, v. 24, n. 2, p. 342-344, 1996.
- KLEIN, S. L. Parasite manipulation of the proximate mechanisms that mediate social behavior in vertebrates. **Physiology & behavior**, v. 79, n. 3, p. 441-449, 2003. Doi: 10.1016/S0031-9384(03)00163-X.
- KORALLO, N. P.; VINARSKI, M. V.; KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. **Diversity and Distributions**, v. 13, n. 3, p. 353-360, 2007. Doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00332.x.
- KOSKI, K. G.; SCOTT, M. E. Gastrointestinal nematodes, nutrition and immunity: breaking the negative spiral. **Annual review of nutrition**, v. 21, n. 1, p. 297-321, 2001. Doi: 10.1146/annurev.nutr.21.1.297.
- KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 15, n. 3, p. 259-263, 2006. Doi: 10.1127/0941-2948/2006/0130.
- KRASNOV, B. R.; MORAND, S.; HAWLENA, H.; KHOKHLOVA, I. S.; SHENBROT, G. I. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. **Oecologia**, v. 146, n. 2, p. 209-217, 2005. Doi: 10.1007/s00442-005-0189-y.
- KRASNOV, B. R.; BORDES, F.; KHOKHLOVA, I. S.; MORAND, S. Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. **Mammalia**, v. 76, n. 1, p. 1-13, 2012. Doi: 10.1515/mammalia-2011-0108.
- KYRIAZAKIS, I.; HOUDIJK, J. Immunonutrition: nutritional control of parasites. **Small Ruminant Research**, v. 62, n. 1, p. 79-82, 2006. Doi: 10.1016/j.smallrumres.2005.07.036.
- LAFFERTY, K. D.; SHAW, J. C. Comparing mechanisms of host manipulation across host and parasite taxa. **Journal of Experimental Biology**, v. 216, n. 1, p. 56-66, 2013. Doi: 10.1242/jeb.073668.
- LARESCHI, M.; KRASNOV, B. R. Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. **Medical and veterinary entomology**, v. 24, n. 3, p. 284-292, 2010. Doi: 10.1111/j.1365-2915.2010.00880.x.
- LINDENFORS, P.; NUNN, C. L.; JONES, K. E.; CUNNINGHAM, A. A.; SECHREST, W.; GITTLEMAN, J. L. Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 4, p. 496-509, 2007. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00301.x.
- LOPES, G. P. **Estratégia reprodutiva e organização espacial de uma população de *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG.** Trabalho de Mestrado – Programa de Pós-graduação de

- Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2014.
- LOPES, S. F.; SCHIAVINI, I. Dinâmica da comunidade arbórea de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga, Minas Gerais, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 2, p. 249-261, 2007. Doi: 10.1590/S0102-33062007000200001.
- LOZANO, G. A. Optimal foraging theory: a possible role for parasites. **Oikos**, p. 391-395, 1991. Doi: 10.2307/3545084.
- MACEDO, J.; LORETTO, D.; VIEIRA, M. V.; CERQUEIRA, R. Classes de desenvolvimento em marsupiais: um método para animais vivos. **Mastozoologia Neotropical**, v. 13, n. 1, p. 133-136, 2006.
- MACLEOD, R.; GOSLER, A. G. Capture and mass change: perceived predation risk or interrupted foraging?. **Animal behaviour**, v. 71, n. 5, p. 1081-1087, 2006. Doi: 10.1016/j.anbehav.2005.07.022.
- MAIN, A. R.; BULL, C. M.. The impact of tick parasites on the behaviour of the lizard *Tiliqua rugosa*. **Oecologia**, v. 122, n. 4, p. 574-581, 2000. Doi: 10.1007/s004420050981.
- MARMET, J., PISANU, B.; CHAPUIS, J. L. Home range, range overlap, and site fidelity of introduced Siberian chipmunks in a suburban French forest. **European Journal of Wildlife Research**, v. 55, n. 5, p. 497-504, 2009. Doi: 10.1007/s10344-009-0266-3.
- MCALLAN, B. M.; FIRTH, B. T.; JOSS, J. M. P. Phase delay in the natural fotoperiod alters the reproductive timing in the marsupial *Anthechinus stuartii* (Dasyuridae). **Journal of Zoology**, v. 225, n. 4, p. 633-646, 1991. Doi: 10.1111/j.1469-7998.1991.tb04330.x.
- MEJLON, H. Host-seeking activity of *Ixodes ricinus* in relation to the epidemiology of *Lyme borreliosis* in Sweden. Trabalho de Pós-Graduação – Faculdade de Ciência e Tecnologia, Instituto de Biologia, Universidade de Uppsala, Uppsala, Sweden, 2000.
- MES, T. H. M.; EYSKER, M.; PLOEGER, H. W. A simple, robust and semi-automated parasite egg isolation protocol. **Nature protocols**, v. 2, n. 3, p. 486, 2007. Doi: 10.1038/nprot.2007.56.
- MOHR, C. O. Table of equivalent populations of North American small mammals. **American midland naturalist**, v. 37, n. 1, p. 223-249, 1947. Doi: 10.2307/2421652.
- MOHR, C. O. Relation of ectoparasite load to host size and standard range. **The Journal of parasitology**, v. 47, n. 6, p. 978-984, 1961. Doi: 10.2307/3275037.
- NEUDORF, D. L.; STUTCHBURY, B. J. M.; PIPER, W. H. Covert extraterritorial behavior of female hooded warblers. **Behavioral Ecology**, v. 8, n. 6, p. 595-600, 1997. Doi: 10.1093/beheco/8.6.595.
- NILSSON, A.; LUNDQVIST, L. Host selection and movements of *Ixodes ricinus* (Acari) larvae on small mammals. **Oikos**, p. 313-322, 1978. Doi: 10.2307/3543656.
- NUNN, C. L.; ALTIZER, S.; JONES, K. E.; SECHREST, W. Comparative tests of parasite species richness in primates. **The American Naturalist**, v. 162, n. 5, p. 597-614, 2003. Doi: 10.1086/378721.
- NUNN, C. L.; DOKEY, A. T. W. Ranging patterns and parasitism in primates. **Biology Letters**, v. 2, n. 3, p. 351-354, 2006. Doi: 10.1098/rsbl.2006.0485.
- OSTFELD, R. S.; MILLER, M. C.; HAZLER, K. R. Causes and consequences of tick (*Ixodes scapularis*) burdens on white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). **Journal of Mammalogy**, v. 77, n. 1, p. 266-273, 1996. Doi: 10.2307/1382727.
- PEDERSEN, M. C.; DUNN, P. O.; WHITTINGHAM, L. A. Extraterritorial forays are related to a male ornamental trait in the common yellowthroat. **Animal Behaviour**, v. 72, n. 2, p. 479-486, 2006. Doi: 10.1016/j.anbehav.2006.02.010.
- POULIN, R. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? **The American Naturalist**, v. 147, n. 2, p. 287-295, 1996. Doi: 10.1086/285851.

- POULIN, R.; MORAND, S. **Parasite biodiversity**. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 2004. 216 p.
- POULIN, R.; RAU, M. E.; CURTIS, M. A. Infection of brook trout fry, *Salvelinus fontinalis*, by ectoparasitic copepods: the role of host behaviour and initial parasite load. **Animal Behaviour**, v. 41, n. 3, p. 467-476, 1991. Doi: 10.1016/S0003-3472(05)80849-8.
- POWELL, R. A. Animal home ranges and territories and home range estimators. In: L. BOITANI & T. K. FULLER (eds). **Research techniques in animal ecology: controversies and consequences**. v. 442. Columbia University Press, New York, New York, USA. p. 65-110, 2000.
- PUJOL-LUZ, J. R.; MENDONÇA, A. F.; HENRIQUES, R. A record of *Gracilinanus agilis* (Marsupialia, Didelphidae) parasited by *Metacuterebra apicalis* (Diptera, Cuterebridae) in the cerrado of Brasília, Distrito Federal, Brazil. **Entomología y Vectores**, v. 11, n. 4, p. 669-672, 2004. Doi: 10.1590/S0328-03812004000400008.
- PÜTTKER, T.; DE BARROS, C. D. S.; MARTINS, T. K.; SOMMER, S.; PARDINI, R. Suitability of distance metrics as indexes of home-range size in tropical rodent species. **Journal of Mammalogy**, v. 93, n. 1, p. 115-123, 2012. Doi: 10.1644/10-MAMM-A-364.1.
- QUARESMA, P. F.; RÊGO, F. D.; BOTELHO, H. A.; DA SILVA, S. R.; MOURA, A. J.; NETO, R. G. T.; MADEIRA, F. M.; CARVALHO, M. B.; PAGLIA, A. P.; MELO, M. N.; GONTIJO, C. M. F. Wild, synanthropic and domestic hosts of *Leishmania* in an endemic area of cutaneous leishmaniasis in Minas Gerais State, Brazil. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 105, n. 10, p. 579-585, 2011. Doi: 10.1016/j.trstmh.2011.07.005.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL. Disponível em: < <http://www.R-project.org>>. Acessado em: 18 de nov. de 2015. 2008.
- RANDOLPH, S. E. Changing spatial relationships in a population of *Apodemus sylvaticus* with the onset of breeding. **Journal of Animal Ecology**, v. 46, p. 653-676, 1977. Doi: 10.2307/3836.
- RANDOLPH, S. E. Patterns of distribution of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula on its hosts. **Journal of Animal Ecology**, v. 44, p. 451-474, 1975. Doi: 10.2307/3606.
- RÉALE, D.; GALLANT, B.Y.; LEBLANC, M.; FESTA-BIANCHET, M. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behavior and life history. **Animal Behaviour**, v. 60, p. 589-597, 2000. Doi: 10.1006/anbe.2000.1530.
- RÉALE, D.; READER, S. M.; SOL, D.; MCDUGALL, P. T.; DINGEMANSE, N. J. Integrating animal temperament within ecology and evolution. **Biological Reviews**, v. 82, p. 291-318, 2007. Doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S. M. & ALMEIDA, S. P. (eds.). **Cerrado: Ambiente e Flora**. Editora da EMBRAPA-CPAC., Planaltina, 1998. p. 89-166.
- ROGERSON, J. D.; FAIRBANKS, W. S.; CORNICELLI, L. Ecology of gastropod and bighorn sheep hosts of lungworm on isolated, semiarid mountain ranges in Utah, USA. **Journal of Wildlife Diseases**, v. 44, n. 1, p. 28-44, 2008. Doi: 10.7589/0090-3558-44.1.28.
- SARAIVA, D.; FOURNIER, G. D. S. R.; DE OLIVEIRA, S. P.; OGRZEWSKA, M.; CAMARA, E. M. V. C.; COSTA, C. G.; BOTELHO, J. R. Ectoparasites from small mammals from the Cerrado region in the Minas Gerais state, Brazil. **Research Journal of the Costa Rican Distance Education University**, v. 4, n. 1, p. 21-29, 2012.

- SCHIAVINI, I; ARAÚJO, G. M. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). **Sociedade & Natureza**, v. 1, n. 1, p. 61-66, 1989.
- SLADE, N. A.; RUSSELL, L. A. Distances as indices to movements and home-range size from trapping records of small mammals. **Journal of Mammalogy**, v. 79, n. 1, p. 346-351, 1998. Doi: 10.2307/1382871.
- STRONA, A. L. S.; LEVENHAGEM, M.; LEINER, N. O. Reproductive effort and seasonality associated with male-biased parasitism in *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) infected by *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) in the Brazilian cerrado. **Parasitology**, v. 142, n. 8, p.1086-1094, 2015. Doi: 10.1017/S0031182015000402.
- SYSTAT SOFTWARE INC. **SYSTAT version 10.2. Statistics I**. SYSTAT Software Inc., Richmond, Califórnia, 2002.
- THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUÉGAN, J. F. **Parasitism and ecosystems**. Oxford: Oxford University Press. 2005. 231p. Doi: 10.1093/acprof:oso/9780198529873.001.0001.
- THOMAS, F.; SCHMIDT-RHAESA, A.; MARTIN, G.; MANU, C.; DURAND, P.; RENAUD, F. Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of their terrestrial hosts? **Journal of Evolutionary Biology**, v. 15, n. 3, p. 356-361, 2002. Doi: 10.1046/j.1420-9101.2002.00410.x.
- TOMPKINS, D. M.; GREENMAN, J. V.; HUDSON, P. J. Differential impact of a shared nematode parasite on two gamebird hosts: implications for apparent competition. **Parasitology**, v. 122, n. 2, p. 187-193, 2001. Doi: 10.1017/S0031182001007247.
- TORRES, E. L.; MALDONADO JR., A.; LANFREDI, R. M. *Pterygodermatites* (*Paucipectines*) *jägerskiöldi* (Nematoda: Rictulariidae) from *Gracilinanus agilis* and *G. microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazilian pantanal and atlantic forest by light and scanning electron microscopy. **Journal of Parasitology**, v. 93, n. 2, p. 274-279, 2007. Doi: 10.1645/GE-986R2.1.
- TORRES, E. L.; MALDONADO, A.; LANFREDI, R. M. Spirurids from *Gracilinanus agilis* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazilian Pantanal wetlands with a new species of Physaloptera (Nematoda: Spirurida). **Veterinary Parasitology**, v. 163, n. 1, p. 87-92, 2009. Doi: 10.1016/j.vetpar.2009.03.046.
- VICENTE, J.; DE MERA, I. G. F.; GORTAZAR, C. Epidemiology and risk factors analysis of elaphostrongylosis in red deer (*Cervus elaphus*) from Spain. **Parasitology research**, v. 98, n. 2, p. 77-85, 2006. Doi: 10.1007/s00436-005-0001-2.
- WILSON, D.S.; CLARK, A. B.; COLEMAN, K.; DEARSTYNE, T. Shyness and boldness in humans and other animals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, p. 442-446, 1994. Doi: 10.1016/0169-5347(94)90134-1.
- WOOD, I. B.; AMARAL, N. K.; BAIRDEN, K.; DUNCAN, J. L.; KASSAI, T.; MALONE JR, J. B.; PANKAVICH, J. A.; REINECKE, R. K.; SLOCOMBE, O.; TAYLOR, S. M.; VERCROYSE, J. World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology (WAAVP) of guidelines for evaluating the efficacy of anthelmintics in ruminants (bovine, ovine, caprine). **Veterinary parasitology**, v. 58, n. 3, p. 181-213, 1995. Doi: 10.1016/0304-4017(95)00806-2.
- WRIGHT, A. N.; GOMPPER, M. E. Altered parasite assemblages in raccoons in response to manipulated resource availability. **Oecologia**, v. 144, n. 1, p. 148-156, 2005. Doi: 10.1007/s00442-005-0018-3.
- ZUK, M.; MCKEAN, K. A. Sex differences in parasitic infections: patterns and processes. **International Journal for Parasitology**, v. 26, n. 10, p. 1009-1024, 1996. Doi: 10.1016/S0020-7519(96)80001-4.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES GERAIS

Muitos estudos têm mostrado a relação parasitária discrepante entre o sexo masculino e feminino em vertebrados (SCHALK; FORBES, 1997; FREEMAN-GALLANT et al., 2001; MOORE; WILSON, 2002; SKORPING; JENSEN, 2004; PEREZ-ORELLA; SCHULTE-HOSTEDDE, 2005; DEVICHE; PARRIS, 2006; ISOMURSU et al., 2006) e mais especificamente em mamíferos (FERRARI et al., 2004; HILLEGASS et al., 2008; NEGRO et al., 2010; entre outros). A partir disso, compreendeu-se que alguns fatores podem auxiliar no entendimento desse viés sexual relacionado à abundância e prevalência parasitária, como, por exemplo: a área de vida, o habitat, a dieta, a fisiologia e o tamanho corporal (VERHULST et al., 1999; FERRARI et al., 2004; HOBY et al., 2006; STOEHR; KOKKO, 2006).

As duas hipóteses contrárias entre si, relacionadas à questão do tamanho da área de vida do hospedeiro com a prevalência de parasitas, podem explicar, separadamente, os resultados encontrados para ambos os sexos durante a estação reprodutiva. Como já foi mostrado por Lopes (2014), os machos possuem maiores áreas de deslocamento e de sobreposição com outros machos do que fêmeas, além de maiores quantidades de parasitas no período reprodutivo (STRONA et al., 2015). Uma possível explicação deste padrão seria o maior contato entre os indivíduos do sexo masculino, proporcionando uma maior transmissão entre os hospedeiros, como também uma maior probabilidade de encontro com estágios infecciosos ao longo do caminho (MOHR; STUMPF, 1964; STONER, 1996; EZENWA, 2004).

Em contrapartida, durante essa época, as fêmeas também apresentam uma maior quantidade de parasitas (STRONA et al., 2015), porém quando comparadas às fêmeas não reprodutivas tornam-se mais territorialistas, com área de deslocamento restrita praticamente aos ninhos para cuidar da prole, diminuindo a sobreposição entre fêmeas (LOPES, 2014). Esses ninhos caracterizam-se como um possível foco de contaminação de endoparasitas intestinais (WOOLHOUSE et al., 2001; NUNN; DOKEY, 2006), já que a infecção ocorre através da ingestão de comidas e/ou fezes contaminadas (GEMMELL, 1990), as quais ficam concentradas nesses locais (HILLEGAS et al., 2008). Dessa maneira, o aumento na área de sobreposição dos machos com as fêmeas, a diminuição da área de sobreposição das fêmeas com as demais (LOPES, 2014) e o aumento de parasitas durante o período reprodutivo das fêmeas (STRONA et al., 2015) são prováveis fatores indicativos de que os machos sejam os transmissores de *Eimeria* spp., em *Gracilinanus agilis*. Ferrari e colaboradores (2004)

propõem explicação semelhante para o estudo feito com o roedor *Apodemus flavicollis*, na qual o macho é responsável por influenciar a quantidade de parasitas das fêmeas. Entretanto, Wilber e colaboradores (1994) relataram a ausência da relação entre a densidade populacional de um pequeno mamífero com a prevalência ou existência de infecção por *Eimeria* spp. Esses autores não encontraram diferenças na prevalência entre sexos, mas apenas entre idades, com hospedeiros adultos apresentando mais parasitas, a qual foi explicada pelo efeito da sazonalidade.

Outro fator que pode explicar a maior quantidade de parasitas no macho é o fisiológico, principalmente hormonal. Alguns autores afirmam que o viés sexual relacionado ao parasitismo pode ser influenciado pelo *trade-off* entre investimento em características sexuais e a função imune (SHELDON; VERHULST, 1996; HOSKEN; O'SHEA, 2001). Segundo Folstad e Karter (1992), as características sexuais masculinas podem diminuir a capacidade de resistência a patógenos e parasitas, por meio da supressão, por esteróides, do sistema imune, levando em consideração a “hipótese da deficiência da imunocompetência” (the immunocompetence handicap hypothesis). Muitos trabalhos mostram que a testosterona suprime a função imune e indiretamente influencia muitos atributos físicos e comportamentais (MUEHLENBEIN; BRIBIESCAS, 2005), resultando em maiores quantidades de parasitas (MOORE; WILSON, 2002; DEVICHE; PARRIS, 2006; ISOMURSU et al. 2006). Ressalta-se que a relação entre testosterona e abundância parasitária não foi observada em todas as espécies (BILBO; NELSON, 2001; HUGHES; RANDOLPH, 2001).

Além da relação inversa, entre os níveis hormonais (principalmente testosterona) e o sistema imune, influenciar a maior abundância parasitária em machos, outra provável explicação é o *trade-off* entre o investimento de energia em defesas contra parasitas e a reprodução. É importante, considerar nessa hipótese, o quão dispendioso e estressante é para o hospedeiro uma resposta imunológica aos parasitas (TOFT, 1991). Segundo Schalk e Forbes (1997), machos em fase reprodutiva investem mais energia em características relacionadas à reprodução, como características secundárias, do que em funções imunológicas, o que pode acarretar num baixo investimento em defesa e maior susceptibilidade aos parasitas. Além disso, os machos investem menos em defesas imunes do que fêmeas, como proposto por Rolff (2002). As fêmeas, por sua vez, apresentam menor área de deslocamento do que os machos, o que implica em menor gasto de energia, a qual pode ser alocada em defesa imune. Entretanto, no período reprodutivo, essa energia utilizada para defesa deve ser realocada (SPEAKMAN, 2008), para o processo de lactação e para outras características relacionadas à gravidez

(CHRISTE et al., 2000; SANCHEZ et al., 2011). Consequentemente, a fêmea fica susceptível à contaminação por parasitas (STRONA et al., 2015).

Por fim, a própria semelparidade, como estratégia reprodutiva de *G. agilis* (LOPES; LEINER, 2015) é um fator influente na abundância de parasitas em ambos os sexos no final do período reprodutivo, uma vez que o investimento em características reprodutivas deve ser prioritário, já que existe um único período reprodutivo na vida do animal. Portanto, devido ao alto investimento energético dos machos desde o início do período reprodutivo (e.g. competição entre machos por fêmeas), a probabilidade de apresentar infecção parasitária é maior do que as fêmeas, visto que essas apresentam elevado investimento energético apenas no final do período reprodutivo.

Conclui-se que existem diferenças na abundância e na prevalência de *Eimeria spp.* entre machos e fêmeas de *Gracilinanus agilis*, o que pode ser mais explicado como sendo decorrente dos seus distintos comportamentos adotados durante o período reprodutivo, quando se comparado a influência da sazonalidade climática. As fêmeas apresentaram maiores quantidades de endoparasitas apenas no final da reprodução/época chuvosa, enquanto que os machos possuíram muitos parasitas, desde o início da reprodução/época seca. Este padrão poderia ter sido explicado pelo fato dos machos reprodutivos se deslocarem mais em busca de parceiras sexuais e das fêmeas ficarem mais restritas à área territorial, com o intuito de proteger sua prole. Entretanto, a heterogeneidade da abundância e prevalência desse endoparasita entre os sexos esteve mais associada às barreiras de suscetibilidade do que com a exposição dos hospedeiros aos parasitas. O aumento no número de recaptura acompanhou o aumento na abundância de parasitas, o que pode ser explicado pelo estresse causado pelo aprisionamento na armadilha e pela procura por recursos alimentares que podem oferecer uma melhora no sistema imune. O modo de transmissão fecal-oral entre parasitas e hospedeiros também é uma possível explicação dos animais mais recapturados estarem com mais parasitas.

Os resultados dessa pesquisa podem ter implicações importantes para a conservação de *Gracilinanus agilis* e outros pequenos mamíferos, pois fornece informações sobre sua interação com o parasita *Eimeria*, o que pode tornar mais efetivos os projetos de manejos para animais silvestres. Além disso, contribui para que programas de saúde pública, envolvendo o parasitismo por *Eimeira* em seres humanos, sejam melhor estruturados.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS COMPLEMENTARES

- ABU-MADI, M. A.; BEHNKE, J. M.; LEWIS, J. W.; GILBERT, F. S. Descriptive epidemiology of *Heligmosomoides polygyrus* in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. **Journal of Helminthology**, v. 72, n. 2, p. 93-100, 1998. Doi: 10.1017/S0022149X00016254.
- ALHO, C. J. R. Intergradation of habitats of non-volant small mammals in the patchy cerrado landscape. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 63, n. 1, p. 41-48, 2005.
- ANDERSON, R. M.; MAY, R. M. Population biology of infectious diseases: Part I. **Nature**, v. 280, n. 2, p. 361-367, 1979. Doi: 10.1038/280361a0.
- ARAGONA, M.; MARINHO-FILHO, J. Natural history and reproductive biology of marsupials from Pantanal, Mato Grosso, Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 26, n. 2, p. 220-230, 2009. Doi: 10.1590/S1984-46702009000200004.
- BEHNKE, J. M.; LEWIS, J. W.; ZAIN, S. N.; GILBERT, F. S. Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host age, sex and year on the prevalence and abundance of infections. **Journal of helminthology**, v. 73, n. 1, p. 31-44, 1999.
- BETTERTON, C. The intestinal helminths of small mammals in the Malaysian tropical rain forest: Patterns of parasitism with respect to host ecology. **International Journal for Parasitology**, v. 9, n. 4, p. 313-320, 1979. Doi: 10.1016/0020-7519(79)90080-8.
- BILBO, S. D.; NELSON, R. J. Sex steroid hormones enhance immune function in male and female Siberian hamsters. **American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology**, v. 280, n. 1, p. 207-213, 2001. Doi: 10.1152/ajpregu.2001.280.1.R207.
- BOCCHIGLIERI, A.; MENDONÇA, A. F.; CAMPOS, J. B. Diet composition of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in dry woodland areas of Cerrado in central Brazil. **Mammalia**, v. 74, p. 225-227, 2010. Doi: 10.1515/mamm.2010.019.
- BORDES, F.; MORAND, S.; KELT, D. A.; VAN VUREN, D. H. Home range and parasite diversity in mammals. **The American Naturalist**, v. 173, n. 4, p. 467-474, 2009. Doi: 10.1086/597227.
- BROWN, E. D.; MACDONALD, D. W.; TEW, T. E.; TODD, I. A. *Apodemus sylvaticus* infected with *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in an arable ecosystem: epidemiology and effects of infection on the movements of male mice. **Journal of Zoology**, 234, 623-640, 1994. Doi: 10.1111/j.1469-7998.1994.tb04869.x.
- BRUINZEEL, L. W.; VAN DE POL, M. Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. **Behavioral Ecology**, v. 15, n. 2, p. 290-296, 2004. Doi: 10.1093/beheco/arh019.
- BRUNA, E. M.; GUIMARÃES, J. F.; LOPES, C. T.; DUARTE, P.; GOMES, A. C. L.; BELENTANI, S. C. S.; PACHECO, R.; FACURE, K. G.; LEMOS, F. G.; VASCONCELOS, H. L. Mammalia, Estação Ecológica do Panga, a Cerrado protected area in Minas Gerais state, Brazil. **Check List**, v. 6, n. 4, p. 668-675, 2010. Doi: 10.15560/6.4.668.
- CAMARGO, N. F.; RIBEIRO, J. F.; DE CAMARGO, A. J.; VIEIRA, E. M. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. **Acta theriologica**, v. 59, n. 1, p. 183-191, 2014. Doi: 10.1007/s13364-013-0152-y.
- CHRISTE, P.; ARLETTAZ, R.; VOGEL, P. Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its

- bat host (*Myotis myotis*). **Ecology Letters**, v. 3, n. 3, p. 207-212, 2000. Doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00142.x.
- COMBES, C. Parasites, biodiversity and ecosystem stability. **Biodiversity & Conservation**, v. 5, n. 8, p. 953-962, 1996. Doi: 10.1007/BF00054413.
- COMBES, C. **Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions**. University of Chicago Press, Chicago e London, IL, 2001. 728 p.
- COSTA, L. P.; LEITE, Y. L. R.; PATTON, J. L. Phylogeography and systematic notes on two species of gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* (Marsupialia: Didelphidae) from Brazil. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 116, n. 2, p. 275-292, 2003.
- CROMPTON, R. H. Foraging, habitat structure, and locomotion in two species of *Galago*. In: RODMAN, P. S. & CANT, J. G. H. (eds.). **Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates**, (eds.), Columbia Univ. Press, New York, 1984. p. 73-111.
- DANTAS-TORRES, F.; CHOMEL, B. B.; OTRANTO, D. Ticks and tick-borne diseases: a One Health perspective. **Trends in Parasitology**, v. 28, n. 10, p. 437-446, 2012. Doi: 10.1016/j.pt.2012.07.003.
- DEVICHE, P.; PARRIS, J. Testosterone treatment to free-ranging male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) exacerbates hemoparasitic infection. **The Auk**, v. 123, n. 2, p. 548-562, 2006. Doi: 10.1642/0004-8038(2006)123[548:TTTFMD]2.0.CO;2.
- DUSZYNSKI, D. W.; UPTON, S. J.; COUCH, L. **The Coccidia of the World**. NSF-PEET DEB 9521687, 2000. Disponível em: <<http://biology.unm.edu/coccidia/home.html>>. Acessado em: 27 de nov. de 2015.
- EASTERBROOK, J. D.; KAPLAN, J. B.; GLASS, G. E.; PLETNIKOV, M. V.; KLEIN, S. L. Elevated testosterone and reduced 5-HIAA concentrations are associated with wounding and hantavirus infection in male Norway rats. **Hormones and behavior**, v. 52, n. 4, p. 474-481, 2007. Doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.07.001.
- EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. **Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**. v. 3. Chicago: Chicago University Press, 1999. 609 p.
- ESTRADA-PENÑA, A. The relationships between habitat topology, critical scales of connectivity and tick abundance *Ixodes ricinus* in a heterogeneous landscape in northern Spain. **Ecography**, v. 26, n. 5, p. 661-671, 2003. Doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03530.x.
- EZENWA, V. O. Host social behavior and parasitic infection: a multifactorial approach. **Behavioral Ecology**, v. 15, n. 3, p. 446-454, 2004. Doi: 10.1093/beheco/arl028.
- FEDY, B. C.; STUTCHBURY, B. J. M. Territory switching and floating in white-bellied antbird (*Myrmeciza longipes*), a resident tropical passerine in Panama. **The Auk**, v. 121, n. 2, p. 486-496, 2004. Doi: 10.1642/0004-8038(2004)121[0486:TSAFIW]2.0.CO;2.
- FERRARI, J.; DARBY, A. C.; DANIELL, T. J.; GODFRAY, H. C. J.; DOUGLAS, A. E. Linking the bacterial community in pea aphids with host-plant use and natural enemy resistance. **Ecological Entomology**, v. 29, n. 1, p. 60-65, 2004. Doi: 10.1111/j.1365-2311.2004.00574.x.
- FOLSTAD, I.; KARTER, A. J. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. **The American Naturalist**, v. 139, n. 3, p. 603-622, 1992. Doi: 10.1086/285346.
- FORTES, E. **Parasitologia Veterinária**. 3<sup>o</sup> edição. Editora Ícone: São Paulo, 1997. 686p.
- FREEMAN-GALLANT, C. R.; O'CONNOR, K. D.; BREUER, M. E. Sexual selection and the geography of Plasmodium infection in Savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*). **Oecologia**, v. 127, n. 4, p. 517-521, 2001. Doi: 10.1007/s004420000618.

- FULLER, C. A. Population Dynamics of Two Species of *Eimeria* (Apicomplexa: Eimeriidae) in Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*): Biotic and Abiotic Factors. **The Journal of Parasitology**, v. 82, n. 2, p. 220-225, 1996. Doi: 10.2307/3284150.
- FULLER, R. J.; GREGORY, R. D.; GIBBONS, D. W.; MARCHANT, J. H.; WILSON, J. D.; BAILLIE, S. R.; CARTER, N. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. **Conservation Biology**, v. 9, n. 6, p. 1425-1441, 1995. Doi: 10.1046/j.1523-1739.1995.09061425.x.
- GAUFFRE, B.; PETIT, E.; BRODIER, S.; BRETAGNOLLE, V.; COSSON, J. F. Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1672, p. 3487-3494, 2009. Doi: 10.1098/rspb.2009.0881.
- GEMMELL, M. A. Australasian contributions to an understanding of the epidemiology and control of hydatid disease caused by *Echinococcus granulosus* - past, present and future. **International Journal for Parasitology**, v. 20, n. 4, p. 431-456, 1990. Doi: 10.1016/0020-7519(90)90192-P.
- GERHARDT, H. C. Acoustic spectral preferences in two cryptic species of grey treefrogs: implications for mate choice and sensory mechanisms. **Animal Behaviour**, v. 70, n. 1, p. 39-48, 2005. Doi: 10.1016/j.anbehav.2004.09.021.
- GETTINGER, D. Host associations of *Gigantolaelaps* (Acari: Laelapidae) in the cerrado province of central Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 24, n. 5, p. 559-565, 1987. Doi: 10.1093/jmedent/24.5.559.
- GHAJ, R. R.; FUGERE, V.; CHAPMAN, C. A.; GOLDBERG, T. L.; DAVIES, T. J. Sickness behaviour associated with non-lethal infections in wild primates. **Infection**, v. 12, p. 1-14, 2015. Doi: 10.1098/rspb.2015.1436.
- HAMMOND, D. M.; LONG, P. L. **The Coccidia: Eimeria, Isospora, Toxoplasma, and Related Genera**. London: Baltimore e Butterworths: University Park Press, 1973. 539 p.
- HANNIBAL, W.; CACERES, N. C. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. **Mammalia**, v. 74, n. 3, p. 247-255, 2010. Doi: 10.1515/mamm.2010.007.
- HATCHER, M. J.; DICK, J. T.; DUNN, A. M. How parasites affect interactions between competitors and predators. **Ecology Letters**, v. 9, n. 11, p. 1253-1271, 2006. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00964.x.
- HERRERA, L.; D'ANDREA, P. S.; XAVIER, S. C. C.; MANGIA, R. H.; FERNANDES, O.; JANSEN, A. M. *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals of the National Park 'Serra da Capivara' and its surroundings (Piauí, Brazil), an area endemic for Chagas disease. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 99, n. 5, p. 379-388, 2005. Doi: 10.1016/j.trstmh.2004.07.006.
- HILLEGASS, M. A.; WATERMAN, J. M.; ROTH, J. D. The influence of sex and sociality on parasite loads in an African ground squirrel. **Behavioral Ecology**, v. 19, n. 5, p. 1006-1011, 2008. Doi: 10.1093/beheco/arn070.
- HOBY, S.; SCHWARZENBERGER, F.; DOHERR, M. G.; ROBERT, N.; WALZER, C. Steroid hormone related male biased parasitism in chamois, *Rupicapra rupicapra*. **Veterinary parasitology**, v. 138, n. 3, p. 337-348, 2006. Doi: 10.1016/j.vetpar.2006.01.028.
- HOSKEN, D. J.; O'SHEA, J. E. Sperm production and immune function in two Australian bats, *Chalinolobus morio* and *Nyctophilus geoffroyi*. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 13, n. 2, p. 173-180, 2001. Doi: 10.1080/08927014.2001.9522783.
- HUGHES, V. L.; RANDOLPH, S. E. Testosterone depresses innate and acquired resistance to ticks in natural rodent hosts: a force for aggregated distributions of parasites. **Journal**

- of **Parasitology**, v. 87, n. 1, p. 49-54, 2001. Doi: 10.1645/0022-3395(2001)087[0049:TDIAAR]2.0.CO;2.
- ISOMURSU, M.; RÄTTI, O.; HELLE, P.; HOLLMÉN, T. Sex and age influence intestinal parasite burden in three boreal grouse species. **Journal of Avian Biology**, v. 37, n. 5, p. 516-522, 2006. Doi: 10.1111/j.2006.0908-8857.03838.x.
- JOHNSON, L. L.; BOYCE, M. S. Female choice of males with low parasite loads in sage grouse. In: J. E. Loye & M. Zuk (eds.). **Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behaviour**. Oxford University Press, Oxford, 1991. p. 377-388.
- KAUFMAN, G. A.; KAUFMAN, D. W. Changes in body mass related to capture in the prairie deer mouse (*Peromyscus maniculatus*). **Journal of Mammalogy**, v. 75, n. 3, p. 681-691, 1994. Doi: 10.2307/1382516.
- KORPIMAKI, E.; HAKKARAINEN, H.; BENNETT, G. F. Blood parasites and reproductive success of Tengmalm's owls: detrimental effects on females but not on males? **Functional Ecology**, v. 7, p. 420-426, 1993. Doi: 10.2307/2390029.
- KRASNOV, B. R.; BORDES, F.; KHOKHLOVA, I. S.; MORAND, S. Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. **Mammalia**, v. 76, p. 1-13, 2012. Doi: 10.1515/mammalia-2011-0108.
- KRASNOV, B. R.; MORAND, S.; HAWLENA, H.; KHOKHLOVA, I. S.; SHENBROT, G. I. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. **Oecologia**, v. 146, n. 2, p. 209-217, 2005. Doi: 10.1007/s00442-005-0189-y.
- LAFFERTY, K. D.; ALLESINA, S.; ARIM, M.; BRIGGS, C. J.; DE LEO, G.; DOBSON, A. P.; DUNNE, J. A.; JOHNSON, P. T.; KURIS, A. M.; MARCOGLIESE, D. J.; MARTINEZ, N. D. Parasites in food webs: the ultimate missing links. **Ecology letters**, v. 11, n. 6, p. 533-546, 2008. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x.
- LAFFERTY, K.D. The evolution of trophic transmission. **Parasitology Today**, v. 15, n. 3, p. 111-115, 1999. Doi: 10.1016/S0169-4758(99)01397-6.
- LAGRUE, C.; KALDONSKI, N.; PERROT-MINNOT, M. J.; MOTREUIL, S.; BOLLACHE, L. Modification of hosts' behavior by a parasite: field evidence for adaptive manipulation. **Ecology**, v. 88, n. 11, p. 2839-2847, 2007. Doi: 10.1890/06-2105.1.
- LAINSON, R.; SHAW, J. J. Two new species of *Eimeria* and three new species of *Isospora* (Apicomplexa, Eimeriidae) from Brazilian mammals and birds. **Bulletin du Museum D'Histoire Naturelle Paris**, v. 11, n. 2, p. 349-365, 1989.
- LARSEN, K. W.; BOUTIN, S. Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. **Ecology**, p. 214-223, 1994. Doi: 10.2307/1939395.
- LINARDI, P. M.; GUIMARÃES, L. R. **Siphonaptera of Brazil**. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo / Fapesp, São Paulo. 2000. 291p.
- LOPES, G. P. **Estratégia reprodutiva e organização espacial de uma população de *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG**. Trabalho de Mestrado – Programa de Pós-graduação de Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2014.
- LOPES, G. P. **Padrões do uso do espaço de *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) em uma área de cerrado da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG**. Trabalho de Graduação (Graduação em Ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2011.
- LOPES, G. P.; LEINER, N. O. Semelparity in a population of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) inhabiting the Brazilian cerrado. **Mammalian Biology**, v. 80, n. 1, p. 1-6, 2015. Doi: 10.1016/j.mambio.2014.08.004.

- MARES, M. A.; ERNEST, K. A. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 76, n. 3, p. 750-768, 1995. Doi: 10.2307/1382745.
- MARINHO FILHO, J. S.; RODRIGUES, F. H. G.; JUAREZ, K. M. The Cerrado mammals: Diversity, Ecology and Natural history. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (eds.). **The Cerrado of Brazil: Ecology and Natural history of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 266-284. Doi: 10.7312/oliv12042-013.
- MOHR, C. O.; STUMPF, W. A. Relation of tick and chigger infestations to home areas of California meadow mice. **Journal of Medical Entomology**, v. 1, n. 1, p. 73-77, 1964. Doi: 10.1093/jmedent/1.1.73.
- MOON, D. C.; MOON, J.; KEAGY, A. Direct and Indirect Interactions. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p. 1-50, 2010.
- MOORE, S. L.; WILSON, K. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. **Science**, v. 297, p. 2015-2018, 2002. Doi: 10.1126/science.1074196.
- MOUTOU, F.; ARTOIS, M. Wild mammals as possible reservoir of zoonoses. **Medecine et Maladies Infectieuses**, v. 31, n. 1002, p. 159-167, 2001. Doi: 10.1016/S0399-077X(01)80054-8.
- MUEHLENBEIN, M.; BRIBIESCAS, R. Testosterone mediated immune functions and male life histories. **American Journal of Human Biology**, v. 17, n. 5, p. 527-558, 2005. Doi: 10.1002/ajhb.20419.
- NATOLI, A.; BIRKUN, A.; AGUILAR, A.; LOPEZ, A.; HOELZEL, A. R. Habitat structure and the dispersal of male and female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1569, p. 1217-1226, 2005. Doi: 10.1098/rspb.2005.3076.
- NEGRO, S. S.; CAUDRON, A. K.; DUBOIS, M.; DELAHAUT, P.; GEMMELL, N. J. Correlation between male social status, testosterone levels, and parasitism in a dimorphic polygynous mammal. **PLoS One**, v. 5, n. 9, p. e12507, 2010. Doi: 10.1371/journal.pone.0012507.
- NEUDORF, D. L.; STUTCHBURY, B. J. M.; PIPER, W. H. Covert extraterritorial behavior of female hooded warblers. **Behavioral Ecology**, v. 8, n. 6, p. 595-600, 1997. Doi: 10.1093/beheco/8.6.595.
- NUNN, C. L.; ALTIZER, S.; JONES, K. E.; SECHREST, W. Comparative tests of parasites species richness in primates. **American Naturalist**, v. 162, p. 597-614, 2003. Doi: 10.1086/378721.
- NUNN, C. L.; DOKEY, A. T. W. Ranging patterns and parasitism in primates. **Biology Letters**, v. 2, n. 3, p. 351-354, 2006. Doi: 10.1098/rsbl.2006.0485.
- PAGLIA, A. P.; FONSECA, G. A. B.; RYLANDS, A. B.; AGUIAR, L. M. S.; CHIARELLO, A. G.; LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; SICILIANO, S.; KIERULFF, M. C. M.; MENDES, S. L.; TAVARES, V. C.; MITTERMEIER, R. A.; PATTON, J. L. Annotated Checklist of Brazilian Mammals. Second edition. **Occasional Papers in conservation biology**, v. 6, p. 1-76, 2012..
- PEDERSEN, M. C.; DUNN, P. O.; WHITTINGHAM, L. A. Extraterritorial forays are related to a male ornamental trait in the common yellowthroat. **Animal Behaviour**, v. 72, n. 2, p. 479-486, 2006. Doi: 10.1016/j.anbehav.2006.02.010.
- PEREZ-ORELLA, C.; SCHULTE-HOSTEDDE, A. I. Effects of sex and body size on ectoparasite loads in the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 83, n. 10, p. 1381-1385, 2005. Doi: 10.1139/z05-126.

- POULIN, R.; RAU, M. E.; CURTIS, M. A. Infection of brook trout fry, *Salvelinus fontinalis*, by ectoparasitic copepods: the role of host behaviour and initial parasite load. **Animal Behaviour**, v. 41, p. 467-476, 1991. Doi: 10.1016/S0003-3472(05)80849-8.
- PRICE, P. W. **Evolutionary biology of parasites**. Monographs in Population Biology. v. 15. Princeton, N. J: Princeton University Press. 1980. 237 p.
- PUJOL-LUZ, J. R.; MENDONÇA, A. F.; HENRIQUES, R. A record of *Gracilinanus agilis* (Marsupialia, Didelphidae) parasited by *Metacuterebra apicalis* (Diptera, Cuterebridae) in the cerrado of Brasília, Distrito Federal, Brazil. **Entomología y Vectores**, v. 11, n. 4, p. 669-672, 2004. Doi: 10.1590/S0328-03812004000400008.
- QUARESMA, P. F.; RÊGO, F. D.; BOTELHO, H. A.; DA SILVA, S. R.; MOURA, A. J.; NETO, R. G. T.; MADEIRA, F. M.; CARVALHO, M. B.; PAGLIA, A. P.; MELO, M. N.; GONTIJO, C. M. F. Wild, synanthropic and domestic hosts of *Leishmania* in an endemic area of *cutaneous leishmaniasis* in Minas Gerais State, Brazil. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 105, n. 10, p. 579-585, 2011. Doi: 10.1016/j.trstmh.2011.07.005.
- RIBEIRO, R.; MARINHO-FILHO, J. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 4, p. 898-907, 2005. Doi: 10.1590/S0101-81752005000400014.
- ROLFF, J. Bateman's principle and immunity. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 269, n. 1493, p. 867-872, 2002. Doi: 10.1098/rspb.2002.1959.
- ROSSI, R. V.; BIANCONI, G. V.; PEDRO, W. A. Ordem Didelphimorphia. p. 27-66. In: REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A. & LIMA, I. P. (eds.). **Mamíferos do Brasil**. Londrina, Paraná: Imprensa da Universidade Estadual de Londrina. 437p, 2006.
- RUBY, D. E.; DUNHAM, A. E. Variation in home range size along an elevational gradient in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. **Oecologia**, v. 71, n. 3, p. 473-480, 1987. Doi: 10.1007/BF00378723.
- SANCHEZ, A.; DEVEVEY, G.; BIZE, P. Female-biased infection and transmission of the gastrointestinal nematode *Trichuris arvicolae* infecting the common vole *Microtus arvalis*. **International Journal for Parasitology**, v. 41, n. 13, p. 1397-1402, 2011. Doi: 10.1016/j.ijpara.2011.09.004.
- SCHALK, G.; FORBES, M. R. Male biases in parasitism of mammals: effects of study type, host age, and parasite taxon. **Oikos**, v. 78, p. 67-74, 1997. Doi: 10.2307/3545801.
- SCHALL, J. J. Parasite-mediated competition in *Anolis lizards*. **Oecologia**, v. 92, n. 1, p. 58-64, 1992. Doi: 10.1007/BF00317262.
- SCHMIDT, K. A.; WHELAN, C. J. Quantifying male Wood Thrush nest-attendance and its relationship to nest success. **The Condor**, v. 107, n. 1, p. 138-144, 2005. Doi: 10.1650/7582.
- SEPPÄLÄ, O.; LILJEROOS, K.; KARVONEN, A.; JOKELA, J. Host condition as a constraint for parasite reproduction. **Oikos**, v. 117, n. 5, p. 749-753, 2008. Doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16396.x.
- SHELDON, B. C.; VERHULST, S. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 11, n. 8, p. 317-321, 1996. Doi: 10.1016/0169-5347(96)10039-2.
- SHIRLEY, M. W.; SMITH, A. L.; TOMLEY, F. M. The biology of avian *Eimeria* with an emphasis on their control by vaccination. **Advances in parasitology**, v. 60, p. 285-330, 2005. Doi: 10.1016/S0065-308X(05)60005-X.

- SKORPING, A.; JENSEN, K. H. Disease dynamics: all caused by males?. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 5, p. 219-220, 2004. Doi: 10.1016/j.tree.2004.02.006.
- SOUSA, W. P.; GROSHOLZ, E. D. The influence of habitat structure on the transmission of parasites. In: BELL, S. S.; MCCOY, E. D.; MUSHINSKY, H. R. (eds). **Habitat structure: the physical arrangement of objects in space**. Chapman and Hall, London, 1991. p. 300–324. Doi: 10.1007/978-94-011-3076-9\_15.
- SPEAKMAN, J. R. The physiological costs of reproduction in small mammals. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1490, p. 375-398, 2008. Doi: 10.1098/rstb.2007.2145.
- STAMPS, J. A. The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. **Ecology**, p. 349-358, 1977. Doi: 10.2307/1935609.
- STOEHR, A. M.; KOKKO, H. Sexual dimorphism in immunocompetence: what does life-history theory predict?. **Behavioral Ecology**, v. 17, n. 5, p. 751-756, 2006. Doi: 10.1093/beheco/ark018.
- STONER, K. E. Prevalence and intensity of intestinal parasites in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern Costa Rica: implications for conservation biology. **Conservation Biology**, v. 10, n. 2, p. 539-546, 1996. Doi: 10.1046/j.1523-1739.1996.10020539.x.
- STRONA, A. L. S.; LEVENHAGEM, M.; LEINER, N. O. Reproductive effort and seasonality associated with male-biased parasitism in *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) infected by *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) in the Brazilian cerrado. **Parasitology**, v. 142, n. 8, p. 1086-1094, 2015. Doi: 10.1017/S0031182015000402.
- STRONA, A. L. S. **Influência dos atributos dos hospedeiros e da sazonalidade sobre parasitismo por *Eimeria* spp. (Apicomplexa: Eimeriidae) em *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, MG**. Trabalho de Graduação (Graduação em Ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2013.
- SUKHDEO, M. V. Food webs for parasitologists: a review. **Journal of Parasitology**, v. 96, n. 2, p. 273-284, 2010. Doi: 10.1645/GE-2254.1.
- THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUÉGAN, J. F. **Parasitism and ecosystems**. Oxford: Oxford University Press. 2005. 231p. Doi: 10.1093/acprof:oso/9780198529873.001.0001.
- THOMPSON, J. N. **The Coevolutionary Process**. University of Chicago Press, Chicago, IL. 1994. 376 p. Doi: 10.7208/chicago/9780226797670.001.0001.
- TOFT, C.A., AESCHLIMANN, A.; BOLIS, L. **Parasite-host associations continued**. Oxford University Press, 1991.
- URQUHART, G. M.; ARMOUR, J.; DUNCAN, J. L.; DUNN, A. M.; JENNINGS, F. W. **Parasitologia Veterinária**, 2ª ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 1998. 273p.
- VAN VALEN, L. A new evolutionary law. **Evolutionary theory**, v. 1, p. 1-30, 1973.
- VERHULST, S.; DIELEMAN, S. J.; PARMENTIER, H. K. A tradeoff between immunocompetence and sexual ornamentation in domestic fowl. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, n. 8, p. 4478-4481, 1999. Doi: 10.1073/pnas.96.8.4478.
- WILBER, P. G.; HANELT, B.; VAN HORNE, B.; DUSZYNSKI, D. W. Two new species and temporal changes in the prevalence of eimerians in a free-living population of Townsend's ground squirrels (*Spermophilus townsendii*) in Idaho. **The Journal of parasitology**, p. 251-259, 1994. Doi: 10.2307/3283755.
- WILBER, P. G.; PATRICK, M. J. Mark-recapture vs. simulated removal trapping for assessing temporal patterns in ecological communities: An example using coccidian

- parasites of two species of rodents. **American Midland Naturalist**, p. 112-123, 1997. Doi: 10.2307/2426760.
- WILSON, D. S.; COLEMAN, K.; CLARK, A. B.; BIEDERMAN, L. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. **Journal of Comparative Psychology**, v. 107, n. 3, p. 250, 1993. Doi: 10.1037/0735-7036.107.3.250.
- WOLF, M.; VAN DOORN, G. S.; LEIMAR, O.; WEISSING, F. J. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. **Nature**, v. 447, n. 7144, p. 581-584, 2007. Doi: 10.1038/nature05835.
- WOOLHOUSE, M. E. J.; TAYLOR, L. H.; HAYDON, D. T. Population biology of multihost pathogens. **Science**, v. 292, n. 5519, p. 1109-1112, 2001. Doi: 10.1126/science.1059026.
- WRIGHT, H. A.; WOOTTON, R. J.; BARBER, I. The effect of *Schistocephalus solidus* infection on meal size of three-spined stickleback. **Journal of fish biology**, v. 68, n. 3, p. 801-809, 2006. Doi: 10.1111/j.0022-1112.2006.00966.x.
- ZUK, M.; MCKEAN, K. A. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. **International Journal for Parasitology**, v. 26, n. 10, p. 1009-1024, 1996. Doi: 10.1016/S0020-7519(96)80001-4.



## ANEXOS

## Anexo 1



Universidade Federal de Uberlândia  
– Comissão de Ética na Utilização de Animais –



## CERTIFICADO

Certificamos que o protocolo para uso de animais em experimentação nº 055/13, sobre o projeto de pesquisa intitulado "Diversidade de interações parasita-hospedeiro em áreas de cerrado: ectoparasitas, endoparasitas e pequenos mamíferos não-voadores como modelos de estudo", sob a responsabilidade da **Profa. Dra. Natália Oliveira Leiner** está de acordo com os princípios éticos na experimentação animal conforme regulamentações do Conselho Nacional de Controle e Experimentação Animal (CONCEA) e foi **APROVADO** pela Comissão de Ética na Utilização de Animais (CEUA) – UFU em reunião de **22 de Julho de 2013**.

(We certify that the protocol nº 055/13, about "Diversity of host-parasite interactions in the cerrado: ectoparasites, endoparasites and small non-flying mammals as study models", agrees with the ETHICAL PRINCIPLES ON ANIMAL RESEARCH as regulations of National Advice of Control and Animal Experimentation (CONCEA) and approved by Ethics Commission on Use of Animals (CEUA) – Federal University of Uberlândia in 22/07/2013).

Uberlândia, 07 de Agosto de 2013.

  
**Prof. Dr. César Augusto Garcia**  
Coordenador da CEUA/UFU

Universidade Federal de Uberlândia  
**Prof. Dr. César Augusto Garcia**  
Coordenador da CEUA - Conselho de Ética na  
Utilização de Animais - Portaria R 17, 25/04/2012

## Anexo 2



Ministério do Meio Ambiente - MMA  
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio  
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

## Licença permanente para coleta de material zoológico

Número: 22629-1	Data da Emissão: 28/09/2010 14:08
Dados do titular	
Nome: Natalia Oliveira Leiner	CPF: 052.460.307-33
Nome da Instituição : Universidade Federal de Uberlândia	CNPJ: 25.648.387/0001-18

## Observações e ressalvas

1	As atividades de campo exercidas por pessoa natural ou jurídica estrangeira, em todo o território nacional, que impliquem o deslocamento de recursos humanos e materiais, tendo por objeto coletar dados, materiais, espécimes biológicos e minerais, peças integrantes da cultura nativa e cultura popular, presente e passa da, obtidos por meio de recursos e técnicas que se destinem ao estudo, à difusão ou à pesquisa, estão sujeitas a autorização do Ministério de Ciência e Tecnologia.
2	A licença permanente não é válida para: a) coleta ou transporte de espécies que constem nas listas oficiais de espécies ameaçadas de extinção; b) manutenção de espécimes de fauna silvestre em cativeiro; c) recebimento ou envio de material biológico ao exterior; e d) realização de pesquisa em unidade de conservação federal ou em caverna. A restrição prevista no item d não se aplica às categorias Reserva Particular do Patrimônio Natural, Área de Relevante Interesse Ecológico e Área de Proteção Ambiental constituídas por terras privadas.
3	O pesquisador titular da licença permanente, quando acompanhado, deverá registrar a expedição de campo no Sisbio e informar o nome e CPF dos membros da sua equipe, bem como dados da expedição, que constarão no comprovante de registro de expedição para eventual apresentação à fiscalização;
4	Esta licença permanente não exime o seu titular da necessidade de obter as anuências previstas em outros instrumentos legais, bem como do consentimento do responsável pela área, pública ou privada, onde será realizada a atividade.
5	Esta licença permanente não poderá ser utilizada para fins comerciais, industriais ou esportivos ou para realização de atividades integrantes do processo de licenciamento ambiental de empreendimentos.
6	Este documento NÃO exime o pesquisador titular da necessidade de atender ao disposto na Instrução Normativa Ibama nº 27/2002, que regulamenta o Sistema Nacional de Anilhamento de Aves Silvestres.
7	O pesquisador titular da licença permanente será responsável pelos atos dos membros da equipe (quando for o caso)
8	O órgão gestor de unidade de conservação estadual, distrital ou municipal poderá, a despeito da licença permanente e das autorizações concedidas pelo ICMBio, estabelecer outras condições para a realização de pesquisa nessas unidades de conservação.
9	O titular de licença ou autorização e os membros da sua equipe deverão optar por métodos de coleta e instrumentos de captura direcionados, sempre que possível, ao grupo taxonômico de interesse, evitando a morte ou dano significativo a outros grupos; e empregar esforço de coleta ou captura que não comprometa a viabilidade de populações do grupo taxonômico de interesse em condição in situ.
10	O titular da licença permanente deverá apresentar, anualmente, relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias após o aniversário de emissão da licença permanente.
11	O titular de autorização ou de licença permanente, assim como os membros de sua equipe, quando da violação da legislação vigente, ou quando da inadequação, omissão ou falsa descrição de informações relevantes que subsidiaram a expedição do ato, poderá, mediante decisão motivada, ter a autorização ou licença suspensa ou revogada pelo ICMBio e o material biológico coletado apreendido nos termos da legislação brasileira em vigor.
12	A licença permanente será válida enquanto durar o vínculo empregatício do pesquisador com a instituição científica a qual ele estava vinculado por ocasião da solicitação.
13	Este documento não dispensa o cumprimento da legislação que dispõe sobre acesso a componente do patrimônio genético existente no território nacional, na plataforma continental e na zona econômica exclusiva, ou ao conhecimento tradicional associado ao patrimônio genético, para fins de pesquisa científica, bioprospecção e desenvolvimento tecnológico.
14	As atividades contempladas nesta autorização NÃO abrangem espécies brasileiras constantes de listas oficiais (de abrangência nacional, estadual ou municipal) de espécies ameaçadas de extinção, sobreexploradas ou ameaçadas de sobreexploração.

## Táxons autorizados

#	Nível taxonômico	Táxon(s)
1	ORDEM	Didelphimorphia, Rodentia
2		

## Destino do material biológico coletado

#	Nome local destino	Tipo Destino
1	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	coleção

Este documento (Licença permanente para coleta de material zoológico) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet ([www.icmbio.gov.br/sisbio](http://www.icmbio.gov.br/sisbio)).

Código de autenticação: 52659819



Página 1/2



Ministério do Meio Ambiente - MMA  
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio  
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

### Licença permanente para coleta de material zoológico

<b>Número:</b> 22629-1	<b>Data da Emissão:</b> 28/09/2010 14:08
<b>Dados do titular</b>	
Nome: Natalia Oliveira Leiner	CPF: 052.460.307-33
Nome da Instituição : Universidade Federal de Uberlândia	CNPJ: 25.648.387/0001-18

### Registro de coleta imprevista de material biológico

De acordo com a Instrução Normativa nº154/2007, a coleta imprevista de material biológico ou de substrato não contemplado na autorização ou na licença permanente deverá ser anotada na mesma, em campo específico, por ocasião da coleta, devendo esta coleta imprevista ser comunicada por meio do relatório de atividades. O transporte do material biológico ou do substrato deverá ser acompanhado da autorização ou da licença permanente com a devida anotação. O material biológico coletado de forma imprevista, deverá ser destinado à instituição científica e, depositado, preferencialmente, em coleção biológica científica registrada no Cadastro Nacional de Coleções Biológicas (CCBIO).

Táxon*	Qtde.	Tipo de amostra	Qtde.	Data

\* Identificar o espécime no nível taxonômico possível.

Este documento (Licença permanente para coleta de material zoológico) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet ([www.icmbio.gov.br/sisbio](http://www.icmbio.gov.br/sisbio)).

**Código de autenticação: 52659819**



Página 2/2