

UNIVERSIDADE FEDERAL DOS VALES DO JEQUITINHONHA E MUCURI

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

Rone Fernando de Carvalho

**ANÁLISE DA VARIAÇÃO INDIVIDUAL NOS HÁBITOS ALIMENTARES DE
Monodelphis domestica (DIDELPHIMORPHIA, DIDELPHIDAE) UTILIZANDO
REDE DE INTERAÇÕES CONSUMIDOR-RECURSOS**

Diamantina

2021

Rone Fernando de Carvalho

**ANÁLISE DA VARIAÇÃO INDIVIDUAL NOS HÁBITOS ALIMENTARES DE
Monodelphis domestica (DIDELPHIMORPHIA, DIDELPHIDAE) UTILIZANDO
REDE DE INTERAÇÕES CONSUMIDOR-RECURSOS**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Leonardo Guimarães Lessa

Co-orientador: Prof. Thiago Santos

Diamantina

2021

Catálogo na fonte - Sisbi/UFVJM

C331a Carvalho, Rone Fernando de
2021 ANÁLISE DA VARIAÇÃO INDIVIDUAL NOS HÁBITOS ALIMENTARES DE
Monodelphis domestica (DIDELPHIMORPHIA, DIDELPHIDAE)
UTILIZANDO REDE DE INTERAÇÕES CONSUMIDOR-RECURSOS
[manuscrito] / Rone Fernando de Carvalho. -- Diamantina,
2021.

44 p. : il.

Orientadora: Prof.^a Leonardo Guimarães Lessa.

Coorientador: Prof. Thiago Santos.

Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) -- Universidade
Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Programa de Pós-
Graduação em Biologia Animal, Diamantina, 2021.

1. Biodiversidade. 2. Ecologia. 3. Rede de interações. 4.
Ecologia trófica. 5. Marsupiais. I. Lessa, Leonardo
Guimarães. II. Santos, Thiago. III. Universidade Federal dos
Vales do Jequitinhonha e Mucuri. IV. Título.

RONE FERNANDO DE CARVALHO


**ANÁLISE DA VARIAÇÃO INDIVIDUAL NOS HÁBITOS ALIMENTARES DE
Monodelphis domestica (DIDELPHIMORPHIA, DIDELPHIDAE)
UTILIZANDO REDES DE INTERAÇÕES CONSUMIDOR-RECURSOS**

Dissertação apresentada ao
MESTRADO EM BIOLOGIA ANIMAL,
nível de MESTRADO como parte dos
requisitos para obtenção do título de
MESTRE EM BIOLOGIA ANIMAL


Orientador (a): Prof. Dr. Leonardo
Guimaraes Lessa

Co-orientador: Prof. Dr. Thiago Santos


Data da aprovação : 30/08/2021

Documento assinado digitalmente
 Leonardo Guimaraes Lessa
Data: 31/08/2021 08:26:09-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>


Prof.Dr. LEONARDO GUIMARAES LESSA - UFVJM

Documento assinado digitalmente
 Thiago Santos
Data: 31/08/2021 17:42:58-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof.Dr. THIAGO SANTOS - UFVJM

Documento assinado digitalmente
 Andre Rodrigo Rech
Data: 31/08/2021 16:09:23-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof.Dr. ANDRÉ RODRIGO RECH - UFVJM

Dr. NICHOLAS FERREIRA DE CAMARGO - UNB  Documento assinado digitalmente
Nicholas Ferreira de Camargo
Data: 31/08/2021 11:02:09-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

DIAMANTINA

À minha doce família!

Minha mãe, minha “Graça”;

irmãos Eliane, Rogério e Elis;

e sobrinhos Daniel, Júlia, Arthur e Victor.

Me desculpem por ser mal-humorado,

cético, autoritário e teimoso!

Eu não vou mudar! 😊

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UFVJM.

Aos funcionários do DCB/DCBio, em especial à Renata, cujo trabalho é tão importante para o bom funcionamento do LABECO e LABESE. Pela amizade e apoio dado no decorrer das minhas atividades não apenas no período do mestrado, mas também de graduação.

Aos pesquisadores Márcio S. Araújo e Paulo R. Guimarães Jr. por todos os e-mails respondendo dúvidas no início do projeto e materiais disponibilizados.

À Cíntia, Estevão, Verônica, Laura, Rodrigo, Pelúcio, Cristhian, Marina e outros amigos, pelas contribuições e suporte emocional durante os momentos difíceis.

Ao professor Thiago pela dedicação das incontáveis horas em vídeo-chamadas, por todas as contribuições desde momentos anteriores e por fazer isso com uma clara satisfação em ajudar. Que bom poder contar com você!

Ao professor Leonardo, por estes seis anos de orientação e aprendizado. Pela liderança gentil, conduzindo da melhor forma possível os trabalhos em meio a este caos que está sendo a pandemia. Pelas inúmeras revisões de texto, que ajudaram a organizar o pensamento. O professor esteve sempre presente, orientando com liberdade, alertando para os possíveis problemas e concedendo autonomia sobre o trabalho. Por todas as vezes que nos acalmou durante as reuniões, elevando o ânimo e lembrando que o momento de trevas vai passar.

Aos professores Nicholas Camargo, Diego Astúa, André Rech e Rodrigo César, por terem aceitado fazer parte da banca de defesa.

Agradeço novamente ao professor Nicholas Camargo pelas contribuições feitas em razão de sua revisão, as quais proporcionaram maior clareza ao texto, assertividade na análise dos resultados, resolução de incertezas e proporcionaram melhoria na qualidade do trabalho final.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

RESUMO

Investigamos a variação individual na seleção de recursos pelo marsupial *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842) em uma área de Campo Rupestre do sudeste do Brasil. Avaliamos a variação individual na dieta entre as estações do ano e entre os sexos e analisamos o padrão de interações utilizando redes binárias de interações do tipo consumidor-recursos. Utilizamos uma amostra fecal por indivíduo capturado na formação das redes. Utilizamos a conectância, a sobreposição entre os indivíduos como medidas de rede e analisamos a ocorrência de padrões de aninhamento e modularidade. As redes apresentaram baixa conectância ao longo de todo o ano para ambos os sexos, interações fracamente aninhadas, menor sobreposição entre os indivíduos machos e durante a estação chuvosa. As redes durante a estação seca e de fêmeas não apresentaram evidências de padrões nas interações e apresentaram maior sobreposição entre os indivíduos. Os indivíduos apresentaram dieta onívora, com alta frequência de artrópodes, maior diversidade na estação chuvosa em relação a seca e entre os indivíduos machos em relação às fêmeas. Redes pouco conectadas indicam especialização na dieta, porém o aninhamento das interações na estação chuvosa e entre os machos indica a presença de indivíduos especialistas coexistindo com indivíduos mais generalistas. Uma maior diversidade na dieta e aninhamento foi observado na estação chuvosa e nos indivíduos machos indicando uma interação de fatores sazonal e sexual. O fraco aninhamento, a ausência de modularidade entre os indivíduos e a redução de sobreposição da estação seca para chuvosa, indicam um padrão de interações adequado ao modelo de seleção de recursos em que os indivíduos apresentam Preferências Compartilhadas.

Palavras chave: Dieta. Variação intra-específica. Variação intra-populacional. Rede bipartida.

ABSTRACT

We investigate individual variation in resource selection by the marsupial *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842) in an area of Campo Rupestre in southeastern Brazil. We evaluated individual variation in diet between seasons and between sexes and analyzed the pattern of interactions using binary networks of consumer-resource interactions. We used a fecal sample per individual captured in the formation of networks. We use the connectance, the overlap between individuals as network measures and analyze the occurrence of patterns of nesting and modularity. The networks showed low connectivity throughout the year for both sexes, weakly nested interactions, less overlap between males and during the rainy season. Networks during the dry season and female networks showed no evidence of patterns in interactions and showed greater overlap between individuals. The individuals presented an omnivorous diet, with a high frequency of arthropods, greater diversity in the rainy season in relation to the dry season, and among males in relation to females. Poorly connected networks indicate specialization in the diet, but the nesting of interactions in the rainy season and among males indicates the presence of specialist individuals coexisting with more generalist individuals. Greater diversity in diet and nesting was observed in the rainy season and in male individuals indicating an interaction of seasonal and sexual factors. The weak nesting, the absence of modularity between individuals and the reduction of overlapping from dry to wet season, indicate a pattern of interactions suitable for the resource selection model in which individuals have Shared Preferences.

Keywords: Diet. Intraspecific variation. Intra-population variation. Bipartite network.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Precipitação acumulada (eixo esquerdo) e temperatura média (eixo direito), por mês de coleta, registradas na estação meteorológica automática de Diamantina entre outubro de 2015 a dezembro de 2016. 15
- Figura 2 – Frequência Relativa de Ocorrência (FRO) dos itens alimentares identificados nas amostras fecais dos indivíduos de *Monodelphis domestica*. 20
- Figura 3 – Distribuições do número de interações por indivíduo de *Monodelphis domestica* nas estações seca e chuvosa e para machos e fêmeas. 21
- Figura 4 – Matrizes de interações não ponderadas entre indivíduos de *Monodelphis domestica* e recursos alimentares (as células pretas indicam interações). As linhas e colunas estão ordenadas em ordem decrescente do número de interações. Uma representação alternativa na forma de redes bipartidas está disponível no Apêndice B. 22
- Figura 5 – Médias de conectância (C) das redes analisadas em relação às frações do número total de indivíduos com intervalo de confiança de 95% e 9999 reamostragens para cada fração de rede. 23
- Figura 6 – Médias de conectância das redes analisadas em relação às frações do número total de interações com intervalo de confiança de 95% e 9999 reamostragens para cada fração de rede. 24
- Figura 7 – Índices de a) Aninhamento (*NODF*) e b) Modularidade (*Q*) das redes empíricas em relação aos intervalos de 95% de confiança para a média de 1000 redes nulas. 25
- Figura 8 – Índices de a) Aninhamento (*NODF*) e b) Modularidade (*Q*) das redes empíricas, sem os recursos mais frequentes Hymenoptera e Isoptera, em relação aos intervalos de 95% de confiança para a média de 1000 redes nulas. 25
- Figura 9 – Sobreposição de nicho dos indivíduos de *Monodelphis domestica* de acordo com a rarefação do número de interações das redes (intervalo de 95% confiança). Os grupos de comparação são formados de acordo com amostras coletadas nas estações do ano (seca x chuvosa) incluindo indivíduos de ambos os sexos em cada grupo, de acordo com os sexos (machos x fêmeas) incluindo amostras de ambas as estações em cada grupo, e em grupos exclusivos de machos na estação chuvosa, fêmeas na estação chuvosa, machos na estação seca e fêmeas na estação seca. 26
- Figura 10 – Redes bipartidas de interações não ponderadas entre indivíduos de *Monodelphis domestica* e recursos alimentares. As redes estão ordenadas em ordem decrescente do número de interações para os indivíduos e recursos. Em cada rede, a coluna da esquerda representa os indivíduos, a coluna da direita representa os recursos alimentares e as linhas representam as interações. 44

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. OBJETIVOS E HIPÓTESES.....	13
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	14
3.1. <i>Monodelphis domestica</i> (Wagner, 1842)	14
3.2. Área de estudo	14
3.3. Captura, coleta e identificação de itens alimentares	15
3.4. Descrição da dieta	16
3.5. Redes consumidor-recursos bipartidas e não ponderadas.....	17
3.6. Medidas de rede	17
4. RESULTADOS.....	20
5. DISCUSSÃO	27
5.1. Especialização e heterogeneidade da rede	27
5.2. Variação sazonal da dieta.....	29
5.3. Padrão de interações e modelo de seleção de recursos	30
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	32
REFERÊNCIAS	33
APÊNDICE A. Código fonte das análises estatísticas	40
APÊNDICE B. Redes bipartidas de interações individuais.....	44

1. INTRODUÇÃO

As redes ecológicas fornecem representações complexas da biodiversidade e descrevem interações entre espécies de uma comunidade representando espécies como nós e usando *links* entre os nós para representar as interações (MITTELBACH; MCGILL, 2019; PASCUAL; DUNNE, 2006). Redes podem representar fluxos de energia ou matéria, assim como a partição desses fluxos entre as espécies proporcionando percepções sobre o funcionamento do ecossistema, fornecendo assim um elo conceitual entre este e as espécies de uma comunidade (TYLIANAKIS; MORRIS, 2017). De modo geral, as redes se classificam como antagônicas, onde apenas uma espécie se beneficia com a interação (p. ex. interação presa-predador), ou como mutualistas, onde as interações beneficiam ambas as espécies (p. ex. interação planta-polinizador/dispersor) (MITTELBACH; MCGILL, 2019). Neste sentido, as interações são fundamentais para a compreensão da diversidade, das funções ecossistêmicas e para a promoção da biodiversidade (JUNKER *et al.*, 2019).

Os padrões de interações podem representar resultados de diferentes processos ecológicos e evolutivos que atuam sobre a comunidade (LEWINSOHN; LOYOLA; PRADO, 2006), e revelar aspectos distintos sobre o compartilhamento de recursos pelos indivíduos (LEMOS-COSTA *et al.*, 2016). Em redes com um padrão modular, as interações acontecem mais fortemente dentro dos módulos do que entre os módulos (LANDI *et al.*, 2018; LEWINSOHN; LOYOLA; PRADO, 2006). Em uma rede com padrão aninhado, existe uma tendência de que as interações dos especialistas estejam contidas nas interações dos generalistas (LANDI *et al.*, 2018; LEWINSOHN; LOYOLA; PRADO, 2006). Em um contexto de redes antagônicas de consumidores e recursos, um padrão aninhado significa que as espécies generalistas consomem os recursos mais comumente consumidos da rede e também os recursos mais raros, enquanto as espécies especialistas consomem apenas os recursos mais consumidos da rede. Já em uma rede com padrão em gradiente, as interações não produzem subconjuntos discretos de espécies, e a variação entre espécies especialistas e generalistas é menor do que o observado em estruturas ao acaso representando o extremo oposto ao padrão de aninhamento completo ou à modularidade completa (LEWINSOHN; LOYOLA; PRADO, 2006).

O estudo detalhado das espécies ou das características individuais desempenha um papel importante na compreensão mecanicista e evolutiva das interações nas comunidades (BLÜTHGEN, 2010). Além disso, o conhecimento sobre a dieta é um aspecto igualmente importante sobre a ecologia de pequenos mamíferos (LEINER *et al.*, 2010), e seus hábitos alimentares podem variar em função de fatores endógenos, como por exemplo, sexo, estágio de

desenvolvimento, período reprodutivo; ou exógenos como a disponibilidade local de recursos (CAMARGO *et al.*, 2014). Os indivíduos tendem a selecionar recursos em função do seu máximo retorno energético e do menor tempo gasto com a procura, manipulação, consumo e digestão dos alimentos (PIRES *et al.*, 2011). Assim, características fenotípicas que possam afetar a eficiência na habilidade de procura, manipulação, captura e digestão, bem como variações na disponibilidade de recursos podem influenciar no seu uso pelos indivíduos (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005).

O estudo da organização das interações de uma população em nível individual pode utilizar diferentes abordagens interpretativas como forma de compreender a dinâmica trófica das espécies. A abordagem de redes pode utilizar informações como a riqueza de espécies interagentes, o número proporcional de interações (conectância), a distribuição e a força das interações (LANDI *et al.*, 2018) ou o padrão de interações, que retratam a maneira como os *links* são organizados (BASCOMPTE, 2009). Além disso, a partir da estrutura da rede, é possível inferir variação intraindividual (a ampliação ou redução dos nichos individuais) e da variação interindividual (o aumento ou redução da sobreposição de nicho entre os indivíduos) (BOLNICK *et al.*, 2002; CAMARGO *et al.*, 2014b). Em decorrência da variação individual da dieta, as populações podem conter uma mistura de quatro estados de organização, a saber: a) indivíduos cujos nichos apresentam grande sobreposição com o nicho da população com interações padronizadas ao acaso, b) indivíduos especialistas e generalistas coexistindo, onde a dieta dos especialistas é aninhada dentro da dieta dos generalistas, c) indivíduos cujos nichos se sobrepõem pouco com o nicho da população e uns com os outros, apresentando diferenças em forma de gradiente, e d) indivíduos formando grupos que usam subconjuntos específicos do nicho da população (ARAÚJO *et al.*, 2010).

Por meio do padrão de interações individuais é possível identificar modelos de preferências na seleção de recursos dentro das populações, que representam estratégias alimentares específicas (LEMOS-COSTA *et al.*, 2016). Nestes modelos, o padrão de interações e a sobreposição entre os indivíduos se alteram na medida que a densidade de indivíduos aumenta ou que os recursos se tornam escassos (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005). No modelo de Preferências Compartilhadas, quando os recursos são abundantes, indivíduos de todos os fenótipos se especializam em preferências similares variando na disposição de adicionar novos recursos à sua dieta, levando a dietas aninhadas e com alta sobreposição (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005). No modelo de Refúgio Competitivo, quando os recursos são abundantes, a sobreposição é alta, não há especialização e os indivíduos compartilham os recursos preferidos.

Em disponibilidade intermediária de recursos, os indivíduos mantêm os recursos preferidos e mudam os recursos alternativos, diminuindo a sobreposição de dieta e aumentando a especialização. A especialização volta a diminuir quando os recursos se tornam escassos e a sobreposição aumenta (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005). No modelo de Preferências Distintas, quando os recursos são abundantes, existe alta especialização, mas quando estes se tornam escassos, os indivíduos incluem novos recursos em suas dietas, aumentando a sobreposição (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005). Em todos os modelos, quando os recursos se tornam escassos no ambiente, os indivíduos adotam estratégias oportunistas (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005).

O estudo de variações individuais na dieta pode ter implicações evolutivas (ARAÚJO *et al.*, 2008) e ecológicas (CAMARGO *et al.*, 2014a, 2019; CANTOR *et al.*, 2013) para as espécies estudadas, no entanto, pouco se conhece ainda sobre como os indivíduos partilham recursos dentro de uma população (ARAÚJO *et al.*, 2010; PIRES *et al.*, 2011) e suas causas ecológicas (COSTA-PEREIRA *et al.*, 2018). A seleção individual de recursos é reconhecida em uma ampla variedade de taxa (BOLNICK *et al.*, 2003) e os estudos que investigaram a variação individual como forma de avaliar os padrões de seleção de recursos por marsupiais Neotropicais indicam que os padrões individuais podem variar de acordo com as espécies estudadas, sendo estas até o momento: *Gracilinanus agilis*¹ (CAMARGO *et al.*, 2014a, 2019; MARTINS *et al.*, 2008), *G. microtarsus* (ARAÚJO *et al.*, 2010), *Didelphis albiventris* (CANTOR *et al.*, 2013) e *Marmosa paraguayana* (PIRES *et al.*, 2013) no bioma Cerrado; além de *Metachirus nudicaudatus* (= *M. myosuroides*) e *D. aurita* na Mata Atlântica (KUHNNEN *et al.*, 2017).

Em um estudo recente, desenvolvido na mesma área, Carvalho *et al.*, (2019) observaram que, *M. domestica* apresentou uma dieta insetívora especializada, porém mais diversificada na estação quente-úmida e com variação entre os sexos, com os machos apresentando uma dieta mais diversificada do que as fêmeas. No presente estudo, investigamos a variação na dieta de *M. domestica* em nível individual utilizando redes de interação do tipo consumidor-recursos.

¹ Em Martins *et al.*, (2008), os indivíduos tratados como *Gracilinanus microtarsus* foram posteriormente identificados como *G. agilis* (ver comentário em (SANTORI; LESSA; ASTÚA DE MORAES, 2012)).

2. OBJETIVOS E HIPÓTESES

Os objetivos deste estudo foram investigar a variação individual na dieta de *M. domestica* e analisar os processos ecológicos envolvidos nestas variações.

Variações individuais relacionadas a fatores sazonais e sexuais foram observadas em outras espécies de didelfídeos no bioma Cerrado (ARAÚJO *et al.*, 2010; CAMARGO *et al.*, 2014b, 2019; CANTOR *et al.*, 2013; MARTINS *et al.*, 2008; PIRES *et al.*, 2013). Neste sentido, esperamos que diferenças nos padrões de interações e de sobreposição de nicho entre os indivíduos de *M. domestica* estejam relacionadas a fatores sazonais, sexuais ou a uma interação entre estes.

Padrões de interações como aninhamento ou modularidade são esperados em um cenário de maior competição ou escassez de recursos, podendo ser utilizados para distinguir entre os modelos de seleção de recursos (ARAÚJO *et al.*, 2008; BASCOMPTE *et al.*, 2003; PIRES *et al.*, 2011; TIM TINKER *et al.*, 2012). A variação da disponibilidade de recursos característica do bioma Cerrado (DIOGENES; MARQUES; DEL-CLARO, 2010; PINHEIRO *et al.*, 2002; UCHÔAS, 2020) fornece condições ideais para testar o efeito da sazonalidade nas interações tróficas de populações animais (CAMARGO *et al.*, 2021). Assim, esperamos observar estas mudanças de estratégia nos padrões de interações com a mudança da estação chuvosa para a estação seca.

Se o padrão de interações suporta o modelo de Preferências Compartilhadas, esperamos alta sobreposição aumentando da estação chuvosa para a seca (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005) e padrão aninhado na rede, sendo maior na estação chuvosa (PIRES *et al.*, 2011; TIM TINKER *et al.*, 2012).

Se o padrão de interações suporta o modelo de Refúgio Competitivo, esperamos pouca sobreposição na estação chuvosa aumentando na estação seca (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005) e padrão modular na estação seca (ARAÚJO *et al.*, 2008; PIRES *et al.*, 2011; TIM TINKER *et al.*, 2012).

Se o padrão de interações suporta o modelo de Preferências Distintas, esperamos uma sobreposição mediana na estação chuvosa aumentando na estação seca (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005) e padrão modular na estação chuvosa (PIRES *et al.*, 2011; TIM TINKER *et al.*, 2012).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842)

No presente estudo, investigamos a variação individual na seleção de recursos do marsupial insetívoro-onívoro *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842) em uma área de campo rupestre no Cerrado. *Monodelphis domestica* é um pequeno marsupial (80 g – 150 g) Neotropical solitário, terrícola, noturno (MACRINI, 2004), que se alimenta de pequenos vertebrados, frutos e artrópodes em um padrão de forrageio oportunista (CARVALHO; PASSOS; LESSA, 2019; DANIELS; HALPERN; ZURI, 2005).

A espécie ocorre em áreas savânicas de Caatinga, Cerrado e Pantanal, no nordeste, sudeste e centro oeste do Brasil, e também no nordeste da Bolívia, regiões central e nordeste do Paraguai e nordeste da Argentina (CÁCERES, 2012; GARDNER, 2008; SMITH, 2008). A população estudada habita uma área de campo rupestre, uma das fitofisionomias mais biodiversas e ameaçadas do bioma Cerrado (SILVEIRA *et al.*, 2016) com o predomínio de ervas e arbustos e eventualmente com árvores de até dois metros, geralmente nas frestas dos afloramentos rochosos (RIBEIRO; WALTER, 2008).

3.2. Área de estudo

Realizamos a coleta de dados em uma área de campo rupestre, com predomínio de afloramentos rochosos quartzíticos e vegetação herbáceo-arbustiva, principalmente gramíneas e arbustos esparsos (UCHÔAS, 2020). A área de coleta está localizada na porção meridional da Cadeia do Espinhaço (18°14'S; 43°36'O), a cerca de 1387 metros de altitude, no município de Diamantina, Minas Gerais.

Na área de estudo, além do marsupial *M. domestica*, capturamos também outras espécies de pequenos mamíferos como os roedores, *Cavia aperea* Erxleben, 1777 (Caviidae), *Thrichomys apereoides* (Lund, 1839) (Echimyidae), *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818), *Cerradomys subflavus* (Wagner, 1842), *Nectomys squamipes* (Brants, 1827) e *Calassomys apicalis* Pardiñas, Lessa, Teta, Salazar-Bravo & Câmara 2014 (Cricetidae), sendo este último considerado como endêmico da porção meridional da Cadeia do Espinhaço (OLIVEIRA *et al.*, 2017).

O campo rupestre *Sensu Stricto* pode ser definido como um mosaico de pastagens e vegetação associada a afloramentos rochosos, enquanto Campo Rupestre *Sensu Lato* engloba um mosaico de vegetação (montana, arbustiva-gramínea e sujeita ao fogo) com afloramentos rochosos (quartzito, arenito ou canga) associados a pastagens arenosas, pedregosas ou alagadas;

ainda podendo ocorrer manchas de vegetação de transição, como cerrado, matas de galeria e florestas de topo de morros na paisagem (SILVEIRA *et al.*, 2016). Este é um complexo de vegetação de espécies típicas e endêmicas, acima de 900 m de altitude, com ventos constantes e variações extremas de temperatura (RIBEIRO; WALTER, 2008), uma formação influenciada pela disponibilidade de água, exposição ao sol, topografia, declividade, microclima e diversidade de substratos (GIULIETTI; PIRANI, 1988; RIBEIRO; WALTER, 2008).

O clima na região é caracterizado como mesotérmico *Cwb* de acordo com a classificação de Köppen apresentando duas estações bem definidas, uma estação chuvosa, de outubro a março e uma estação seca, de abril a setembro (NEVES; ABREU; FRAGA, 2005). Observamos esta sazonalidade, com dois períodos distintos ao longo do ano, relacionados à variação de temperatura e pluviosidade durante o período de coleta do estudo (Figura 1).

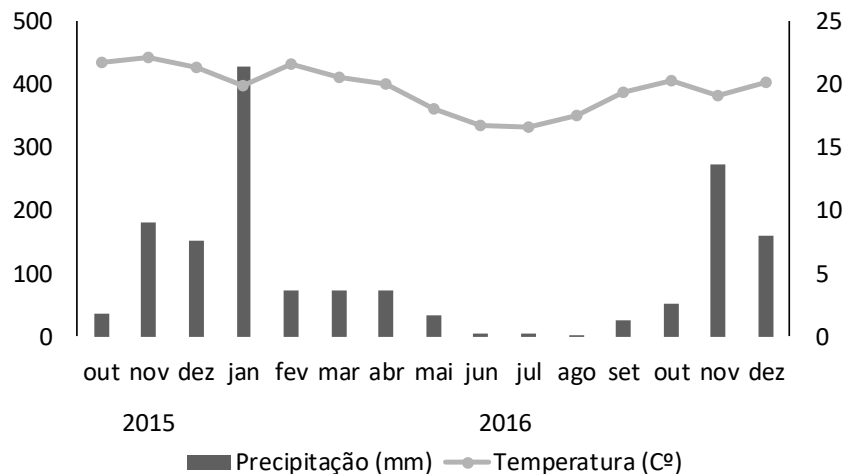


Figura 1. Precipitação acumulada (eixo esquerdo) e temperatura média (eixo direito), por mês de coleta, registradas na estação meteorológica automática de Diamantina (A537) entre outubro de 2015 a dezembro de 2016. Fonte: <https://tempo.inmet.gov.br/TabelaEstacoes/A537#>.

3.3. Captura, coleta e identificação de itens alimentares

Para a captura dos animais, realizamos coletas mensais entre outubro de 2015 e dezembro de 2016, através do método de captura-marcação-recaptura com a utilização de 100 armadilhas de captura viva modelo *Tomahawk* (300mm x 170mm x 150mm). As armadilhas permaneceram abertas durante cinco noites consecutivas por mês e foram vistoriadas todos os dias pela manhã a fim de verificar capturas e/ou renovar a isca. Identificamos os indivíduos capturados com anilhas numeradas (Zootech ®) e soltamos no mesmo local de captura após a coleta das fezes para posterior análise em laboratório. Utilizamos como isca uma massa preparada à base de: banana, sardinha, fubá, paçoca de amendoim e Emulsão Scotch ®. Os recursos alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível. Para

informações mais detalhadas dos procedimentos de coleta, preservação e identificação dos itens alimentares coletados nas amostras fecais de *M. domestica*, ver Carvalho *et al.*, (2019).

Obtivemos 70 amostras fecais de 28 indivíduos adultos, das quais utilizamos para as análises apenas uma amostra fecal por indivíduo como forma de manter a independência estatística das amostras coletadas. Dividimos as amostras em duas redes para análise sazonal (estação seca *x* estação chuvosa) e duas redes para análise por sexo (machos *x* fêmeas). Para as amostras de indivíduos capturados nas duas estações, optamos por utilizar as amostras coletadas na estação seca buscando equilibrar o número de amostras entre as estações. Assim, as redes foram formadas por 28 indivíduos ao todo, sendo 10 na estação seca (seis machos e quatro fêmeas) e 18 na estação chuvosa (10 machos, sete fêmeas e um indivíduo de sexo não identificado).

Obtivemos aprovação do projeto pela Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA\UFVJM (protocolo nº 12\2016) e licença de coleta junto ao Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade – ICMBIO (licença nº 52836-1). Todos os procedimentos de manipulação dos animais seguiram as normas definidas pela Resolução número 301, de 08 de dezembro de 2012 do Conselho Federal de Biologia que “Dispõe sobre os procedimentos de captura, contenção, marcação, soltura e coleta de animais vertebrados *in-situ* e *ex-situ*, e dá outras providências”, atendem as normas estabelecidas pela Diretriz Brasileira para o Cuidado e a Utilização de Animais para Fins Científicos e Didáticos (MCTI, 2013) e pela Sociedade Americana de Mastozoologia (SIKES, 2016).

3.4. Descrição da dieta

Utilizamos a Frequência Relativa de Ocorrência (FRO) para determinar a contribuição relativa de cada item na dieta (ANDRADE, 2017). A FRO é expressa como o número de amostras em que um item é registrado (n) dividido pelo número total de amostras (N) multiplicado por 100 (ANDRADE, 2017; KORSCHGEN, 1987). As FROs foram calculadas para as redes das estações (seca e chuvosa) e para cada sexo (machos e fêmeas).

A partir das FROs utilizamos o índice de Shannon-Wiener (H') para calcular a diversidade de itens na dieta, o valor deste índice foi comparado utilizando o teste t de Hutchinson (ZAR, 2010). Comparamos a diversidade entre as estações (seca *x* chuvosa) e entre os sexos (machos *x* fêmeas) utilizando o *software* PAST[®] *version* 3.26 (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001).

Descrevemos a distribuição de interações utilizando frequências relativas de interações por indivíduo, onde a frequência indica o percentual de indivíduos que apresentou um número

discreto de interações (CANTOR *et al.*, 2013). A distribuição de interações foi calculada para as redes das estações (seca e chuvosa) e para cada sexo.

3.5. Redes consumidor-recursos bipartidas e não ponderadas

Redes ecológicas bipartidas compreendem interações entre duas partes definidas (BLÜTHGEN, 2010). Em nosso estudo, a rede foi constituída por indivíduos da espécie *M. domestica* e os recursos alimentares identificados em suas amostras fecais. O conjunto de dados da rede de interações consumidor-recursos foi organizado na forma de uma matriz, onde as amostras fecais dos indivíduos foram dispostas em linhas e as categorias de recursos em colunas. Utilizamos redes bipartidas de interações não ponderadas, que se baseiam na presença (1) ou ausência (0) do recurso alimentar em cada amostra fecal, assim como em (PIRES *et al.*, 2011).

Como utilizamos apenas as informações de presença e ausência dos itens alimentares na dieta dos indivíduos, a análise dos nichos individuais está restrita a riqueza de itens e a possibilidade de os itens serem diferentes entre si. A contagem do número de itens (abundância) na dieta poderia levar a erros na estimativa da força de interações devido a diversidade de itens encontrados na dieta variando desde artrópodes e vertebrados com diferentes tamanhos corporais até frutos de diferentes tamanhos e números de sementes. Assim, optamos por uma abordagem conservadora, que apresenta limitações próprias, mas é considerada confiável para a análise da dieta de marsupiais (ver CAMARGO *et al.*, 2014a; PIRES *et al.*, 2013).

3.6. Medidas de rede

Utilizamos a conectância, uma propriedade que indica o número de interações observadas em relação ao total de interações possíveis na rede, como nível de especialização e da complexidade da rede (REJMÁNEK; STARÝ, 1979). A conectância mistura propriedades de nicho e de amostragem, de modo que baixa conectância pode ser ocasionada por amostragem limitada (BLÜTHGEN, 2010). A metodologia de análise de amostras fecais também pode ocasionar baixa conectância aliada ao consumo de recursos alimentares de fácil digestão, sendo que os fragmentos destes podem ser de difícil identificação nas amostras após passarem pelo trato digestório contribuindo para a sua subestimação (DICKMAN; HUANG, 1988).

Considerando que as limitações de amostragem geralmente aumentam com o tamanho da rede e com o surgimento de espécies mais raramente observadas (BLÜTHGEN, 2010), utilizamos abordagens de *bootstrap* para avaliar possíveis efeitos de esforço amostral reduzido

de indivíduos e do número de interações no valor da conectância. Se o tamanho amostral estiver afetando a topologia da rede não esperamos valores se comportando assintoticamente para o valor da conectância na amostra total. No primeiro *bootstrap* nos baseamos em (CANTOR *et al.*, 2013), onde reduzimos aleatoriamente o número de indivíduos da rede até frações correspondentes a 95%, 85%, 75%, 65%, 55%, 45% e 35% do total. Para cada percentual de indivíduos, calculamos os valores de conectância 9999 vezes com um intervalo de 95% de confiança em relação à média. No segundo *bootstrap* reduzimos aleatoriamente o número de interações, iniciando com cinco interações até o tamanho total de cada rede. Em cada repetição adicionamos cinco interações, calculamos a conectância 9999 vezes com um intervalo de 95% de confiança em relação à média. Para esta análise utilizamos a função *boot_networklevel* e os pacotes *bootstrapnet* (STEFAN; KNIGHT, 2021) e *magrittr* (BACHE; WICKHAM, 2020) no *software R* (R CORE TEAM, 2019).

O aninhamento é a propriedade da rede em que as interações de um nó são um subconjunto das interações do nó mais próximo (BASCOMPTE *et al.*, 2003). Para medir o aninhamento da rede utilizamos o índice *NODF*, que tende a cem (100) quando a matriz apresenta aninhamento máximo e a zero (0), quando os indivíduos apresentam um outro padrão de uso de recursos não aninhado (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2008). Nesta análise utilizamos a função *nestednodf* do pacote *vegan* (OKSANEN *et al.*, 2019) do *software R* (R CORE TEAM, 2019).

Um módulo é um subconjunto de nós mais conectados entre si do que em relação a outros módulos (DANON *et al.*, 2005). Para medir a modularidade (Q) utilizamos o índice de modularidade de (NEWMAN, 2006), que tende a um (1) se os limites dos módulos estão bem definidos e com poucas ligações; e a zero (0), se os nós estão dentro dos módulos de forma randômica ou se todos os nós compõem o mesmo módulo (PIRES *et al.*, 2011). Nesta análise utilizamos a função *metaComputeModules*, com 50 repetições, do pacote *bipartite* (DORMANN; GRUBER; FRÜND, 2008) *software R* (R CORE TEAM, 2019).

O padrão de interações em gradiente é considerado o extremo oposto aos padrões de aninhamento ou modularidade e indica que os indivíduos apresentam uma variação contínua entre suas dietas (LEWINSOHN; LOYOLA; PRADO, 2006). Por este motivo, utilizamos possíveis valores significativamente mais baixos de aninhamento ou modularidade em relação à média para inferir a existência de um padrão de gradiente.

Para avaliar a significância dos valores de aninhamento e modularidade da rede empírica, utilizamos um modelo nulo para simular 1000 redes de interações com o mesmo número de nós, tal como apresentado em (BASCOMPTE *et al.*, 2003; CANTOR *et al.*, 2013).

Neste modelo nulo, cada célula tem uma probabilidade de ser preenchida proporcionalmente ao número de interações de indivíduos e recursos da rede real: $c_{ij} = \frac{1}{2} \left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R} \right)$, onde P_i = número de recursos consumidos pelo indivíduo (soma da linha); P_j = número de indivíduos que consumiram o recurso (soma da coluna); C = número de recursos (colunas) e R = número de indivíduos (linhas) (CANTOR *et al.*, 2013). Padronizamos os valores de aninhamento e modularidade obtidos na rede empírica com escores z de acordo com a fórmula: $zP = \frac{(P_{observado} - \bar{P}_{nulo})}{DP_{nulo}}$, onde z mede a diferença entre o valor obtido na rede empírica e a média dos valores das redes nulas, dividido pelo desvio padrão das métricas nas redes nulas. Consideramos os valores das métricas obtidas nas redes empíricas como significativos quando z é maior do que 1,96 (aninhamento ou modularidade) ou quando z é menor do que -1,96 (gradiente).

Avaliamos a sobreposição de dieta entre os indivíduos nos grupos formados pelas amostras coletadas em cada uma das estações (seca x chuva), para cada sexo em ambas estações (machos x fêmeas) e para cada sexo separado por estação (machos_{chuva}; fêmeas_{chuva}; machos_{seca}; fêmeas_{seca}). Realizamos um procedimento de *bootstrap* com 9999 repetições em cada fração da rede, utilizando o índice de sobreposição de *Jaccard*. Calculamos a média de sobreposição em cada conjunto de repetições com intervalo de 95% de confiança. Iniciamos as reamostragens com cinco interações em cada rede adicionando uma nova interação até atingir o tamanho total das redes e comparamos a sobreposição das redes no ponto em que ambas tinham o mesmo número de interações. Para esta análise utilizamos a função *boot_networklevel* e os pacotes *bootstrapnet* (STEFAN; KNIGHT, 2021) e *magrittr* (BACHE; WICKHAM, 2020) no *software* R (R CORE TEAM, 2019).

As linhas de código em linguagem R das análises de conectância, cálculo dos índices de aninhamento e modularidade, do modelo de redes nulas e das análises de significância e sobreposição se encontram no Apêndice A.

4. RESULTADOS

Os indivíduos de *M. domestica* apresentaram uma dieta onívora, consumindo 20 diferentes tipos de recursos alimentares representados por nove ordens de artrópodes, material vegetativo (caules e folhas), sementes de quatro famílias botânicas e uma semente de família não identificada, além de pequenos vertebrados (Figura 2). Artrópodes das ordens Hymenoptera e Isoptera foram os recursos mais frequentes, presentes em mais de 60% das amostras em ambas estações e sexos. Material vegetativo, artrópodes das ordens Coleoptera, Myriapoda, larvas de artrópodes, sementes de Asteraceae e pequenos vertebrados da ordem Squamata foram consumidos em ambas as estações em frequências inferiores a 50% (Figura 2). Artrópodes das ordens Araneae, Blattodea, Hemiptera e Lepidoptera, sementes de Poaceae, Cactaceae, Solanaceae, sementes de uma família não identificada, pequenos vertebrados não identificados e ovos de vertebrados apresentaram baixas frequências nas amostras (inferior a 20%), sendo consumidos apenas por machos na estação chuvosa. Artrópodes da ordem Orthoptera foram consumidos apenas por fêmeas na estação chuvosa (Figura 2).

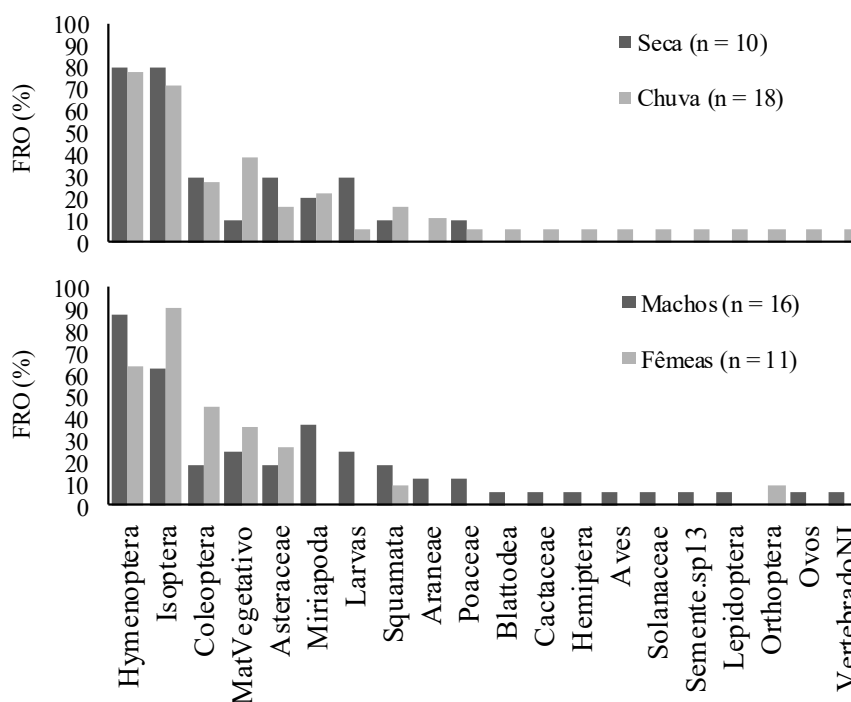


Figura 2. Frequência Relativa de Ocorrência (FRO) dos itens alimentares identificados nas amostras fecais dos indivíduos de *Monodelphis domestica*. NI = Não Identificado.

Observamos maior diversidade na dieta dos indivíduos na estação chuvosa ($H' = 2,47$) em relação a estação seca ($H' = 1,92$) ($t = -8,17$; $gl = 629,27$; $p < 0,001$) e maior diversidade na dieta dos indivíduos machos ($H' = 2,52$) em relação às fêmeas ($H' = 1,71$) ($t = 13,816$; $gl = 656,98$; $p < 0,001$).

De acordo com a distribuição das interações, a maioria dos indivíduos consumiu poucos recursos dentro de uma gama maior dos recursos consumidos pela população. Em todas as redes analisadas, a maioria (24 dos 28 indivíduos) consumiu até quatro recursos alimentares e apenas quatro indivíduos machos consumiram entre cinco e oito recursos alimentares. Tanto na rede da estação seca (ambos os sexos), quando na rede das fêmeas (em ambas as estações) observamos entre duas e cinco interações por indivíduo (Figura 3). Por outro lado, na rede da estação chuvosa e dos machos observamos maior variação no número de interações, indicando a presença de indivíduos especialistas e generalistas na mesma rede (Figura 3).

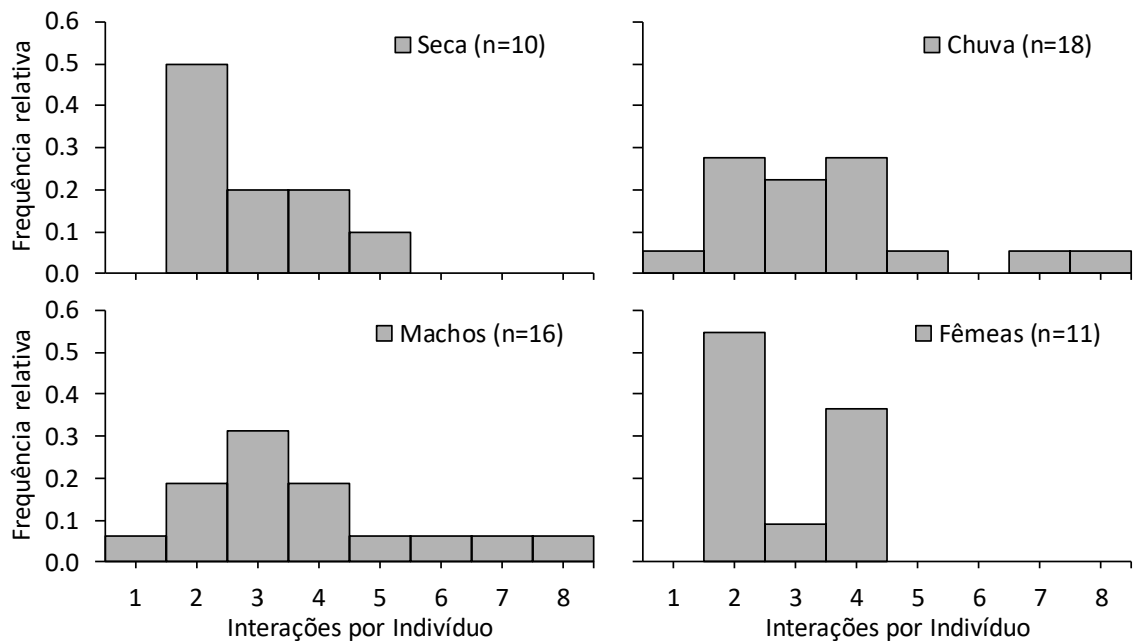


Figura 3. Distribuições do número de interações por indivíduo de *Monodelphis domestica* nas estações seca e chuvosa e para machos e fêmeas.

Ao analisar um possível viés de amostragem reduzida em relação ao número de indivíduos, consideramos que a adição de novos indivíduos não afetou a conectância da rede. A conectância média se aproximou da assíntota, estabilizando a partir de 65% dos indivíduos na estação seca, 85% na estação chuvosa, 65% na rede dos machos e 45% nas fêmeas (Figura 5).

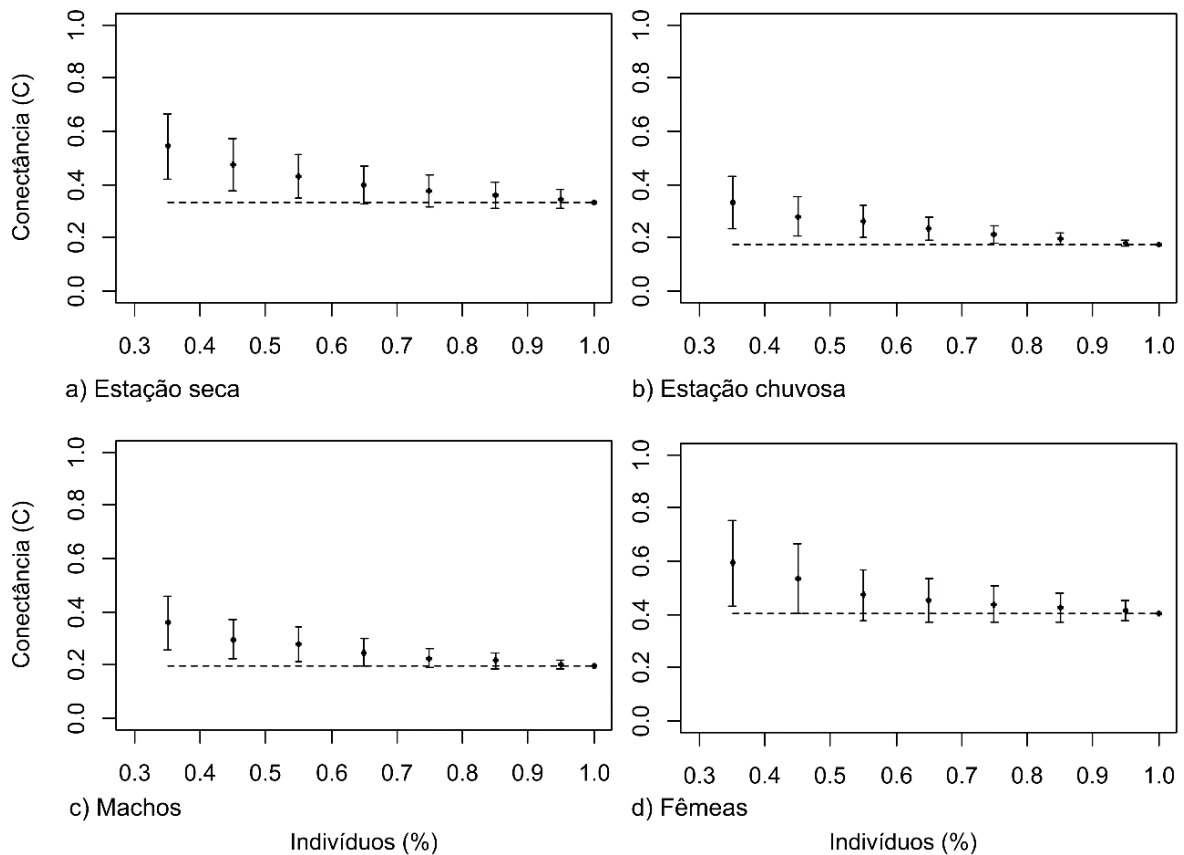


Figura 5. Médias de conectância (C) das redes analisadas em relação às frações do número total de indivíduos com intervalo de confiança de 95% e 9999 reamostragens para cada fração de rede.

Analisamos também o possível efeito de amostragem reduzida em relação ao número de interações. Observamos um comportamento de estabilização da conectância ao manter a quantidade máxima de indivíduos e promovendo a adição gradual de interações nas redes da estação chuvosa e dos machos (Figura 6), mas não observamos estabilização da conectância na rede da estação seca e das fêmeas, indicando a possibilidade de amostragem reduzida nestas últimas (Figura 6).

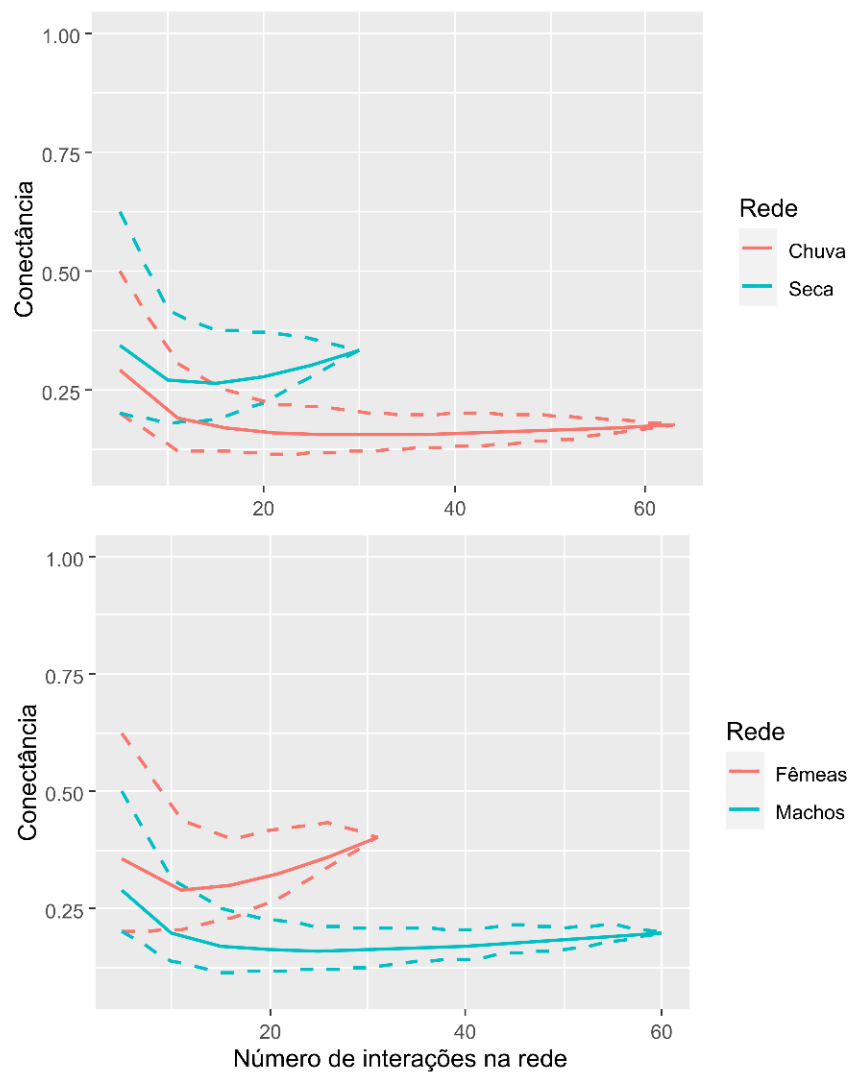


Figura 6. Médias de conectância das redes analisadas em relação às frações do número total de interações com intervalo de confiança de 95% e 9999 reamostragens para cada fração de rede.

Observamos aninhamento das interações da rede durante a estação chuvosa ($NODF = 36,76$; $z = 3,06$) e da rede de indivíduos machos ($NODF = 37,4$; $z = 2,52$) (Figura 7a). Não observamos aninhamento das redes da estação seca ($NODF = 49,28$; $z = 1,08$) e das fêmeas ($NODF = 49,75$; $z = 0,38$) (Figura 7a).

Não observamos modularidade em nenhuma das redes analisadas. A modularidade observada não se diferenciou da modularidade das redes nulas na estação seca ($Q = 0,33$; $z = -0,17$), na estação chuvosa ($Q = 0,43$; $z = 0,17$), na rede dos indivíduos machos ($Q = 0,40$; $z = -0,04$) e das fêmeas ($Q = 0,31$; $z = 0,19$) (Figura 8b).

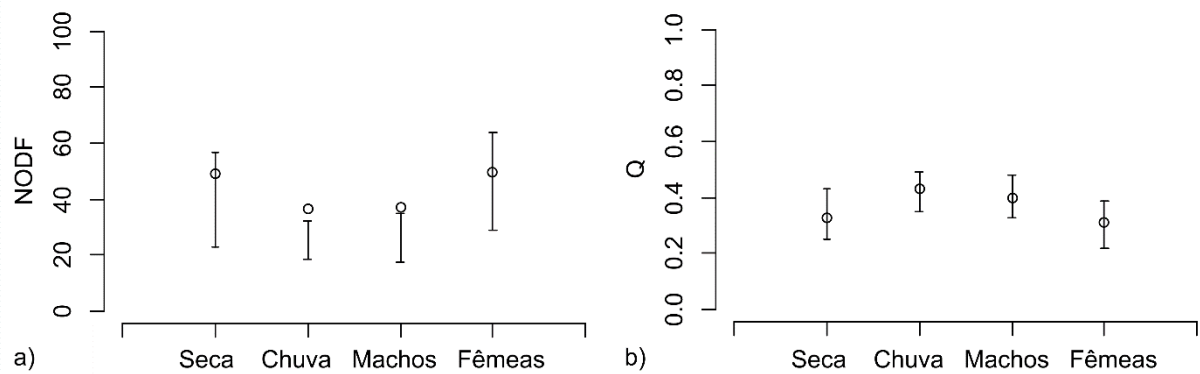


Figura 7. Índices de a) Aninhamento (*NODF*) e b) Modularidade (*Q*) das redes empíricas em relação aos intervalos de 95% de confiança para a média de 1000 redes nulas.

Analisamos novamente as redes extraindo os recursos com as maiores frequências de interações (artrópodes das ordens Hymenoptera e Isoptera) e não observamos aninhamento (Figura 8a) ou modularidade (Figura 8b) em nenhuma das redes analisadas: rede da estação seca ($NODF = 17,54$; $z = -0,32$) ($Q = 0,57$; $z = 1,28$), rede da estação chuvosa ($NODF = 19,11$; $z = 0,74$) ($Q = 0,59$; $z = 1,51$), rede dos machos ($NODF = 18,73$; $z = 0,74$) ($Q = 0,57$; $z = 0,98$) e rede das fêmeas ($NODF = 38,38$; $z = 0,34$) ($Q = 0,39$; $z = 0,48$).

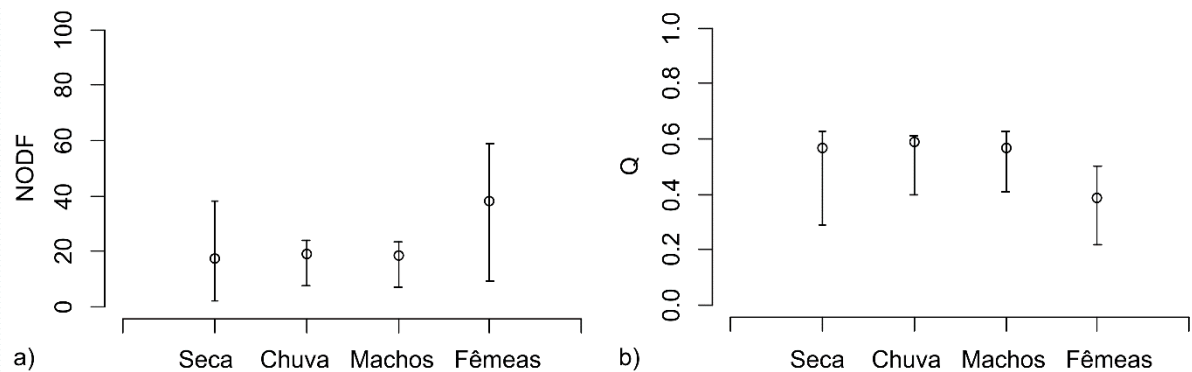


Figura 8. Índices de a) Aninhamento (*NODF*) e b) Modularidade (*Q*) das redes empíricas, sem os recursos mais frequentes Hymenoptera e Isoptera, em relação aos intervalos de 95% de confiança para a média de 1000 redes nulas.

De maneira geral, observamos baixa sobreposição entre os indivíduos em todas as redes avaliadas, com índice de *Jaccard* $< 0,5$; mas com diferenças entre os sexos e variando ao longo do ano. Observamos redução na sobreposição entre os indivíduos da estação seca para estação chuvosa na avaliação que incluiu ambos os sexos (Figura 9a).

Observamos menor sobreposição entre os indivíduos machos em relação às fêmeas durante todo o período de coleta (Figura 9b). Observamos redução na sobreposição da estação seca para a chuvosa entre os indivíduos machos (Figura 9c). E observamos menor sobreposição entre os indivíduos machos em relação às fêmeas dentro da estação chuvosa (Figura 9c).

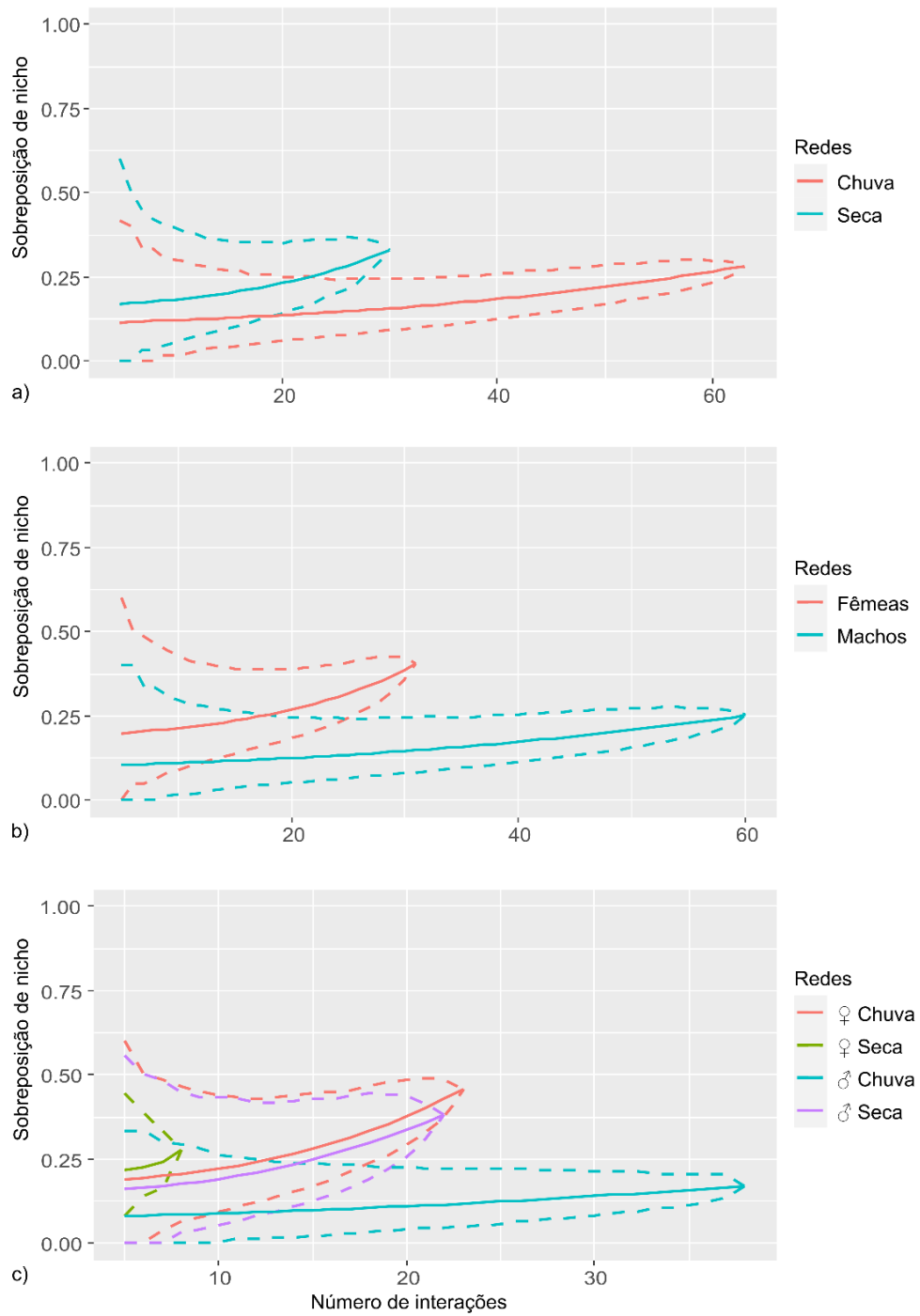


Figura 9. Sobreposição de nicho dos indivíduos de *Monodelphis domestica* de acordo com a rarefação do número de interações das redes (intervalo de 95% confiança). Os grupos de comparação são formados de acordo com amostras coletadas nas estações do ano (seca x chuvosa) incluindo indivíduos de ambos os sexos em cada grupo, de acordo com os sexos (machos x fêmeas) incluindo amostras de ambas as estações em cada grupo, e em grupos exclusivos de machos na estação chuvosa, fêmeas na estação chuvosa, machos na estação seca e fêmeas na estação seca.

5. DISCUSSÃO

De modo geral, as redes tróficas de *M. domestica* foram pouco conectadas ao longo de todo o ano para ambos os sexos. As redes apresentaram interações fracamente aninhadas, com menor sobreposição entre os indivíduos machos e durante a estação chuvosa. Já as redes na estação seca e das fêmeas não apresentaram evidências de padrões nas interações e apresentaram maior sobreposição entre os indivíduos. Os resultados são discutidos nesta seção abordando a heterogeneidade na rede de interações, a variação sazonal da dieta e a relação entre o padrão de interações observado e o respectivo modelo de seleção de recursos apresentado pela população.

5.1. Especialização e heterogeneidade da rede

As redes de *M. domestica* apresentaram baixa conectância ao longo do ano em ambos os sexos, e considerando a conectância como uma medida de especialização, nossos resultados apontam para uma dieta especializada com maior consumo de artrópodes. Em um estudo de nicho trófico baseado em isótopos estáveis de Carbono e Nitrogênio, o marsupial *M. domestica* também apresentou consumo especializado em recursos de origem animal (invertebrados), consumindo ainda vegetais de metabolismo C4, que possivelmente foram assimilados junto com os corpos de invertebrados herbívoros (RIBEIRO *et al.*, 2019). Em estudo que utilizou amostras de capturas e recapturas da mesma população do presente trabalho, a população de *M. domestica* apresentou uma dieta onívora, maior riqueza de recursos, mas ainda uma especialização em recursos de origem animal, principalmente de artrópodes, consumindo também pequenos vertebrados (CARVALHO; PASSOS; LESSA, 2019). Em cativeiro, indivíduos de *M. domestica* apresentaram dieta onívora, porém preferencialmente carnívora/insetívora, também indicando especialização alimentar (DANIELS; HALPERN; ZURI, 2005).

As redes pouco conectadas são indicativos de especialização na população (BLÜTHGEN *et al.*, 2008), mas ainda é possível que a população seja heterogênea, caso ocorra coexistência de indivíduos especialistas e generalistas (ARAÚJO *et al.*, 2010), por outro lado, em redes muito conectadas, os indivíduos têm dieta ampla e semelhante (CANTOR *et al.*, 2013). O aninhamento observado na estação chuvosa e entre os indivíduos machos, assim como a distribuição do número de interações, indicam heterogeneidade entre indivíduos, assim sendo, a rede de *M. domestica* em nossa área de estudo é composta por indivíduos com diferentes níveis de seletividade. Neste contexto, apesar de nossos resultados estarem em concordância

com outros estudos que apontam para uma dieta relativamente especializada quando observada em nível populacional (CARVALHO; PASSOS; LESSA, 2019; DANIELS; HALPERN; ZURI, 2005; RIBEIRO *et al.*, 2019), a redução da escala de análise para o nível individual, permitiu observar que a população estudada é composta tanto por indivíduos especialistas quanto por generalistas. Os nós em redes de interação baseadas em espécies são compostos por indivíduos, os quais estabelecem os vínculos reais na natureza e as propriedades que surgem das interações podem ser resultados de mecanismos que atuam no nível individual (TUR *et al.*, 2014). Outras espécies de didelfídeos também apresentaram redes pouco conectadas e aninhadas, sendo que esta heterogeneidade na população pode ter implicações evolutivas e ecológicas, como em *G. microtarsus* (ARAÚJO *et al.*, 2010) e em *D. albiventris* (CANTOR *et al.*, 2013). Para *D. albiventris*, esta heterogeneidade observada entre os indivíduos de uma mesma população pode se refletir no potencial da espécie para a dispersão de sementes, uma vez que, o consumo de frutos (sementes) pelos indivíduos ocorre de maneira heterogênea, dependendo do nível de seletividade de cada um (CANTOR *et al.*, 2013).

Os recursos consumidos com maior frequência em todas as redes foram artrópodes das ordens Hymenoptera e Isoptera. Não medimos a abundância de recursos em nossa área de estudo, no entanto, a ordem Hymenoptera é indicada dentre as ordens de artrópodes mais abundantes no Campo Rupestre (UCHÔAS, 2020) e também em outras fitosionomias do bioma Cerrado (DIOGENES; MARQUES; DEL-CLARO, 2010; PINHEIRO *et al.*, 2002). Uma maior abundância de Hymenoptera na área durante o período de coleta, poderia justificar a alta frequência de interações, onde os indivíduos mais oportunistas tendem a consumir os recursos mais acessíveis e disponíveis no tempo e no espaço (SANTORI; LESSA; ASTÚA DE MORAES, 2012), aparecendo assim como um recurso frequente na dieta de *M. domestica*. Neste mesmo contexto, e diferentemente do padrão aninhado observado em nosso estudo, a maior disponibilidade de recursos possibilitou um padrão de interações modular, observado para *G. agilis*, onde o aumento na diversidade de artrópodes e na abundância de frutos durante a estação chuvosa no Cerrado resultou em grupos de indivíduos especializados em subconjuntos distintos de recursos consumidos, estabelecendo uma estratégia na diminuição de competição intraespecífica (CAMARGO *et al.*, 2019).

A especialização de indivíduos pode surgir de um conjunto de diversos mecanismos biológicos, como variações morfológicas, comportamentais, bioquímicas, cognitivas ou definidas por uma hierarquia social, ocorrendo na maioria das vezes, quando existem compensações (*trade-offs*) na eficiência em utilizar recursos alternativos (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005). Estas compensações fazem com que explorar diferentes recursos requeira

habilidades comportamentais adquiridas ao longo do tempo de vida, de modo que o indivíduo tende a se especializar depois de aprender, por exemplo, o local onde o recurso está disponível ou a maneira de manuseá-lo e capturá-lo (ARAÚJO *et al.*, 2010). Neste sentido, o comportamento aprendido pode influenciar na repetição de interações futuras (ARAÚJO *et al.*, 2008) e este pode ser outro fator a influenciar na alta frequência de interações de *M. domestica* com insetos sociais, assim como observamos na frequência de interações com Isoptera. Os cupins constituem um recurso agregado, de alto valor energético, de fácil captura (MARTINS *et al.*, 2008). A espécie *M. domestica* faz parte da fauna visitante a ninhos de cupins na área de estudo (SOUZA *et al.*, 2019). Neste sentido, a predação diretamente nos ninhos permitiria vários eventos seguidos de capturas, demandando pouco tempo e pouco esforço de procura e perseguição para novas capturas, em acordo com a Teoria de Forrageio Ótimo (MACARTHUR; PIANKA, 1966; STEPHENS; KREBS, 1986), podendo resultar em um comportamento aprendido, contribuindo assim com o aumento da frequência destas interações.

5.2. Variação sazonal da dieta

Os indivíduos de *M. domestica* apresentaram um padrão de variação possivelmente influenciado pela variação sazonal na disponibilidade de recursos no Cerrado *Lato Sensu*, assim como observado para outras espécies de pequenos mamíferos, como os marsupiais *G. agilis* (CAMARGO *et al.*, 2014b, 2019; MARTINS *et al.*, 2008), *G. microtarsus* (ARAÚJO *et al.*, 2010), *D. albiventris* (CANTOR *et al.*, 2013) e *M. paraguayana* (PIRES *et al.*, 2013), e para os roedores *Rhipidomys macrurus* (CAMARGO *et al.*, 2021) e *Trinomys albispinus* (SENA; LESSA, 2020). Diferentemente da tendência observada no bioma Cerrado; em um estudo com marsupiais na Mata Atlântica, indivíduos de *D. aurita* e *M. nudicaudatus* (= *M. myosuroides*) apresentaram dietas generalistas e sem evidências de estruturas como aninhamento ou modularidade nas redes analisadas ao longo das estações do ano (KUHNNEN *et al.*, 2017). Já na Amazônia, o roedor *Hylaeamys megacephalus* apresentou variação na dieta relacionada não à sazonalidade, mas sim às diferenças ambientais, sendo que variação individual aumentou nos locais com menor disponibilidade de recursos como um mecanismo para reduzir a competição intra-populacional (PENA; MENDES-OLIVEIRA, 2019).

Os indivíduos de *M. domestica* apresentaram um aumento na diversidade da dieta durante a estação chuvosa com inclusão de novos recursos, porém consumidos em baixas frequências. De maneira semelhante, indivíduos de *G. agilis* apresentaram maior diversidade da dieta na estação chuvosa, neste caso a maior diversidade estava relacionada a uma maior

necessidade energética durante o período reprodutivo (CAMARGO *et al.*, 2014b). Em outro estudo, também com *G. agilis*, os indivíduos machos diminuíram a variação interindividual na estação seca por uma interação de fatores fisiológicos e de oferta de alimento (MARTINS *et al.*, 2008). Uma tendência semelhante foi ainda observada para o roedor *R. macrurus*, que apresentou expansão de nicho trófico durante a estação chuvosa devido ao aumento de disponibilidade de recursos no Cerrado (CAMARGO *et al.*, 2021). Neste caso, a expansão de nicho populacional aconteceu pelo aumento da variação entre os indivíduos no período de maior competição, sem no entanto, haver alteração na amplitude dos nichos individuais (CAMARGO *et al.*, 2021). Em uma variação sazonal contrária às anteriormente citadas, indivíduos de *M. paraguayana* apresentaram expansão do nicho trófico da população na estação seca devido ao aumento da variação interindividual, sem que a amplitude dos nichos individuais tenha se alterado (PIRES *et al.*, 2013).

5.3. Padrão de interações e modelo de seleção de recursos

O padrão de interações aninhado observado entre os indivíduos machos e na estação chuvosa pode ter relação com a variação na área de forrageio, uma vez que, a área dos machos de *M. domestica* é mais variável do que a área das fêmeas (SMITH, 2008), além disso, o pico reprodutivo da espécie ocorre principalmente durante a estação chuvosa (BERGALLO; CERQUEIRA, 1994; MACRINI, 2004). Alterações na área de forrageio foram observadas em outros didelfídeos, como por exemplo, a expansão no período reprodutivo em machos do gênero *Didelphis*, em fêmeas de *Caluromys philander* (CÁCERES; PREVEDELLO; LORETTO, 2012), em fêmeas de *Philander frenatus* (GENTILE; TEIXEIRA; BERGALLO, 2012) e em fêmeas de *G. agilis*, enquanto os machos desta última espécie apresentaram redução da área de forrageio (RIBEIRO, 2011). O uso diferencial do espaço pode levar a uma assimetria na dieta dos indivíduos se o aninhamento das áreas de vida corresponderem à distribuição de recursos levando ao aninhamento da dieta, assim como observado para *G. microtarsus* (ARAÚJO *et al.*, 2010). Além disso, o uso diferencial do espaço nos estratos arbóreo e terrestre levou ao aninhamento na dieta de *G. agilis*, como resultado da sobreposição entre indivíduos mais terrícolas, cujos nichos mais estreitos representam um subconjunto de dieta de indivíduos que utilizam tanto o solo como estratos arbóreos, apresentando nichos mais amplos (CAMARGO *et al.*, 2019). Neste sentido, consideramos que um aumento na área de forrageio dos machos de *M. domestica* no período reprodutivo poderia permitir que estes encontrem recursos além daqueles encontrados por indivíduos não reprodutivos, possibilitando o aninhamento na dieta destes indivíduos.

A redução da sobreposição de dieta entre indivíduos da estação seca para a chuvosa está de acordo com os modelos de seleção de recursos de Preferências Compartilhadas e de Refúgio Competitivo (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005). Entre didelfídeos, populações de espécies filogeneticamente próximas, do gênero *Gracilinanus*, apresentaram diferenças ecológicas nos padrões de interações se adequando a dois modelos de seleção de recursos diferentes, a saber: *G. microtarsus*, modelo de Preferências Compartilhadas (ARAÚJO *et al.*, 2010) e *G. agilis*, modelo de Refúgio Competitivo (CAMARGO *et al.*, 2019). Além disso, os indivíduos de uma mesma espécie em diferentes populações de Lontras-marinhas (*Enhydra lutris nereis*), também apresentaram um padrão de interações individuais que se adequou a estes dois modelos (TIM TINKER *et al.*, 2012). Considerando que o nicho de uma população poder ser subdividido pelos indivíduos na forma de uma mistura entre quatro possíveis alternativas: i) nichos dispersos ao acaso, ii) nichos aninhados, iii) nichos com diferenças graduais, ou iv) nichos com diferenças discretas (formando grupos) (ARAÚJO *et al.*, 2010), esta mistura de indivíduos com diferentes nichos poderia refletir na seleção de recursos em populações reais.

Apesar de a baixa sobreposição observada para *M. domestica* ser uma característica do modelo de seleção por Refúgio Competitivo quando há pouca competição entre os indivíduos (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005) e de um aninhamento fraco ter sido relacionado a este modelo para a espécie *G. agilis* (CAMARGO *et al.*, 2019), em um cenário de maior competição seria esperado o surgimento de modularidade no Refúgio Competitivo (ARAÚJO *et al.*, 2008; CAMARGO *et al.*, 2019). Por outro lado, o aninhamento das redes observado na estação chuvosa se adequa ao modelo de seleção de recursos em que os indivíduos têm Preferências Compartilhadas, onde os indivíduos compartilham os recursos melhor classificados (*top ranked*) e se diferenciam na tendência de adicionar novos recursos fazendo isso em uma ordem previsível (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005), como foi observado para as espécies *G. microtarsus* e *D. albiventris* no bioma Cerrado (ARAÚJO *et al.*, 2010; CANTOR *et al.*, 2013). Neste contexto, apesar de o padrão de interações observado apresentar características condizentes com diferentes modelos de seleção propostos por Svanbäck; Bolnick (2005), concluímos que está mais adequado ao modelo de Preferências compartilhadas em detrimento do modelo de Refúgio Competitivo.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo, por se tratar de uma análise da variação em nível individual, agrega informações relevantes sobre o atual estado de conhecimento da dieta do marsupial *M. domestica*, indicando uma população heterogênea, composta por indivíduos generalistas e especialistas. Neste sentido, diferentes fatores podem estar relacionados às variações observadas em nosso estudo, dentre estes: i) a abundância de algumas ordens de artrópodes no Cerrado *Lato Sensu* e mais especificamente nos campos rupestres; ii) o comportamento aprendido e especializado em presas de mais fácil captura; iii) e a heterogeneidade das áreas de forrageio dos machos, com possíveis alterações devido ao período reprodutivo.

A rede de interações entre indivíduos de *M. domestica* e seus recursos sofreu influência de uma interação entre fatores sazonais e sexuais, com possível alteração do comportamento dos indivíduos machos no período reprodutivo, o que inclui a espécie entre os didelfídeos que respondem em nível individual às mudanças ambientais do Cerrado. O fraco aninhamento, a ausência de modularidade entre os indivíduos e a redução de sobreposição da estação seca para chuvosa, indicam um padrão de interações adequado ao modelo de seleção de recursos em que os indivíduos apresentam Preferências Compartilhadas.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA-NETO, Mário; GUIMARÃES, Paulo R. Jr; LOYOTA, Rafael D.; ULRICH, Werner. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, [S. l.], v. 117, n. March, p. 1227–1239, 2008. DOI: 10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x.
- ANDRADE, Paula Cristina Barros. **Partição De Recursos Entre Carnívoros Simpátricos (Didelphimorphia E Carnivora) Em Um Arroio De Mata Atlântica No Sul Do Brasil**. 2017. UNIVERSIDADE FEDERAL DOS VALES DO JEQUITINHONHA E MUCURI, Diamantina, MG, 2017. Disponível em: <http://acervo.ufvjm.edu.br/jspui/handle/1/1740>. Acesso em: 17 jan. 2020.
- ARAÚJO, Márcio S.; GUIMARÃES, Paulo R.; SVANBÄCK, Richard; PINHEIRO, Aluisio; GUIMARÃES, Paulo; REIS, Sérgio F. Dos; BOLNICK, Daniel I. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on Individual vs. Population diets. *Ecology*, [S. l.], v. 89, n. 7, p. 1981–1993, 2008. DOI: 10.1890/07-0630.1. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1890/07-0630.1>.
- ARAÚJO, Márcio S.; MARTINS, Eduardo G.; CRUZ, Leonardo D.; FERNANDES, Fernanda R.; LINHARES, A. X.; REIS, Sérgio F.; GUIMARÃES, Paulo R. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, [S. l.], v. 119, n. 1, p. 81–88, 2010. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17624.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0706.2009.17624.x>.
- BACHE, Stefan Milton; WICKHAM, Hadley. **magrittr: A Forward-Pipe Operator for R**, 2020. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=magrittr>.
- BASCOMPTE, J. Disentangling the Web of Life. *Science*, [S. l.], v. 325, n. 5939, p. 416–419, 2009. DOI: 10.1126/science.1170749. Disponível em: <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1170749>.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIAN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, [S. l.], v. 100, n. 16, p. 9383–9387, 2003. DOI: 10.1073/pnas.1633576100. Disponível em: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1633576100>.
- BERGALLO, Helena G.; CERQUEIRA, Rui. Reproduction and growth of the opossum *Monodelphis domestica* (Mammalia: Didelphidae) in northeastern Brazil. *Journal of Zoology*, [S. l.], v. 232, n. 4, p. 551–563, 1994. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1994.tb00003.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-7998.1994.tb00003.x>.
- BLÜTHGEN, Nico. Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, [S. l.], v. 11, n. 3, p. 185–195, 2010. DOI: 10.1016/j.baae.2010.01.001. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1439179110000125>.
- BLÜTHGEN, Nico; FRÜND, Jochen; VÁZQUEZ, Diego P.; MENZEL, Florian. WHAT DO INTERACTION NETWORK METRICS TELL US ABOUT SPECIALIZATION AND BIOLOGICAL TRAITS. *Ecology*, [S. l.], v. 89, n. 12, p. 3387–3399, 2008. DOI: 10.1890/07-2121.1. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1890/07-2121.1>.
- BOLNICK, Daniel I.; SVANBÄCK, Richard; FORDYCE, James A.; YANG, Louie H.; DAVIS, Jeremy M.; HULSEY, C. Darrin; FORISTER, Matthew L. The ecology of

individuals: Incidence and implications of individual specialization. **American Naturalist**, [S. l.], v. 161, n. 1, p. 1–28, 2003. DOI: 10.1086/343878.

BOLNICK, Daniel I.; YANG, Louie H.; FORDYCE, James A.; DAVIS, Jeremy M.; SVANBÄCK, Richard. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology**, [S. l.], v. 83, n. 10, p. 2936–2941, 2002. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[2936:MILRS]2.0.CO;2.

CÁCERES, N. C. **Os Marsupiais do Brasil. Biologia, Ecologia e Conservação**. 2ª edição ed. Campo Grande, MS.: Editora UFMS, 2012.

CÁCERES, N. C.; PREVEDELLO, J. A.; LORETTO, D. Uso do espaço por marsupiais: fatores influentes sobre área de vida, seleção de hábitat e movimentos. *In: Cáceres NC (Org.) Os marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Conservação*. Campo Grande: Editora UFMS, 2012. p. 327–345.

CAMARGO, N. F.; OLIVEIRA, H. F. M.; RIBEIRO, J. F.; CAMARGO, A. J. A.; VIEIRA, E. M. Availability of food resources and habitat structure shape the individual-resource network of a Neotropical marsupial. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 9, n. 7, p. 3946–3957, 2019. DOI: 10.1002/ece3.5024.

CAMARGO, N. F.; RIBEIRO, J. F.; CAMARGO, A. J. A.; VIEIRA, E. M. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. **Acta Theriologica**, [S. l.], v. 59, n. 1, p. 183–191, 2014. a. DOI: 10.1007/s13364-013-0152-y. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s13364-013-0152-y>.

CAMARGO, N. F.; RIBEIRO, J. F.; CAMARGO, A. J. A.; VIEIRA, E. M. Intra- and inter-individual variation show distinct trends as drivers of seasonal changes in the resource use of a neotropical marsupial. **Biological Journal of the Linnean Society**, [S. l.], v. 111, n. 4, p. 737–747, 2014. b. DOI: 10.1111/bij.12258. Disponível em: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/bij.12258>.

CAMARGO, Nicholas F.; REIS, Guilherme G.; CAMARGO, Anna Carla L.; NARDOTO, Gabriela B.; KNEITEL, Jamie M.; VIEIRA, Emerson M. Seasonal isotopic niche of a rodent: High between-individual variation but no changes in individual niche width during the rich-resource period. **Biotropica**, [S. l.], v. 53, n. 3, p. 966–975, 2021. DOI: 10.1111/btp.12921. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/btp.12921>.

CANTOR, M.; PIRES, M. M.; LONGO, G. O.; GUIMARÃES, P. R.; SETZ, E. Z. F. Individual variation in resource use by opossums leading to nested fruit consumption. **Oikos**, [S. l.], v. 122, n. 7, p. 1085–1093, 2013. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.00070.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0706.2012.00070.x>.

CARVALHO, R. F.; PASSOS, D. C.; LESSA, L. G. Diet variations in Short-tailed opossum *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia, Didelphidae) due to seasonal and intersexual factors. **Mastozoologia Neotropical**, [S. l.], v. 26, n. 2, p. 340–348, 2019. DOI: 10.31687/saremMN.19.26.2.0.14. Disponível em: https://www.sarem.org.ar/wp-content/uploads/2019/09/SAREM_MastNeotrop_26-2_Carvalho.pdf.

COSTA-PEREIRA, Raul; RUDOLF, Volker H. W.; SOUZA, Franco L.; ARAÚJO, Márcio S. Drivers of individual niche variation in coexisting species. **Journal of Animal Ecology**, [S. l.], v. 87, n. 5, p. 1452–1464, 2018. DOI: 10.1111/1365-2656.12879. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12879>.

DANIELS, Yasmine; HALPERN, Mimi; ZURI, Ido. Food preferences of captive gray short-

tailed opossums (*Monodelphis domestica*). **Lab Animal**, [S. l.], v. 34, n. 3, p. 39–41, 2005. DOI: 10.1038/labani0305-39.

DANON, Leon; DÍAZ-GUILERA, Albert; DUCH, Jordi; ARENAS, Alex. Comparing community structure identification. **Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment**, [S. l.], v. 2005, n. 09, p. 10, 2005. DOI: 10.1088/1742-5468/2005/09/P09008. Disponível em: <http://stacks.iop.org/1742-5468/2005/i=09/a=P09008?key=crossref.5420f964e99dd130e25dd14c3f1af547>.

DICKMAN, C. R.; HUANG, C. The Reliability of Fecal Analysis as a Method for Determining the Diet of Insectivorous Mammals. **Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 69, n. 1, p. 108–113, 1988. DOI: 10.2307/1381753. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/1381753%5Cnhttp://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>.

DIOGENES, G.; MARQUES, V.; DEL-CLARO, K. Sazonalidade, abundância e biomassa de insetos de solo em uma reserva de Cerrado. **Revista Brasileira de Zoociências**, [S. l.], v. 12, n. 2, p. 141–150, 2010.

DORMANN, Carsten; GRUBER, Bernd; FRÜND, Jochen. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. **R News**, [S. l.], v. 8, n. 2, p. 8–11, 2008.

GARDNER, A. L. **Mammals of South America: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats**. 1. ed. Chicago: University of Chicago Press, 2008. v. 1 Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.2980/019.016.0102>.

GENTILE, Rosana; TEIXEIRA, Bernardo R.; BERGALLO, Helena G. Dinâmica populacional de marsupiais brasileiros. In: CÁCERES, N. (org.). **N. Cáceres (Ed), Os marsupiais do Brasil. Biologia, Ecologia e Conservação**. 2ª edição ed. Campo Grande, MS.: Editora UFMS, 2012. p. 310–326.

GIULIETTI, A. M.; PIRANI, J. RUBENS. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: PROCEEDINGS OF A WORKSHOP ON NEOTROPICAL DISTRIBUTION PATTERNS. ACADEMIA BRASILEIRA DE CIÊNCIAS, RIO DE JANEIRO 1988, **Anais [...]**. [s.l.: s.n.] p. 39–69.

HAMMER, O.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, [S. l.], v. 4, n. 1, p. 9 pp, 2001.

JUNKER, Robert R.; LECHLEITNER, Martin H.; KUPPLER, Jonas; OHLER, Lisa-Maria. Interconnectedness of the Grinnellian and Eltonian Niche in Regional and Local Plant-Pollinator Communities. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 10, n. November, p. 1–11, 2019. DOI: 10.3389/fpls.2019.01371. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2019.01371/full>.

KORSCHGEN, L. J. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios. Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. **The Wildlife Society**, Washington, DC, p. p.119-134, 1987.

KUHNEN, Vanessa Villanova; ROMERO, Gustavo Quevedo; LINHARES, Arício Xavier; VIZENTIN-BUGONI, Jeferson; PORTO, Erica Aline Correa; SETZ, Eleonore Zulnara Freire. Diet overlap and spatial segregation between two neotropical marsupials revealed by multiple analytical approaches. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 12, n. 7, p. 1–16, 2017. DOI:

10.1371/journal.pone.0181188. Disponível em:
<https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0181188>.

LANDI, Pietro; MINOARIVELLO, Henintsoa O.; BRÄNNSTRÖM, Åke; HUI, Cang; DIECKMANN, Ulf. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. **Population Ecology**, [S. l.], v. 60, n. 4, p. 319–345, 2018. DOI: 10.1007/s10144-018-0628-3. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>.

LEINER, N. O.; DICKMAN, C. R.; SILVA, W. R. Multiscale habitat selection by slender opossums (*Marmosops* spp.) in the Atlantic forest of Brazil. **Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 91, n. 3, p. 561–565, 2010. DOI: 10.1644/09-mamm-a-328.1.

LEMO-COSTA, Paula; PIRES, Mathias M.; ARAÚJO, Márcio S.; DE AGUIAR, Marcus A. M.; GUIMARÃES, Paulo R. Network analyses support the role of prey preferences in shaping resource use patterns within five animal populations. **Oikos**, [S. l.], v. 125, n. 4, p. 492–501, 2016. DOI: 10.1111/oik.03006. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.03006>.

LEWINSOHN, Thomas M.; LOYOLA, Rafael D.; PRADO, Paulo Inácio. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. **Oecologia Brasiliensis**, [S. l.], v. 10, n. 01, p. 90–104, 2006. DOI: 10.4257/oeco.2006.1001.06. Disponível em: <https://revistas.ufrj.br/index.php/oa/article/view/5649>.

MACARTHUR, Robert H.; PIANKA, Eric R. On Optimal Use of a Patchy Environment. **The American Naturalist**, [S. l.], v. 100, n. 916, p. 603–609, 1966. DOI: 10.1086/282454.

MACRINI, Thomas E. *Monodelphis domestica*. **Mammalian Species**, [S. l.], v. 760, n. 760, p. 1–8, 2004. DOI: 10.1644/760. Disponível em: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/760%5Cnpapers3://publication/doi/10.1644/760>.

MARTINS, E. G.; ARAÚJO, Márcio Silva; BONATO, Vinícius; REIS, Sérgio Furtado Dos. Sex and Season Affect Individual-Level Diet Variation in the Neotropical Marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). **Biotropica**, [S. l.], v. 40, n. 1, p. 132–135, 2008. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2007.00319.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1744-7429.2007.00319.x>.

MCTI, MINISTÉRIO DA CIÊNCIA TECNOLOGIA E INOVAÇÃO. DIRETRIZ BRASILEIRA PARA O CUIDADO E A UTILIZAÇÃO DE ANIMAIS PARA FINS CIENTÍFICOS E DIDÁTICOS - DBCAMCTI, Brasília, DF, Brasil, 2013. p. 50. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/imre.12028/abstract>.

MITTELBAACH, Gary G.; MCGILL, Brian J. **Community Ecology**. 2. ed. Oxford: Oxford University Press, 2019. DOI: 10.1093/oso/9780198835851.001.0001. Disponível em: <https://oxford.universitypressscholarship.com/view/10.1093/oso/9780198835851.001.0001/oso-9780198835851>.

NEVES, S. de C. N.; ABREU, P. A. A.; FRAGA, L. M. S. Fisiografia. In: SILVA, AC; PEDREIRA, LCVSF; ABREU, AO (org.). **Serra do Espinhaço Meridional: paisagens e ambientes** (A. C. Silva, L. C. V. S. F. Pedreira & A. A. Abreu Eds.). Belo Horizonte: O Lutador, 2005. p. 47–58.

NEWMAN, M. E. J. Modularity and community structure in networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 103, n. 23, p. 8577–8582, 2006. DOI: 10.1073/pnas.0601602103. Disponível em: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0601602103>.

OKSANEN, Jari et al. **vegan: Community Ecology Package**, 2019. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=vegan>.

OLIVEIRA, Christian Nathan da Silva; CARVALHO, Rone Fernando; PACHECO, Marco Aurélio da Cunha Moreira; LESSA, Leonardo Guimarães. A new record of *Calassomys apicalis* (Rodentia, Cricetidae) in the Espinhaço Mountain Range, Brazil. **Revista Brasileira de Zoociências**, [S. l.], v. 18, n. 3, p. 45–50, 2017. DOI: 10.34019/2596-3325.2017.v18.24672. Disponível em: <https://periodicos.ufjf.br/index.php/zoociencias/article/view/24672>.

PASCUAL, Mercedes; DUNNE, Jennifer A. **Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs**. New York: Oxford University Press, 2006.

PENA, Simone Almeida; MENDES-OLIVEIRA, Ana Cristina. Effect of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) plantations on individual-level diet variation of *Hylaeamys megacephalus* (G. Fisher 1814) (Rodentia, Cricetidae) in eastern Amazon Forest. **Biota Neotropica**, [S. l.], v. 19, n. 2, 2019. DOI: 10.1590/1676-0611-bn-2018-0597. Disponível em: http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1676-06032019000200211&tlng=en.

PINHEIRO, F.; DINIZ, I. R.; COELHO, D.; BANDEIRA, M. P. S. Seasonal patter of insect abundance in the Brazilian cerrado. **Austral Ecology**, [S. l.], v. 27, p. 132–136, 2002. DOI: 10.1046/j.1442-9993.2002.01165.x.

PIRES, M. M.; GUIMARÃES, P. R.; ARAÚJO, M. S.; GIARETTA, A. A.; COSTA, J. C. L.; REIS, S. F. The nested assembly of individual-resource networks. **Journal of Animal Ecology**, [S. l.], v. 80, n. 4, p. 896–903, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x.

PIRES, M. M.; MARTINS, E. G.; ARAÚJO, M. S.; DOS REIS, S. F. Between-individual variation drives the seasonal dynamics in the trophic niche of a Neotropical marsupial. **Austral Ecology**, [S. l.], v. 38, n. 6, p. 664–671, 2013. DOI: 10.1111/aec.12011. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/aec.12011>.

R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing** Vienna, Austria, 2019. Disponível em: <https://www.r-project.org/>.

REJMÁNEK, M.; STARÝ, P. Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. **Nature**, [S. l.], v. 280, n. 5720, p. 311–313, 1979. DOI: 10.1038/280311a0. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/280311a0>.

RIBEIRO, J. F. **Avaliação do uso do espaço pelo marsupial *Gracilinanus agilis* em área de cerrado no Brasil central**. 2011. Universidade de Brasília, Brasília, 2011. Disponível em: <https://repositorio.unb.br/handle/10482/8845>.

RIBEIRO, J. F.; GUARALDO, A.; NARDOTO, G. B.; SANTORO, G.; VIEIRA, E. M. Habitat type and seasonality influence the isotopic trophic niche of small mammals in a neotropical savanna. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 30, n. May, p. 30–38, 2019. DOI: 10.4404/hystrix-00150-2018.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *In*: **Sano, SM; Almeida, SP & Ribeiro (Eds) JF Cerrado: ecologia e flora**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 1279p.

SANTORI, R. T.; LESSA, L. G.; ASTÚA DE MORAES, D. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. **Os marsupiais do Brasil. Biologia**,

- Ecologia e Conservação**, [S. l.], p. 383–404, 2012. Disponível em: http://www.academia.edu/download/33736107/Livro_Marsupiais_2012_revisado.pdf#page=385. Acesso em: 21 ago. 2018.
- SENA, Verônica Guedes; LESSA, Leonardo Guimarães. VARIAÇÃO SAZONAL NA DIETA DE *Trinomys albispinus* (RODENTIA, ECHIMYIDAE) EM UMA ÁREA DE CAMPOS RUPESTRES, NO SUDESTE DO BRASIL. **Oecologia Australis**, [S. l.], v. 24, n. 03, p. 635–643, 2020. DOI: 10.4257/oeco.2020.2403.08. Disponível em: <https://revistas.ufrj.br/index.php/oa/article/view/29660>.
- SIKES, Robert S. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. **Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 97, n. 3, p. 663–688, 2016. DOI: 10.1093/jmammal/gyw078. Disponível em: <https://academic.oup.com/jmammal/article-lookup/doi/10.1093/jmammal/gyw078>. Acesso em: 23 set. 2018.
- SILVEIRA, Fernando A. O. O. et al. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, [S. l.], v. 403, n. 1–2, p. 129–152, 2016. DOI: 10.1007/s11104-015-2637-8. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s11104-015-2637-8>.
- SMITH, P. GREY SHORT-TAILED OPOSSUM *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842). **FAUNA Paraguay Handbook of the Mammals of Paraguay**, [S. l.], n. 10, p. 1–15, 2008.
- SOUZA, JP; ÁVILA, LS; NASCIMENTO, KA; SANTOS, T.; MENDONÇA FILHO, CV. Levantamento da fauna visitante dos ninhos de cupim do Campus JK, UFVJM. In: UFVJM (org.). **Anais da VII SINTEGRA Semana da Integração Ensino, Pesquisa e Extensão**. Diamantina, MG: Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, 2019. p. 1310. Disponível em: <http://acervo.ufvjm.edu.br/jspui/handle/1/1979>.
- STEFAN, Valentin; KNIGHT, Tiffany Marie. **bootstrapnet: Bootstrap Network Metrics**, 2021. Disponível em: <https://valentinitnelav.github.io/bootstrapnet/>.
- STEPHENS, D. W.; KREBS, J. R. **Foraging Theory**. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 1986.
- SVANBÄCK, Richard; BOLNICK, Daniel I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: An optimal diet theory method. **Evolutionary Ecology Research**, [S. l.], v. 7, n. 7, p. 993–1012, 2005.
- TIM TINKER, M.; GUIMARÃES, Paulo R.; NOVAK, Mark; MARQUITTI, Flavia Maria Darcie; BODKIN, James L.; STAEDLER, Michelle; BENTALL, Gena; ESTES, James A. Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 15, n. 5, p. 475–483, 2012. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01760.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2012.01760.x>.
- TUR, Cristina; VIGALONDO, Beatriz; TRØJELSGAARD, Kristian; OLESEN, Jens M.; TRAVESET, Anna. Downscaling pollen-transport networks to the level of individuals. **Journal of Animal Ecology**, [S. l.], v. 83, n. 1, p. 306–317, 2014. DOI: 10.1111/1365-2656.12130. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12130>.
- TYLIANAKIS, Jason M.; MORRIS, Rebecca J. Ecological Networks Across Environmental Gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [S. l.], v. 48, n. 1, p. 25–48, 2017. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022821. Disponível em:

<http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022821>.

UCHÔAS, Elisabeth Gomes. **Uso de gramíneas nativas e a fauna do solo na restauração de campo rupestre quartzítico**. 2020. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, [S. l.], 2020. Disponível em: <http://acervo.ufvjm.edu.br/jspui/handle/1/2409>.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, Upper Saddle River, 2010.

APÊNDICE A. Código fonte das análises estatísticas

Linhas de código em linguagem R do procedimento de *bootstrap* para comparação dos índices de sobreposição de nicho entre duas redes:

```
# Análise sobreposição sexo estação separados -----
rede1 <- read.table(file = "Mono/machosSeca.txt", header=TRUE, row.names=1)
rede2 <- read.table(file = "Mono/femeasSeca.txt", header=TRUE, row.names=1)
rede3 <- read.table(file = "Mono/machosChuva.txt", header=TRUE, row.names=1)
rede4 <- read.table(file = "Mono/femeasChuva.txt", header=TRUE, row.names=1)
my_start = 5
my_step = 1
my_n_boot = 9999
lista = list(machos_seca = data.matrix(rede1), femeas_seca =
data.matrix(rede2), machos_chuva = data.matrix(rede3), femeas_chuva =
data.matrix(rede4))
df = lapply( lista, web_matrix_to_df)
bs_lista = boot_networklevel(
  lst = df,
  col_lower = "lower",
  col_higher = "higher",
  index = "niche overlap",
  level = "lower",
  start = my_start,
  step = my_step,
  n_boot = my_n_boot,
  n_cpu = 8,
  weighted = FALSE,
  dist = "jaccard")
niovgg <- gg_networklevel(bs_lista)
niovgg$niche.overlap.LL
```

Linhas de código em linguagem R da análise de significância das métricas de aninhamento e modularidade:

```
library(vegan)
library(bipartite)
redeEmp <- read.table(file="Mono/total32.txt", header = TRUE, row.names=1)
numRedesNulas = 1000
numRepeticoesModulos = 50
#Função que gera matriz de probabilidades -----
gerarMatrizProbabilidades <- function(redeEmpirica){
  linhas = nrow(redeEmpirica)
  colunas = ncol(redeEmpirica)
  probabilidades = matrix(nrow = linhas, ncol = colunas)
  for(i in 1:linhas){
    recursosConsumidos = sum(redeEmpirica[i,])
    for(j in 1:colunas){
      individuosConsumiram = sum(redeEmpirica[,j])
      probabilidades[i,j] = 0.5 * ( (recursosConsumidos / colunas) +
      (individuosConsumiram / linhas) )
    }
  }
  return (probabilidades)
}
```

```

#Função que gera matrizes nulas -----
gerarUmaRedeNula <- function(redeEmpirica, probabilidades){
  linhas = nrow(redeEmpirica)
  colunas = ncol(redeEmpirica)
  matrizNula = matrix(nrow = linhas, ncol = colunas)
  for(i in 1:linhas){
    for(j in 1:colunas){
      prob = c(probabilidades[i,j], (1-probabilidades[i,j]))
      matrizNula[i,j] = sample( x = c(1,0), size = 1, replace=FALSE, prob)
    }
  }
  return (matrizNula)
}

#Função que preenche array com Matrizes Nulas -----
gerarNRedesNulas <- function(redeEmpirica, numRedesNulas){
  linhas = nrow(redeEmpirica)
  colunas = ncol(redeEmpirica)
  redesNulas = array(dim = c(numRedesNulas, linhas, colunas))
  probabilidades = gerarMatrizProbabilidades(redeEmpirica)
  for(i in 1:numRedesNulas){
    redesNulas[i,,] = gerarUmaRedeNula(redeEmpirica, probabilidades)
  }
  return (redesNulas)
}
redesNulas = gerarNRedesNulas(redeEmp, numRedesNulas)

#Cálculo de aninhamento -----
nodf = nestednodf(redeEmp, order = TRUE, weighted = FALSE)
listaNODF = array();
for (i in 1:numRedesNulas) {
  nodfNulo = nestednodf(redesNulas[i,,], order = TRUE, weighted = FALSE)
  listaNODF[i] = nodfNulo$statistic['NODF']
}
mediaNODF = mean(listaNODF)
dPNODF = sd(listaNODF)
scoreNODF = (nodf$statistic['NODF'] - mediaNODF) / dPNODF
cat("(NODF =", nodf$statistic['NODF'], "; z=", scoreNODF, ")", "\n")

#Cálculo da Modularidade -----
moduloEmp = metaComputeModules(redeEmp, numRepeticoesModulos, method =
"Beckett")
plotModuleWeb(moduloEmp, plotModules = TRUE, weighted = FALSE, labsize =
0.5)
listMod = array();
for (i in 1:numRedesNulas) {
  modTemp = metaComputeModules(redesNulas[i,,], numRepeticoesModulos)
  listMod[i] = modTemp@likelihood
  cat("repetição:", i, "\n")
}
mediaMod = mean(listMod)
dPMod = sd(listMod)
ScoreMod = (moduloEmp@likelihood - mediaMod) / dPMod
cat("(Q =", moduloEmp@likelihood, "; z=", ScoreMod, ")", "\n")

```

Linhas de código em linguagem R do procedimento de *bootstrap* para a conectância, com a diminuição de indivíduos:

```

library(vegan)
library(bipartite)
matriz <- read.table(file = "Mono/secaT.txt", header = TRUE, row.names = 1)
repeticoes = 1000
conectance = as.numeric(networklevel(matriz, index = "connectance", level =
"both", weighted = FALSE))
nodf = as.numeric(networklevel(matriz, index = "NODF", level = "both",
weighted = FALSE))
modulo = metaComputeModules(matriz, 5)

#As metricas serão calculadas com amostras reduzidas nos seguintes
percentuais
percentuais = c(0.35, 0.45, 0.55, 0.65, 0.75, 0.85, 0.95)

conectancias = matrix(nr=length(percentuais), nc=repeticoes)
aninhamentos = matrix(nr=length(percentuais), nc=repeticoes)
modulos = matrix(nr=length(percentuais), nc=repeticoes)

#Para cada percentual vai gerar 1000 matrizes rarefeitas
for (i in 1:length(percentuais)){
  tam_subamostra = trunc(percentuais[i] * ncol(matriz))
  #Para cada matriz, faz o cálculo das métricas
  for (j in 1:repeticoes){
    mat_temp = sample(x = matriz, size = tam_subamostra, replace = FALSE)
    conectancias[i, j] = as.numeric(networklevel(mat_temp, index =
"connectance", level = "both", weighted = FALSE))
    aninhamentos[i, j] = as.numeric(networklevel(mat_temp, index = "NODF",
level = "both", weighted = FALSE))
    modulo = metaComputeModules(mat_temp, 5)
    modulos[i, j] = modulo@likelihood
  }
  print(i)
}

imprimirIntervalos <- function (metricas, metrica = 0, eixoX, xlim =
c(0,1), ylim = c(0,1), sub = "", xlab = " ", ylab = " "){
  y <- apply(metricas, 1, mean)
  y.sd = apply(metricas, 1, sd)
  y.limSup = y + 1.96 * y.sd
  y.limInf = y - 1.96 * y.sd
  plot(eixoX, y, xlim = xlim, ylim = ylim, xlab = xlab, ylab = ylab, pch =
16, cex=0.5, sub = sub)
  arrows(x0 = eixoX, y0 = y.limInf, x1 = eixoX, y1 = y.limSup, code = 3,
angle = 90, length = 0.025)
  arrows(x0 = 0, x1 = 1, y0 = metrica, code = 0)
  points(x = 1, y = metrica, pch = 16, cex = 0.5)
}

xlab = "Individuos (%)"
imprimirIntervalos(conectancias, conectance, percentuais, xlim = c(0.3,1),
xlab = xlab, ylab = "Conectância (C)")
imprimirIntervalos(aninhamentos, nodf, percentuais, xlim = c(0.3,1), ylim =
c(0,100), xlab = xlab, ylab = "Aninhamento (NODF)")
imprimirIntervalos(modulos, modulo@likelihood, percentuais, xlim =
c(0.3,1), xlab = xlab, ylab = "Modularidade (Q)")

```

Linhas de código em linguagem R do procedimento de *bootstrap* para a conectância, com a diminuição de interações:

```
library(bootstrapnet)
library(magrittr)
library(bipartite)
# Análise conectância por estação -----
redel <- read.table(file = "Mono/seca.txt", header = TRUE, row.names = 1)
rede2 <- read.table(file = "Mono/chuva.txt", header = TRUE, row.names = 1)
my_start = 5
my_step = 5
my_n_boot = 9999
lista = list(Seca = data.matrix(redel), Chuva = data.matrix(rede2))
df = lapply( lista, web_matrix_to_df)
bs_lista = boot_networklevel(
  lst = df,
  col_lower = "lower", # column name for plants
  col_higher = "higher", # column name for insects
  index = "connectance",
  level = "both", # for both levels (lower & higher)
  start = my_start,
  step = my_step,
  n_boot = my_n_boot,
  n_cpu = 8,
  weighted = FALSE)
niov_gg <- gg_networklevel(bs_lista)
niov_gg$connectance
```

APÊNDICE B. Redes bipartidas de interações individuais

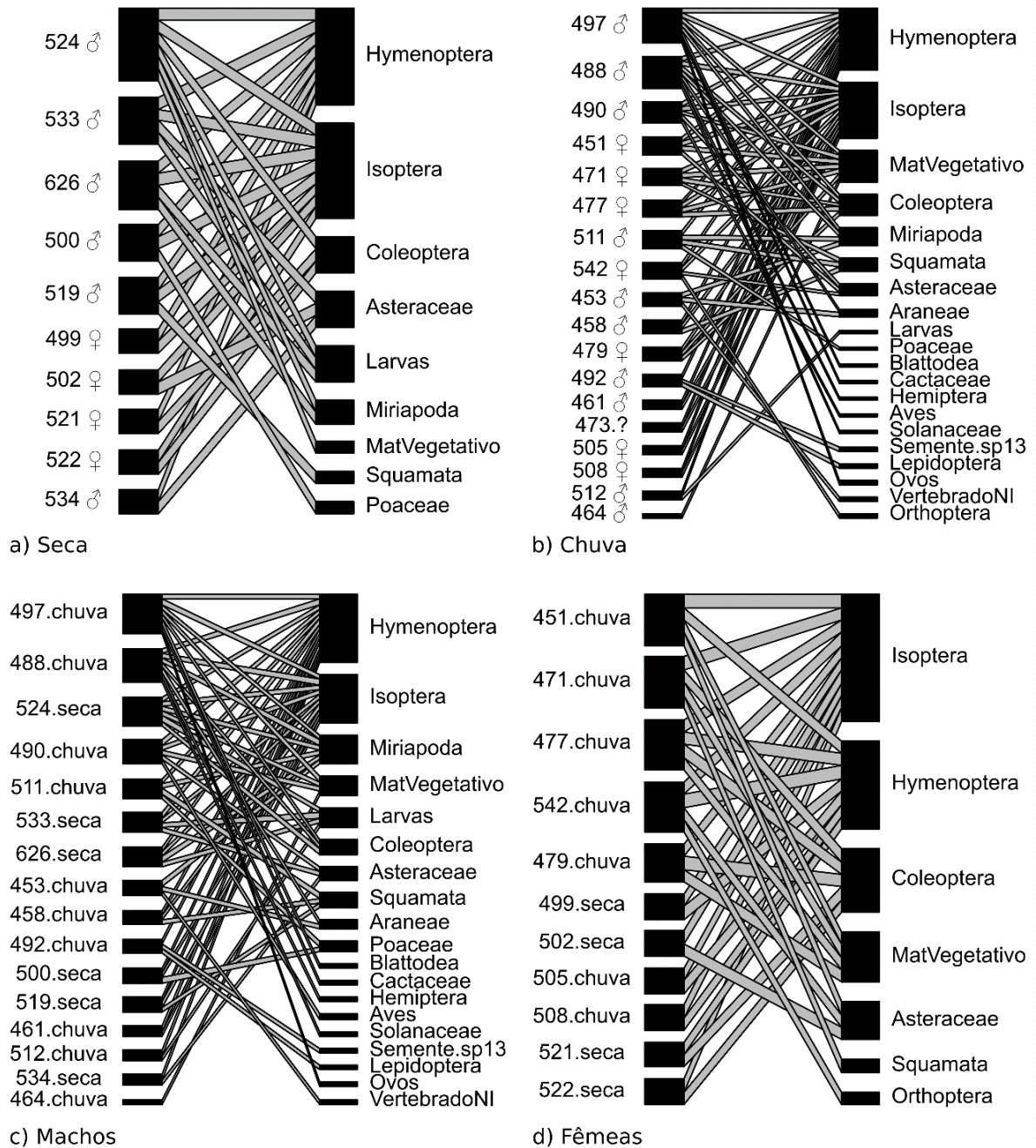


Figura 10. Redes bipartidas de interações não ponderadas entre indivíduos de *Monodelphis domestica* e recursos alimentares. As redes estão ordenadas em ordem decrescente do número de interações para os indivíduos e recursos. Em cada rede, a coluna da esquerda representa os indivíduos, a coluna da direita representa os recursos alimentares e as linhas representam as interações.