



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Graduação em Ciências Biológicas - Licenciatura

VITÓRIA BUZATTO TOLEDO

**RELAÇÃO ALOMÉTRICA ENTRE MASSA CORPORAL E MASSA DOS
TESTÍCULOS: UM ESTUDO SOBRE O INVESTIMENTO REPRODUTIVO EM
UMA POPULAÇÃO DE *Gracilinanus agilis* (Burmeister, 1854) (Didelphimorphia:
Didelphidae)**

UBERLÂNDIA - MG
2021



VITÓRIA BUZATTO TOLEDO

**RELAÇÃO ALOMÉTRICA ENTRE MASSA CORPORAL E MASSA DOS TESTÍCULOS:
UM ESTUDO SOBRE O INVESTIMENTO REPRODUTIVO EM UMA POPULAÇÃO DE
Gracilinanus agilis (Burmeister, 1854) (Didelphimorphia: Didelphidae)**

Monografia apresentada ao Instituto de Biologia (INBIO) da Universidade Federal de Uberlândia (UFU) como parte das exigências para a obtenção do título de Licenciada em Ciências Biológicas.

Área de Concentração: Ecologia

Orientadora: Prof^ª Dra. Natália Oliveira Leiner

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais Mara e Marcos que desde a infância me ensinaram o poder do conhecimento e investiram em minha educação para que eu pudesse chegar até a Universidade dos meus sonhos e finalizar minha graduação.

À minha avó Cleuza, à minha madrinha Patrícia, aos meus tios do coração Sônia e Décio, e à toda a minha família por todo incentivo e colaboração durante esses 5 anos em Uberlândia.

Agradeço a todos aqueles que foram meus professores e contribuíram em minha formação, principalmente aos que fizeram parte da família ETEC de Olímpia entre 2013 e 2015 e me motivaram a chegar até aqui. Em especial, à minha orientadora Prof^ª Dr^ª Natália Oliveira Leiner por ter me acolhido em seu laboratório e me auxiliado na construção deste trabalho e à Prof^ª Dr^ª Ariádine Almeida por ter sido mais que uma tutora.

Ao grupo PET/Biologia - UFU que esteve presente exercendo papel fundamental em meu crescimento pessoal e profissional durante grande parte da minha graduação e também à Atlética Acadêmica da Biologia e a Biônix Cheerleaders pelo aprendizado e por me despertarem o amor pela vida universitária que vou carregar para sempre.

Agradeço aos amigos que compartilharam comigo o lar e tantos momentos inesquecíveis: Letícia Penariol, Amanda Goulart e Tainan Rathlef. E também aqueles que se fizeram presentes durante os desafios e as vitórias desta jornada: Anaísa Villa, Bianca Letícia, Felipe Oliveira, Camila Gold, Isabella Castro, Jéssica Andrade, Pedro Augusto, Ysla Demétrio, Leonardo Borges, Luana Luz, Luís Henrique e Yann Agapito.

E por fim, a todos que de alguma forma contribuíram com minha formação e fizeram parte da minha vida durante este ciclo.

*"Só se pode alcançar um grande êxito quando
nos mantemos fiéis a nós mesmos."*

Friedrich Nietzsche

RESUMO

A alometria se refere ao crescimento relativo de uma parte do corpo em relação às demais que compõem o corpo do organismo e pode ser positiva quando os indivíduos maiores têm estruturas maiores ou negativa quando a estrutura estudada diminui à medida que aumenta o tamanho dos indivíduos. O estudo da alometria visa descrever tais relações, entender os mecanismos e processos que as geram e seus impactos sobre a ecologia e evolução dos organismos. Dentro desse contexto, foi testada a hipótese de que há alometria positiva entre tamanho dos testículos e massa corporal entre machos de *Gracilinanus agilis*, uma espécie semélpara que habita o bioma Cerrado. Com base no curto tempore vida desta espécie e na intensa competição esperada pelo acesso às fêmeas durante um evento de reprodução curto, sincronizado e único, era esperado encontrar uma alometria positiva entre a massa testicular e a massa corporal entre os machos de *G. agilis*, para que indivíduos maiores apresentem maior investimento na massa testicular. Além disso, foi presumido que os coeficientes alométricos teriam variação entre os estágios reprodutivos, com maior coeficiente alométrico durante o período reprodutivo, seguido da diminuição desses coeficientes nos períodos pós-acasalamento. Amostramos os indivíduos de *G. agilis* na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia; MG) entre janeiro de 2011 e janeiro de 2020. Os indivíduos foram amostrados mensalmente em um estudo de captura-marcação-recaptura com auxílio de armadilha do tipo Sherman dispostas em grade. Para avaliar a relação alométrica entre as variáveis, apenas indivíduos adultos e reprodutivos tiveram sua massa corporal e massa testicular estimada. Os resultados obtidos mostraram uma relação alométrica negativa em todas as regressões realizadas (OLS, RMA e SMA), corroborando a hipótese de que há alometria entre as variáveis, mas refutando a hipótese que previa a alometria positiva entre as variáveis. Também encontramos coeficiente alométrico positivo durante a fase de cópula, mas negativo durante as fases seguintes, seguindo o padrão esperado de decaimento no coeficiente ao longo do período reprodutivo. Tais resultados estão fortemente relacionados com o alto investimento reprodutivo e a competição espermática entre os machos, devido a estratégia reprodutiva semélpara presente na espécie. Sendo assim, machos menores terão aumento de massa testicular como forma de compensação ao tamanho.

PALAVRAS-CHAVE: Alometria. Semelparidade. *Gracilinanus agilis*. Massa testicular. Massa corporal

ABSTRACT

Allometry refers to the relative growth of a part of the body as a function of the size of the organism and can be positive when larger individuals have larger structures or negative when the studied structure is disproportionately larger in smaller individuals. The study of allometry aims to describe such relationships, understand the mechanisms and processes that generate them, and their impact on the ecology and evolution of organisms. Within this context we aimed to test the occurrence of an allometric relationship between body mass and testis mass in *Gracilinanus agilis*, a semelparous species inhabiting the Cerrado biome. Based on the short lifetime of this species and the expected intense competition for access to females during a short, synchronized and unique breeding event, we expected to find a positive allometry between testes mass and body mass among males of *G. agilis*, so that larger individuals present greater investment in testes mass. Thus, we presumed a variation in

2) allometric coefficients between reproductive stages, with larger allometric coefficient during the breeding period and a decrease in these numbers during post-mating periods. We sampled *G. agilis* individuals at the Panga Ecological Station (Uberlândia; MG) between January 2011 and January 2020. Individuals were sampled monthly in a capture-mark-recapture study using Sherman traps arranged in a grid. To evaluate the allometric relationship between variables, only adult and reproductive individuals had their body mass and testis mass estimated. Our results showed a negative allometric relationship in all regressions performed (OLS, RMA, and SMA), corroborating the hypothesis that there is allometry between the variables, but refuting the hypothesis that predicted positive allometry between the variables. We also found a positive allometric coefficient during the copulation phase, but negative during the following phases, following the expected pattern of decay in the coefficient throughout the reproductive period. Such results are strongly related to the high reproductive investment and sperm competition between males, due to a semelparous reproductive strategy. Therefore, smaller males will have an increase in testis mass to compensate their size.

KEY-WORDS: Allometry. Semelparity. *Gracilinanus agilis*. Testis Mass. Body mass.

SUMÁRIO

1. Introdução	1
1.1. Estudo e histórico do conceito de alometria	1
1.2. Alometria e investimento reprodutivo	2
1.3. Sistema de estudo	4
2. Objetivos	6
3. Metodologia	7
3.1. Área de estudo	7
3.2. Coleta de dados	8
3.3. Análise estatística	9
4. Resultados	11
5. Discussão	14
6. Conclusão	18
Referências	19

1. INTRODUÇÃO

1.1. Estudo e histórico do conceito de alometria

A história do conceito de alometria se inicia a partir do estudo sobre crescimento relativo corporal feito no século XIX por Frederic Cuvie (GAYON, 2000), que observou como o tamanho do corpo de mamíferos estava intimamente relacionado com o tamanho relativo de seus cérebros. Posteriormente, em um estudo sobre as características sexuais em galos, Pézard (1918) observou que o tamanho da crista não seguia o mesmo padrão de crescimento do tamanho do corpo das aves, ao passo que o tamanho das esporas sim. Com base nesses resultados, Pézard (1918) propôs que o crescimento de estruturas morfológicas que segue o desenvolvimento geral do organismo pode ser denominado crescimento isogônico, e o crescimento desproporcional ou condicionado pode ser denominado crescimento heterogônico. Diversos outros estudos encontraram padrões de crescimento heterogônico, produzindo nomenclaturas distintas para descrever o fenômeno (GAYON, 2000), até o trabalho seminal de Huxley & Tessier (1936).

Huxley & Teissier (1936) cunharam o termo alometria para descrever o crescimento de uma parte do corpo relativo ao tamanho do organismo, enquanto estudavam o tamanho exagerado das quelas dos machos do caranguejo *Uca pugnax*. Dessa maneira, a alometria envolve o entendimento de como o tamanho e a forma de características morfológicas das espécies se alteram com o tamanho corporal. Ao analisar as duas variáveis em uma escala logarítmica, Huxley & Teissier (1936) observaram que a reta seguiu um padrão linear com inclinação maior do que 1, sugerindo que, para qualquer aumento no tamanho do corpo dos caranguejos durante o desenvolvimento, havia um crescimento desproporcional no tamanho da quela. Dessa forma, foi criada a fórmula algébrica da lei da alometria simples, que é expressa por $y = ax + b$, onde Y é a estrutura morfológica do organismo, X o tamanho total do corpo, b e α são constantes (HUXLEY; TEISSIER, 1936 a,b). O ponto de cruzamento da linha com o eixo Y é determinado por $\log b$ e através de α verificamos a inclinação da reta, que é chamada de coeficiente alométrico (HUXLEY; TEISSIER, 1936 a,b).

A forma da relação alométrica pode ser interpretada de acordo com o coeficiente alométrico da relação entre as variáveis em estudo. Como a alometria, literalmente, significa o crescimento desproporcional de uma estrutura em relação ao crescimento do

corpo, ela pode ser considerada positiva ou negativa. Quando a inclinação da reta é inferior a 1 (alometria negativa), a estrutura estudada é desproporcionalmente maior em indivíduos menores do que em maiores. Já quando a inclinação obtida apresenta inclinação maior que 1 (alometria positiva), os indivíduos maiores têm estruturas maiores em comparação aos de menor tamanho (EBERHARD et al., 2018). Por fim, há casos especiais de alometria em que a inclinação da reta de regressão apresenta coeficiente igual a 1 (isometria), onde a estrutura estudada e o tamanho do corpo crescem de maneira proporcional em indivíduos grandes e pequenos (EBERHARD et al., 2018).

Atualmente, o conceito de alometria se expandiu e passou a tratar das relações biológicas de escala entre caracteres morfológicos, fisiológicos e ecológicos dos organismos. O estudo da alometria visa descrever tais relações, entender os mecanismos e processos que as geram e seu impacto sobre a ecologia e evolução dos organismos (SHINGLETON, 2010). Dentro desse contexto, a alometria pode ser estudada por 3 caminhos distintos: (1) Alometria ontogenética (ou de crescimento), que estuda o crescimento relativo entre os indivíduos, de acordo com a trajetória de desenvolvimento ontogenético dentro de uma espécie; (2) Alometria evolutiva, que preocupa-se com a covariação de características entre organismos (do mesmo estágio ontogenético) de linhagens evolutivas diversas que compartilham um ancestral comum, e (3) Alometria estática (ou de tamanho), que se refere a padrões de variação e covariação de características entre indivíduos de uma mesma população em um mesmo estágio ontogenético (GOULD, 1966; KLINGENBERG; ZIMMERMANN, 1992).

12. Alometria e investimento reprodutivo em mamíferos

Um dos campos muito estudados na alometria estática é o padrão de crescimento de características sexuais secundárias, como testículos, em função do tamanho do corpo, uma vez que a forma da alometria entre essas duas variáveis está diretamente associada ao investimento reprodutivo, sistemas de acasalamento e estratégias reprodutivas dos indivíduos de uma população (EBERHARD et al., 2018). Quando o tamanho da estrutura funciona como uma pista da qualidade e das chances daquele indivíduo vencer a competição contra outros indivíduos, a alometria positiva tende a ser observada (RAMM, 2007).

Uma das forças seletivas importantes que atua na evolução das características sexuais secundárias é a intensidade da competição entre os indivíduos de um sexo por parceiros do sexo oposto. Quanto maior essa intensidade competitiva, maior é a tendência de haver gasto energético com aperfeiçoamento de características sexuais secundárias. De maneira geral, os

machos competem pelo acesso às fêmeas, sendo que tal competição pode ser pré-copulatória ou pós-copulatória (competição espermática ou escolha críptica da fêmea). A competição espermática ocorre quando as fêmeas copulam com mais de um macho (sistemas poliândricos e promíscuos), enquanto os mecanismos pré-copulatórios são mais frequentes em espécies poligínicas, ou seja, espécies em que os machos acasalam com várias fêmeas, enquanto as fêmeas apenas acasalam com um único macho (GOMENDIO; HARCOURT; ROLDAN, 1998). Dessa maneira, as estruturas sexuais são menores em espécies poligínicas e monogâmicas, porque a competição entre machos é menos intensa do que em outros sistemas de acasalamento. Tais estruturas são maiores e apresentam maior amplitude de tamanho em espécies promíscuas, onde há elevada competição espermática (KENAGY; TROMBULAK, 1986; ARNQVIST, 1998; SOULSBURY; KERVINEN; LEBIGRE, 2014).

A ocorrência de competição espermática favorece um maior investimento na produção de uma quantidade ou um maior tamanho de espermatozoides (PARKER, 1970; HARCOURT, 1981). Dessa maneira, em espécies poliândricas ou promíscuas, a seleção sexual pós-copulatória resulta em alometria positiva entre estruturas reprodutivas e o tamanho do corpo (MILLER; BURTON, 2001; BONDURIANSKY; DAY, 2003; HAYES et al., 2019). Por outro lado, muitos estudos demonstraram a ocorrência de alometria negativa entre estruturas sexuais e a massa corporal em espécies de mamíferos poligínicos (BIDAU; MEDINA, 2013). Nesses casos, machos menores parecem investir mais em tecido reprodutivo, na tentativa de conseguir aumentar o sucesso de fertilização durante a competição espermática, especialmente porque machos de maior massa corporal tem mais chances de copular com fêmeas (SCHULTE-HOSTEDDE; MILLAR, 2004; BIDAU; MARTI; CASTILLO, 2013). Essas evidências sugerem fortemente que a força da competição espermática e o sistema de acasalamento influenciam o investimento reprodutivo dos indivíduos de uma população e determinam a forma da relação alométrica.

13. Sistema de estudo em marsupiais

Entre os mamíferos, estruturas como pênis, báculos e testículos apresentam grande diversidade de morfologia e tamanho, que refletem a intensidade da competição entre machos e o sistema de acasalamento vigente (FERGUSON; LARIVIÉRE, 2004; MACLEOD; MACLEOD, 2009). Entretanto, ainda há poucos estudos lidando com a alometria intraespecífica no tamanho dos testículos entre os membros desse grupo.

Os marsupiais apresentam uma ampla variedade de sistemas de acasalamento, variando entre espécies poliândricas, poligínicas e promíscuas, e estratégias reprodutivas,

variando entre espécies iteróparas e semélparas (CROFT; EISENBERG, 2006; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2006). Além disso, a variação de massa corporal também é extensa, com espécies de pequeno (8 a 45g) e grande tamanho corporal (até 85kg). Essa variação e a relação entre o tamanho dos testículos e o sucesso reprodutivo (KRAAIJEVELD; KRAAIJEVELD-SMIT; ADCOCK, 2003) fazem desse grupo um modelo interessante para o estudo das relações alométricas entre estruturas reprodutivas e tamanho do corpo, tanto ao nível interespecífico quanto intraespecífico. Nesse sentido, estes estudos podem auxiliar a entender a evolução da forma e da morfologia de estruturas reprodutivas, como os testículos, assim como as forças seletivas que determinam o investimento em tais estruturas.

Até o momento, estudos com diversas espécies de marsupiais demonstraram investimento desproporcional em testículo de acordo com tamanho do corpo em espécies onde há múltiplas cópulas entre os indivíduos quando comparadas com espécies monogâmicas de mamíferos (ROSA; NEVISON; DIXSON, 1997; TAGGART et al., 2003). Mais além, pesquisas com diferentes grupos de mamíferos, incluindo marsupiais, indicam que, além do sistema de acasalamento vigente, a sincronia e a curta duração da atividade reprodutiva também podem influenciar a intensidade da competição entre os machos, acentuando o investimento reprodutivo (KENAGY; TROMBULAK, 1986; IOSSA et al., 2008). É o caso das espécies com estratégia reprodutiva semélpara, onde a atividade reprodutiva é restrita e sincronizada a um determinado período, de maneira que a seleção favorece um alto investimento reprodutivo em características sexuais secundárias, a fim de garantir acesso às fêmeas em detrimento de sobrevivência futura (FISHER et al., 2013). Em mamíferos, essa estratégia é encontrada nos marsupiais, em diversos gêneros de duas famílias com parentesco distante: Dasyuridae, que habita a Australásia, e Didelphidae, que vive nas Américas (COCKBURN, 1997). Em ambas as famílias, a estratégia é caracterizada pela elevada mortalidade dos machos após o período de cópula, que é mais curto entre as espécies semélparas de Dasyuridae, enquanto as fêmeas podem eventualmente participar de um segundo evento, porém, com menor sucesso (BRADLEY, 2003; COCKBURN, 1997). Já entre as espécies semélparas de Didelphidae, tanto fêmeas quanto machos participam de apenas um evento reprodutivo (LOPES; LEINER, 2015).

Dentro desse contexto, esse estudo visa avaliar a ocorrência e a forma de relação alométrica entre a massa corporal e a massa dos testículos de indivíduos de *Gracilinanus agilis* Burmeister. Essa espécie é um pequeno marsupial de hábitos arbóreos e noturnos, que é encontrado em áreas de Cerrado no sudeste brasileiro (VIEIRA, 2006). Os indivíduos

pesam em média de 20 a 45 g, fêmeas e machos respectivamente, quando adultos e apresentam dimorfismo sexual de tamanho, sendo os machos maiores que as fêmeas (LOPES, 2014). São considerados insetívoros-onívoros e se alimentam frequentemente de insetos, mas frutos e flores também fazem parte da sua dieta, principalmente na estação seca (SANTORI; LESSA; MORAES, 2012; CAMARGO et al., 2013). As fêmeas apresentam comportamento territorial no período reprodutivo (LOPES, 2014, SHIBUYA; MELO; CÁCERES, 2018), não havendo sobreposição nas áreas de movimento entre elas, ao passo que os machos se sobrepõem a área de várias fêmeas, caracterizando um sistema com machos copulando múltiplas vezes (SHIBUYA; MELO; CÁCERES, 2018).

A reprodução é geralmente sincronizada dentro das populações, se iniciando no final de julho (ARAGONA; MARINHO-FILHO, 2009). Entre agosto e setembro, as fêmeas apresentam os primeiros sinais de gravidez e lactação, e os filhotes recém-desmamados são capturados pela primeira vez em novembro (LOPES; LEINER 2015). Entre outubro e dezembro, período após as cópulas que parecem ocorrer principalmente entre julho e agosto, os machos apresentam sinais de debilidade física e desaparecem da população. Já as fêmeas sobrevivem até o total desmame dos seus filhotes. Esse mesmo padrão se repete anualmente, indicando que cada indivíduo participa de apenas um evento reprodutivo, caracterizando uma reprodução semélpara (LOPES; LEINER, 2015).

2. OBJETIVOS

O presente trabalho visa testar a hipótese de que há alometria positiva entre a massa dos testículos e a massa corporal entre machos de *Gracilinanus agilis*, em virtude da presença de uma estratégia semélpara que deve acentuar a competição entre os machos e favorecer um maior investimento reprodutivo. Além disso, baseado em um sistema de acasalamento em que cada fêmea copula com mais de um macho, como encontrado nas espécies semélparas de Dasyuridae e em outros didelfídeos (SHIMMIN; TAGGART.; TEMPLE-SMITH, 2000; HAYES et al., 2019), assumimos o mesmo sistema de acasalamento para *G. agilis*. Dessa maneira, esse sistema deveria favorecer um maior investimento em massa de testículos entre os machos maiores, de forma a garantir um maior sucesso reprodutivo comparado aos machos menores. Testaremos a existência de alometria entre a massa dos testículos e a massa corporal de machos de *Gracilinanus agilis*, devido a estratégia reprodutiva semélpara que acentua a competição de machos por fêmeas, e a variação do coeficiente da relação alométrica ao longo do tempo de vida dos indivíduos. Têm-se então as seguintes hipóteses:

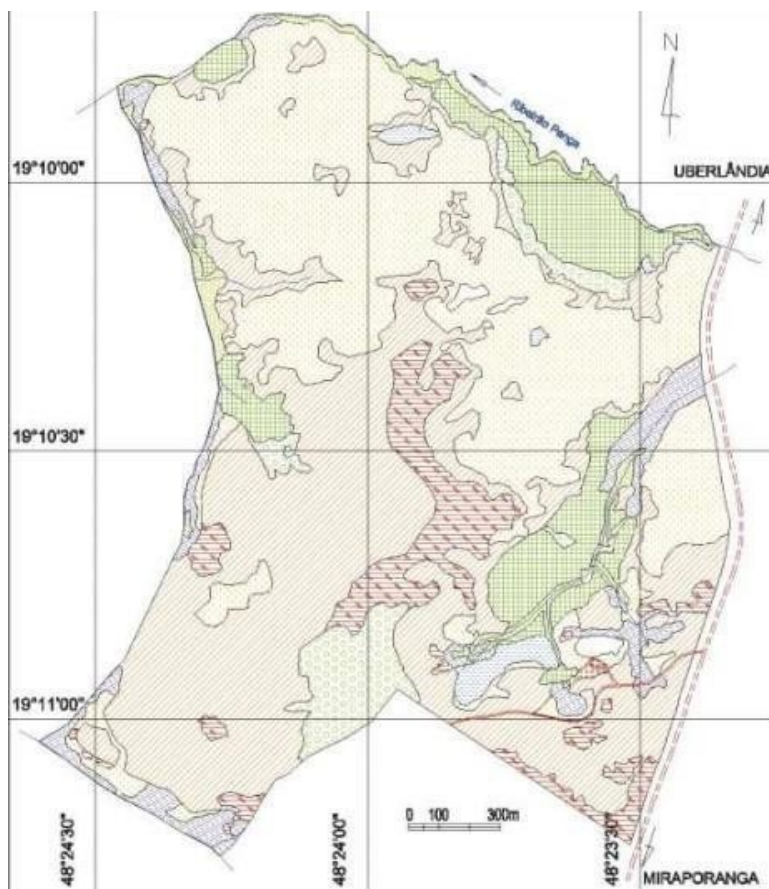
- I) Machos maiores investem mais energia no crescimento dos testículos do que os menores; e
- II) O investimento diminui após o período reprodutivo.

3. METODOLOGIA

3.1. Área de estudo

O trabalho foi realizado utilizando dados coletados na Estação Ecológica do Panga (EEP) ($19^{\circ}10'S$, $48^{\circ}23'W$), localizada a 30km ao sul do centro da cidade de Uberlândia, Minas Gerais. A estação possui 403,85 hectares de extensão, e é uma área constituída por diversos tipos de vegetação do bioma Cerrado (CARDOSO et al., 2009) (Figura 1). Na região, existem duas estações do ano bem definidas: verão chuvoso (outubro a março) e inverno seco (abril a setembro) com clima subtropical (CARDOSO et al., 2009). A área de estudo na EEP é caracterizada como cerrado *sensu stricto* (RIBEIRO; WALTER, 1998) e se encontra em bom grau de preservação (HARIDASAN; MORENO; SCHIAVINI, 2008), contendo árvores baixas, tortuosas e ramificadas (CARDOSO et al., 2009). A reserva não possui um programa de incêndios prescritos, mas ocasionalmente ocorrem incêndios devido às atividades humanas no entorno (VASCONCELOS et al., 2009).

Cobertura Vegetal no Panga





(CARDOSO et al., 2009)

FIGURA 1. Mapa da cobertura vegetal da Estação Ecológica do Panga em Uberlândia, MG, Brasil.

3.2. Coleta de dados

Os dados utilizados foram obtidos de campanhas de captura, marcação e recaptura que ocorreram mensalmente entre janeiro de 2011 e janeiro de 2020, totalizando 9 anos de estudo. As campanhas tiveram duração de quatro noites consecutivas e os indivíduos foram capturados utilizando armadilhas do tipo Sherman de dois tamanhos (12x10x37,5cm e 9x8x23,5cm), dispostas em uma grade de capturas. A grade de capturas conta com cinco transectos equidistantes 20 m um do outro, sendo que, em cada um dos transectos, foram definidas oito estações de captura equidistantes também por 20 m. Em cada uma das estações, foram colocadas duas armadilhas, a maior no solo e a menor fixada no sub-bosque (altura entre 1 ou 2 m) (Figura 2). Para atrair os animais, foi inserida em cada uma das armadilhas uma pequena quantidade de isca composta de paçoca, banana, aveia e bacon.

Nas manhãs seguintes de cada captura, todos os animais capturados foram pesados com auxílio de dinamômetro em campo e marcados com brinco numerados de latão para individualização. Foram registradas informações sobre sexo, condição reprodutiva e idade. Em relação à condição reprodutiva, as fêmeas foram consideradas sexualmente maduras quando apresentavam tetas inchadas (lactante), cloaca aberta e presença de filhotes agarrados ao corpo.

Os machos foram considerados sexualmente maduros quando os testículos apresentavam coloração azulada e aumento de volume. O volume dos testículos (em cm³) foi estimado através da fórmula $(\pi * L * W^2) / 6$, onde L é o comprimento e W a largura dos testículos medidos com auxílio de paquímetro (SCHWABB, 2000). Posteriormente, esses dados foram utilizados para calcular a massa dos testículos (em gramas), através da fórmula: 2*volume testículo*1.1 (SCHWABB, 2000). Para registrar as informações acerca da idade, os indivíduos foram classificados em classes etárias de acordo com a dentição, observando a

presença dos molares superiores funcionais e dentição completa para jovens e adultos sexualmente ativos (MACEDO et al., 2006).



Armadilhas Sherman Utilizadas na Captura
(Adaptada de: LOPES, 2014)

FIGURA 2. Armadilhas de captura tipo Sherman fixada na árvore (esquerda) e no solo (direita) na Estação Ecológica do Panga em Uberlândia, MG, Brasil

3.3. Análise estatística

Para avaliar a relação alométrica entre a massa dos testículos e a massa corporal, foram utilizados apenas dados de machos capturados entre junho e dezembro de cada um dos anos. Os juvenis foram excluídos das análises. Para evitar a pseudoreplicação, dado que alguns indivíduos foram capturados mais de uma vez durante o estudo, no caso de medidas repetidas utilizamos valores médios (que representam os meses de agosto e setembro) de massa corporal e massa dos testículos nas análises. Sendo assim, cada indivíduo contribuiu com apenas um valor para cada variável estudada.

Como proposto por MacLeod (2010), a análise da forma e topologia da relação alométrica entre uma estrutura e a massa corporal pode ser mais facilmente interpretada através do uso de dados em formato de proporção na variável dependente. Nesse caso, a relação pode ser positiva ou negativa. Esse método é considerado apropriado para casos em que a questão envolve o entendimento de como o investimento em uma estrutura particular varia com o tamanho do corpo (MACLEOD 2010), como é o caso de muitos estudos avaliando a relação entre a massa de testículos e a massa corporal (MACLEOD; MACLEOD, 2009). Dentro desse contexto, os dados de massa de testículo de *Gracilinanus agilis* foram convertidos para uma proporção da massa corporal de cada indivíduo, e posteriormente tanto a proporção da massa de testículos quanto a massa corporal foram

logaritmizados, para assegurar a normalidade dos resíduos e das variáveis (MACLEOD, 2010). A relação alométrica entre as variáveis foi testada através de regressões lineares do tipo I e tipo II (OLS, SMA e RMA), com o uso do pacote “lmodel2” no programa R.

Para testar se o coeficiente da relação alométrica é constante ao longo da reprodução ou se a relação alométrica se modifica em função de alterações no investimento reprodutivo que ocorrem entre as diferentes fases da reprodução. Como os machos apresentaram sinais de debilitação física após as cópulas e alta mortalidade entre outubro e dezembro, dividimos os machos em 3 fases reprodutivas: cópula (junho e julho), pós-cópula (agosto e setembro) e mortalidade (outubro, novembro e dezembro). Utilizando os dados de logaritmo de massa corporal e logaritmo de proporção de massa dos testículos dos indivíduos categorizados em grupos, testamos se o coeficiente das retas de regressão do tipo II são iguais entre os grupos através do pacote “SMATR” no programa R (WARTON et al., 2006). As premissas de distribuição normal dos resíduos e variância semelhante entre os grupos foram avaliadas durante as análises.

4. RESULTADOS

Ao longo de todo o estudo, foram capturados 175 machos reprodutivos com peso acima de 18 g. Observamos uma relação entre as variáveis (Tabela 1, Figura 3), indicando que o investimento em massa testicular em machos de *Gracilinanus agilis* segue uma relação alométrica sutil (veja o valor de R^2 na Tabela 1). O coeficiente da relação alométrica foi negativo em todas as regressões realizadas, apesar da variação nos valores de inclinações das retas (Tabela 1, Figura 3). O coeficiente da relação na regressão RMA foi mais inclinado, enquanto os valores das inclinações das retas das regressões OLS e SMA foram mais próximos (Tabela 1).

Para testar a variação do coeficiente alométrico ao longo da vida dos marsupiais estudados, comparamos a inclinação das retas de regressão ao longo das três fases do período reprodutivo de *G. agilis*, no caso período das cópulas, período pós-cópula e período em que se inicia a elevada mortalidade dos machos. Verificamos uma diferença nas inclinações da reta entre as fases reprodutivas, com uma inclinação positiva entre logaritmo da massa corporal e logaritmo do investimento em massa testicular em machos de *G. agilis* durante a fase de cópulas (Figura 4a) e uma inclinação negativa entre as mesmas variáveis durante as fases seguintes (pós-cópula e mortalidade) (Figura 4b e 4c). Tal resultado dá suporte à previsão da hipótese 2.

Tipo de Regressão	R ²	Inclinação da Reta	Intercepto	P
OLS	0,15	-0,696562	2,612	0.000999001
SMA	0,15	-0,6036287	4,807	< 0,0001
RMA	0,15	-1,2078200	13,796	0,000999001

Tabela 1. Alometria entre log proporção da massa de testículos e log massa corporal em *Gracilinanus agilis* na Estação Ecológica do Panga entre julho de 2011 e dezembro de 2019. Os valores de inclinação e intercepto da reta podem ser comparados entre os diferentes tipos de regressão utilizados (OLS, RMA e SMA).

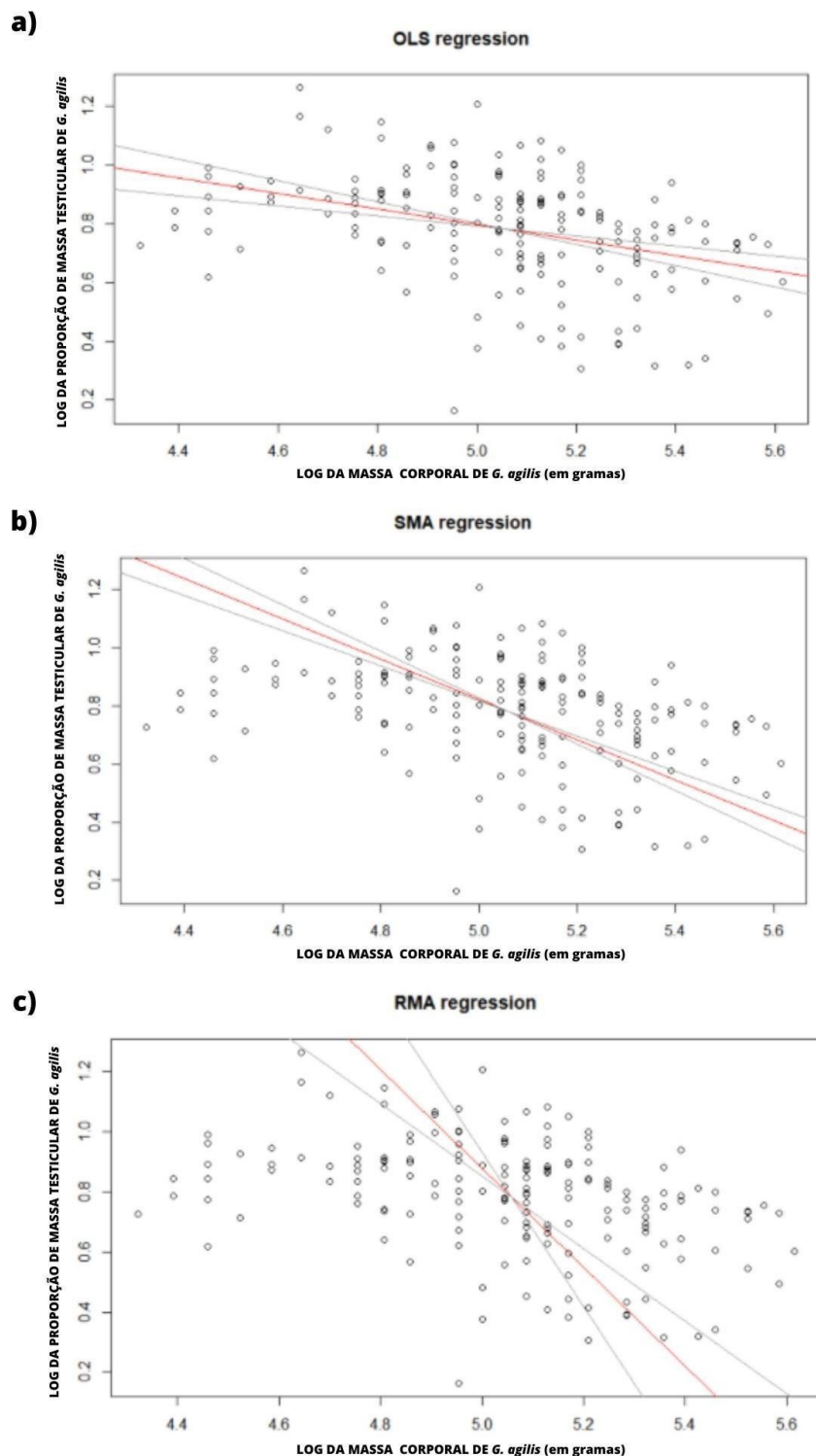


Figura 3. Relações alométricas entre log da proporção da massa testicular e log da massa corporal em *Gracilinanus agilis* entre julho de 2011 e dezembro de 2019, utilizando a) regressão do tipo OLS, b) regressão do tipo SMA e c) regressão do tipo RMA. A linha vermelha representa a reta de regressão, enquanto as linhas cinzas representam o intervalo de 95% de confiança em a, b e c.

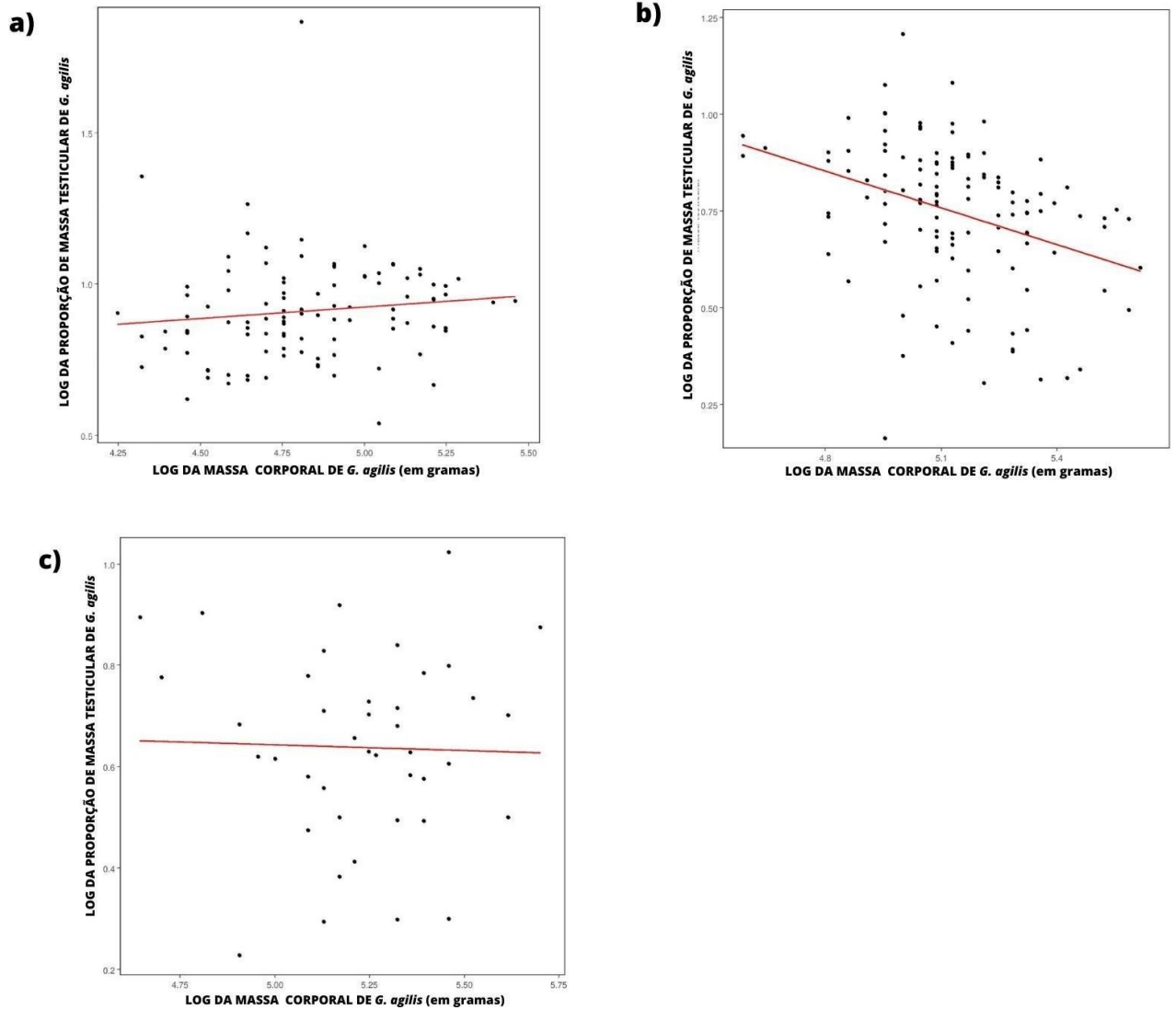


Figura 4. Relações entre log da proporção da massa testicular (em gramas) e log da massa corporal (em gramas) em *Gracilinanus agilis*. As linhas representam as inclinações das retas de regressão nas diferentes fases reprodutivas. a) cópula (inclinação da reta 0,6379518), b) pós cópula (inclinação da reta - 0,9045933) e c) mortalidade (inclinação da reta -0,7887382).

5. DISCUSSÃO

Encontramos uma relação de alometria entre a massa corporal e a massa testicular, entretanto o coeficiente da relação alométrica foi negativo em todas as regressões realizada. Tal resultado apoia a hipótese 1 que previa a existência de alometria entre a massa dos testículos e a massa corporal de machos de *Gracilinanus agilis*, contudo refuta a hipótese que previa a alometria positiva entre as variáveis. Ainda, investigamos se haveria diferença na alometria ao longo das fases do período reprodutivo (cópula, pós-cópula e mortalidade) e encontramos uma inclinação positiva durante a fase de cópula, mas negativa durante as fases seguintes. Esse resultado corrobora a hipótese 2, que previa a variação do coeficiente da relação alométrica ao longo do período reprodutivo, seguindo o padrão esperado de decaimento no coeficiente ao longo do período reprodutivo.

A existência da relação alométrica entre massa de testículos e massa corporal em *G. agilis* indica a intensidade da competição intra-sexual nessa espécie. A estratégia reprodutiva semélpara de *G. agilis* contribui para uma acirrada competição entre os machos por acesso às fêmeas, em um período reprodutivo curto e único (LOPES; LEINER, 2015), como ocorre em outras espécies com história de vida rápida (BOONSTRA, 2005; FISHER et al., 2013). Além disso, um sistema de acasalamento com múltiplas cópulas para cada fêmea, como sugerido em um sistema promíscuo para *G. agilis* (SHIBUYA; MELO; CÁCERES, 2018), também intensifica a competição por parceiros sexuais. De fato, a ocorrência da alometria entre essas variáveis de massa testicular e corpora pode funcionar como uma evidência indireta da competição espermática em mamíferos (KENAGY; TROMBULAK, 1986; BREED; TAYLOR, 2000), como inclusive já foi proposto para marsupiais da família Dasyuridae e Didelphidae (TAGGART et al., 2003).

Apesar da previsão de que espécies promíscuas apresentam alometria positiva entre massa testicular e massa corporal, em alguns mamíferos já foi encontrada uma alometria negativa entre essas variáveis em espécies com sistema de cópulas múltiplas (BIDAU; MEDINA, 2013; SCHULTE-HOSTEDDE; MILLAR, 2004). Nossos resultados apontam que há uma relação alométrica negativa entre massa dos testículos e massa corporal em *G. agilis*, refletindo que o investimento em massa testicular em machos é inversamente proporcional à massa corporal dos mesmos. Diferentes explicações podem ser responsáveis por esse padrão.

A primeira alternativa é de que machos menores investem mais em massa testicular por conta da competição espermática e para contrabalançar suas chances de cópula

em um sistema poligínico. Esse padrão pode ser explicado pelo sistema de acasalamento presente na espécie de *G. agilis*, já que o aumento do tamanho testicular permite uma maior área para espermatogênese (PARKER, 1970; HARVEY; HARCOURT, 1984; DIXSON, 1987 a,b) e maior chance de cópula que resulta num maior sucesso de fertilização em espécies com múltiplas cópulas (HARCOURT; PURVIS; LILES, 1995; HOLLELEY et al., 2006).

Além disso, o aumento de tamanho da característica sexuais secundárias informa sobre a qualidade do macho (GOULD, 1966; RAMM, 2007) já que maior massa de testículo envolver maior produção de espermatozoide e melhor qualidade destes (SCHULTE-HOSTEDDE; MILLAR, 2004; STOCKLEY et al., 2013; LEMAITRE et al., 2012), aumentando as chances de sucesso reprodutivo dos machos via escolha das fêmeas ou competição espermática (RIDLEY, 2006). Nesse sentido, o maior investimento em massa testicular poderia aumentar a chance de machos menores conseguirem copular com fêmeas durante a reprodução, contrabalançando as suas chances reduzidas em função do seu menor tamanho corporal (MAYNARD-SMITH, 1978).

Outra alternativa para explicar a alometria negativa observada envolve uma compensação entre os custos com reprodução e crescimento. Assim, machos maiores investem menos em massa testicular por conta do alto gasto energético em crescimento, conforme previsto para espécies com sistema de acasalamento poligínico (POULIN; MORAND, 2000). De fato, entre espécies com esse sistema de acasalamento, a intensidade da competição espermática pode ser menor, uma vez que a seleção sexual ocorre antes da cópula (YURKOWSKI; CHAMBELLANT; FERGUSON, 2011; CSANÁDY; STANKO; MOSANSKÝ, 2019), e assim a qualidade dos machos pode ser acessada por outros caracteres que não a massa dos testículos.

Em *G. agilis*, o tamanho corporal dos machos pode indicar as chances de sucesso reprodutivo, através de disputas diretas entre machos que são evidenciadas por sinais de agressão durante o período de cópulas (LOPES; LEINER, 2015). Além disso, há uma relação positiva entre tamanho de área de vida e massa corporal em marsupiais didelfídeos (CÁCERES et al., 2012; VIEIRA; CUNHA, 2008), de maneira que machos maiores podem garantir acesso a mais fêmeas em um sistema poligínico por conta do maior uso do espaço. Em outras espécies com sistema semelhante, já foi destacada uma relação entre maior massa corporal, maior área de vida e maior sucesso reprodutivo dos machos de marsupiais (RYSER, 1992).

A última explicação alternativa para o padrão de alometria negativa é de que machos maiores investem menos em massa testicular, por conta de um esgotamento dos espermatozoides que ocorre previamente à cópula, ou seja, um evento associado ao tamanho diminuído dos testículos, além de apresentarem senescência após um período reprodutivo intenso, como evidenciado na espécie *Dasykaluta rosamondae*, um pequeno marsupial australiano (HAYES et al., 2019). Essa espécie também é semélpara e os machos apresentam uma redução testicular e esgotamento das células produtoras de esperma antes mesmo da cópula por conta de um processo que inclui falha da espermatogênese e falha do sistema de feedback de corticosteroides durante o período de acasalamento, levando ao colapso do sistema imunológico e morte sincronizada de machos (HAYES et al., 2019). O fenômeno também é relatado em outros membros da família Dasyuridae, incluindo algumas espécies do gênero *Antechinus* e do gênero *Phascogale* (KRAJEWSKI; WOOLLEY; WESTERMAN, 2000; FISHER et al., 2013).

Apesar das 3 explicações serem plausíveis, o fato de termos encontrado uma variação no coeficiente de alometria entre os períodos reprodutivos, com alometria positiva na fase de cópula e alometria negativa nas fases seguintes em *G. agilis*, sugere que a alometria negativa observada quando juntamos todas as fases reprodutivas reflete o esgotamento dos espermatozoides e o processo de senescência. No período de cópula observamos uma tendência de alometria positiva, ou seja, machos maiores apresentaram massa testicular igualmente maior. A ocorrência intraespecífica de alometria positiva entre massa testicular e massa corporal é rara entre mamíferos, mas já foi demonstrada em marsupiais australianos com estratégia reprodutiva semélpara (KRAAIJEVELD-SMIT et al., 2002 a,b; HAYES et al., 2019). Tal padrão de alometria positiva tende a ocorrer quando o investimento no caráter informa sobre a qualidade do macho (GOULD, 1966; RAMM, 2007), uma vez que apenas machos em boas condições podem investir adequadamente em caracteres custosos (FROMHAGE; KOKKO, 2014).

Além disso, baseado nas evidências de que massa testicular reflete a produção e a qualidade dos espermatozoides em mamíferos (SCHULTTE-HOSTEDDE; MILLAR, 2004; STOCKLEY et al., 2013; LEMAITRE et al., 2012), podemos supor que os maiores machos de *G. agilis* devem apresentar uma capacidade competitiva superior durante o período das cópulas, tanto em termos de competição espermática quanto em outros tipos de competição que envolvam disputas diretas por parceiras. De fato, um estudo realizado com *Antechinus agilis* dá suporte essa possibilidade, ao demonstrar a ocorrência de alometria positiva entre

tamanho do testículo e tamanho do corpo, e uma relação positiva entre o tamanho do testículo e o sucesso reprodutivo dos machos (KRAAIJEVELD-SMIT et al., 2002 a,b). Porém, estudos futuros devem avaliar a paternidade e sucesso reprodutivo dos machos de *G. agilis* para testar essa hipótese.

Aparentemente, a estratégia reprodutiva semélpara em *G. agilis* pode ter contribuído para a ocorrência de alometria positiva no período de cópula. Essa estratégia pode exercer uma seleção sexual dependente de condições que atuam diretamente no tamanho do testículo através de competição espermática intensa (HAYES et al. 2019; HOSKEN; WARD, 2001; SIMMONS; EMLLEN, 2006). Uma vez que os indivíduos participam de apenas um único período reprodutivo, o investimento deve ser direcionado aos caracteres que possam maximizar as chances de reprodução, em detrimento da sobrevivência futura. No caso de machos maiores, seu investimento foi direcionado ao aumento de massa corporal e no controle de uma área maior. Em machos menores, para compensar o tamanho, há um investimento maior em estratégias para que sejam favorecidos na competição espermática, como aumento dos testículos, que aumenta a quantidade de esperma produzido e conseqüentemente, sua chance de conseguir fecundar mais fêmeas. Como o período reprodutivo é relativamente curto em espécies semélparas, a competição entre os machos é intensa (FISHER et al. 2013), gerando maior investimento em caracteres associados ao sucesso reprodutivo.

6. CONCLUSÃO

De forma geral, podemos observar que o padrão para *G. agilis* é de alto investimento em massa testicular durante o período de cópula levando a uma alometria positiva nessa fase, de forma que não há investimento em reproduções futuras devido ao esgotamento das células espermáticas. Esse resultado sugere a importância da competição espermática nessa espécie, e o alto investimento em características associadas ao investimento reprodutivo (massa testicular e massa corporal) para maximizar o sucesso reprodutivo dentro do contexto de uma história de vida rápida, com reprodução restrita a um único período.

Acreditamos que a semelparidade é o principal fator responsável pela variação dos padrões alométricos na população, gerando inclusive o padrão de alometria negativa quando olhamos a população ao longo do ano, em função do processo de esgotamento das células espermáticas nos machos maiores após a cópula. Ou seja, os machos mantêm a massa corporal, mas a massa testicular decresce ou não cresce proporcionalmente devido ao esgotamento e senescência. Para confirmar algumas das nossas suposições são necessários estudos futuros que avaliem se o investimento em massa corporal e massa testicular garantem maior sucesso reprodutivo dos machos. Dessa maneira, seria interessante realizar testes genéticos que verifiquem a paternidade dos filhotes de machos com diferente massa corporal e com diferente investimento em massa testicular.

REFERÊNCIAS

- ARAGONA, M.; MARINHO-FILHO, J. História natural e biologia reprodutiva de marsupiais no Pantanal, Mato Grosso, Brasil. **Zoologia**. Curitiba, v. 26, n. 2, p. 220-230, 2009.
- ARNQVIST, G. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. **Nature**. [s. l.], v. 393, p. 784–786, 1998.
- BIDAU, C. J.; MARTI, D. A.; CASTILLO, E. R. Rensch's rule is not verified in melanopline grasshoppers (Acrididae). **Journal of Insect Biodiversity**. [s. l.], v. 1, n. 12, 2013.
- BIDAU, C. J.; MEDINA, A. I. Sexual size dimorphism and testis size allometry in tuco-tucos (Rodentia: Ctenomyidae). **Mammalia**. [s. l.] v. 77, n. 1, 2013.
- BONDURIANSKY, R.; DAY, T. The evolution of static allometry in sexually selected traits. **Evolution**. [s. l.], v. 57, n. 11, 2003.
- BOONSTRA, R. Equipped for life: the adaptive role of the stress axis in male mammals. **Journal Mammalia**. [s. l.], v. 86, p. 236–247, 2005.
- BRADLEY, A. J. Stress, hormones and mortality in small carnivorous marsupials. In JONES, M.; DICKMAN, C.; ARCHER, M (eds.). **Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials**. Sydney: CSIRO. p. 250–263, 2003.
- BREED, W. G.; TAYLOR, J. Body mass, testes mass, and sperm size in murine rodents. **Journal Mammalia**. [s. l.], v. 81, p. 758–768, 2000.
- CÁCERES, N. C. **Os Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Conservação**. 2. ed. Campo Grande: Editora Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (ed UFMS). p. 530, 2012.
- CAMARGO, N. F.; RIBEIRO, J. F.; CAMARGO, J. A. 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**. Poland, v. 59, n. 1, 2013.
- CARDOSO, E.; MORENO, M. I.; 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**. Uberlândia, v. 10, n. 32, p. 254-268, 2009.
- COCKBURN, A. Living slow and dying young: senescence in marsupials. **Marsupial**

biology: recent research, new perspectives. [s. l.], p. 163-174, 1997.

CROFT, D. B.; EISENBERG, J. F. Behavior. *In* ARMATI, P. J.; DICKMAN, C. R.; HUME, I.D (eds.). **Marsupials**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 229-299, 2006.

CSANÁDY, A.; STANKO, M.; MOSANSKÝ, L. Are differences in variation and allometry in testicular size of two sibling species of the genus *Mus* (Mammalia, Rodentia) caused by female promiscuity? **MammaliaResearch**. [s. l.], v. 64, p. 31-38, 2019.

DIXSON, A. F. Baculum length and copulatory behaviour in primates. **American Journal of Primatology**. [s. l.], v. 13, p. 51–60, 1987a.

DIXSON, A. F. Observations on the evolution of the genitalia and copulatory behaviour in male primates. **Journal of Zoology**. London, v. 213, p. 423–443, 1987b

EBERHARD, W. G.; RODRÍGUEZ, R. L.; HUBER, B. A.; SPECK, B.; MILLER, H.; BUZATTO, B. A.; MACHADO, G. Sexual selection and static allometry: The importance of function. **The Quarterly Review of Biology**. [s. l.], v. 93, n. 3, p 207-250, 2018.

FERGUSON, S. H.; LARIVIÉRE, S. Are long penis bones an adaption to high latitudesnowy environments? **Oikos**. [s. l.], v. 105, p. 255–267, 2004.

FISHER, D.; DICKMAN, C.; JONES, M.; BLOMBERG, S. Sperm competition drives the evolution of suicidal reproduction in mammals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. USA, 29;110(44):17910-4, 2013.

FROMHAGE, L.; KOKKO, H. Sexually selected traits evolve positive allometry when some matings occur irrespective of the trait. **Evolution**. [s. l.], v. 68, p. 1332–1338, 2014.

GAYON, J. History of the Concept of Allometry. **American Zoologist**. [s. l.], 2000.

GOMENDIO, M.; HARCOURT, A. H.; ROLDAN, E. R. S. Sperm competition and sexual selection. **Academic Press**. [s. l.], 1998.

GOULD, S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**. [s. l.], 1966.

HARCOURT, A.; HARVEY, P.; LARSON, L. Testis weight, body weight and breeding system in primates. **Nature**. New York, v. 293, p. 55-57, 1981.

- HARCOURT, A. H.; PURVIS, A.; LILES, L. Sperm Competition: Mating System, Not Breeding Season, Affects Testes Size of Primates. *In* **Functional Ecology**. Oxford, v. 9, n. 3, p 468-476, 1995.
- HARIDASAN, M.; MORENO, M. I. C.; SCHIAVINI, I. Fatores edáficos influenciando na estrutura de fitofisionomia do cerrado. **Caminhos da Geografia**. Uberlândia, v. 9, n. 25, 2008.
- HARVEY, P. H.; HARCOURT, A. H. Sperm competition, testis size and breeding systems in primates. *In* SMITH, R. L (ed.). **Sperm competition and the evolution of animal mating systems**. New York: Academic Press. p. 589–600, 1984.
- HAYES, G.; SIMMONS, L.; DUGAND, R.; MILLS, H.; ROBERTS, J.; TOMKINS, J.; FISHER, D. Male semelparity and multiple paternity confirmed in an aridzone dasyurid. **Journal of Zoology**. [s. l.], 2019.
- HOLLELEY, C. E.; DICKMAN, C. R.; CROWTHER, M. S.; OLDROYD, B. P. Size breeds success: multiple paternity, multivariate selection and male semelparity in a small marsupial, *Antechinus stuartii*. **Molecular Ecology**. [s. l.], v. 15, p. 3439-3448, 2006.
- HOSKEN, D. J.; WARD, P. I. Experimental evidence for testis size evolution via sperm competition. **Ecology Letters**. [s. l.], v. 4, p. 10–13, 2001.
- HUXLEY, J. S.; TEISSIER, G. Terminology of relative growth. **Nature**. [s. l.], 1936^a.
- HUXLEY, J. S.; TEISSIER, G. Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. **Comptes rendus des Seances de la Societe de Biologia et de ses Filiales**. [s. l.], 1936^b.
- IOSSA, G.; SOULSBURY, C. D.; BAKER, P. J.; HARRIS, S. Sperm competition and the evolution of testes size in terrestrial mammalian carnivores. **Functional Ecology**. [s. l.], 2008.
- KENAGY, G. J.; TROMBULAK, S. C. Size and function of mammalian testes in relation to body size. **Journal of Mammalogy**. [s. l.], v. 67(1):1-22, 1986.
- KLINGENBERG, C.; ZIMMERMANN, M. Static, Ontogenetic, and Evolutionary Allometry: A Multivariate Comparison in Nine Species of Water Striders. **American Naturalist**. [s. l.], 1992.
- KRAAIJEVELD, K.; KRAAIJEVELD-SMIT, F. J.; ADCOCK, G. J. Does female mortality

drive male semelparity in dasyurid marsupials? **Proceedings of the Royal Society - Biological Sciences**. [s. l.], 2003.

KRAAIJEVELD-SMIT, F. J. L.; WARD, S. J.; PAETKAU, D.; TEMPLE-SMITH, P. D. Factors influencing paternity success in *Antechinus agilis*: last-male sperm precedence, timing of mating and genetic compatibility. **Journal of Evolutionary Biology**. [s. l.], v. 15, p. 100–107, 2002a.

KRAAIJEVELD-SMIT, F. J. L.; WARD, S. J.; TEMPLE-SMITH, P. D. Multiple paternity in a field population of a small carnivorous marsupial, the agile antechinus, *Antechinus agilis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. [s. l.], v. 52, p. 84–91, 2002b.

KRAJEWSKI, C.; WOOLLEY, P. A.; WESTERMAN, M. The evolution of reproductive strategies in dasyurid marsupials: implications of molecular phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society**. [s. l.], v. 71, p. 417–435, 2000.

LOPES, G. P. **Estratégia reprodutiva e organização espacial de uma população de *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica do Panga, em Uberlândia/MG**. Tese (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia. 2014.

LOPES, G. P.; LEINER, N. O. Semelparity in a population of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) inhabiting the Brazilian Cerrado. **Mammalian Biology**. [s. l.], 2015.

LEMAÎTRE, J. F.; RAMM, S. A.; HURST, J. L.; STOCKLEY, P. Sperm competition roles and ejaculate investment in a promiscuous mammal. **Journal of Evolutionary Biology**. [s.l.], v. 25, p. 1216–1225, 2012.

MACEDO, J.; LORETTO, D.; VIEIRA, M.; CERQUEIRA, R. Classes de desenvolvimento em marsupiais: Um método para animais vivos. **Mastozologia Neotropical**. [s. l.], 2006.

MACLEOD, C. D. Assessing the shape and topology of allometric relationships with body mass: a case study using testes mass allometry. **Methods in Ecology and Evolution**. [s. l.], v. 1, p. 359-370, 2010.

MACLEOD, C. D.; MACLEOD, R. C. The relationship between body mass and relative investment in testes mass in amniotes and other vertebrates. **Journal compilation Oikos**. [s.l.], 2009.

- MAYNARD-SMITH, J. *The Evolution of Sex*. London: Cambridge University Press, 1978.
- MILLER, E. H.; BURTON, L. E. It's all relative: allometry and variation in the baculum (os penis) of the harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Carnivora: Phocidae). **Biological Journal of the Linnean Society**. [s. l.], v.72, p. 345–355, 2001.
- PARKER, G. A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. **Biological Reviews**. [s. l.], v. 45, p. 525-567, 1970.
- PÉZARD, A. Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. **Bulletin biologique de la France et de la Belgique**. [s. l.], v. 52, p. 1–176, 1918.
- POULIN, R.; MORAND, S. Testes size, body size and male–male competition in acanthocephalan parasites. **Journal of Zoology**. [s. l.], v. 250, p. 551–558, 2000.
- RAMM, S. A. Sexual selection and genital evolution in mammals: a phylogenetic analysis of baculum length. **The American Naturalist**. [s. l.], v. 169, p. 360–369, 2007.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma cerrado. *In*: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P (eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina: Empresa Brasileira De Pesquisa Agropecuária, 1998.
- RIDLEY, M. *Evolução*. 3ed. Porto Alegre: Artmed, 2006.
- ROSA, R. W.; NEVISON, C. M.; DIXSON, A. F.. Testes weight, body weight and mating systems in marsupials and monotremes. **Journal of Zoology**. [s. l.], v. 243, p.523-531, 1997.
- RYSER, J. The mating system and male mating success of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. **Journal of Zoology**. [s. l.], v. 228, p. 127–139, 1992.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Life of Marsupials. **Journal of Mammalian Evolution**. [s.l.], v. 13, p. 85–88, 2006.
- SANTORI, R. T.; LESSA, L. G.; MORAES, D. A. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. *In*: CÁCERES, N. C (ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande: Ed. UFMS, 2012.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A; MILLAR, J. S. Intraspecific variation of testis size and sperm length in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*): implications for sperm competition and reproductive success. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. [s. l.], v. 55, p. 272-277, 2004.

- SCHWAB, D. A preliminary study of spatial distribution and mating system of pygmy mouse lemurs (*Microcebus myoxinus*). **American Journal of Primatology**. [s. l.], 2000.
- SHIBUYA, P. S.; MELO, G. L.; CÁCERES, N. C. Determinants of home range size and spatial overlap of *Gracilinanus agilis* (Mammalia: Didelphidae) in central-western Brazil. **Mammalia**. [s. l.], v. 82, p. 328–337, 2018
- SHIMMIN, G. A.; TAGGART, D. A.; TEMPLE-SMITH, P. D. Sperm competition and Genetic diversity in the agile antechinus (Dasyuridae: *Antechinus agilis*). **Journal of Zoology**. [s. l.], v. 252, p. 343-350, 2000.
- SHINGLETON, A. Allometry: The Study of Biological Scaling. **Nature Education Knowledge**. [s. l.], 2010.
- SIMMONS, L. W.; EMLLEN, D. J. Evolutionary trade-off between weapons and testes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. USA, v. 103, p. 16346–16351, 2006.
- SOULSBURY, C. D; KERVINEN, M.; LEBIGRE, C. Sexual size dimorphism and the strength of sexual selection in mammals and birds. **Evolutionary Ecology Research**. [s. l.], v. 16, p. 63–76, 2014.
- STOCKLEY, P.; RAMM, S. A; SHERBORNE, A. L.; THOM, M. D. F.; PATERSON, S.; HURST, J. L. Baculum morphology predicts reproductive success of male house mice under sexual selection. **BMC Biology**. [s. l.], v. 11, p. 1-6, 2013.
- TAGGART, D. A.; SHIMMIN, G. A.; DICKMAN, C. R.; BREED, W. G. Reproductive biology of carnivorous marsupials: clues to the likelihood of sperm competition. *In*: JONES, M.; DICKMAN, C.; ARCHER, M (ed.). **Predators With Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials**. Melbourne: CSIRO, 2003. p. 358–375.
- VASCONCELOS, H. L.; PACHECO, R.; SILVA, R. C.; VASCONCELOS, P. B.; LOPES, C. T.; COSTA, A. L.; BRUNA, E. M. Dynamics of the Leaf-Litter Arthropod fauna following fire in a Neotropical Woodland Savanna. **PloS One**. [s. l.], 2009.
- VIEIRA, E. M. Padrões de uso vertical do habitat por marsupiais brasileiros. *In*: CACERES, N. C.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A (eds.). **Marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução**. Campo Grande: Editora Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, 2006.
- VIEIRA, M. V.; CUNHA, A. A. Scaling body mass and use of space in three species of

marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. **Austral Ecology**. [s. l.], v. 33, p. 872-879, 2008.

WARTON, D. I.; WRIGHT, I. J.; FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews**. [s. l.], v. 81, n. 02, p. 259-30, 2006.

YURKOWSKI, D. J.; CHAMBELLANT, M.; FERGUSON, S. H. Bacular and testicular growth and allometry in the ringed seal (*Pusa hispida*): evidence of polygyny? **Journal of Mammalogy**. [s. l.], 2011.