

Universidade Federal do Rio de Janeiro

**COMPORTAMENTO POSTURAL E LOCOMOTOR AO
ESCALAR DE SETE ESPÉCIES DE MARSUPIAIS
(DIDELPHIMORPHIA) DA MATA ATLÂNTICA**

Foto: Maja Kajin



Gracilinanus microtarsus

Vanina Zini Antunes

– 2003 –

2003

**COMPORTAMENTO POSTURAL E LOCOMOTOR AO ESCALAR DE
SETE ESPÉCIES DE MARSUPIAIS (DIDELPHIMORPHIA)
DA MATA ATLÂNTICA**

Vanina Zini Antunes

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

**Orientador: Dr. Marcus Vinícius Vieira
Prof. Adjunto
Departamento de Ecologia**

**Co-orientador: Dr. Rui Cerqueira
Prof. Titular
Departamento de Ecologia**

**Rio de Janeiro
Outubro/ 2003**

**COMPORTAMENTO POSTURAL E LOCOMOTOR AO ESCALAR DE
SETE ESPÉCIES DE MARSUPIAIS (DIDELPHIMORPHIA)
DA MATA ATLÂNTICA**

Vanina Zini Antunes

**Orientadores: Dr. Marcus Vinícius Vieira
Dr. Rui Cerqueira**

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Aprovada por:

Presidente, Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira

Prof.

Prof.

**Rio de Janeiro
Outubro/ 2003**

Antunes, Vanina Zini

Comportamento postural e locomotor ao escalar de sete espécies de marsupiais (Didelphimorphia) da Mata Atlântica/ Vanina Zini Antunes. Rio de Janeiro: UFRJ/ MN, 2003.

xvii, 87f.: il.; 30 cm

Orientadores: Dr. Marcus Vinícius Vieira e Dr. Rui Cerqueira
Dissertação – UFRJ/ MN/ Programa de Pós-Graduação em Zoologia, 2003.

Referências Bibliográficas: f. 75-84.

1. Locomoção. 2. Modo de escalar. 3. Habilidade arborícola.
4. Didelfideos. I. Vieira, M. V. & Cerqueira, R. II.

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional,
Programa de Pós-graduação em Zoologia. III. Título.

RESUMO

COMPORTAMENTO POSTURAL E LOCOMOTOR AO ESCALAR DE SETE ESPÉCIES DE MARSUPIAIS (DIDELPHIMORPHIA) DA MATA ATLÂNTICA

Vanina Zini Antunes

Orientadores: Dr. Marcus Vinícius Vieira
Dr. Rui Cerqueira

Resumo da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

A utilização diversificada do estrato arbóreo pelos didelfídeos é decorrente do tamanho do corpo e de característica anatômicas ou da partilha dos recursos. Essa diversificação da habilidade arborícola é pouco conhecida e seu estudo pode revelar comportamentos específicos. Neste trabalho analisou-se e comparou-se o modo de escalar suportes verticais de setes espécies: *Caluromys philander* (arborícola de dossel), *Gracilinanus microtarsus*, *Micoureus travassossi*, *Marmosops incanus* (arborícolas de sub-bosque), *Didelphis aurita*, *Philander frenatus* (semi-terrestres) e *Metachirus nudicaudatus* (terrestre). Esperava-se encontrar diferenças nas estratégias de locomoção relacionadas ao estrato vertical utilizado e à velocidade atingida. Os animais foram capturados em áreas de Mata Atlântica, RJ, e removidos. Em laboratório, realizaram-se testes locomotores em cordas de nylon, dispostas verticalmente, com três diâmetros. Os testes foram gravados em vídeo e as imagens digitalizadas para análise do modo de escalar. Com diagramas de locomoção e análise quadro a quadro da imagem, selecionou-se o animal mais veloz e com postura típica da espécie. Para a comparação entre diferentes velocidades, selecionou-se um ciclo de passada de dois indivíduos (um com velocidade mínima, e outro, máxima) de cada espécie, nos três suportes. Classificou-se a passada com gráfico de locomoção. Os arborícolas apresentaram movimentação dos membros característica de trote, diferente das demais espécies e mantiveram-se afastados da corda. *M. incanus* e *P. frenatus* alteraram a passada ao diminuir a velocidade, e passaram de dois para três apoios. A cauda não foi utilizada na escalada. Portanto, pode-se concluir que os arborícolas têm maior estabilidade e desenvoltura ao escalar, por conseguirem atingir alta velocidade com dois apoios e manterem-se afastados do suporte.

Palavras-chave: locomoção, postura, modo de escalar, habilidade arborícola, didelfídeos.

Rio de Janeiro
Outubro de 2003

ABSTRACT

CLIMBING POSTURAL AND LOCOMOTOR BEHAVIOR OF SEVEN DIDELPHID MARSUPIALS (DIDELPHIMORPHIA) OF THE ATLANTIC FOREST OF BRAZIL

Vanina Zini Antunes

Orientadores: Dr. Marcus Vinícius Vieira
Dr. Rui Cerqueira

Abstract da Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

The stratification of didelphids on the arboreal strata seem to be related to their body size, anatomical differences and resources partitioning. Researches on their arboreal ability are still lacking and they could reveal specifics behaviors. In this study was investigated climbing gait on vertical supports of seven species: *Caluromys philander* (canopy arboreal), *Gracilinanus microtarsus*, *Micoureus travassossi*, *Marmosops incanus* (understory arboreal), *Didelphis aurita*, *Philander frenatus* (semi-terrestrial) e *Metachirus nudicaudatus* (terrestrial). It was expected distinct locomotion strategies related to the arboreal stratum utilized and to the reached speed. The animals were trapped in Atlantic forest areas, RJ, and removed. At the laboratory, locomotory tests were applied with vertically nylon ropes with three diameters. These tests were filmed and the images digitized for climbing analysis. Gait diagrams and a frame-by-frame analysis were made to select the individual with the fast gait sequence and a typical climbing posture of its species. To compare differences according to speeds, a gait sequence from two individuals were selected (one in the minimum other in the maximum speed) of each species, on the three ropes. Locomotion graph was used to classify the gait sequences. The arboreal species moved their limbs like a trot, been different from the other species and maintained their body far off the rope. *M. incanus* and *P. frenatus* altered their gait sequences with the speed reduction, and relied on three limbs. The tail was not useful for climbing. Thus, arboreal species had more stability and agility climbing, for been able to reach high speed with two support limbs and maintain their body far off the rope.

Key-words: locomotion, posture, climbing gait, climbing ability, didelphids.

Rio de Janeiro
Outubro de 2003

A meus pais, por tudo.

“Se eu pudesse deixar algum presente a você, deixaria aceso o sentimento de amar a vida dos seres humanos. A consciência de aprender tudo o que foi ensinado pelo tempo afora...

Lembraria os erros que foram cometidos para que não mais se repetissem. A capacidade de escolher novos rumos. Deixaria para você, se pudesse, o respeito àquilo que é indispensável: além do pão, o trabalho. Além do trabalho, a ação. E, quando tudo mais faltasse, um segredo: o de buscar no interior de si mesmo a resposta e a força para encontrar a saída.”

(Gandhi)

Agradecimentos

A meus pais, Benedito Antunes e Letizia Zini Antunes, pelo apoio, sentimental e financeiro durante todos esses anos, permitindo assim que eu continuasse a estudar e crescer profissional e pessoalmente.

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira que acreditou no meu potencial como pesquisadora e me ajudou de forma atenciosa e dedicada a desenvolver meu trabalho, fazendo com que meu gosto pela pesquisa aumentasse de forma gratificante.

Ao meu co-orientador Prof. Dr. Rui Cerqueira que abriu as portas do seu laboratório e enriqueceu meus conhecimentos não só científicos, como políticos, sociais, econômicos, culturais.

À minha amiga e companheira de pesquisa Ana Cláudia Delciellos que me ajudou na coleta e análise dos dados, troca de experiências e na revisão do meu texto.

Aos meus amigos e colegas de laboratório que me ajudaram nas filmagens e captura dos animais e que fazem com que o Labvert seja um ambiente de trabalho muito agradável e intelectualmente enriquecedor: Alice Castor Caparelli, André Cunha, Andreza, Cristiane Souza, Diogo Loretto, Emiliano Ramalho, Fábio Pedreira, Joana Macedo, Maira Moura, Maycon Granados Belarmino, Ricardo Finotti, Sylvia Miscow Mendel, Valderes de Conto.

Aos funcionários do Labvert: Nélio, pelos cuidados com os animais em cativeiro e pela ajuda nas filmagens e Ângela Marcondes, pelos cuidados na parte administrativa.

Ao Ricardo Brito por ter se oferecido atenciosamente para fazer os desenhos dos animais nos testes de escalada e por preencher meu coração.

À minha grande amiga e companheira de mestrado, CERJ e ACM Paula Aprigliano pela sua amizade e paciência no nosso convívio tão intenso, nos momentos de alegria e desespero.

Ao Prof. Dr. Carlos Eduardo Grelle (Cadu) pela disposição e ajuda com as referências.

Ao Diogo Loretto, Danilo Furtado e Prof. José Nogueira (UFMG) pelos comentários sobre meu trabalho durante o II Congresso Brasileiro de Mastozoologia.

À minha mãe pela ótima revisão do texto.

Ao Diogo Loretto pelos últimos acertos no gráfico de locomoção.

À Prof. Dra. Lena Geise, UERJ, por ter-me recebido profissionalmente no Rio de Janeiro e ter-me encaminhado ao Laboratório de Vertebrados.

À Anete e Tadeu de Lima, funcionários da Seção de Pós-graduação em Zoologia do Museu Nacional, que me auxiliaram nas questões burocráticas de forma tão gentil e solicita.

Aos professores e funcionários do Museu Nacional pela ajuda em diversos momentos e pelo convívio agradável.

À minha irmãzinha no Rio, Fabiana Poletto (Bi), por ter, primeiramente, me recebido em sua casa no Rio e principalmente, pela companhia e amizade que se fortaleceu nesses maravilhosos anos de Rio de Janeiro.

Às minhas eternas amigas do peito (“Vacas”): Ana Elisa Yazlle, Ana Lúcia Succi, Fernanda Martins Gomes, Luciana Spera Cintra, Patrícia Moraes e Valeska Gracioso pela nossa amizade e por terem permanecido tão presentes na minha vida, mesmo eu morando no Rio. Pelos momentos de descontração, baladas, encontros, viagens, fofocas, carinho, ombro-amigo, estímulo, incentivo e tudo de bom que uma super amizade proporciona.

Ao meu irmão querido, Fabrizio Zini Antunes, pelo estímulo, apoio, carinho e principalmente, ter me dado seu computador.

À meus grandes amigos do Rio: Andreza, Diogo Loretto, Fábio Pedreira, Fabiana Caramaschi, Harley, Henrique Rajão, Joana Macedo, Máira Moura, Maja Kajin, Maycon Granados Belarmino, Natalie Olifiers, Ricardo Finotti, Simone Freitas, Sylvia Mischow Mendel e Vitor Rademaker.

A todos os colegas do Labvert: Bibba, Márcia, Gisele, Rita, Leo, Carol, Paula C., Danielle, Lívia, Amanda, Érika.

A todos meus amigos do CERJ, que me proporcionaram momentos inesquecíveis na montanha e uma convivência agradabilíssima, e por terem-me iniciado na escalada que, de certa forma, me ajudou a compreender melhor as dificuldades encontradas pelos marsupiais durante os testes de escalada. Um agradecimento especial aos Pis (Adriana Mello e Cristiano Santos), Bruno Carvalho, Elias (também pelos CDs de jazz emprestados), Fred, JP, Miriam “Bamo-Bamo”, Wal e Zé. E a todos que se prontificaram a me ajudar a esclarecer dúvidas de alguns termos técnicos de escalada, especialmente ao Júlio C. de Mello e Ronaldo Paes.

Ao professor Robson de Pinho (ACM) pelas deliciosas e relaxantes aulas de alongamento que proporcionaram bem-estar à minha coluna depois de tantas horas sentada na frente do computador.

Ao professor Edson Carneiro e meus parceiros de dança de salão por terem me proporcionado momentos de descontração e diversão.

Aos mestres do jazz (Miles Davis, Thelonious Monk, John Coltrane, irmãos Marsalis, Herbie Hancock e outros) pela companhia estimulante de suas músicas durante os momentos de solidão diante do computador.

Ao CNPq, FUJB, PROBIO (MMA – GEF), PRONEX, pelo financiamento dos projetos do qual meu trabalho fez parte.

Sumário

	Páginas
RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	vii
LISTA DE SIGLAS.....	xiv
LISTA DE FIGURAS.....	xv
LISTA DE TABELAS.....	xvii
1 Introdução.....	1
1.1 Fatores que influenciam a Locomoção Arborícola.....	1
1.2 Abordagens e estado do conhecimento sobre a Locomoção Arborícola.....	3
1.3 Locomoção dos Marsupiais.....	6
Objetivo.....	10
Hipóteses.....	11
2 Materiais e Métodos.....	12
2.1 Espécies de estudo.....	12
2.2 Procedência dos animais.....	18
2.3 Testes de desempenho locomotor para análise do comportamento postural.....	19
2.4 Análises do comportamento postural.....	22
2.4.1 Sequência de movimentação dos membros.....	23
2.4.2 Descrição da postura.....	25
3 Resultados.....	26
3.1 Comportamento locomotor.....	26
3.2 Movimentação dos membros.....	28
3.3 Permanência dos membros no suporte.....	31
3.4 Comportamento postural.....	31
3.4.1 Ondulação.....	31
3.4.2 Distância do corpo em relação à corda.....	31
3.4.3 Cabeça.....	32
3.4.4 Cauda.....	32
3.5 Caracterização do modo de escalar por espécie.....	32

3.5.1 <i>Caluromys philander</i>	32
3.5.2 <i>Gracilinanus microtarsus</i>	37
3.5.3 <i>Micoureus travassossi</i>	41
3.5.4 <i>Marmosops incanus</i>	45
3.5.5 <i>Didelphis aurita</i>	49
3.5.6 <i>Philander frenatus</i>	53
3.5.7 <i>Metachirus nudicaudatus</i>	57
4 Discussão.....	62
4.1 O modo de escalar suportes verticais.....	62
4.2 As posturas durante a escalada de suportes verticais.....	67
4.3 O uso da cauda na escalada de suportes verticais.....	70
4.4 A habilidade e desempenho na escalada de suportes verticais.....	71
5 Conclusões.....	74
6 Referências Bibliográficas.....	75
ANEXO.....	85
GLOSSÁRIO.....	86

Lista de siglas

Siglas dos Membros:

- PE: membro posterior esquerdo;
- AE: membro anterior esquerdo;
- AD: membro anterior direito;
- PD: membro posterior direito.

Siglas dos Suportes:

- V1: suporte com diâmetro de 0,60cm
- V2: suporte com diâmetro de 0,90cm
- V3: suporte com diâmetro de 1,25cm

Lista de Figuras

	Páginas
Figura 1 – Espécies arborícolas.....	17
Figura 2 – Espécies semi-terrestres e terrestre.....	18
Figura 3 – Imagem das espécies em testes de escalada no suporte v3.....	20
Figura 4 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição das médias das fórmulas do modo de escalar	27
Figura 5 – <i>Didelphis aurita</i> e <i>Micoureus travassossi</i> ilustrando a maneira esquizodáctila de agarrar.....	30
Figura 6 – Diagrama do modo de escalar de <i>Caluromys philander</i>	33
Figura 7 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição do modo de escalar de <i>C. philander</i> nos três suportes e nas duas velocidades.....	34
Figura 8 – Desenho do ciclo de passada de <i>C. philander</i> ao escalar o suporte v3.....	36
Figura 9 – Diagrama do modo de escalar de <i>Gracilinanus microtarsus</i>	37
Figura 10 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição do modo de escalar de <i>G. microtarsus</i> nos três suportes e nas duas velocidades.....	38
Figura 11 – Desenho do ciclo de passada de <i>G. microtarsus</i> ao escalar o suporte v3.....	40
Figura 12 – Diagrama do modo de escalar de <i>Micoureus travassossi</i>	41
Figura 13 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição do modo de escalar de <i>M. travassossi</i> nos três suportes e nas duas velocidades.....	42
Figura 14 – Desenho do ciclo de passada de <i>M. travassossi</i> ao escalar o suporte v3.....	44
Figura 15 – Diagrama do modo de escalar de <i>Marmosops incanus</i>	45
Figura 16 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição do modo de escalar de <i>M. incanus</i> nos três suportes e nas duas velocidades.....	46
Figura 17 – Desenho do ciclo de passada de <i>M. incanus</i> ao escalar o suporte v3.....	48
Figura 18 – Diagrama do modo de escalar de <i>Didelphis aurita</i>	49
Figura 19 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição do modo de escalar de <i>D. aurita</i> nos três suportes e nas duas velocidades.....	50
Figura 20 – Desenho do ciclo de passada de <i>D. aurita</i> ao escalar o suporte v3.....	52
Figura 21 – Diagrama do modo de escalar de <i>Philander frenatus</i>	53
Figura 22 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a	

distribuição do modo de escalar de <i>P. frenatus</i> nos três suportes e nas duas velocidades.....	54
Figura 23 – Desenho do ciclo de passada de <i>P. frenatus</i> ao escalar o suporte v3.....	56
Figura 24 – Diagrama do modo de escalar de <i>Metachirus nudicaudatus</i>	57
Figura 25 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição do modo de escalar de <i>M. nudicaudatus</i> nos três suportes e nas duas velocidades.....	58
Figura 26 – Desenho do ciclo de passada de <i>M. nudicaudatus</i> ao escalar o suporte v3.	60
Figura 27 – Desenho ilustrando postura em espiral de <i>M. nudicaudatus</i>	61
Figura 28 – Foto de <i>M. nudicaudatus</i> no sub-bosque.....	70

Lista de Tabelas

	Páginas
Tabela 1 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de <i>Caluromys philander</i> nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).....	33
Tabela 2 – Número de membros apoiados durante a passada de <i>Caluromys philander</i> (tempo de permanência expresso em porcentagem).....	35
Tabela 3 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de <i>Gracilinanus microtarsus</i> nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).....	38
Tabela 4 – Número de membros apoiados durante a passada de <i>Gracilinanus microtarsus</i> (tempo de permanência expresso em porcentagem).....	39
Tabela 5 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de <i>Micoureus travassossi</i> nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).....	41
Tabela 6 – Número de membros apoiados durante a passada de <i>Micoureus travassossi</i> (tempo de permanência expresso em porcentagem).....	43
Tabela 7 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de <i>Marmosops incanus</i> nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).....	45
Tabela 8 – Número de membros apoiados durante a passada de <i>Marmosops incanus</i> (tempo de permanência expresso em porcentagem).....	47
Tabela 9 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de <i>Didelphis aurita</i> nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).....	49
Tabela 10 – Número de membros apoiados durante a passada de <i>Didelphis aurita</i> (tempo de permanência expresso em porcentagem).....	51
Tabela 11 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de <i>Philander frenatus</i> nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).....	53
Tabela 12 – Número de membros apoiados durante a passada de <i>Philander frenatus</i> (tempo de permanência expresso em porcentagem).....	55
Tabela 13 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de <i>Metachirus nudicaudatus</i> nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).....	57
Tabela 14 – Número de membros apoiados durante a passada de <i>Metachirus nudicaudatus</i> (tempo de permanência expresso em porcentagem).....	59

1 Introdução

1.1 Fatores que influenciam a Locomoção Arborícola

As florestas neotropicais, como a Mata Atlântica, têm uma estrutura de vegetação bastante complexa e heterogênea, com grande diversidade de microhabitats (RICHARDS, 1996). A vegetação é caracterizada por um número elevado de espécies: enormes árvores perenes de folhas largas, muitas lianas, cipós lenhosos e epífitas (RIZZINI, 1979). A floresta tropical é altamente estratificada, apresentando três níveis arbóreos: 1) árvores emergentes, acima do dossel, como o jequitibá-rosa (*Cariniana estrellensis*), que pode alcançar 40m (RIZZINI, 1979); 2) o dossel (25-30 m de altura) e 3) o sub-bosque que é mais denso onde o dossel é mais aberto (ODUM, 1983) e apresenta palmito (*Euterpe edulis*), palmeiras (*Geonoma*) bambus alto-escandentes (Poaceae) e ciatenáceas arborescentes (RIZZINI, 1979).

O estrato arbóreo da Mata Atlântica possui suportes frágeis, instáveis, com vários diâmetros e inclinações (CARTMILL, 1974), formando caminhos descontínuos, o que obriga os mamíferos arborícolas a desenvolverem adaptações anatômicas (como apêndices e caudas preêmeseis) e posturais próprias (CARTMILL, 1974; YOULATOS, 1993).

Viver nesse ambiente instável faz com que a locomoção arborícola seja mais variada que a terrestre (HILDEBRAND, 1967), pois exige que o animal se desloque com mais atenção e habilidade para evitar quedas. O ambiente, portanto, influencia a locomoção do animal, fazendo-o usar diferentes tipos de passadas para cada situação como andar, nadar e escalar (HILDEBRAND, 1965; DAGG, 1973; SANTORI *et al.*, submetido). Além do ambiente, existem características morfológicas que são fatores limitantes prováveis para uma espécie fazer determinada passada. São eles: peso, curvatura da coluna, formato do corpo, membros posteriores alongados e cauda (DAGG, 1973;

BIEWENER, 1989). Dentre essas características, o tamanho do corpo parece ser a que mais influencia a forma de locomoção, pois tamanhos diferentes resultam em soluções (morfológicas, fisiológicas, e comportamentais) diferentes para os problemas que os animais arborícolas enfrentam, relacionados à estrutura do habitat e ao comportamento das suas presas e de seus predadores (CANT, 1992).

Deste modo, a ocupação da Mata Atlântica por marsupiais didelfídeos é feita de modo diferenciado, sendo que a maioria é arborícola em relação à morfologia (SZALAY, 1994) e ocupa uma variedade de nichos alimentares (ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003) e espaciais (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; FONSECA & KIERULFF, 1989; JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991; CUNHA & VIEIRA, 2002). Existe uma relação direta entre peso e uso do estrato arbóreo entre os didelfídeos (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981), sendo que o tamanho separadamente pode limitar a habilidade em escalar das diferentes espécies (VIEIRA, 1997). De fato, existem diferenças anatômicas entre as espécies e isso sugere diferentes níveis de adaptação na escalada (VIEIRA, 1997; LEMELIN, 1999). Portanto, o uso do estrato vertical por marsupiais didelfídeos difere de forma sutil (CUNHA & VIEIRA, 2002), assim como o diâmetro e a inclinação dos suportes utilizados, o que pode estar relacionado a diferenças de tamanho de corpo e anatômicas, ou à partilha de recursos (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981). Entretanto, as consequências dessas variedades na habilidade arborícola e no desempenho locomotor não são conhecidas. Embora *Didelphis aurita* e *Philander frenatus* sejam considerados semi-terrestres quanto ao hábito (HUNSAKER, 1977), possuem habilidades arborícolas diferentes (VIEIRA, 1995, 1997) e exploram o estrato vertical da mata de maneira e intensidade diversas (CUNHA & VIEIRA, 2002). Inclusive, as garras mais longas e o pé mais largo de *D. aurita* em relação a *P. frenatus* podem ser consideradas especializações em escalar (VIEIRA, 1997), assim como o comprimento dos dígitos em relação à largura

da palma e da planta do pé (LEMELIN, 1999). Diferenças no tamanho e estrutura da escápula (CARVALHO, 2003) também sugerem vários graus de especialização em escalar dentro do grupo dos didelfídeos. As espécies de didelfídeos arborícolas têm maior firmeza ao agarrar o suporte do que as espécies generalistas, o que favorece um deslocamento mais estável e seguro (VIEIRA, 1995).

1.2 Abordagens e estado do conhecimento sobre a Locomoção Arborícola

Os animais quadrúpedes têm vários modos de andar (“gaits” em HILDEBRAND, 1965) possíveis, que são definidos pela combinação da velocidade de deslocamento (caminhar, trotar, correr) e por uma seqüência fixa de movimentação de membros: lateral ou diagonal e simétrica ou assimétrica (HILDEBRAND, 1965, 1985). O conjunto de mudanças de ponto de apoio, durante a movimentação dos membros em um deslocamento, iniciando e terminando com o mesmo membro, é chamado de passada. Ela é iniciada quando um membro posterior toca um suporte e, na seqüência, todos os outros membros são movimentados, e é finalizada quando o membro que a iniciou toca o suporte novamente (GAMBARYAN, 1974; HILDEBRAND, 1989; CARTMILL *et al.*, 2002).

A passada selecionada pelos animais pode variar conforme a velocidade (McMANUS, 1970) e o ambiente em que ele está se locomovendo, a fim de minimizar gastos energéticos (HILDEBRAND, 1989; ALEXANDER, 1996). Entretanto, a postura dos membros, em qualquer tipo de animal, não muda consideravelmente com a variação na velocidade (BIEWENER, 1989). A maneira de locomover-se selecionada pelo animal está relacionada não só com a proporção do seu corpo e o comprimento dos membros, por exemplo, (CARTMILL *et al.*, 2002), mas também com velocidade, agilidade, gasto de energia e controle neuromuscular requeridos durante a locomoção (HILDEBRAND, 1989).

A locomoção faz parte do estudo do comportamento postural, o qual está relacionado à conduta, ao conjunto de atitudes e reações do animal, em tarefas ligadas à aptidão em seu ambiente. A postura, portanto, é o modo de um animal posicionar-se e manter seu corpo durante uma determinada ação. Em atividades relacionadas à habilidade arborícola ela é importante, assim como o desempenho, para se obter uma avaliação do nicho potencial de uma espécie, relacionando o uso e a preferência do habitat (ARNOLD, 1983; DELCIELLOS & VIEIRA - dados não publicados).

Os grandes mamíferos terrestres, como os elefantes, tendem a manter uma postura mais ereta e, devido ao aumento de tamanho do corpo, a amplitude dos movimentos de seus membros, durante a passada, geralmente se torna mais restrita, refletindo numa diminuição da manobrabilidade (BIEWENER, 1989).

Os primatas, como exemplo de mamíferos arborícolas com tamanho de corpo pequeno e médio, ao se locomoverem nas árvores confiam quase que exclusivamente na seqüência diagonal simétrica de movimentação dos membros (HILDEBRAND, 1967; HIRASAKI *et al.*, 1992; TARDIEU, 1992; VILENSKY & MOORE, 1992; CARTMILL *et al.*, 2002), embora seja também comum o uso de seqüências assimétricas em algumas famílias (Tupaiidae, Lorisidae e Cebidae), HILDEBRAND (1967). Ao contrário, a maioria dos mamíferos terrestres usa a seqüência lateral simétrica durante a passada (HILDEBRAND, 1967, 1985; TARDIEU, 1992; SCHMITT & LEMELIN, 2002). Alguns primatas, porém, também utilizam a seqüência simétrica lateral com pares diagonais (*Cercopithecus*, *Macaca*, Callithricidae), ou membros independentes (Cercopithecidae) ao se locomoverem sobre superfícies ou suportes próximos da horizontal (HILDEBRAND, 1967; VILENSKY & MOORE, 1992; CARTMILL *et al.*, 2002). Ao escalar suportes verticais rígidos com 10cm de diâmetro, *Macaca* usa seqüência diagonal com pares diagonais e *Ateles*, com pares laterais (HIRASAKI *et al.*, 1992); MUYBRIDGE (1899

apud HILDEBRAND, 1967) observou um babuíno utilizando, ao escalar, seqüência simétrica diagonal.

Seqüência diagonal simétrica significa que, depois do membro posterior de um lado ter tocado o suporte, o próximo membro a tocá-lo será o anterior do lado oposto (HILDEBRAND, 1965, 1967, 1989). E seqüência lateral simétrica é quando, depois do membro posterior de um lado ter tocado o suporte, o próximo membro a tocá-lo será o anterior do mesmo lado (HILDEBRAND, 1965, 1967, 1989). Em ambas as seqüências, a movimentação dos pares de membros tende a ser igualmente espaçada no tempo (HILDEBRAND, 1965, 1967, 1989).

A seqüência diagonal confere mais estabilidade do que a seqüência lateral aos animais arborícolas ao andar em galhos finos, ou a animais terrestres com os membros posteriores mais desenvolvidos, em que o centro de gravidade do corpo se localiza mais posteriormente (HILDEBRAND, 1985; TARDIEU, 1992). Essa estabilidade é atingida devido ao bipedalismo diagonal, obtido com a seqüência diagonal, que forma um polígono estável, proporcionando mais equilíbrio do que o bipedalismo unilateral, presente em seqüências laterais, uma vez que a linha diagonal passa próxima ao centro de gravidade do animal, balanceando melhor sua massa corpórea (HILDEBRAND, 1985, 1989; CARTMILL *et al.*, 2002). Entretanto, segundo alguns autores, a habilidade em usar seqüência diagonal é apenas uma consequência do controle cortical de locomoção, desenvolvido pelos primatas para usar galhos finos (HIRASAKI *et al.*, 1992).

Assim como os primatas, os marsupiais locomovem-se com destreza na mata devido, principalmente, aos seus apêndices preênsis, embora estes sejam mais especializados nos primatas do que nos didelfídeos. De fato, os coxins das patas dos primatas são maiores, seus dedos mais longos se abduzem mais e o hálux é mais divergente

do que os demais dígitos, o que aumenta a força exercida por ele contra os outros quatro dedos ao agarrar um galho (CARTMILL, 1974).

Como a Mata Atlântica apresenta muitas árvores com tronco finos, lianas e cipós, é um ambiente que favorece o deslocamento por agarramento através destes suportes, tão abundantes e disponíveis, tanto para os animais atingirem o estrato vertical, quanto para se locomoverem horizontalmente pelo sub-bosque e dossel. A locomoção por agarramento, principalmente no plano vertical, é mais segura para o animal pois, além de não o deixar dependente apenas das garras fincadas no suporte, permite que ele aproxime seu corpo e centro de gravidade do suporte, se necessário, aumentando assim sua estabilidade.

1.3 Locomoção dos Marsupiais

Marsupiais didelfídeos locomovem-se basicamente por quadrupedalismo, terrestre e arborícola, sobre troncos e galhos próximos da horizontal, escalando suportes verticais com garras ou por agarramento (CARTMILL, 1974; JENKINS & McCLEAN, 1984), embora as garras não sejam usadas numa locomoção arbórea rápida (CAMPBELL, 1966 *apud* CARTMILL, 1974). Estudos sobre a locomoção terrestre destes marsupiais demonstraram que eles movimentam seus membros utilizando seqüência lateral simétrica no andar horizontal no solo e sobre troncos e galhos próximos da horizontal, caídos no chão (McMANUS, 1970; PRIDMORE, 1992; SCHMITT & LEMELIN, 2002; VIEIRA, no prelo). Entretanto, ao correr *Didelphis virginiana* muda sua passada, usando a seqüência diagonal (McMANUS, 1970). E *Caluromys philander*, que é um especialista de dossel, em relação à morfologia e ao uso quase que restrito a esse estrato, exibe seqüência diagonal ao se locomover em suportes horizontais como os descritos acima, de maneira análoga à grande maioria dos primatas. Por este motivo, esta seqüência é relacionada à vida arborícola (SCHMITT & LEMELIN, 2002).

Caluromys philander, também como os primatas, locomove-se exercendo mais força nas pernas que nos braços, tanto em suportes planos como em tubos cilíndricos (SCHMITT & LEMELIN, 2002). Em geral, são os mamíferos terrestres que fazem mais força nos membros anteriores ao caminhar, existindo algumas exceções entre os arborícolas: esquilo, lóris, babuíno e *Callithrix*, este último, de fato, raramente usa galhos finos (SCHMITT & LEMELIN, 2002). Ao ser reduzida a força nos membros anteriores, o peso do corpo é distribuído mais posteriormente, deixando os braços com maior mobilidade para forragear em galhos finos (CARTMILL, 1974; SCHMITT & LEMELIN, 2002). O peso do corpo distribuído mais posteriormente e a maior habilidade em agarrar suportes com o hálux do que com o polegar da mão permitem aos marsupiais sustentarem-se com segurança em suportes finos utilizando os pés, enquanto usam as mãos para pegar frutos ou caçar insetos, ou para transpor suportes descontínuos, firmando-se no galho em que estão com os pés e, às vezes, com a cauda preênsil também, enquanto se certificam de que o suporte seguinte é seguro (CARTMILL, 1974).

O que se conhece sobre a postura dos didelfídeos durante a locomoção é que *Didelphis virginiana* balança a cintura pélvica (MCMANUS, 1970) e que *Monodelphis domestica* reduz a ondulação lateral ao aumentar a velocidade no andar horizontal (PRIDMORE, 1992). Ao caminhar, *D. virginiana* faz uma leve oscilação dorsoventral com a cabeça e mexe a cauda lateralmente e verticalmente, acompanhando a movimentação das pernas, balançando-a para o mesmo lado da perna que está em movimento (MCMANUS, 1970).

A cauda dos marsupiais didelfídeos, por ser preênsil e possuir coxins na região ventral, é útil na locomoção, podendo ser pressionada contra troncos ou enrolada em espiral nos galhos para agarrá-los, contraindo e relaxando-a alternadamente (MCMANUS, 1970; DAGG, 1973; CARTMILL, 1974; SANTORI *et al.*, submetido; NOGUEIRA, com.

pessoal). De fato, *D. virginiana* enrola sua cauda em espiral nos galhos, ao escalar suportes verticais finos, menores de 3 cm de diâmetro (MCMANUS, 1970).

Os marsupiais, apesar de possuírem garras, não as utilizam com grande intensidade como os roedores que, por serem desprovidos de apêndices preênlseis, não conseguem escalar suportes finos por agarramento (CARTMILL, 1974). O esquilo, por exemplo, crava suas garras nos troncos, tracionando-se e movendo os pés juntos, em seqüência assimétrica, ao subir em troncos largos (CARTMILL, 1974). Ao escalar esses suportes, os didelfídeos, além de cravarem suas garras, tendem a usar a cauda preênsil com coxins na ponta (NOGUEIRA, com. pessoal) para ajudar no impulso, pressionando-a contra o tronco (DAGG, 1973), de maneira análoga aos roedores (CARTMILL, 1974).

C. philander, ao caminhar em suportes horizontais protraí seu braço ao tocá-lo no suporte, formando um ângulo maior que 90° em relação ao eixo horizontal do tronco, como os primatas (SCHMITT & LEMELIN, 2002), ao contrário da maioria dos mamíferos, em que este ângulo é menor que 90°. Esta protração do braço é relacionada ao uso de ramos finos, pois este movimento proporciona um aumento do passo e reduz a oscilação dos galhos, permitindo que o animal ande mais depressa sem ter que aumentar a freqüência da passada (HILDEBRAND, 1989; SCHMITT & LEMELIN, 2002).

O uso da seqüência diagonal, a posição mais protraída do braço e a distribuição do peso do corpo mais posteriormente são mecanismos que ajudam animais arborícolas a andar e forragear em um ambiente de galhos finos, horizontais ou verticais, com diferentes inclinações, como encontrado no estrato vertical da Mata Atlântica. Entretanto, a locomoção arborícola dos didelfídeos é ainda pouco conhecida e pode envolver comportamentos específicos, diferentes destes recém citados, particularmente nas posturas utilizadas.

O estudo da habilidade locomotora dos didelfídeos é importante para se ter um conhecimento mais aprofundado sobre a ecologia desses animais e para se obter informações relevantes, que contribuam para uma maior compreensão de como as comunidades de marsupiais estão distribuídas pela mata, possibilitando previsões de como elas podem ser afetadas com mudanças na estrutura de seus habitats

Objetivo

- Descrever e comparar o modo de locomoção de sete espécies de marsupiais didelfídeos, arborícolas, semi-terrestres e terrestre, durante a escalada de suportes verticais finos e flexíveis, que simulam cipós, a fim de analisar o tipo de seqüência de movimentação dos membros utilizada e observar se essa seqüência é alterada com mudanças na velocidade do animal. Estipular um padrão de postura utilizada pelos marsupiais e, possivelmente, diferenciada entre as espécies para esta atividade. E, por fim, confrontar os resultados sobre locomoção em suportes verticais obtidos neste estudo com o observado no andar horizontal de didelfídeos por outros autores.

As hipóteses do presente estudo são:

- 1) Existem diferenças nas estratégias de locomoção utilizadas pelas espécies em relação ao estrato da mata em que vivem;
- 2) As espécies arborícolas escalam com mais desenvoltura e atingem as velocidades mais altas. E, entre elas, as que usam quase exclusivamente estratos superiores têm maior habilidade locomotora nos testes de escalada em suportes verticais do que as que usam o sub-bosque e das que usam o sub-bosque e o chão;
- 3) O tipo de seqüência deve variar de acordo com a velocidade.

2 Materiais e Métodos

2.1 Espécies de estudo

A ordem Didelphimorphia (GILL, 1872) compreende os marsupiais sul-americanos e seu conhecimento geológico neste continente data do fim do Cretáceo (EISENBERG & REDFORD, 1999; FELDHAMER *et al.*, 1999). Esta ordem divide-se em duas famílias viventes, segundo KIRSCH, *et al.*, 1997¹:

- Didelphidae GRAY, 1821 com a subfamília Didelphinae (GRAY, 1821) onde *Didelphis* Linnaeus, 1758, *Philander* Tiedemann, 1808 e *Metachirus* Burmeister, 1854 estão inseridos; e Marmosinae (REIG, KIRSCH & MARSHALL, 1987) onde estão inclusos *Gracilinanus* Gardner e Creighton, 1989, *Micoureus* Lesson, 1842, *Marmosops* Matschie, 1916.

- Caluromyidae (KIRSCH & REIG in KIRSCH, 1977) em que a subfamília Caluromyinae KIRSCH & REIG in KIRSCH, 1977 com *Caluromys* J. A. Allen, 1900 está inserida.

Os membros dessa ordem podem ter diferentes tamanhos de corpo e têm em comum apêndices preênlseis com pé em posição plantigrada, com cinco dedos, sendo o polegar opositor e sem unha (CARTMILL, 1974; EISENBERG & REDFORD, 1999; FELDHAMER *et al.*, 1999). Possuem cauda longa, de mesmo tamanho ou maior que o comprimento do corpo, com escamas e com pouco, ou nenhum, pelo. Normalmente, a cauda é forte e preênsil até sua ponta, podendo agarrar com firmeza objetos finos (DAGG, 1973; CARTMILL, 1974; EISENBERG & REDFORD, 1999; FELDHAMER *et al.*, 1999) e até mesmo pendurar-se por ela, que funciona como quinto membro (MCMANUS, 1970; CARTMILL, 1974; LEMELIN, 1999). Os didelfídeos são noturnos e solitários e podem ter

¹ Não foram estudadas espécies pertencentes às outras subfamília de Didelphidae e Caluromyidae.

habito arborícola ou terrestre (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; EISENBERG & REDFORD, 1999; FELDHAMER *et al.*, 1999), embora morfologicamente todos sejam considerados escansoriais (SZALAY, 1994).

Apresenta-se, a seguir, uma descrição dos hábitos alimentares e da estratificação na mata das sete espécies estudadas:

Caluromys philander (LINNAEUS, 1758) é arborícola de dossel (CARTMILL, 1974; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981, 1983; JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991; PASSAMANI, 1995; FONSECA *et al.*, 1996; SCHMITT & LEMELIN, 2002) que utiliza preferencialmente ramos terminais à procura de frutos e insetos (MILES *et al.*, 1981). É observado, geralmente, em suportes com menos de 5 cm de diâmetro (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981), devido à habilidade de agarrar e é muito rápido e ágil no estrato vertical (SZALAY, 1994). Usa níveis intermediários a altos da mata, onde é visto correndo com destreza em galhos ou vinhos e raramente desce ao chão (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; FONSECA & KIERULFF, 1989; JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991). Parece preferir vegetação densa, mas também usa dossel aberto (MALCOLM, 1995). Seu hábito alimentar é mais frugívoro quando comparado ao dos outros didelfídeos (JULIEN-LAFERRIÈRE & ATRAMENTOWICZ, 1990; ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003); embora insetos e outros invertebrados sejam itens relevantes na sua dieta (ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003), pode alimentar-se também de néctar e outros exudatos de plantas (JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991). Mesmo estando em ramos terminais finos, usa as mãos para capturar insetos, característica não observada nos demais didelfídeos (CARTMILL, 1974; LEMELIN, 1999). Neste trabalho foram utilizados 5 indivíduos, 2 machos e 3 fêmeas, variando entre 160 e 300g (Fig. 1 a).

Gracilinanus microtarsus (WAGNER, 1842) usa principalmente a copa da floresta, podendo ser capturado também no sub-bosque e no chão ocasionalmente (PASSAMANI,

1995; VOLTOLINI, 1997). É principalmente frugívoro (ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003), embora alguns autores o considerem mais insetívoro, baseando-se em análises de conteúdo estomacal ou fecal (HERSHKOVITZ, 1992b; LEITE *et al.*, 1996). É possível que consuma também exudatos de plantas (NOWACK, 1999). Neste trabalho, foram utilizados 8 indivíduos, 5 machos e 3 fêmeas, variando entre 20 e 46g (Fig. 1 b).

Micoureus travassossi (MIRANDA-RIBEIRO, 1936) é arborícola (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981, 1983; PASSAMANI, 1995) visto do sub-bosque ao dossel da mata, mas ocasionalmente desce ao chão (JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991). Prefere vegetação densa com muitas palmeiras, mas já foi observado em dossel aberto (MALCOLM, 1995) e em áreas perturbadas, como as de exploração de madeira (VOSS *et al.*, 2001) e pequenos remanescentes da Mata Atlântica (PASSAMANI, 1995; PIRES & FERNANDEZ, 1999; QUENTAL *et al.*, 2001). Alimenta-se de insetos, pequenos animais e frutos (ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003). Neste trabalho, foram utilizados 20 indivíduos, 10 machos e 10 fêmeas, variando entre 95 e 224g (Fig. 1 c).

Marmosops incanus (LUND, 1840), arborícola de sub-bosque (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; FONSECA & KIERULFF, 1989; PASSAMANI, 1995; CUNHA & VIEIRA, 2002), utiliza suportes de pequeno diâmetro (CUNHA & VIEIRA, 2002), mas gasta mais tempo no chão, em relação a *C. philander* (LEMELIN, 1999). Já foi observado em fragmentos de Mata Atlântica (PASSAMANI & FERNANDEZ, 2003). Alimenta-se basicamente de insetos e, dentre os arborícolas deste estudo, pode ser considerado o mais insetívoro; porém, consome também muitos frutos (ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003). Neste trabalho, foram utilizados 8 indivíduos, 4 machos e 4 fêmeas, variando entre 42-97g (Fig. 1 d).

Didelphis aurita Wied-Neuwied, 1826, semi-terrestre (HUNSAKER, 1977), escala ocasionalmente o sub-bosque ou a copa, mas se locomove e forrageia principalmente no

chão (FONSECA *et al.*, 1996; LEMELIN, 1999; CUNHA & VIEIRA, 2002). Usa o estrato vertical, com mais intensidade os indivíduos jovens (FONSECA & KIERULFF, 1989; CUNHA & VIEIRA, dados não publicados), mais que *P. frenatus*, atingindo principalmente o dossel (CUNHA & VIEIRA, 2002). Escala troncos largos (SZALAY, 1994; CUNHA & VIEIRA, 2002), porém com dificuldade, apesar das garras bem desenvolvidas (CARTMILL, 1974) e, quando está no estrato vertical, passa mais tempo em suportes de diâmetros grandes (LEMELIN, 1999). É bastante generalista quanto a sua dieta (ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003), mas se alimenta principalmente de insetos e outros invertebrados do folhiço (SANTORI *et al.*, 1995), como também de pequenos vertebrados, carniça e frutas (FREITAS *et al.*, 1997), podendo ser um dispersor das sementes de plantas como *Cecropia* (GRELLE & GARCIA, 1999), espécies de Araceae (VIEIRA & IZAR, 1999) e de solanáceas (CÁCERES *et al.*, 1999). Neste trabalho, foram utilizados 8 indivíduos: 7 machos e 1 fêmea, variando entre 847-1524g (Fig. 2 a).

Philander frenatus Olfers, 1818, semi-terrestre (HUNSAKER, 1977), se locomove e forrageia principalmente no chão (LEMELIN, 1999), embora também seja “bom escalador” (HERSHKOVITZ, 1997; FONSECA & KIERULFF, 1989; VIEIRA, 1997). Usa menos o estrato vertical que *D. aurita* e limita-se ao uso do sub-bosque e do chão (CUNHA & VIEIRA, 2002). É observado perto de árvores caídas e, principalmente, em vegetação densa perto de rios e brejos (FONSECA & KIERULFF, 1989; FONSECA & ROBINSON, 1990; JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991; HERSHKOVITZ, 1997), onde forrageia como os pequenos carnívoros, caçando sapos (EMMONS & FEER, 1997). Nada bem e voluntariamente (EMMONS & FEER, 1997; HERSHKOVITZ, 1997). É uma das espécies mais carnívoras entre os didelfídeos (SANTORI *et al.*, 1995; ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003) e a mais carnívora deste estudo. Alimenta-se principalmente de invertebrados de folhiço (ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003), crustáceos de água doce,

anelídeos, e de vertebrados: pequenos mamíferos, pássaros e seus ovos, répteis, anfíbios, cobras e carniça (NOWACK, 1999). Ocasionalmente, come frutas como complemento de água em sua dieta, principalmente em períodos de seca (SANTORI *et al.*, 1997). Neste trabalho, foram utilizados 12 indivíduos: 8 machos e 4 fêmeas, variando entre 156 - 666g (Fig. 2 b).

Metachirus nudicaudatus (DESMAREST, 1817) é terrestre (MILES *et al.*, 1981; GRAND, 1983; FONSECA & KIERULFF, 1989; JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991; SZALAY, 1994; FONSECA *et al.*, 1996; CUNHA & VIEIRA, 2002) e parece preferir mata com poucas plântulas e com menor cobertura de dossel (MAÍRA MOURA com. pessoal) e locais mais secos (MILES *et al.*, 1981; JULIEN-LAFERRIÈRE, 1991). Mostra-se mais ativo logo após a chuva (EMMONS & FEER, 1997), saltando silenciosamente (MILES *et al.*, 1981). É mais insetívoro que *D. aurita*, provavelmente pelo seu hábito estritamente terrestre (SANTORI *et al.*, 1995) ou por sua mandíbula mais alongada (ÁSTUA DE MORAES, 1998 *apud* ÁSTUA DE MORAES *et al.*, 2003). Como outros didelfídeos, consome também moluscos, anfíbios, répteis, pássaros, ovos, pequenos mamíferos e frutos (NOWACK, 1999). Neste trabalho, foram utilizados 6 indivíduos: 4 machos e 2 fêmeas, variando entre 235-447g (Fig. 2 c).

a)

Maíra Moura

b)

Maja Kajin

c)

Danilo Furtado

d)

Vitor Rademader

Figura 1 – Espécies arborícolas: a) *Caluromys philander*; b) *Gracilinanus microtarsus*; c) *Micoureus travassossi*; d) *Marmosops incanus*.

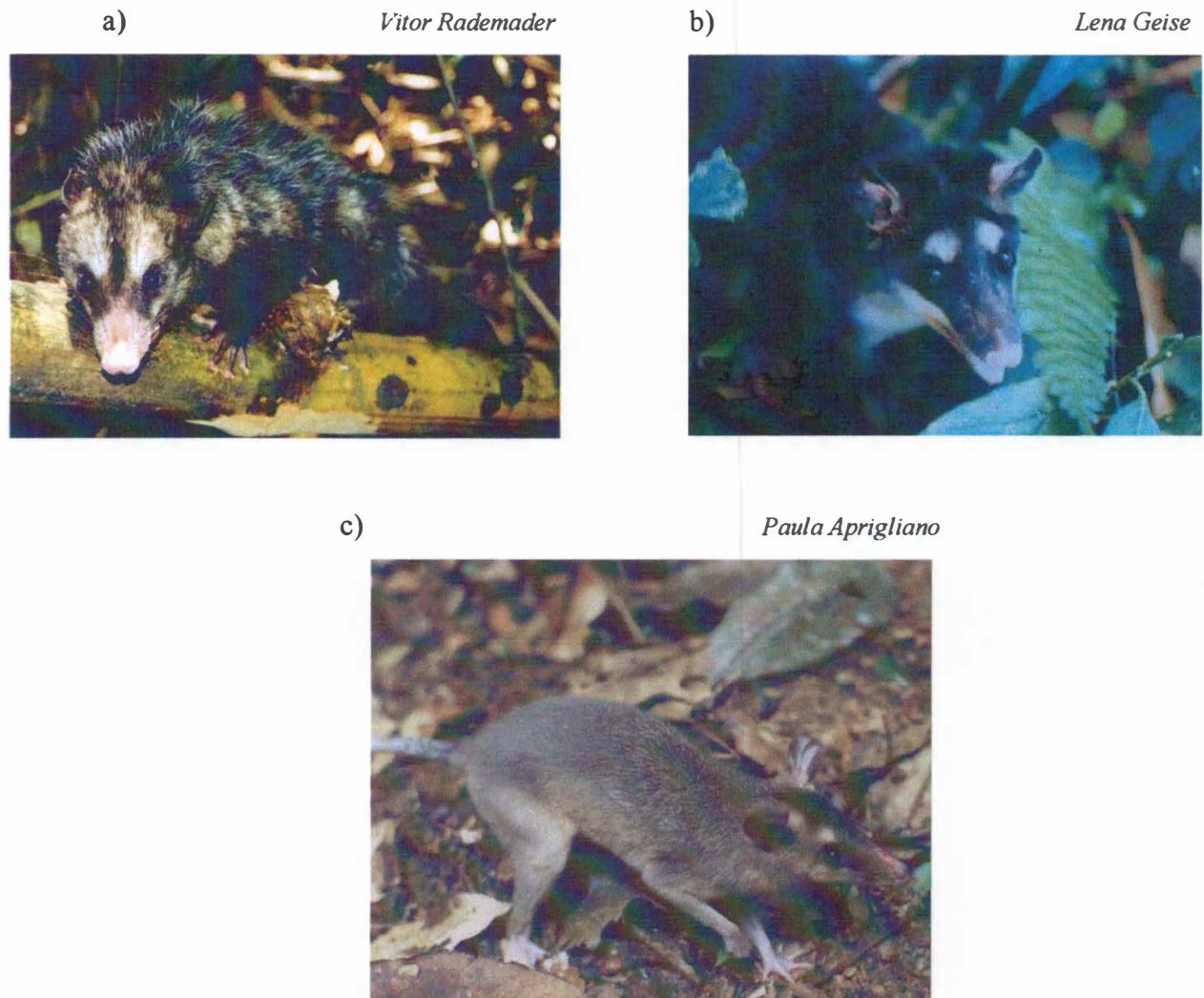


Figura 2 – Espécies semi-terrestres e terrestre: a) *Didelphis aurita*; b) *Philander frenatus*; c) *Metachirus nudicaudatus*.

2.2 Procedência dos animais

A maioria dos animais usados nos testes locomotores deste estudo é proveniente de fragmentos de Mata Atlântica, dos municípios de Guapimirim ($22^{\circ}2'S$ e $42^{\circ}59'W$) e de Cachoeiras de Macacu ($22^{\circ}28'S$ e $42^{\circ}39'W$), Rio de Janeiro, Brasil. Eles foram capturados em inventários faunísticos que faziam parte do Projeto de Conservação e Utilização da

Diversidade Biológica Brasileira (PROBIO), dentro do subprojeto “A Fragmentação Sutil: um estudo na Mata Atlântica”, realizados pelo Laboratório de Vertebrados (LABVERT), UFRJ.

Alguns espécimes de *C. philander* e *G. microtarsus* foram capturados na base de estudos do LABVERT, localizada na região do Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNA/SO) (latitude: 22°24'- 22°32'S, longitude: 42°69'- 43°06'O), município de Guapimirim, RJ, em vegetação de Mata Atlântica. Esses indivíduos faziam parte de um estudo de captura-marcção-recaptura e, após serem submetidos aos testes locomotores, foram devolvidos à mata no local exato de captura, antes do anoitecer do mesmo dia.

2.3 Testes de desempenho locomotor para análise do comportamento postural

Foram testados somente animais adultos, ou seja, com os quatro molares funcionais (TYNDALE-BISCOE & MACKENZIE, 1976; D'ANDREA *et al.*, 1994; MACEDO *et al.*, submetido); fêmeas prenhas ou lactantes e animais doentes foram excluídos.

Os animais levados para o Laboratório de Vertebrados foram deixados em descanso por um período de 2 dias para aclimatação, após o estresse da viagem e do novo ambiente. Antes do teste, os animais ficaram em jejum de pelo menos 12 a 24 horas com água *ad libitum*, para serem testados em condição pós-absortiva. Os animais filmados no laboratório de campo permaneceram na armadilha durante toda a noite e, no dia seguinte, ficaram apenas algumas horas no laboratório. Portanto, foram testados também em condição pós-absortiva, embora com um tempo de jejum que pode ter variado entre 12 e 24h. A aclimatação não foi realizada devido à curta distância da área de captura e ao curto tempo de permanência no laboratório.

As salas de filmagem do campo e da universidade eram semelhantes e o procedimento utilizado nos testes foi o mesmo nos dois locais. Na sala de filmagem

(largura- 2,5m; comprimento- 3,5 e altura- 3,0m) os animais foram submetidos a testes-padrão de escalada em suportes verticais, utilizados em outros estudos (VIEIRA, 1995, 1997; DELCIELLOS & VIEIRA, 2002) para análise da postura corporal (Fig.3).

Os testes consistem na escalada de cordas de nylon, disponíveis comercialmente, simulando suportes verticais como cipós e trepadeiras. Foram usados três diâmetros: v3 - 1,25cm; v2 - 0,9cm e v1 - 0,6cm. O diâmetro do suporte é uma variável importante para a habilidade arborícola e comportamento locomotor, particularmente no uso vertical da floresta. De um modo geral, marsupiais didelfídeos alcançam o estrato vertical da mata por meio de pequenas árvores ou lianas (CANT, 1992). *Didelphis virginiana* ao se locomover livremente num parque, escolheu galhos finos e alambrados com 3 cm ou menos de diâmetro para escalar (McMANUS, 1970). De fato, CUNHA & VIEIRA (2002) observaram que *M. incanus*, *D. aurita* e *P. frenatus* usam mais freqüentemente suportes finos, até 3cm de diâmetros, com inclinação próxima a 90° ao usar o estrato vertical da mata. As observações de CUNHA & VIEIRA (2002) foram feitas no mesmo local onde foram coletados os animais utilizados nesse estudo e suas observações constituem um subsíduo pertinente para este trabalho.

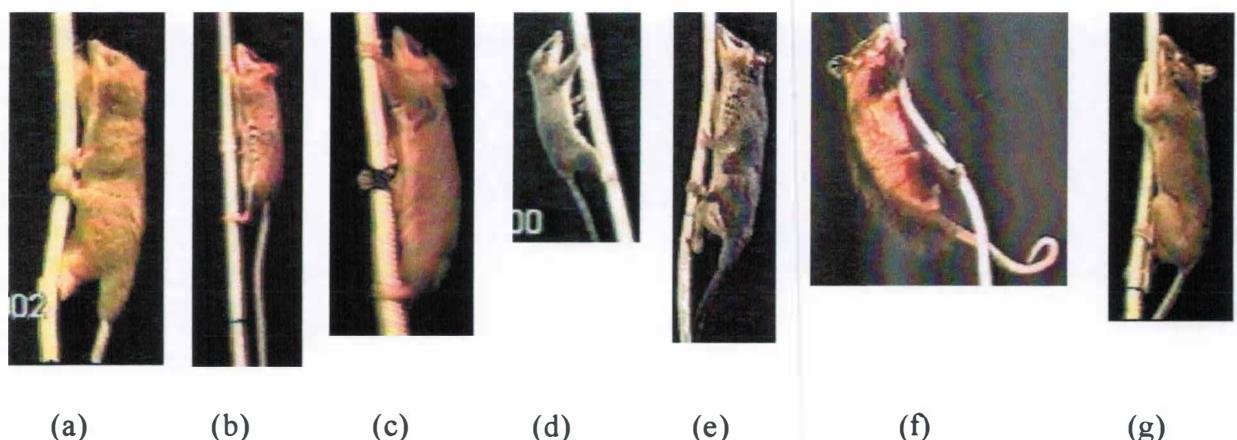


Fig.3 – Imagens das espécies em testes de escalada no suporte v3. a) *C. philander*; b) *G. microtarsus*; c) *M. travassossi*; d) *M. incanus*; e) *P. frenatus*; f) *D. aurita*; g) *M. nudicaudatus*.

As cordas foram suspensas, uma de cada vez, por uma roldana presa ao teto, por onde fluíam livremente, como uma esteira rolante vertical, com inclinação de 90°, a 90cm da parede mais próxima e com altura de 2,70m. Os animais foram estimulados a escalar as cordas em sua velocidade máxima, mediante a aproximação de um observador, produzindo algum ruído quando necessário, como bater palmas ou agitar um molho de chaves. Estes estímulos em geral eram suficientes para fazer o animal fugir do observador, acelerando sua velocidade. Outra pessoa ficava manipulando a filmadora e controlando a qualidade das imagens. Os animais que não responderam a este estímulo foram desconsiderados e excluídos das análises posteriores. Apesar de todos os indivíduos terem recebido um estímulo semelhante para realizar o teste, este pode não ter tido o mesmo efeito para todas as espécies (LOSOS, 2002). O importante, porém, é que os indivíduos estavam sendo testados sob as mesmas condições e que foi obtida a maior amplitude possível de velocidade de cada indivíduo, permitindo uma análise de mudanças posturais e do modo de escalar com o aumento da velocidade.

Cada indivíduo foi testado duas vezes em cada corda para se ter maior precisão nos resultados, já que a velocidade podia alterar-se no decorrer do teste. Em cada teste foram filmados inúmeros ciclos de passadas. Por serem animais noturnos e iniciarem suas atividades no início da noite ou no crepúsculo, os testes foram realizados entre o fim da tarde e começo da noite. O bem-estar dos animais sempre foi levado em conta, suspendendo-se o teste sempre que houvesse algum sinal de fadiga no animal.

A locomoção foi gravada com uma câmera de vídeo (NTSC, 30 quadros completos $\cdot s^{-1}$ com velocidade de abertura de 0,01s), fixada sobre um tripé, com o animal em vista lateral e, possivelmente, ventral, já que o animal tendia a girar na corda. A captação da imagem restringiu-se a uma parte do suporte, cerca de 1,5m do chão, onde o animal era mantido dentro do campo de visão da câmera; o *zoom* foi aumentado durante a filmagem

dos animais das espécies de menor porte. A iluminação foi feita com duas lâmpadas incandescentes, uma no teto da sala, próxima à corda, e a outra na parede ao lado. Esta, porém, após algumas filmagens, foi eliminada para se obter um contraste maior dos membros dos animais com a corda.

2.4 Análises do comportamento postural

Neste estudo, foram analisadas imagens do banco de imagens do LABVERT, iniciado em 1998, e dos novos indivíduos filmados de janeiro de 2001 a outubro de 2002, acrescentadas posteriormente ao banco de dados do laboratório.

Depois de gravadas, as imagens foram selecionadas para se escolher a seqüência de ciclo de passada de cada animal em sua maior velocidade e melhor desenvoltura nos três suportes. Para a escolha da seqüência, foi observada a escalada dos indivíduos ao longo de toda a corda, já que a velocidade podia alterar-se no decorrer do teste, e as inúmeras seqüências presentes foram analisadas com a ajuda do contador do videocassete, anotando-se os momentos em que o animal fluía melhor na corda, atingindo uma grande velocidade. Essas seqüências de ciclos de passadas foram comparadas, fazendo-se uma análise quadro a quadro, para a obtenção do número de quadros, que seria a base para o cálculo da velocidade. Por fim, a seqüência com o animal em sua velocidade máxima foi a escolhida. Geralmente, esta seqüência era uma das primeiras, logo que o animal era solto na corda. Isso porque o animal estava em fuga e, depois, era forçado a reduzir a velocidade pois percebia o final do suporte. Para saber se o animal estava no seu máximo ou sub-máximo desempenho foi necessário analisar a maneira de andar e a seqüência das passadas, além de se calcular a velocidade (LOSOS, 2002). Todos os quadros da seqüência escolhida, para cada indivíduo em cada suporte, foram digitalizados utilizando-se um videocassete conectado a um computador com placa de captura de imagens.

2.4.1 Seqüência de movimentação dos membros

A partir desses dados, foi feita a análise da seqüência de movimentação dos membros e a descrição da postura de cada espécie ao escalar. Para se obter a seqüência padrão de cada espécie, selecionou-se um ciclo de passada de dois indivíduos, que foram considerados os representantes de sua espécie, em cada um dos suportes. Em um desses ciclos a velocidade era mínima, e no outro, máxima, mas em ambos os ciclos os indivíduos estavam na sua velocidade máxima de desempenho. O objetivo era determinar se a postura e as seqüências usadas para escalar variavam em relação à velocidade. Nas duas situações, além da velocidade foi observado também o comportamento, sendo escolhidos os indivíduos que apresentaram postura “mais típica” (considerada a mais freqüente na espécie), entre todos da espécie ao escalar.

Foram feitos diagramas do modo de escalar dessas seqüências para analisar a ordem de movimentação dos membros e seu tempo de permanência no suporte durante a escalada. Esses diagramas foram feitos com base nos “diagramas de locomoção” de HILDEBRAND (1965). Como a posição dos animais na corda variava durante a escalada, a passada de alguns indivíduos começou a ser analisada pelo membro posterior direito e de outros pelo posterior esquerdo. Para facilitar a compreensão dos diagramas, portanto, todos os ciclos de passada foram padronizados, iniciando-os com o membro posterior esquerdo, como utilizado por HILDEBRAND (1965).

As fórmulas do modo de escalar – “gait formula” – (HILDEBRAND, 1965) de cada espécie foram calculadas nos três suportes e nas duas velocidades (Anexo). A fórmula é dada pelo tempo de permanência dos membros posteriores no suporte (“fator de carga”, eixo x do gráfico de locomoção) pelo tempo em que o membro anterior leva para tocar o suporte depois do membro posterior do mesmo lado tê-lo tocado (“diagonalidade”, eixo y do gráfico de locomoção). Essa fórmula foi obtida a partir de dois ciclos de passada

consecutivos para garantir que ela representasse, de maneira mais fiel possível, o modo de escalar das espécies estudadas, como sugerido por HILDEBRAND (1965). Portanto, para se calcular a fórmula do modo de escalar, usou-se apenas o tempo de permanência no suporte dos membros posteriores e, quando não foi exatamente igual, foi feita uma média entre os dois posteriores. O tempo de permanência dos membros anteriores não entrou no cálculo da fórmula pois, se não era igual aos posteriores, era muito próximo, não influenciando no resultado.

Para cada espécie, calculou-se uma média das fórmulas do modo de escalar nas seqüências mais rápidas para obter-se um ponto para cada espécie e plotá-los em um único gráfico de locomoção, a fim de facilitar a comparação interespecífica. Com o gráfico foi possível classificar as seqüências utilizadas pelas espécies ao escalar. Entretanto, em relação à velocidade, os padrões definidos no gráfico de locomoção podem não ser equivalentes à locomoção vertical.

Mudanças no modos de escalar, de acordo com o diâmetro do suporte e velocidade, foram analisadas por espécie, plotando-se o fator de carga contra a diagonalidade, em um gráfico de locomoção para cada uma das espécies.

O que diferencia o bipedalismo diagonal em sequência lateral ou sequência diagonal é a sequência utilizada em menor velocidade, quando o animal tem um modo de andar que utiliza membros independentes (Fig. 4). Com o aumento de velocidade, o animal muda o modo de andar para pares diagonais, mas inicialmente há uma curta assimetria entre os membros anterior e posterior do par. Se a seqüência em baixa velocidade for lateral, na mudança para pares diagonais, iniciando-se a passada com o membro posterior esquerdo, por exemplo, o membro anterior esquerdo é o segundo a tocar o suporte, ligeiramente antes do posterior do lado oposto (direito), terceiro membro a tocar o suporte. O membro anterior direito toca o suporte após o posterior do mesmo lado, de forma que a

pisada do membro anterior segue a do posterior do mesmo lado em um curto intervalo de tempo. Na sequência diagonal, o membro posterior do par diagonal, o esquerdo, por exemplo, toca o suporte ligeiramente antes do anterior do lado oposto (direito), que é o segundo membro a tocar o suporte. O terceiro membro a tocar o suporte é o posterior direito, seguido do anterior esquerdo. A última pisada será portanto do membro anterior do mesmo lado do membro posterior que iniciou o ciclo da passada. O tempo entre a pisadura do posterior e do anterior do mesmo lado será longo em relação à duração da passada.

2.4.2 Descrição da postura

A descrição da postura das espécies ao escalar foi feita com observações de um suporte apenas, já que o diâmetro do suporte pareceu não influenciar no comportamento postural dos animais. Como todas as espécies atingiram maior velocidade e desenvoltura no suporte de maior diâmetro (v3), foi este o escolhido para o estudo da postura.

Para se obter uma descrição padrão da postura ao escalar para cada espécie, foi comparada a postura do indivíduo de maior com o de menor velocidade em v3, ambos em sua velocidade máxima de desempenho, para ver se a estratégia usada para escalar variava de acordo com a velocidade. Os indivíduos utilizados nesta análise da postura foram os mesmos selecionados para a análise do modo de escalar.

A descrição da postura foi feita por meio de uma análise quadro a quadro da imagem, procedimento que permitiu obter: (1) a distância e (2) a ondulação do corpo do animal em relação ao suporte e (3) a posição da cauda, (4) da cabeça e (5) dos membros. A ondulação foi observada nas seqüências com o animal em vista ventral.

3 Resultados

3.1 Comportamento locomotor

As sete espécies de marsupiais didelfídeos estudadas apresentaram seqüência simétrica lateral de movimentação dos membros, ou trote, segundo o gráfico de locomoção de Hildebrand (1965), durante a escalada de suportes verticais flexíveis. O nome das seqüências é dado em função do tempo que o membro anterior de um lado demora para tocar o suporte, após o posterior do mesmo lado tê-lo tocado. As fórmulas do modo de escalar ficaram distribuídas no quadrante superior esquerdo do gráfico de locomoção, entre 55% (eixo y) e 57% (eixo x), Fig. 4.

As espécies arborícolas apresentaram movimentação característica do trote e, raramente, seqüência lateral com pares diagonais (“diagonal-couplets”), com exceção de *Marmosops incanus* que, nas seqüências mais lentas, apresentou seqüência lateral com membros independentes (“single-foot”), Fig. 16.

As espécies semi-terrestres e a terrestre usaram seqüência lateral com membros independentes, sendo que algumas seqüências de *Didelphis aurita* e *Metachirus nudicaudatus* apresentaram pares laterais (“lateral-couplets”). *Philander frenatus* se destacou dos demais não-arborícolas por ter apresentado seqüências com pares diagonais e ter feito movimentação característica do trote no suporte de maior diâmetro, em maior velocidade (Fig. 22).

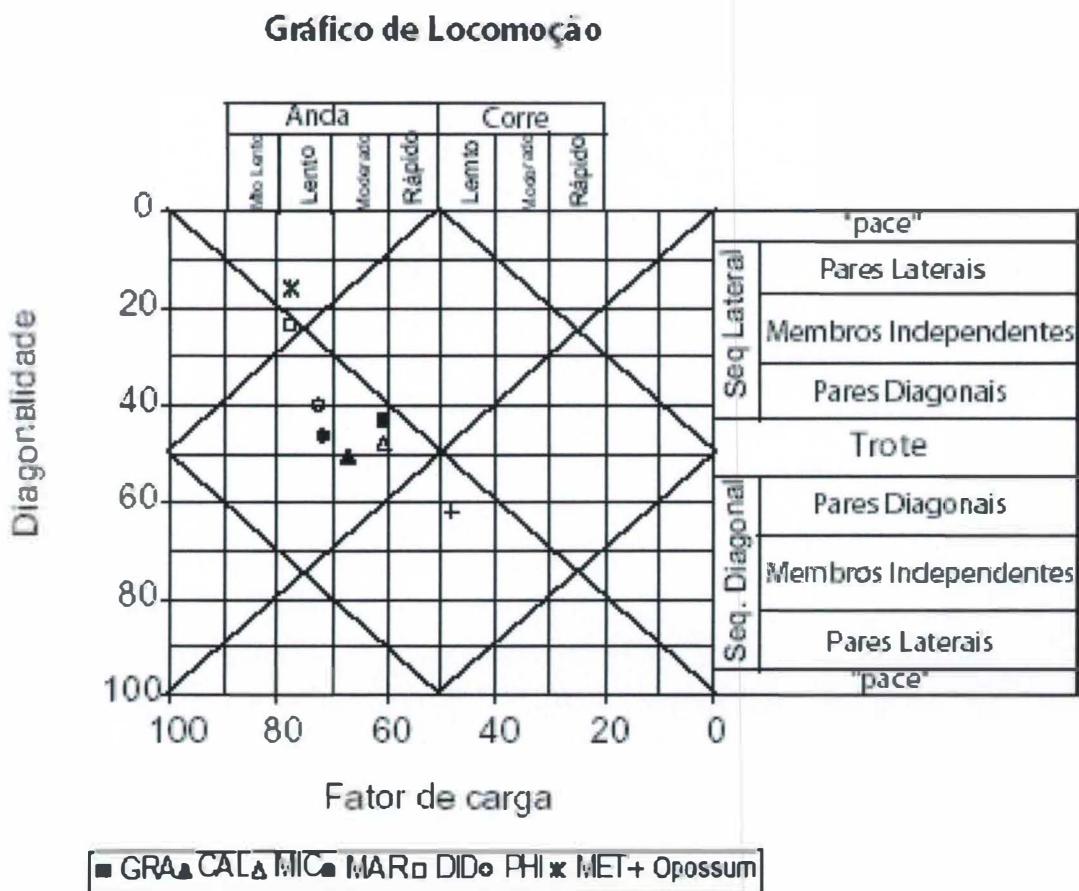


Figura 4 – Gráfico de Locomoção, baseado em Hildebrand (1965), com a distribuição das médias das fórmulas do modo de escalar das sete espécies de didelfídeos estudadas. CAL: *Caluromys philander*; GRA: *Gracilinanus microtarsus*; MIC: *Micoureus travassossi*; MAR: *Marmosops incanus*; DID: *Didelphis aurita*; PHI: *Philander frenatus*; MET: *Metachirus nudicaudatus*; Opossum: estimado ($x = 49$, $y = 61$) de Hildebrand (1967), referente ao caminhar horizontal dos didelfídeos.

Nas seqüências simétricas os membros posteriores e anteriores permanecem o mesmo tempo em contato com o suporte (HILDEBRAND, 1965). As espécies arborícolas apresentaram, nas seqüências mais rápidas, um tempo de permanência dos membros no suporte entre 50% e 66% da passada, com exceção de *Caluromys philander*, que apresentou entre 57% e 76% (Fig.4 e Fig. 7) e de *M. incanus*, que apresentou distribuição

da média das fórmulas com 72% de fator de carga (Fig. 4) e, no geral, entre 66% e 79% (Fig. 16). A distribuição média foi obtida apenas com as fórmulas das seqüências mais velozes dos três suportes.

Em relação à velocidade, todas as espécies apresentaram uma grande amplitude entre as máximas e as mínimas. As arborícolas foram sempre mais rápidas: *Gracilinanus microtarsus* atingiu as maiores velocidades (Tab. 3), seguido de *Micoureus travassossi* (Tab. 5); *Marmosops incanus* foi a arborícola mais lenta (Tab. 7). Entre as não-arborícolas, *P. frenatus* foi mais veloz que *D. aurita* (Tab. 9; Tab. 11) e *Metachirus nudicaudatus* foi o mais lento de um modo geral, apresentando um único indivíduo que atingiu alta velocidade no suporte v3 (Tab. 13).

3.2 Movimentação dos membros

Em todas as espécies, os membros tiveram um mesmo padrão de movimentação durante o ciclo locomotor, dividido em duas fases: impulsão (para os membros posteriores) ou tração (para os membros anteriores) e recuperação (SANTORI, 2001; CARTMILL *et al.*, 2002). A fase de impulsão é quando os membros produzem o impulso para o movimento, correspondendo à fase de apoio na locomoção terrestre, momento em que os membros dão impulso no chão (SANTORI, 2001). Na escalada, esta fase é feita pelos membros posteriores e corresponde ao momento em que os membros estão saindo da corda, dando um impulso nela (Fig. 8 a-c). Na fase de recuperação, ocorre o reposicionamento dos membros posteriores (ou anteriores) para se iniciar o novo ciclo de passada (Fig. 8 d-f).

O início da fase de impulsão de um membro posterior, que marca o início e fim da passada, na escalada ocorre quando o membro posterior de um lado acabou de tocar o suporte e está em flexão máxima, durante a passada (Fig. 8 a, f). Nesta fase, o pé encontra-

se posicionado na região ventral do animal, na altura do joelho ou acima dele, encostado na mão do membro anterior do mesmo lado, com ambos os membros em sua máxima flexão. *D. aurita* e *P. frenatus* nem sempre mantiveram o membro posterior e anterior encostados (Fig. 20 a); mantiveram o pé na linha do joelho e não acima dele como nos arborícolas (Fig. 11 a). *M. nudicaudatus* manteve o pé na região inguinal e sempre posicionado abaixo da linha do joelho e distante da mão (Fig. 26 f). O impulso para cima é feito pelo alongamento do membro posterior, que ocorre gradualmente até sua máxima extensão. Depois de iniciada esta fase, o membro anterior do mesmo lado se encontra em fase de recuperação.

A fase de recuperação do membro posterior inicia-se quando este, após estar maximamente estendido, sai do suporte, com o pé e dedos relaxados (Fig. 8 e). Neste momento, o membro anterior do mesmo lado inicia sua fase de tração. Em suspensão, o membro vai sendo flexionado e elevado até reposicionar-se na corda, como na posição inicial da passada, retornando ao início da fase de impulsão (Fig. 8 f). Durante a suspensão, as arborícolas mantiveram a perna semiflexionada e ligeiramente abduzida, fazendo um arco. *D. aurita* e *P. frenatus* flexionam um pouco mais a perna e não a abduzem. *M. nudicaudatus* flexiona a perna e a mantém aduzida (Fig. 26 e).

A fase de tração dos membros anteriores é semelhante à de impulsão dos membros posteriores, porém, a máxima flexão ocorre antes do membro sair do suporte (Fig. 8 f) e a máxima extensão, quando o toca (Fig. 8 c). Antes de tracionar-se, o braço está estendido porque acabou de tocar o suporte, exceto em *M. nudicaudatus*, cujo braço continua flexionado, formando um ângulo de 90° com o antebraço, e o cotovelo fica na altura do ombro, nas seqüências mais rápidas, ou abaixo dele, nas mais lentas (Fig. 26 b). O membro anterior ao ser tracionado atinge sua máxima flexão, neste momento, quando o braço está flexionado, o cotovelo fica aduzido, junto ao corpo (Fig. 14 f).

Na fase de recuperação, o membro anterior, totalmente flexionado, sai do suporte e vai-se alongando, e o cotovelo distancia-se do corpo à medida que o membro se alonga até ficar praticamente estendido, em suspensão, e até tocar o suporte novamente (Fig. 8 a-c). Ao deixar a corda, no momento da suspensão, o punho fica solto, deixando a mão e os dedos relaxados para baixo (Fig. 8 b). À medida que o braço vai-se estendendo, protrai-se, formando um ângulo maior que 90° com o eixo horizontal do corpo *M. mudicaudatus* manteve o braço estendido, formando um ângulo menor que 90° com o eixo horizontal do corpo. Durante a protração do braço, os dedos e o dedão são esticados e abduzidos, antes de agarrarem a corda juntos (Fig. 14 c). Ao final do movimento, ao tocar a corda, a mão se posiciona na altura do focinho, exceto em *M. mudicaudatus*, cuja mão fica na altura da orelha (Fig. 26 b).

Foi possível comprovar a especialidade dos didelfídeos em agarrar suportes da maneira esquizodáctila (HAINES, 1958 *apud* CARTMILL, 1974), também em suportes verticais, ou seja, a corda, ao ser agarrada, fica entre o 2º e 3º dígito (Fig. 5).



Fig. 5 – a) *Didelphis aurita* e b) *Micoureus travassossi*, mostrando a maneira esquizodáctila de agarrar, ou seja, o suporte fica entre o 2º e 3º dígito do animal.

3.3 Permanência dos membros no suporte

Todas as espécies mantiveram pelo menos dois membros em contato com o suporte e, em nenhum momento, foi observada sustentação por apenas um membro. Os arborícolas permaneceram a maior parte da passada com dois membros apoiados no suporte. Entre a suspensão dos pares opostos, em quase todas as espécies, há um quadro em que todos os membros estão no suporte, portanto, há uma pausa necessária entre um ciclo de passada e outro. *D. aurita* (Tab. 10), *P. frenatus* (Tab. 12) e *M. nudicaudatus* (Tab. 14) permaneceram a maior parte do tempo com três membros apoiados no suporte e, em v3 rápido, *P. frenatus* permaneceu apoiado em dois membros durante um pouco mais da metade do tempo da passada (Tab. 12). Em todas as espécies, o número de quadros do ciclo da passada foi sempre maior nas seqüências menos velozes.

3.4 Comportamento postural

3.4.1 Ondulação

Os indivíduos de todas as espécies ondularam o tronco lateralmente e nenhum apresentou ondulação sagital. A ondulação ocorria quando o membro posterior finalizava sua fase de recuperação, pois o animal, ao tocar o suporte, próximo ao membro anterior, curvava o tronco, tombando o corpo para o lado oposto.

3.4.2 Distância do corpo em relação à corda

As espécies arborícolas e *P. frenatus* mantiveram o corpo sempre afastado da corda, sem tocá-la, durante toda a passada (Fig 3). Ao contrário, *D. aurita* manteve o peito e focinho próximos à corda e *M. nudicaudatus* manteve-se sempre junto à corda com os cotovelos aduzidos (Fig. 3). Durante o passo, os arborícolas mantiveram o corpo mais distante do suporte. *P. frenatus*, *D. aurita* e *M. nudicaudatus* não variaram muito a

distância do corpo em relação ao suporte, durante a passada. A fase em que o corpo esteve mais próximo da corda foi quando o membro anterior se tracionou.

3.4.3 Cabeça

Todas as espécies mantiveram a cabeça sempre apontada para cima, com leve oscilação. A cabeça oscilava para o lado contrário do braço que se esticava na fase de recuperação. Ao balançar a cabeça lateralmente, o animal aproximava focinho, pescoço e peito, passando rente à corda, mas sem se encostar nela. As espécies que se mantiveram encostadas na corda durante a passada permanecem com o peito encostado nela durante a oscilação da cabeça.

3.4.4 Cauda

A cauda esteve sempre afastada do suporte e rígida para baixo, fazendo movimentos para os lados, com exceção de *D. aurita* que manteve a cauda imóvel, e *M. nudicaudatus*, que fez movimentos descoordenados e, eventualmente, enrolou a cauda na corda para ajudar no impulso.

3.5 Caracterização do modo de escalar por espécie

3.5.1 *Caluromys philander*

Comportamento locomotor

Apresentou, predominantemente, movimentação característica de trote ao escalar, usando seqüência lateral simétrica com pares diagonais em uma ocasião e quase no limite do trote (Fig. 4). Seu modo de escalar praticamente não variou em relação ao suporte e à velocidade usados (Fig. 7). Eventualmente, a mão tocou o suporte um quadro antes do pé oposto (Fig. 6 b).

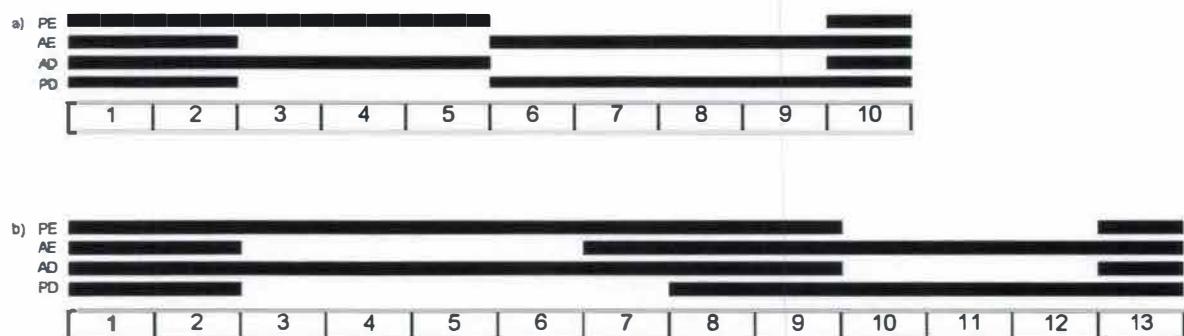


Fig. 6 – Diagrama de locomoção. Ciclo da passada de *Caluromys philander*. a) em v2 velocidade máxima; b) em v1 em velocidade máxima. Passada iniciada sempre com PE. A linha indica a permanência do membro no suporte. A numeração refere-se à quantidade de quadros da passada. Diagrama baseado em Hildebrand (1965).

Tabela 1 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de *Caluromys philander* nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).

	Máxima	Mínima
V1	29,56	16,59
V2	59,40	13,28
V3	59,25	27,27

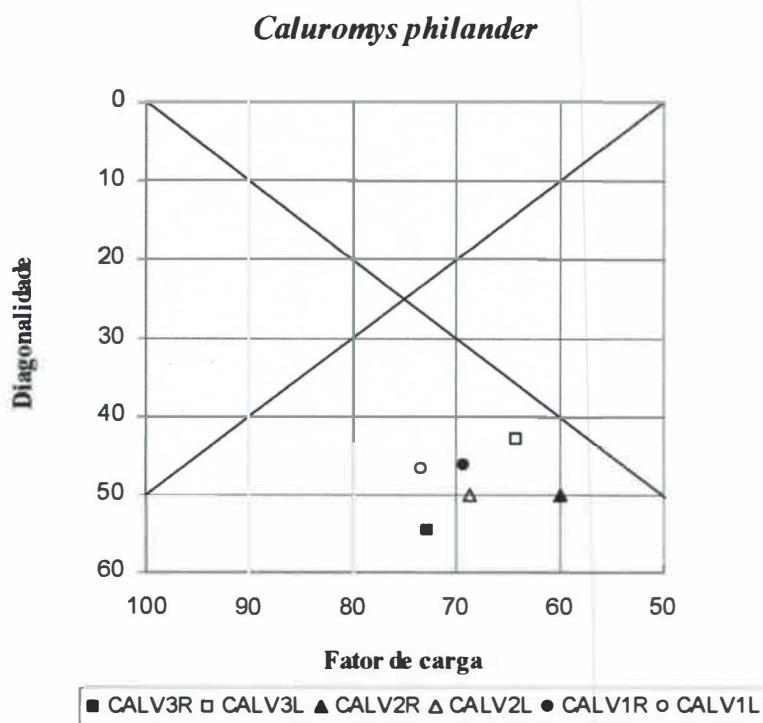


Figura 7 – Gráfico de Locomoção com a distribuição das fórmulas do modo de escalar de *Caluromys philander* nos três suportes nas duas velocidades. CALV3R: no suporte v3 rápido; CALV3L: no suporte v3 lento; CALV2R: no suporte v2 rápido; CALV2L: no suporte v2 lento; CALV1R: no suporte v1 rápido e CALV1L: no suporte v1 lento.

Permanência dos membros no suporte

C. philander permaneceu a maior parte da passada com dois membros apoiados no suporte, exceto no suporte mais fino, v1, em que o período com dois e com quatro apoios quase se igualou, tanto em alta quanto em baixa velocidade. Em v2, o tempo de permanência com dois apoios foi maior que em v3 (Tab. 2).

Tabela 2 – Número de membros apoiados durante a passada de *Caluromys philander* (tempo de permanência expresso em porcentagem).

	V1		V2		V3	
	Rápido	Lento	Rápido	Lento	Rápido	Lento
2 membros	53,85	53,33	70,00	60,00	54,55	64,29
3 membros	0,00	6,67	0,00	20,00	18,18	7,14
4 membros	46,15	40,00	30,00	20,00	27,27	28,57

Comportamento postural

Apresentou a ondulação lateral mais acentuada do tronco entre as espécies estudadas. A cauda esteve sempre afastada do suporte e relaxada para baixo, no mesmo plano do tronco do animal, paralela à corda, fazendo movimentos suaves para os lados, devido ao balanço do corpo, na maior parte dos testes. Eventualmente, a cauda ultrapassou o dorso do animal ou deu algumas chicoteadas.

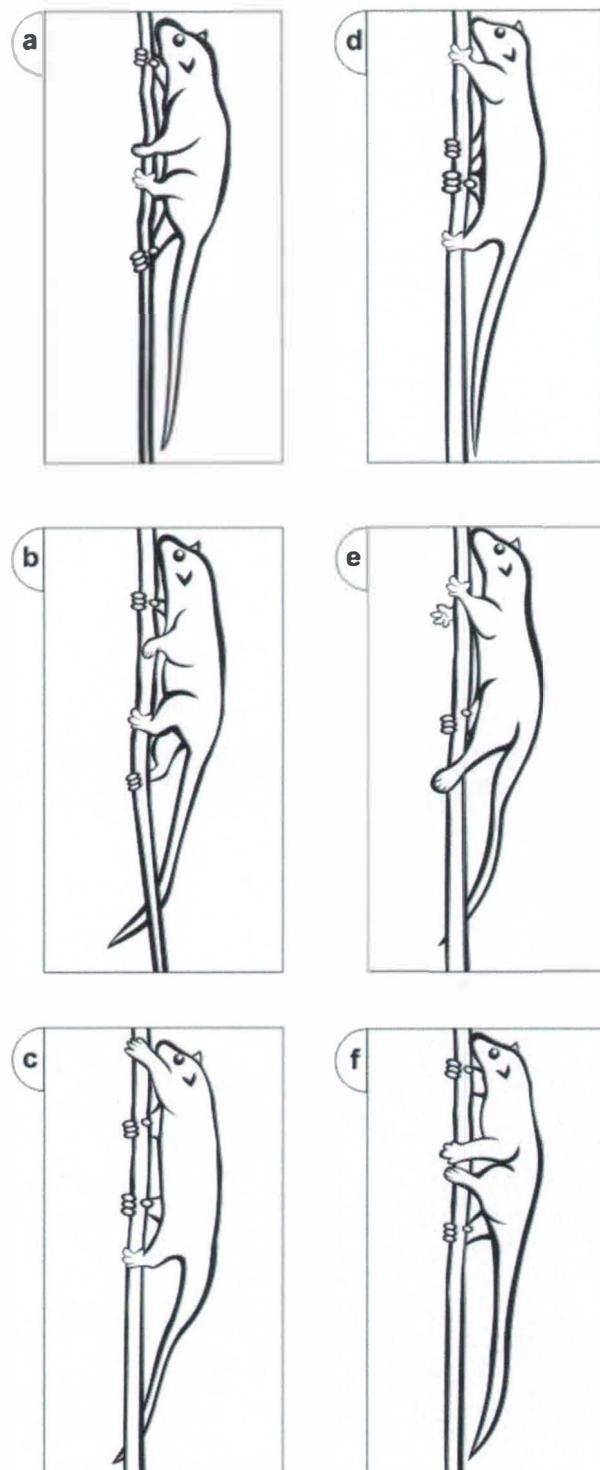


Figura 8 – Ciclo de passada de *Caluromys philander* escalando o suporte v3. Passada iniciada com a perna esquerda. **a-c**: fase de recuperação do AE e fase de impulsão do PE. **d-f**: fase de tração do AE e fase de recuperação do PE.

3.5.2 *Gracilinamus microtarsus*

Comportamento locomotor

Teve seqüência lateral simétrica com pares diagonais ao escalar, de um modo geral, e, no suporte v2, apresentou movimentação de trote, nas duas velocidades (Fig. 10). *G. microtarsus* foi a espécie que teve menor número de quadros no ciclo (Fig. 9). Em v2 (Fig. 9 b), o ciclo mais rápido apresentou mais quadros que o mais lento, porém isso é explicado pelo comprimento da passada, que foi maior, e pela freqüência de passada, que foi menor na seqüência mais rápida.

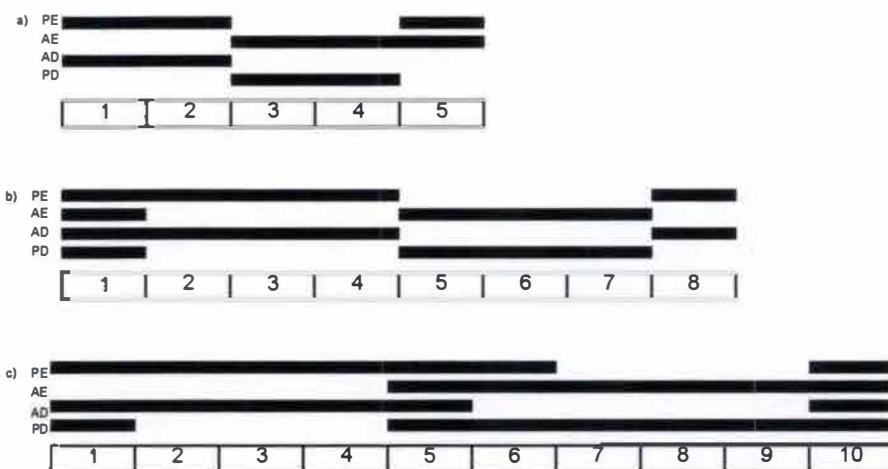


Fig. 9 – Diagrama de locomoção. Ciclo da passada de *G. microtarsus*. a) em v3 velocidade máxima; b) em v2 velocidade máxima; c) em v1 velocidade mínima. Passada iniciada sempre com PE. A linha indica a permanência do membro no suporte. A numeração refere-se à quantidade de quadros da passada. Diagrama baseado em Hildebrand (1965).

Tabela 3 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de *Gracilinanus microtarsus* nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).

	Máxima	Mínima
V1	89,10	25,35
V2	41,07	34,07
V3	85,29	55,68

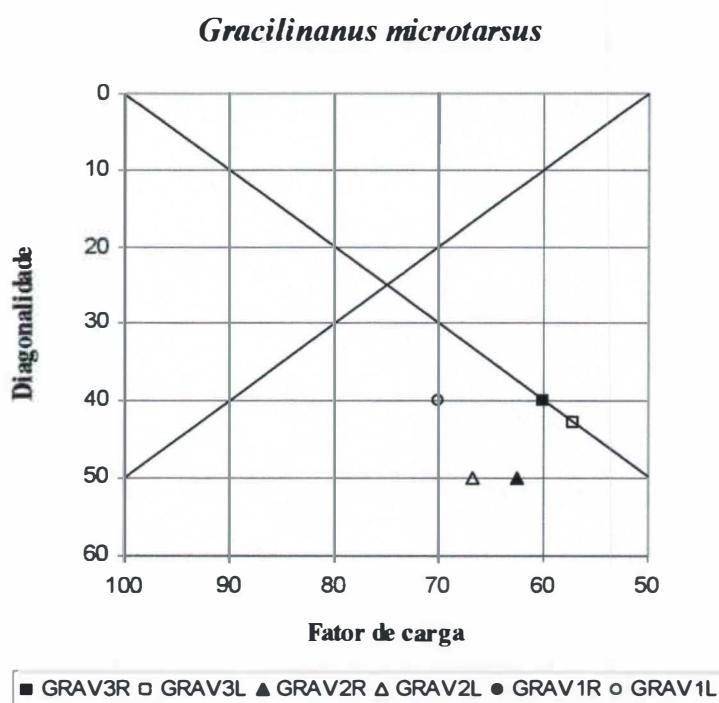


Figura 10 – Gráfico de Locomoção com a distribuição das fórmulas da passada de *Gracilinanus microtarsus* nos três suportes nas duas velocidades. GRAV3R: no suporte v3 rápido; GRAV3L: no suporte v3 lento; GRAV2R: no suporte v2 rápido; GRAV2L: no suporte v2 lento; GRAV1R: no suporte v1 rápido e GRAV1L: no suporte v1 lento. Observação: as fórmulas de GRAV3R e de GRAV1R estão sobrepostas.

Permanência dos membros no suporte

G. microtarsus permaneceu com dois membros de apoio na maior parte da passada, em todos os suportes, tanto em alta quanto em baixa velocidade (Fig. 4 e Fig. 10), sendo que no suporte de maior diâmetro (v3), em alta velocidade, se manteve apenas com dois apoios durante toda a passada, 100% do tempo (Fig. 4; Fig. 9 a; Tab.4). Praticamente, apenas em v1 apresentou três apoios no suporte (Tab. 4).

Tabela 4 – Número de membros apoiados durante a passada de *Gracilinanus microtarsus* (tempo de permanência expresso em porcentagem).

	V1		V2		V3	
	Rápido	Lento	Rápido	Lento	Rápido	Lento
2 membros	80,00	60,00	87,50	66,67	100,00	71,43
3 membros	20,00	20,00	0,00	16,67	0,00	0,00
4 membros	0,00	20,00	12,50	16,67	0,00	28,57

Comportamento postural

A cauda se manteve sempre distante da corda e relaxada para baixo, no mesmo plano do tronco do animal, paralela à corda, com movimentos laterais suaves, devido ao balanço do corpo (Fig 11).

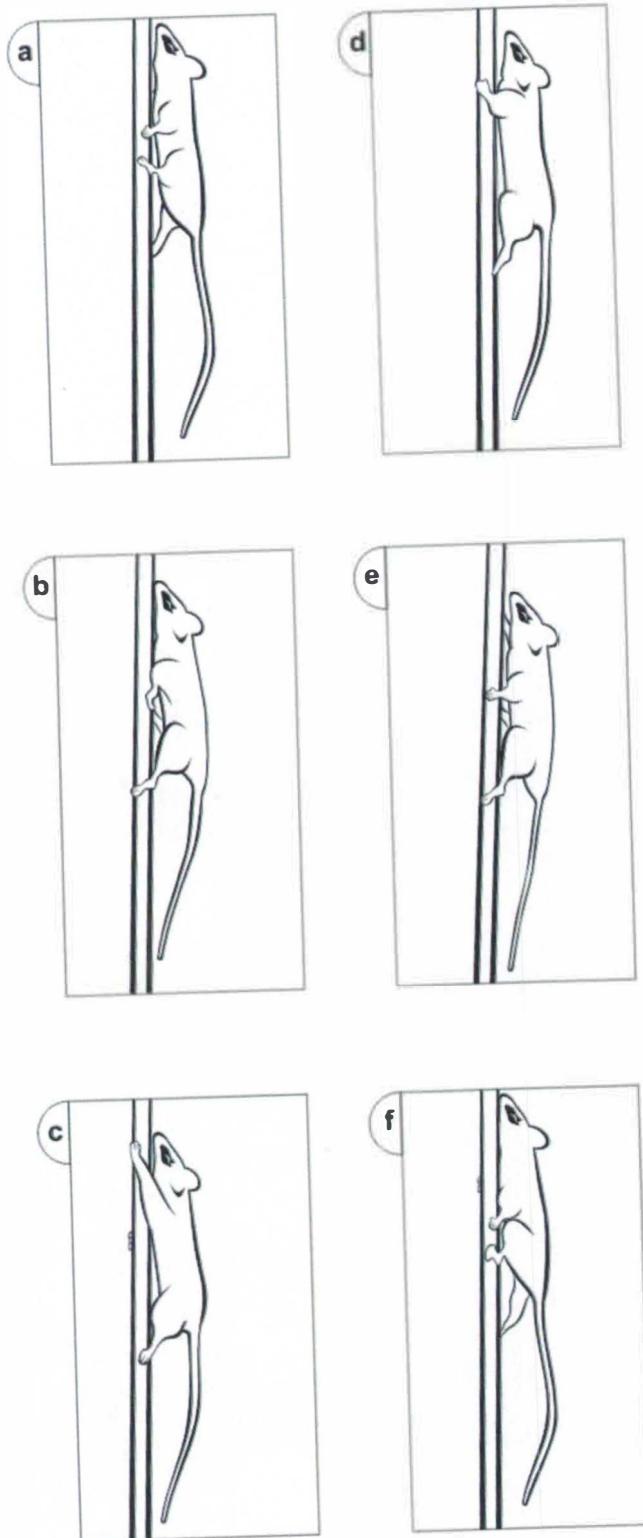


Figura 11 – Ciclo de passada de *Gracilinanus microtarsus* escalando o suporte v3. Passada iniciada com a perna esquerda. a-c: fase de recuperação do AE e fase de impulsão do PE; d-f: fase de tração do AE e fase de recuperação do PE.

3.5.3 *Micoureus travassossi*

Comportamento locomotor

Micoureus travassossi praticamente não variou a seqüência ao escalar. Assim como *C. philander*, apresentou predominantemente movimentação característica de trote ao escalar, usando seqüência lateral simétrica com pares diagonais apenas em duas ocasiões e próximas ao limite do trote (Fig. 13).

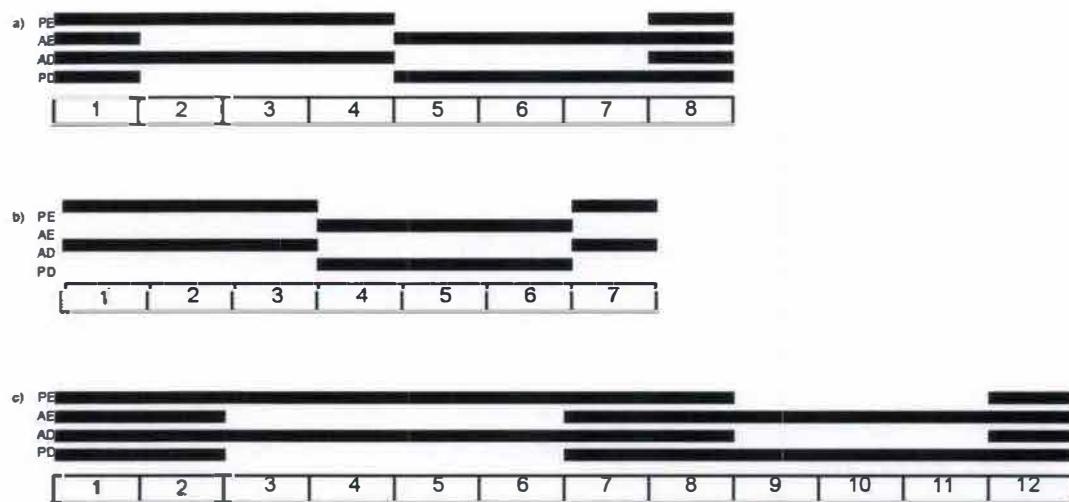


Tabela 5 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de *Micoureus travassossi* nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).

	Máxima	Mínima
V1	66,34	13,45
V2	71,65	16,70
V3	70,83	26,41

Micoureus travassossi

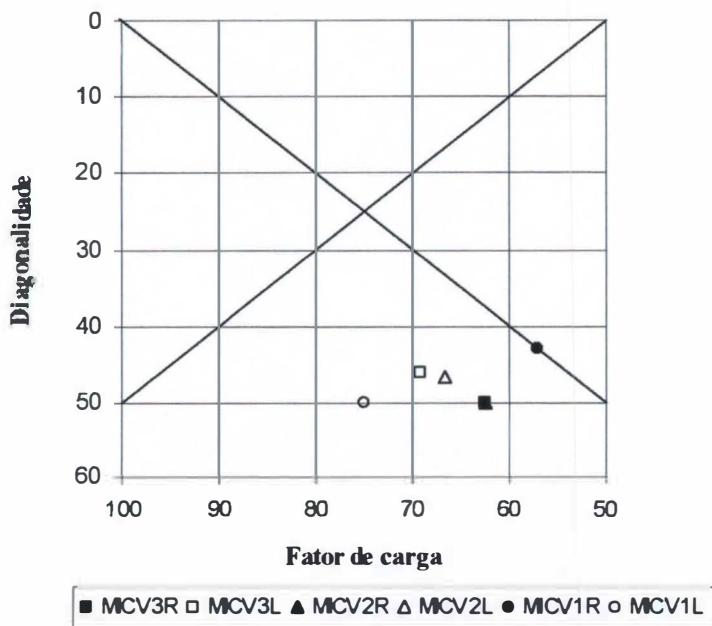


Figura 13 – Gráfico de Locomoção com a distribuição das fórmulas da passada de *Micoureus travassossi* nos três suportes nas duas velocidades. MCV3R: no suporte v3 rápido; MCV3L: no suporte v3 lento; MCV2R: no suporte v2 rápido; MCV2L: no suporte v2 lento; MCV1R: no suporte v1 rápido e MCV1L: no suporte v1 lento. Observação: as fórmulas de MCV3R e de MCV2R estão sobrepostas.

Permanência dos membros no suporte

Nas seqüências mais velozes, *M. travassossi* permaneceu todo o ciclo com apenas dois apoios (Tab. 6), não apresentando a pausa entre os ciclos da passada em v1 rápido (Fig. 12 b). Cada par de membros oposto permaneceu três quadros em suspensão em todas as seqüências mais velozes, um quadro a mais em relação às menos velozes (Fig. 12).

Tabela 6 – Número de membros apoiados durante a passada de *Micoureus travassossi* (tempo de permanência expresso em porcentagem).

	V1		V2		V3	
	Rápido	Lento	Rápido	Lento	Rápido	Lento
2 membros	100,00	58,33	87,50	66,67	75,00	61,54
3 membros	0,00	0,00	12,50	0,00	0,00	0,00
4 membros	0,00	41,67	0,00	33,33	25,00	38,46

Comportamento postural

A cauda permaneceu longe da corda e relaxada para baixo durante toda a passada e balançando, devido à movimentação do corpo. A ponta esteve eventualmente dobrada, deixando a cauda em forma de “J” (Fig. 14).

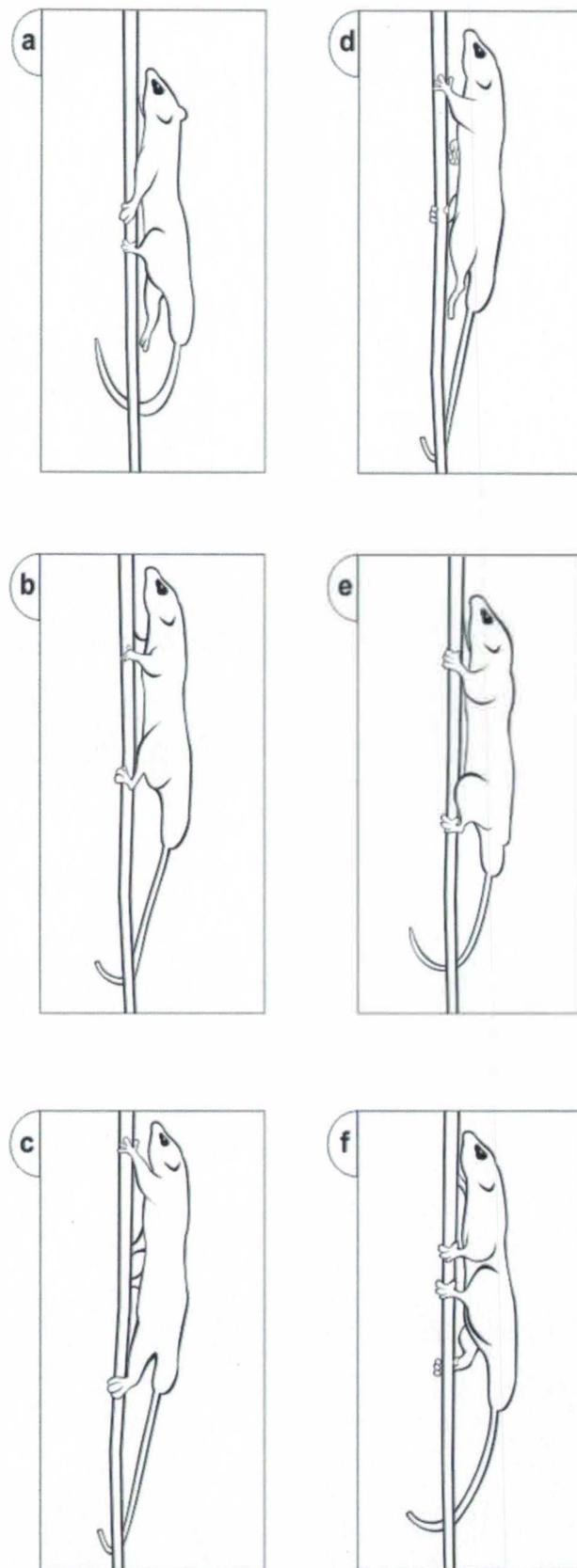


Figura 14 – Ciclo de passada de *Micoureus travassossi* escalando o suporte v3. Passada iniciada com a perna esquerda. a-c: fase de recuperação do AE e fase de impulsão do PE; d-f: fase de tração do AE e fase de recuperação do PE.

3.5.4 *Marmosops incanus*

Comportamento locomotor

Apresentou movimentação de membros bem distinta entre as seqüências mais rápidas e as mais lentas. Nas seqüências rápidas, teve movimentação de trote ou seqüência lateral com pares diagonais, próximos ao limite do trote (Fig. 16; Fig. 4). Nas seqüências lentas, teve seqüência lateral simétrica com membros independentes ou, eventualmente, com pares diagonais, próximo ao limite dos membros independentes (Fig. 16).

Foi a única espécie, entre as arborícolas, a apresentar seqüência lateral com membros independentes em algum momento. Essa seqüência foi observada como sendo característica das espécies não-arborícolas.

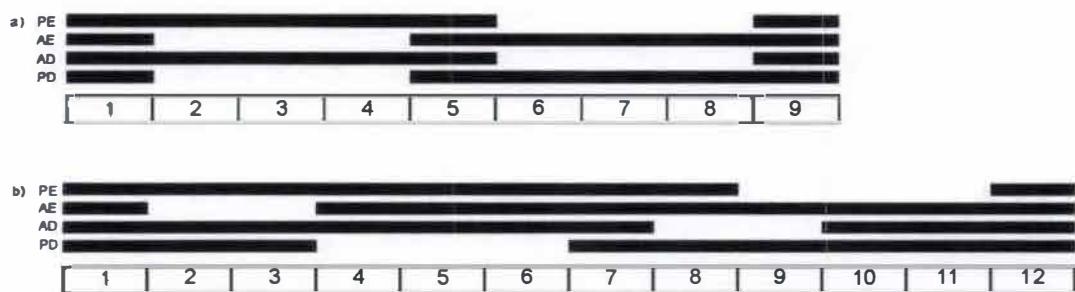


Fig. 15 – Diagrama de locomoção. Ciclo da passada de *Marmosops incanus*. a) em v2 velocidade máxima; b) em v3 velocidade mínima. Passada iniciada sempre com PE. A linha indica a permanência do membro no suporte. A numeração refere-se à quantidade de quadros da passada. Diagrama baseado em Hildebrand (1965).

Tabela 7 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de *Marmosops incanus* nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).

	Máxima	Mínima
V1	38,75	7,00
V2	39,09	14,56
V3	47,03	13,38

Marmosops incanus

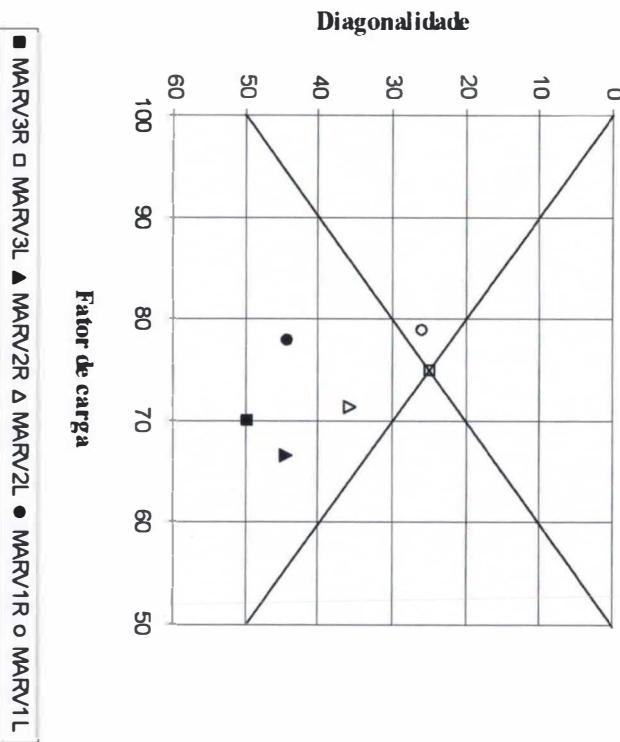


Figura 16 – Gráfico de Locomoção com a distribuição das fórmulas da passada de *Marmosops incanus* nos três suportes nas duas velocidades. MARV3R: no suporte v3 rápido; MARV3L: no suporte v3 lento; MARV2R: no suporte v2 rápido; MARV2L: no suporte v2 lento; MARV1R: no suporte v1 rápido e MARV1L: no suporte v1 lento.

Permanência dos membros no suporte

Permaneceu, em geral, três quadros com os pares de membros opostos em suspensão (Fig 15 a). Nas seqüências menos velozes, permaneceu a maior parte da passada com três apoios, ao contrário das seqüências mais rápidas, em que em v2 e v3 apresentou dois apoios durante a maior parte da passada (Fig. 15 a; Tab. 8).

Tabela 8 – Número de membros apoiados durante a passada de *Marmosops incanus* (tempo de permanência expresso em porcentagem).

	V1		V2		V3	
	Rápido	Lento	Rápido	Lento	Rápido	Lento
2 membros	44,44	10,53	75,00	21,43	70,00	8,33
3 membros	0,00	78,95	0,00	57,14	10,00	66,67
4 membros	55,56	10,53	37,50	21,43	20,00	25,00

Comportamento postural

Apresentou uma leve ondulação lateral e, ocasionalmente, ao tocar o membro posterior no suporte, teve uma postura lordóica. A cauda esteve para baixo, fazendo movimentos laterais e dorsoventrais, com amplitude variável (Fig. 17).

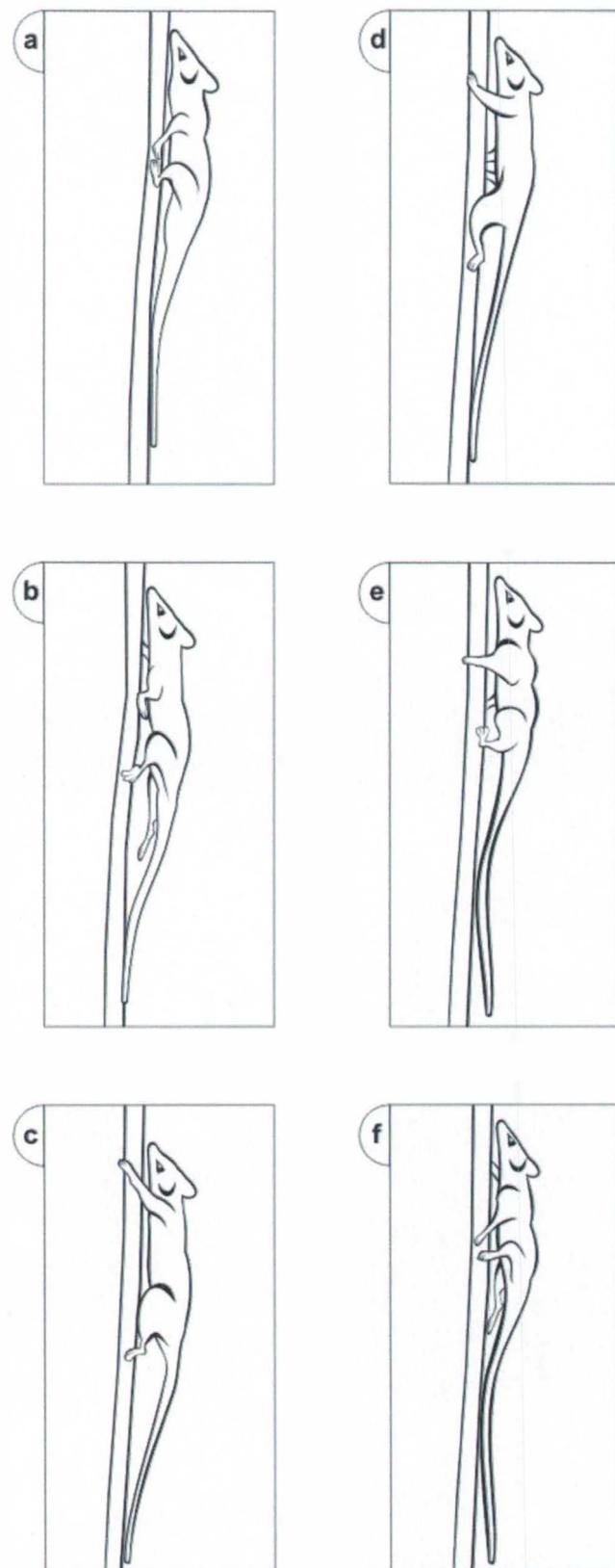


Figura 17 – Ciclo de passada de *Marmosops incanus* escalando o suporte v3. Passada iniciada com a perna esquerda. a-c: fase de recuperação do AE e fase de impulsão do PE; d-f: fase de tração do AE e fase de recuperação do PE.

3.5.5 *Didelphis aurita*

Comportamento locomotor

Apresentou seqüência lateral simétrica com membros independentes e com pares laterais, próximo ao limite dos membros independentes, em v2 (Fig. 19; Fig. 4). Movimentou sempre um membro de cada vez, mantendo, na maioria das vezes, três membros apoiados no suporte (Fig. 18; Tab. 10). Apresentou maior número de quadros em relação às demais espécies, juntamente com *M. nudicaudatus* (Fig. 18).

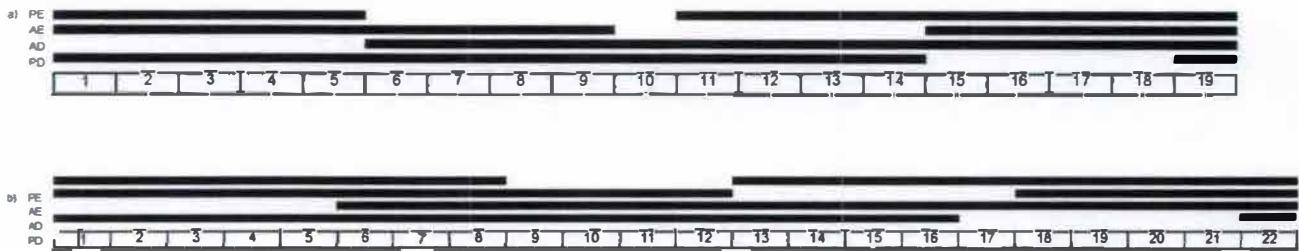


Figura 18 – Diagrama de locomoção. Ciclo da passada de *Didelphis aurita*. a) em v3 velocidade máxima; b) em v3 velocidade mínima (reduzido: 10 quadros). Passada iniciada sempre com PE. A linha indica a permanência do membro no suporte. A numeração refere-se à quantidade de quadros da passada. Diagrama baseado em Hildebrand (1965).

Tabela 9 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de *Didelphis aurita* nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).

	Máxima	Mínima
V1	14,59	3,01
V2	21,88	10,67
V3	27,76	7,57

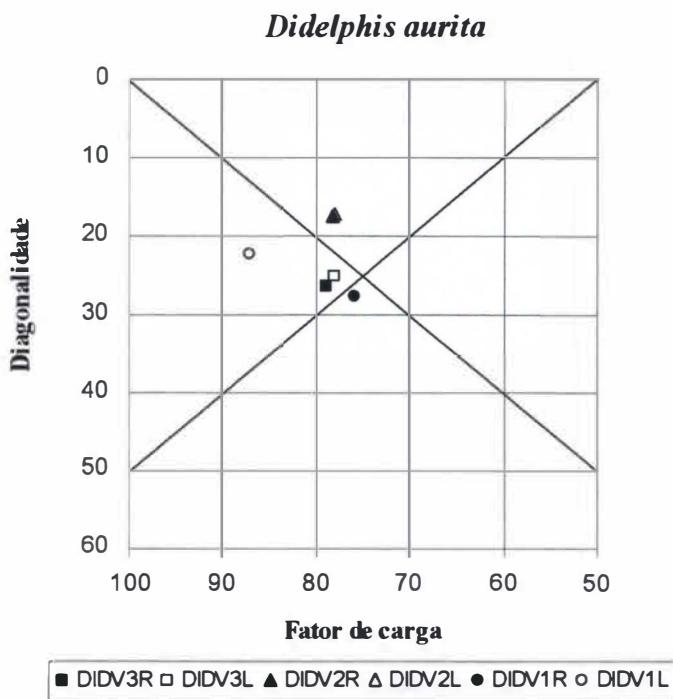


Figura 19 – Gráfico de Locomoção com a distribuição das fórmulas da passada de *Didelphis aurita* nos três suportes nas duas velocidades. DIDV3R: no suporte v3 rápido; DIDV3L: no suporte v3 lento; DIDV2R: no suporte v2 rápido; DIDV2L: no suporte v2 lento; DIDV1R: no suporte v1 rápido e DIDV1L: no suporte v1 lento. Observação: as fórmulas de DIDV2R e de DIDV2L estão sobrepostas.

Permanência dos membros no suporte

Manteve três apoios, praticamente, durante toda a passada (Tab. 10). Na seqüência mais lenta do suporte mais fino (v1), permaneceu mais tempo com os quatro membros apoiados, devido à longa pausa entre a movimentação dos membros (Tab. 10).

Tabela 10 – Número de membros apoiados durante a passada de *Didelphis aurita* (tempo de permanência expresso em porcentagem).

	V1		V2		V3	
	Rápido	Lento	Rápido	Lento	Rápido	Lento
2 membros	3,45	0,00	4,35	2,44	5,26	3,13
3 membros	79,31	46,30	82,61	60,98	89,47	84,38
4 membros	17,24	53,70	13,04	36,59	5,26	12,50

Comportamento postural

A cauda esteve sempre para baixo e rígida com a metade até a ponta deitada para o lado, perpendicular à corda, com a ponta dobrada em forma de “J” e permaneceu sempre imóvel. Raramente enrolou a pontinha da cauda na corda. Manteve o peito e focinho encostados na corda o durante todo o temp; o ventre e cintura pélvica mantiveram-se afastados, porém próximos a ela. Devido ao tamanho e ao peso do animal, a corda fica inclinada na maioria dos indivíduos (Fig. 20).

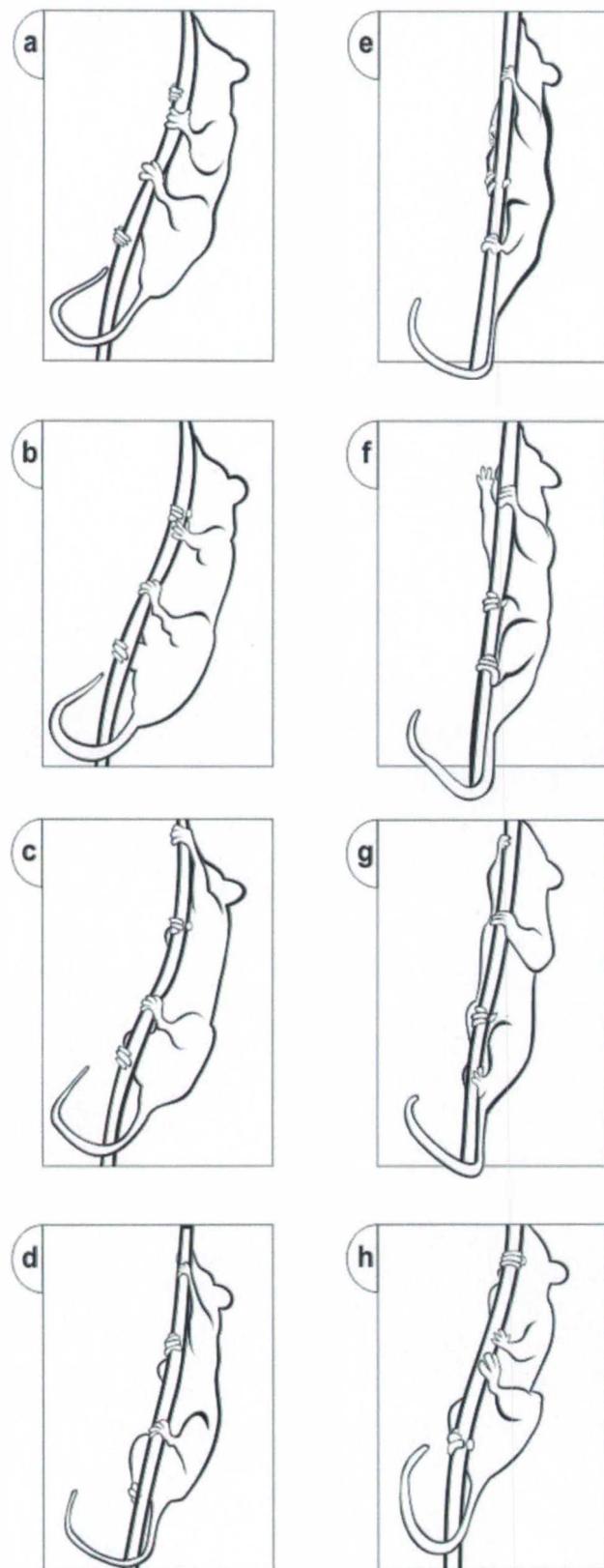


Figura 20 – Ciclo de passada de *Didelphis aurita* escalando o suporte v3. Passada iniciada com a perna esquerda. a-c: fase de recuperação do AE e de impulsão do PD; d-e: fase de tração do AE e de recuperação do PD; e-g: fase de recuperação do AD e de impulsão do PE; g-h: fase de recuperação do PE e de tração de AD.

3.5.6 *Philander frenatus*

Comportamento locomotor

Apresentou seqüência lateral simétrica com membros independentes na maioria dos testes; teve pares diagonais em alguns e trotou em v3 rápido (Fig. 22). Na média das fórmulas das seqüências mais velozes, obteve seqüência lateral com pares diagonais (Fig.4).

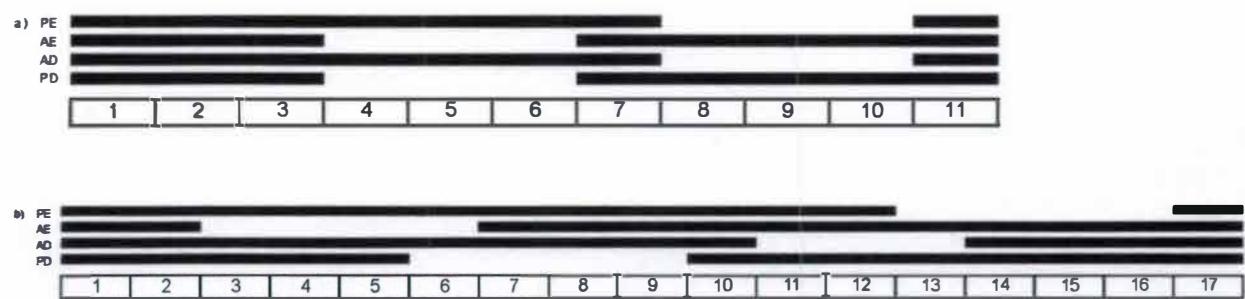


Figura 21 – Diagrama de locomoção. Ciclo da passada de *Philander frenatus*. a) em v3 velocidade máxima; b) em v2 velocidade média. Passada iniciada sempre com PE. A linha indica a permanência do membro no suporte. A numeração refere-se à quantidade de quadros da passada. Diagrama baseado em Hildebrand (1965).

Tabela 11 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de *Philander frenatus* nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).

	Máxima	Mínima
V1	20,68	5,96
V2	31,22	6,49
V3	38,84	9,10

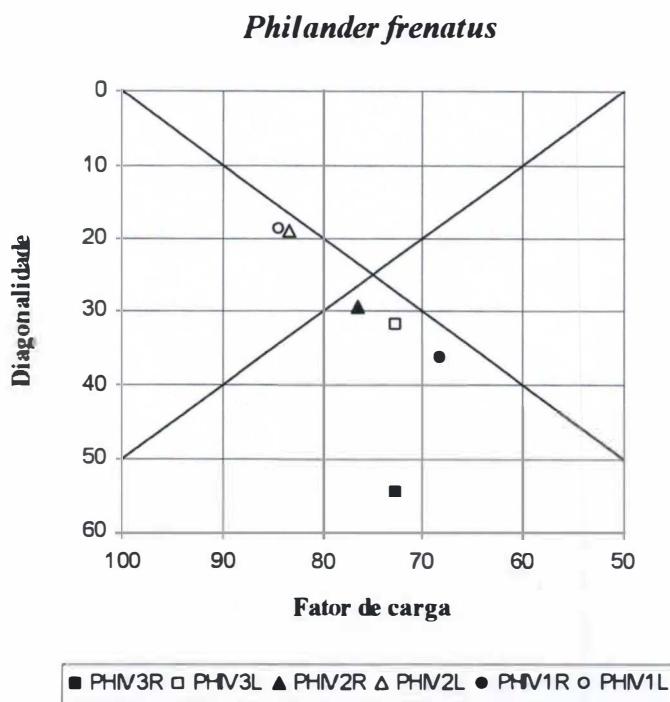


Figura 22 – Gráfico de Locomoção com a distribuição das fórmulas da passada de *Philander frenatus* nos três suportes nas duas velocidades. PHIV3R: no suporte v3 rápido; PHIV3L: no suporte v3 lento; PHIV2R: no suporte v2 rápido; PHIV2L: no suporte v2 lento; PHIV1R: no suporte v1 rápido e PHIV1L: no suporte v1 lento.

Permanência dos membros no suporte

Na seqüência mais rápida de v3, permaneceu a maior parte da passada com apenas dois membros apoiados na corda, como as espécies arborícolas. Nos demais suportes, manteve três membros apoiados na maior parte do tempo (Tab. 12).

Tabela 12 – Número de membros apoiados durante a passada de *Philander frenatus* (tempo de permanência expresso em porcentagem).

	V1		V2		V3	
2 membros	Rápido 22,73	Lento 0,00	Rápido 11,76	Lento 0,00	Rápido 54,55	Lento 4,55
3 membros	54,55	50,00	64,71	57,14	0,00	72,73
4 membros	22,73	50,00	23,53	42,86	45,45	22,73

Comportamento postural

Alguns indivíduos, ao escalar, tiveram uma torção lateral na linha da coluna, como ocorreu com freqüência em *M. nudicaudatus*. A cauda manteve-se sempre rígida, com movimentos laterais, que acompanhavam o movimento de recuperação do membro posterior (balançava para o lado do membro que tocava o suporte), ou movimentos dorsoventrais, geralmente, com a ponta curvada. Não foi possível observar essa relação entre movimento da cauda e dos membros nas demais espécies. Raramente enrolou a extremidade da cauda na corda; isso ocorreu apenas em algumas seqüências menos velozes. Manteve o corpo sempre afastado da corda em v3 rápido (Fig. 23) e, nos demais suportes, manteve o corpo um pouco mais próximo porém, sem encostar nela. A corda ficou inclinada devido ao peso do animal, nos testes de alguns indivíduos, como aconteceu com *D. aurita*.

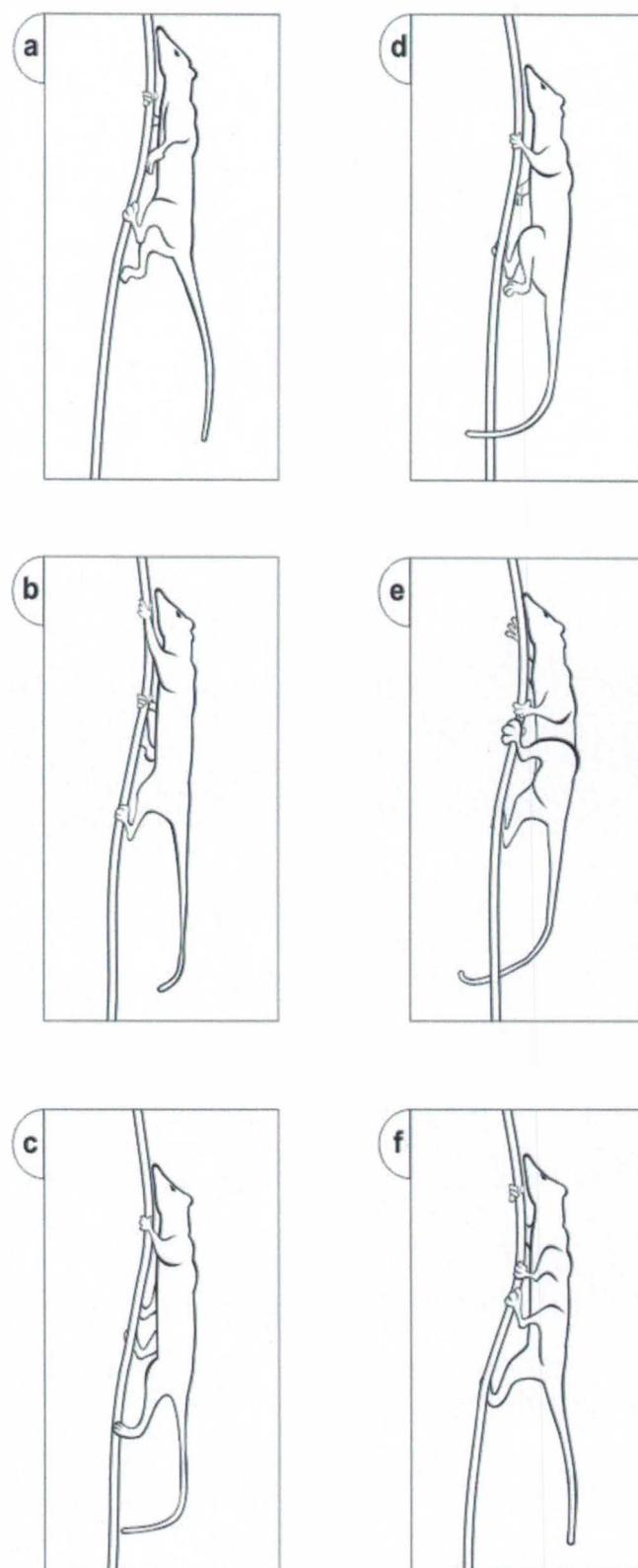


Figura 23 – Ciclo de passada de *Philander frenatus* escalando o suporte v3. Passada iniciada com a perna esquerda. a-c: fase de recuperação do AE e do PD e fase de impulsão do PE e de tração do AD. d-f: fase de tração do AE e do PD e fase de recuperação do PE e do AD.

3.5.7 *Metachirus nudicaudatus*

Comportamento locomotor

Teve seqüência lateral simétrica com pares laterais ou com membros independentes e, mesmo nas seqüências mais velozes, sua locomoção foi lenta ou muito lenta, segundo o gráfico de locomoção (Fig. 4; Fig. 25).

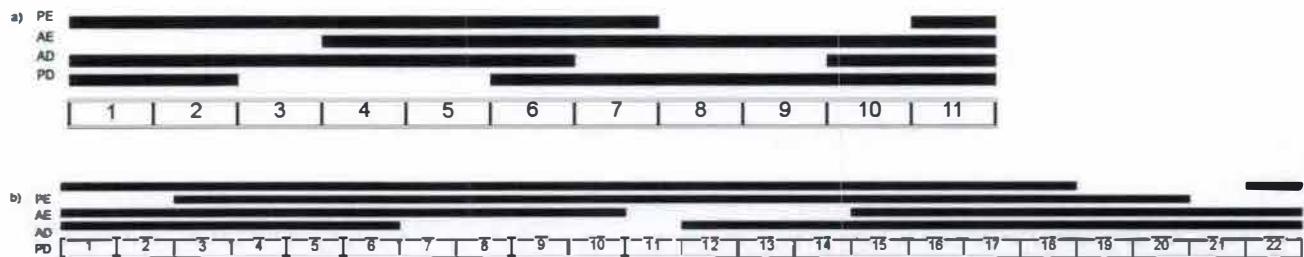


Tabela 13 – Velocidades (cm/s) máximas e mínimas atingidas pelos indivíduos de *Metachirus nudicaudatus* nos testes de escalada nos três suportes (V1, V2, V3).

	Máxima	Mínima
V1	6,24	1,50
V2	16,31	2,72
V3	33,93	2,92

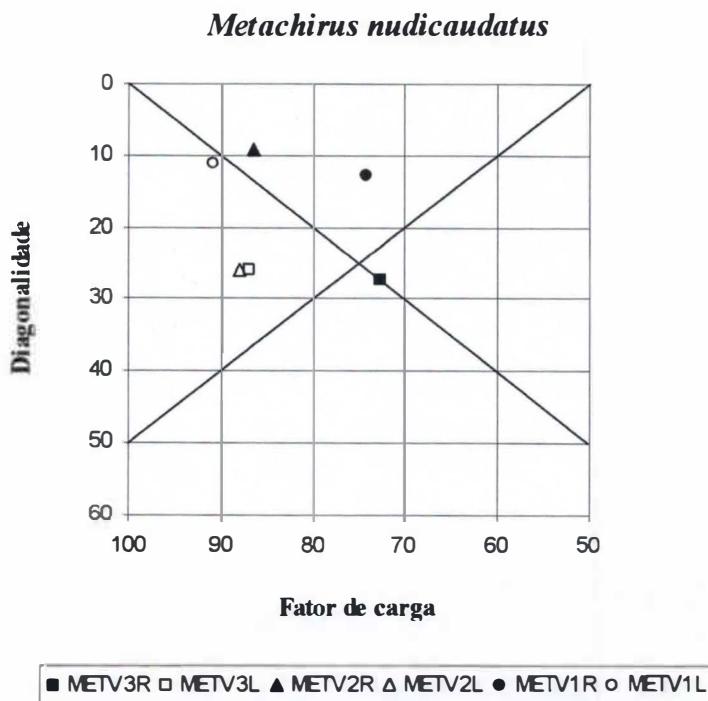


Figura 25 – Gráfico de Locomoção com a distribuição das fórmulas da passada de *Metachirus nudicaudatus* nos três suportes nas duas velocidades. METV3R: no suporte v3 rápido; METV3L: no suporte v3 lento; METV2R: no suporte v2 rápido; METV2L: no suporte v2 lento; METV1R: no suporte v1 rápido e METV1L: no suporte v1 lento.

Permanência dos membros no suporte

Permaneceu a maior parte da passada com três apoios, nas seqüências mais rápidas, e com quatro, nas mais lentas. Raramente teve dois apoios em algumas seqüências mais velozes (Tab. 14).

Em geral, permaneceu muito tempo com os membros no suporte, retirando-os apenas o tempo mínimo necessário para movimentá-los. Assim como *D. aurita*, fez uma longa pausa entre a movimentação dos membros e apresentou maior número de quadros em relação às demais espécies (Fig. 24)

Tabela 14 – Número de membros apoiados durante a passada de *Metachirus nudicaudatus* (tempo de permanência expresso em porcentagem).

	V1		V2		V3	
2 membros	Rápido 22,58	Lento 0,00	Rápido 9,09	Lento 0,00	Rápido 27,27	Lento 0,00
3 membros	48,39	31,48	54,55	60,00	54,55	58,70
4 membros	29,03	68,52	36,36	40,00	18,18	41,30

Comportamento postural

Na maioria das vezes, escalou em espiral (Fig 27), torcendo o corpo na corda, e manteve uma postura lordóica, principalmente quando todos os membros estavam apoiados no suporte (Fig. 26 f). Os membros mantiveram-se sempre semi-flexionados e o membro posterior esteve praticamente estendido apenas em um indivíduo em v3 rápido (Fig. 26 c).

A cauda manteve-se sempre rígida, fazendo movimentos descoordenados em relação ao tronco, porém, às vezes, permaneceu para baixo com a metade até a ponta dobrada ventralmente, perpendicular à corda, chicoteando com a ponta. Foi mantida também, em alguns testes, esticada dorsalmente, perpendicular à corda e ao corpo do animal. E, eventualmente, enrolou a cauda na corda para ajudar no impulso.

M. nudicaudatus manteve-se sempre colado à corda com o corpo todo, desde a cintura escapular até a pélvica (Fig. 26). Raramente o ventre se afastou um pouco da corda na fase de recuperação do membro posterior. A corda esteve inclinada durante o teste de alguns indivíduos.

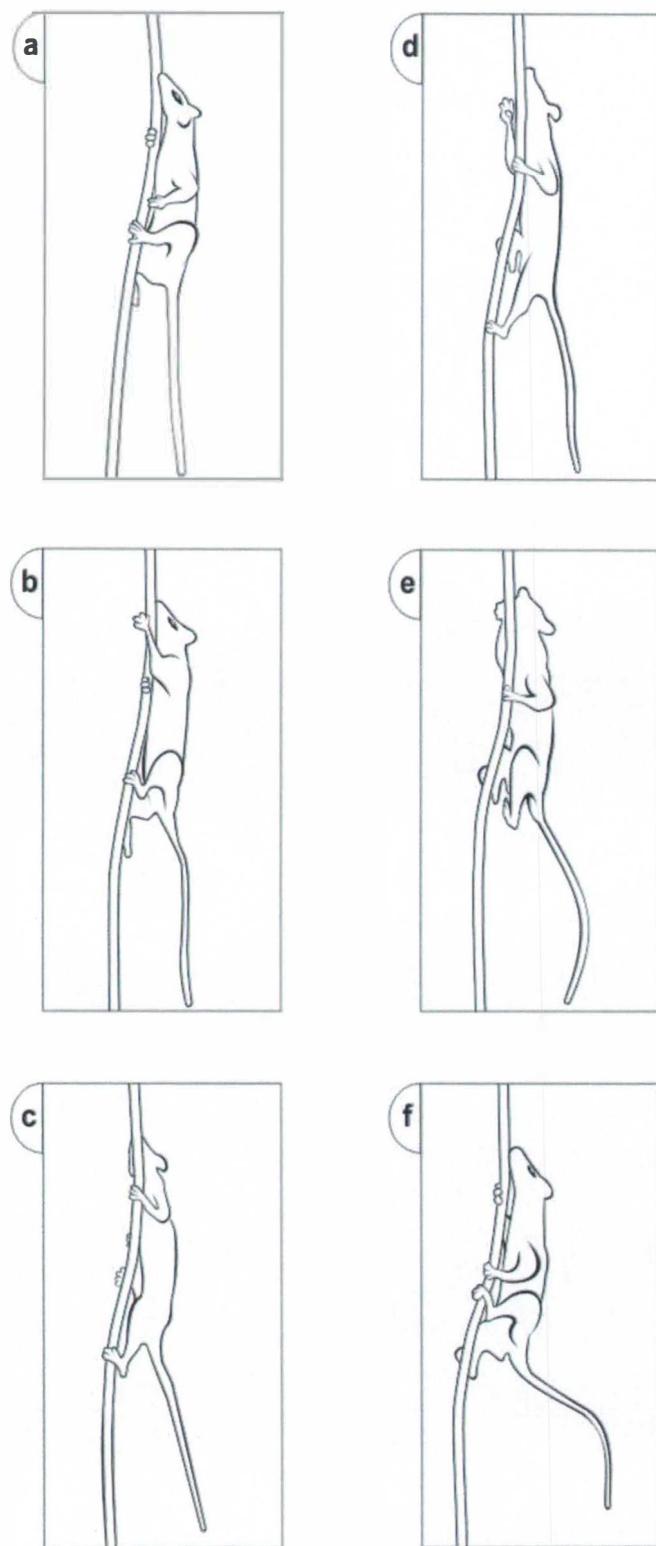


Figura 26 – Ciclo de passada de *Metachirus nudicaudatus* escalando o suporte v3. Passada iniciada com a perna esquerda. a-c: fase de recuperação do AE e de impulsão do PE; d-f: fase de tração do AE e do PD e de recuperação do PE e do AD.



Figura 27 – Postura espiral de *Metachirus nudicaudatus* ao escalar.

4 Discussão

Os marsupiais didelfídeos diferiram consideravelmente em relação à seqüência de movimentação dos membros e à postura usada ao escalar os suportes verticais e foi encontrado também um padrão dividindo-os quanto ao estrato arbóreo mais utilizado.

4.1 O modo de escalar suportes verticais

As espécies arborícolas que utilizam todos os estratos verticais, inclusive a copa, (*Caluromys philander*, *Gracilinanus microtarsus* e *Micoureus travassossi*) praticamente não variaram a seqüência, mantendo-se sempre com desempenho e postura estáveis, independentemente do suporte e da velocidade atingida. *Marmosops incanus*, espécie arborícola restrita ao uso do sub-bosque e a que mais usa o chão da mata (CUNHA & VIEIRA, 2002), onde inclusive faz ninhos (observação pessoal), variou expressivamente a seqüência de movimentação dos membros ao escalar, de acordo com a velocidade, mostrando-se incapaz de manter seqüências com pares diagonais em todas as situações a que foi submetida no teste locomotor. Ao diminuir a velocidade, *M. incanus*, não manteve o bipedalismo diagonal, movimentação dos membros observada como típica dos arborícolas, mas mudou sua passada para a seqüência que se mostrou característica das espécies semi-terrestres e terrestre, seqüência com membros independentes, mantendo inclusive três apoios na maior parte da passada (Tab. 4). Sua postura não variou em relação à seqüência usada, o que também foi observado por VILENSKY & MOORE (1992) em *Cercopithecus aethiops* (Primata) ao andar em esteiras horizontais. De fato, segundo BIEWENER (1989), a postura dos membros, em qualquer tipo de animal, não muda consideravelmente com a variação da velocidade.

Entre os didelfídeos semi-terrestres, *Philander frenatus* demonstrou habilidade arborícola e comportamento locomotor semelhantes aos dos didelfídeos arborícolas (Fig. 22; Fig. 23). Apesar das adaptações à vida arborícola, *Didelphis aurita* locomoveu-se devagar e de modo metódico durante os testes, com alguns momentos de hesitação, de maneira análoga ao que foi observado por McMANUS (1970) em *D. virginiana* ao se locomover pelo estrato arbustivo. Este comportamento pode estar relacionado ao seu tamanho de corpo (CARVALHO, 2003). *Metachirus nudicaudatus*, apesar de seu baixo desempenho ao escalar, que já era esperado por ele ter hábito estritamente terrestre e cursorial (SZALAY, 1994), surpreendeu ao conseguir escalar suportes verticais e instáveis, como as cordas utilizadas nos testes de locomoção deste estudo.

D. aurita e *P. frenatus*, semi-terrestres, apresentaram predominantemente seqüência lateral com membros independentes e *M. nudicaudatus*, terrestre, com pares laterais. Embora estas espécies não tenham atingido altas velocidades (Tab. 9; 11; 13), ao correr no solo a seqüência com membros independentes fornece maior estabilidade e economia de esforço enquanto a seqüência com pares laterais evita que haja uma interferência entre os membros (VILENSKY & MOORE, 1992). Portanto, parece que o modo de andar no solo mais adequado destas espécies estaria refletindo-se no modo de escalar. *M. nudicaudatus* teria pares laterais por ser o único verdadeiramente cursorial, que desenvolve maior velocidade no solo, e seqüência com membros independentes não permite grandes velocidades, pelo menos no chão.

A seqüência lateral observada em todas as espécies ao escalar suportes verticais contrasta com a seqüência diagonal apresentada por *C. philander* sobre prancha (superfície plana) e tubos horizontais (CARTMILL *et al.*, 2002), mostrando que ele altera sua seqüência em relação à inclinação do suporte. A locomoção de marsupiais e primatas escalando suportes verticais foi relativamente pouco estudada quando comparada à sua

locomoção terrestre. Apesar disso, a literatura disponível não aponta para um modo de andar único. PRIDMORE (1992) observou que o marsupial didelfídeo *Monodelphis domestica* apresentou seqüência lateral com pares diagonais ao se locomover no chão, enquanto HILDEBRAND (1967) caracterizou o modo de caminhar dos didelfídeos, em geral, com seqüência diagonal (Fig.4). Os primatas também variam muito o tipo de seqüência usada tanto no andar horizontal (HILDEBRAND, 1967; VILENSKY & MOORE, 1992), quanto ao escalar suportes verticais (HIRASAKI *et al.*, 1992). Na horizontal, a maioria dos primatas usa seqüência simétrica diagonal com pares diagonais (HILDEBRAND, 1967; HIRASAKI *et al.*, 1992; VILENSKY & MOORE, 1992; CARTMILL *et al.*, 2002), mas alguns utilizam também a seqüência simétrica lateral com pares diagonais (*Cercopithecus*, *Macaca*, Callithricidae), ou membros independentes (HILDEBRAND, 1967). Em suportes verticais os primatas usam seqüência diagonal (MUYBRIDGE 1899 *apud* HILDEBRAND, 1967; HIRASAKI *et al.*, 1992) ou lateral (ISHIDA *et al.*, 1992).

Embora todos os didelfídeos tenham apresentado seqüência simétrica, que proporciona maior estabilidade, manobrabilidade, desenvoltura e conservação da energia (HILDEBRAND, 1989), houve uma tendência a manterem os membros posteriores no suporte por mais tempo, especialmente os arborícolas. Permanecer mais tempo com os membros posteriores no suporte daria mais estabilidade, já que os membros posteriores são mais fortes que os anteriores (HILDEBRAND, 1968; HIRASAKI *et al.*, 1992; VILENSKY & MOORE, 1992). De fato, *C. philander* faz mais força com os membros posteriores ao se locomover, distribuindo o peso do corpo mais posteriormente (SCHMITT & LEMELIN, 2002). Esta habilidade dos marsupiais lhes permite sustentarem-se com segurança em suportes finos com os pés, deixando-os com as mãos livres para desempenharem diversas atividades no estrato arbóreo (CARTMILL, 1974).

Com o aumento da velocidade, *Marmosops incanus* (Fig. 16) e *Philander frenatus* (Fig. 22) alteraram suas seqüências, passando de membros independentes para pares diagonais. *Caluromys philander*, *Gracilinanus microtarsus* e *Micoureus travassossi* não mudaram consideravelmente suas seqüências, observando-se uma tendência a passarem de pares diagonais para movimentação dos membros equivalente ao trote, com o aumento da velocidade. Esta é uma seqüência simétrica de transição entre seqüência lateral e diagonal (HILDEBRAND, 1965), de velocidade intermediária, na qual dois membros diagonais sustentam o corpo quando estão em contato com o chão (DAGG, 1973). *Didelphis virginiana* caminha com seqüência lateral e passa para a diagonal ao correr (McMANUS, 1970). Os animais podem usar diferentes tipos de seqüências para cada situação: andar, escalar, nadar (SANTORI *et al.*, submetido), entretanto, a mudança de pares diagonais para trote, associada ao aumento da velocidade, parece ocorrer tanto no meio terrestre quanto na escalada. Esta alteração na seqüência estaria associada à transição de andar para correr nas duas situações e aconteceria quando, a uma certa velocidade, andar se torna mais caro energeticamente que correr (ALEXANDER, 1996).

A mudança no padrão da passada pode afetar a estabilidade do animal, se sua linha de gravidade cair fora do seu polígono de suporte (CARTMILL *et al.*, 2002). Embora a estabilidade, geralmente, seja o principal critério para seleção da passada e varie de acordo com a posição dos membros (HILDEBRAND, 1989), a instabilidade nem sempre é indesejada durante a locomoção, pois o animal pode desequilibrar-se para frente, facilitando seu deslocamento nesta direção (CARTMILL *et al.*, 2002).

As espécies arborícolas foram capazes de realizar movimentação dos membros característica do trote, em suportes verticais. Roedores e outros didelfídeos já foram observados realizando este tipo de movimento na locomoção horizontal (DAGG, 1973; HILDEBRAND, 1989; PRIDMORE, 1992); entretanto, de acordo com MATTHEWS

(1969: 83 *apud* DAGG, 1973), animais de pequeno porte não seriam capazes de trotar, poderiam apenas andar rapidamente, saltar ou galopar, devido ao comprimento dos membros e à flexibilidade da coluna.

Na realidade, “trote” pode não ser o termo mais adequado à locomoção arborícola e aos pequenos mamíferos, já que é uma nomenclatura usada para locomoção horizontal terrestre e, referida, em sua origem, principalmente a cavalos. Entretanto, HILDEBRAND (1967) usou o termo “walking trot”, referindo-se ao modo de andar de primatas em galhos próximos à horizontal. Pelo fato de os parâmetros que distinguem as passadas serem variáveis contínuas e não discretas, há uma tendência para não nomeá-las mais, sendo importante e relevante apenas caracterizar o modo de locomoção: tipo de seqüência e velocidade (HILDEBRAND, 1989; CARTMILL *et al.*, 2002).

As espécies arborícolas, com exceção de *C. philander*, apresentaram, nas seqüências mais rápidas, um tempo de permanência dos membros no suporte entre 50% e 66% do tempo da passada (Fig. 4; Fig. 7). Com base no gráfico de locomoção, o animal está correndo quando o contato do membro com o suporte for menor que 50% do ciclo da passada. Portanto, de acordo com esse gráfico, os marsupiais, ao escalarem, não correram em nenhum momento. Entretanto, essa premissa não tem correspondência direta com a locomoção em suportes verticais (já que o gráfico foi feito com dados de locomoção horizontal e terrestre), o que reafirma que os didelfídeos arborícolas são bons escaladores pois, em suportes instáveis como cipós, praticamente atingem a meta estipulada para corrida em um substrato estável como o chão. Talvez seja o caso de se estipularem novos padrões para limites de velocidades no plano vertical, dentro do próprio gráfico de locomoção criado por HILDEBRAND (1965).

Os marsupiais arborícolas conseguiram atingir alta velocidade, maior que os demais didelfídeos, com apenas dois apoios, comprovando terem maior estabilidade e

desenvoltura ao escalar cipós do que os não-arborícolas. A seqüência simétrica lateral com pares diagonais, utilizada pelos arborícolas, acabaria proporcionando a mesma estabilidade da seqüência diagonal com pares diagonais. O bipedalismo diagonal seria mantido tanto na seqüência diagonal como lateral, proporcionando mais equilíbrio que o bipedalismo unilateral, uma vez que, no bipedalismo diagonal, a linha diagonal passa próxima ao centro de gravidade do animal, balanceando melhor sua massa corpórea (HILDEBRAND, 1985, 1989; CARTMILL *et al.*, 2002).

D. aurita e *M. nudicaudatus* mantiveram seu corpo estável por escalarem movimentando um membro de cada vez, mantendo três apoios no suporte e formando um triângulo estável como polígono de suporte, que sustenta o corpo enquanto o quarto membro se movimenta (McMANUS, 1970; VILENSKY & MOORE, 1992; CARTMILL *et al.*, 2002). Essa maneira de se locomover, mantendo três apoios, é considerada lenta (HILDEBRAND, 1989), ainda que, ao afirmar isso, o autor estivesse referindo-se à locomoção terrestre, e confirma o modo cuidadoso com que *D. aurita* e *M. nudicaudatus* e alguns indivíduos de *P. frenatus* escalaram os suportes verticais flexíveis.

Tanto os marsupiais arborícolas quanto os semi-terrestres e terrestre ondularam o corpo lateralmente ao escalar. De fato, a ondulação lateral está associada a seqüências simétricas (HOWELL, 1944 *apud* PRIDMORE, 1992). No desenvolvimento dessa pesquisa, não foi observada redução na ondulação em relação à velocidade da passada durante a escalada. É possível que o ondular do corpo faça o animal aumentar seu gasto energético, reduzir sua estabilidade e perder velocidade (PRIDMORE, 1992).

4.2 As posturas durante a escalada de suportes verticais

Ao escalarem as cordas verticais flexíveis os didelfídeos apresentaram dois tipos de posturas bem distintas que se mostraram relacionadas ao hábito das espécies.

A postura considerada “típica” das espécies arborícolas e utilizada por alguns indivíduos de *P. frenatus* (Fig. 23) foi manter o corpo sempre afastado da corda, sem tocá-la, durante toda a passada. Juntamente com a velocidade está é mais uma característica que demonstra grande desenvoltura e segurança destas espécies ao se locomoverem em cipós na mata. Esse comportamento é oposto ao de *D. aurita*, que manteve o peito e focinho encostados na corda, e de *M. nudicaudatus* que, em geral, se manteve junto à corda com os cotovelo abduzidos e o corpo em espiral nos três testes (Fig. 27).

Todas as espécies protraíram seus membros anteriores ao tocá-los no suporte, formando um ângulo maior que 90° com o eixo horizontal do corpo (Figs. 8, 11, 14, 17, 20 c), como observado em *C. philander* e em primatas (HIRASAKI *et al.*, 1992; SCHMIITT & LEMELIN, 2002). A única exceção foi *M. nudicaudatus* que, como a maioria dos mamíferos (SCHMIITT & LEMELIN, 2002), posicionou o membro anterior formando um ângulo menor que 90° com o eixo horizontal do corpo (Fig. 26 c). Esta incapacidade de alongar mais o membro anterior deve estar relacionada, provavelmente, a alguma limitação anatômica da cintura escapular, por exemplo, cuja estrutura difere significativamente entre marsupiais arborícolas e terrestres (CARVALHO, 2003). Essa protração é considerada um mecanismo importante ao andar em galhos finos e ramos terminais porque proporciona um aumento do comprimento do passo e reduz a oscilação deste tipo de suporte (SCHMIITT & LEMELIN, 2002), permitindo um andar mais estável e mais rápido em um ambiente tão frágil e instável.

A postura apresentada por *M. nudicaudatus* mostra inexperiência em escalar, já que ele se manteve colado à corda, com os braços aduzidos e a cauda enrolada nela, ocasionalmente, para dar segurança ou ajudar no impulso. Em geral, permaneceu muito tempo com os membros no suporte, retirando-os apenas o tempo mínimo necessário para movimentá-los, demonstrando grande insegurança em não estar com todos os membros

agarrados à corda. Permanecer a maior parte do tempo com os membros posteriores no suporte dá mais estabilidade, por serem estes mais fortes (HILDEBRAND, 1968); entretanto, na tentativa de evitar a queda, manter os membros anteriores juntos à corda pode ser mais seguro. Desta maneira, o centro de gravidade do corpo, localizado próximo à cintura escapular, é mantido o mais perto possível do suporte que, por ser vertical, faz com que a força da gravidade esteja totalmente tangencial à superfície de contato, a corda (CARTMILL, 1974).

Em uma situação de perigo é possível que *M. nudicaudatus* escale, pois existem registros de indivíduos que estiveram a 1m metro de altura do chão, mesmo que muito raramente (MILES *et al.*, 1981; CUNHA & VIEIRA, 2002), e observações de outros que escalaram desde troncos com 10cm de diâmetro até cipós com 2cm de diâmetro (observação pessoal). Em estudos de movimentos em habitat natural, foi observado um indivíduo que subiu até 3m de altura, por uma árvore com uma inclinação próxima a 90° e com 4,0 cm de diâmetro, onde ficou empoleirado por um certo tempo, apoiado sobre três galhos finos, com cerca de 1,0 cm de diâmetro cada (Fig. 28; MAÍRA MOURA, comunicação pessoal). Esses registros foram feitos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), local de proveniência de alguns indivíduos aqui estudados, onde são desenvolvidos diversos estudos sobre a ecologia desses marsupiais, inclusive sobre a descrição dos movimentos dessas espécies nos diversos estratos da mata.

Maira Moura



Figura 28 – Indivíduo de *M. nudicaudatus* a 3m de altura, sobre suportes horizontais de 4,0cm de diâmetro. Serra dos Órgãos/ PARNASO.

4.3 O uso da cauda na escalada de suportes verticais

Os didelfídeos não usaram a cauda ao escalar rapidamente suportes verticais flexíveis como cipós. De fato, não faria sentido ela ser usada quando o animal está em alta velocidade; neste caso, é interessante que ela fique longe do suporte para não se enroscar e frear o animal. Nos testes em que os animais atingiram as maiores velocidades, a cauda manteve-se sempre afastada da corda e não influenciou na locomoção. Com os animais menos velozes foi possível notar que, para alguns, a cauda ajudava no equilíbrio, agindo como um contra-peso, fazendo movimentos laterais ou chicoteando no ar. A cauda só foi enrolada na corda em alguns testes, lentos, de *D. aurita*, *P. frenatus* e *M. nudicaudatus*, nos quais serviu como segurança, já que o animal estava muito lento e hesitante, ou para ajudar no impulso. Ela foi usada amplamente desta mesma maneira por *D. virginiana* ao escalar suportes verticais, para estabilidade e apoio (McMANUS, 1970). Porém, de um modo geral, a cauda não é importante na escalada de suportes verticais flexíveis. Em outras

situações, como escalar troncos largos, ela é importante pois pode ser pressionada contra o tronco, ou enrolada em galhos durante o deslocamento (DAGG, 1973). Para passar de um galho para outro na mata, os marsupiais enrolam a cauda no galho em que estão para evitar uma queda, caso a tentativa de transpor o suporte descontínuo não seja bem sucedida (CARTMILL, 1974). Eles utilizam a cauda também como segurança, enquanto estão parados nos galhos forrageando, e podem, igualmente, pendurar-se por ela (McMANUS, 1970). Portanto, a cauda preênsil dos didelfídeos não deixa de ser uma importante adaptação à vida arborícola para esses animais.

4.4 A habilidade e o desempenho na escalada de suportes verticais

Entre as espécies arborícolas *C. philander* (que utiliza o dossel), *G. microtarsus* e *M. travassossi* (que usam dossel e sub-bosque), não se observou uma relação direta entre desenvoltura, postura e velocidade na escalada e o estrato da floresta mais utilizado. Entretanto *M. incanus* (que usa sub-bosque e solo) diferenciou-se das demais arborícolas por ser a menos veloz e por movimentar os membros como as espécies semi-terrestres, durante os testes de escalada mais lentos.

D. aurita teve desempenho inferior ao esperado nos testes de escalada, pois usa o estrato arbóreo de maneira intensa, construindo até ninhos em ocos de árvores (MILES *et al.*, 1981), e escala mais que *P. frenatus* (CUNHA & VIEIRA, 2002). O baixo desempenho de *D. aurita* está, provavelmente, relacionado ao seu tamanho que, junto com a forma do corpo, pode ter ajudado a definir limites locomotores (BIEWENER, 1989; CARVALHO, 2003). A habilidade do animal em superar a gravidade diminui conforme aumenta a dimensão do seu corpo, “pois a tolerância de músculos, tendões e ossos em suportar peso diminui conforme aumenta o tamanho na escala de área/ volume” (GALILEU, 1638 *apud* BIEWENER, 1989). Com o aumento do tamanho de corpo, o metabolismo diminui,

reduzindo também a eficiência em escalar suportes verticais, já que nesta atividade a demanda de oxigênio aumenta (CARTMILL, 1974). Essas premissas podem explicar porque, apesar de usar mais o estrato arbóreo da mata, o desempenho em escalar de *D. aurita* tenha sido inferior ao esperado, se comparado às outras espécies não-arborícolas.

P. frenatus foi mais hábil ao escalar suportes verticais do que *D. aurita*, provavelmente devido à sua morfologia ou ao menor tamanho corporal, pelos motivos citados anteriormente. O que o faz usar menos o estrato arbóreo (e permanecer em níveis inferiores, quando o usa,) em relação a *D. aurita* (CUNHA & VIEIRA, 2002) não é, portanto, uma limitação locomotora. É possível que haja competição por recursos entre essas duas espécies (GRELLE, com. pessoal).

Os suportes utilizados neste estudo tinham diâmetros pequenos porque os didelfídeos usam predominantemente cipós e troncos com no máximo 3cm de diâmetro, ao se locomoverem em suportes próximos de 90°, na mata Atlântica (CUNHA & VIEIRA, 2002). E o objetivo deste trabalho era avaliar a habilidade de cada espécie ao escalar esse tipo de suporte, mesmo que o parâmetro não fosse o mesmo para todas, já que elas diferem no peso e tamanho de corpo (e, consequentemente, de apêndices). De certo modo, seria interessante um estudo com cordas de diferentes espessuras, proporcionais ao tamanho da palma de cada espécie, para que o diâmetro da corda ficasse padronizado para todas. Por exemplo, se escolheriam cordas que permitissem a todas as espécies escalar fechando o punho, ou cordas mais grossas para as espécies maiores, para evitar que o peso do animal não as dobrasse. Se fossem feitos testes com cordas de diâmetros maiores, talvez *D. aurita* se desempenhasse melhor, atingindo uma velocidade maior. Com o aumento do diâmetro, provavelmente, a corda não se curvaria tanto com o peso do animal como

aconteceu nos testes deste trabalho, forçando o animal a “escalar em negativo”² o que prejudicou seu desempenho nos suportes verticais deste estudo. Ou talvez, em um suporte rígido, como um tubo fixo a 90°, por exemplo, *D. aurita* pudesse ser também mais eficiente, pois não haveria esse esforço a mais contra a gravidade. Alguns indivíduos, mais lentos e pesados, de *P. frenatus* também fizeram a corda pender, formando essa curva, e acabaram escalando também “em negativo”.

Como estudo futuro, tenciona-se analisar, a partir de dados coletados juntos com os deste trabalho, a postura e o modo de andar de didelfídeos durante a locomoção horizontal, sobre suportes que simulam o chão e galhos, e escalando suportes verticais estáveis e com maior diâmetro do que os aqui analisados. É possível que as seqüências utilizadas pelos animais diante destas situações sejam diferentes já que a inclinação e o tipo de suporte são diversos.

² Denomina-se “escalar em negativo” a escalada em um suporte cujo ângulo de inclinação seja maior que 90° para quem o escala. De forma que o eixo passa para outro quadrante nas coordenadas cartesianas (quadrante negativo). Portanto, na escalada negativa o posicionamento do corpo se torna muito importante para minimizar o efeito da gravidade. Com isso, é exigida uma grande resistência muscular dos braços, mas para se obter êxito ao escalar um suporte desses, a distribuição de cargas, por todos os membros, é extremamente importante, sendo facilitada quando se consegue manter o centro de gravidade o mais próximo possível da superfície em que se está escalando. Colaboraram: JÚLIO C. DE MELLO e RONALDO PAES, escaladores

5 Conclusões

- ⇒ Os didelfídeos variam seu modo de escalar de acordo com seus hábitos. Entretanto, entre as espécies arborícolas não houve diferenciação na sua habilidade arborícola claramente relacionada ao estrato arbóreo mais utilizado. As arborícolas apresentaram como característica a movimentação dos membros equivalente ao trote, seqüência muito eficiente, que fornece um ótimo equilíbrio, desenvoltura e manobrabilidade para viver no estrato arbóreo.
- ⇒ As espécies semi-terrestres e a terrestre usaram predominantemente seqüência lateral com pares independentes na escalada de suportes verticais, e permaneceram a maior parte da passada com três apoios, exibindo um modo de escalar diverso das arborícolas.
- ⇒ Em relação à variação de velocidade, *Marmosops incanus* e *Philander frenatus* passaram da simétrica lateral com membros independentes para pares diagonais, alterando também o número de apoios no suporte. Em *Caluromys philander*, *Gracilinanus microtarsus* e *Micoureus travassossi* observou-se uma tendência a passarem da seqüência simétrica lateral com pares diagonais para a movimentação dos membros equivalente ao trote, com o aumento da velocidade.

6 Referências Bibliográficas

ALEXANDER, R. McN. Optimum Movements. In: ALEXANDER, R. McN. **Optima for Animals.** (Ed.) Princeton, New Jersey, University Press, 1996. p.45-63.

ARNOLD, S.J. Morphology, performance and fitness. **Amer. Zool.** v. 23, p.347-361, 1983.

ÁSTUA DE MORAES, D. **Análise morfométrica do crânio e da mandíbula de marsupiais didelfídeos: implicações ecológicas e funcionais.** 1998. Dissertação de mestrado – Universidade de Minas Gerais, Belo Horizonte. *Apud* ASTÚA DE MORAES, D.; SANTORI, R. T.; FINOTTI, R. & CERQUEIRA, R. Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of Neotropical opossums (Didelphimorphia, Didelphidae). In: JONES, M. C.; DICKMAN & M. Archer (Eds.). **Predators with pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials.** Sydnei: CSIRO Publishing, 2003.

ASTÚA DE MORAES, D.; SANTORI, R. T.; FINOTTI, R. & CERQUEIRA, R. Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of Neotropical opossums (Didelphimorphia, Didelphidae). In: JONES, M. C.; DICKMAN & M. Archer (Eds.). **Predators with pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials.** Sydnei: CSIRO Publishing, 2003.

BIEWENER, A. A. 1989. Mammalian terrestrial locomotion and size. **BioScienc**, v. 39, n. 11, p.776-782. 1989.

BROWN, J. C. & YALDEN, D. W. The description of mammals –2. Limbs and locomotion of terrestrial mammals. **Mammal Review**, v. 4, p. 07-134, 1973.

CÁCERES, N. C.; DITTRICH, V. A. O. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis aurita*). **Southern Brazil. Rev. Ecol. (Terre Vie)**, v. 54, p.225-234, 1999.

CAMPBELL, B. Human evolution: an introduction to man's adaptations. Aldine, Chicago, 1966. *Apud*: CARTMILL, M. Pads and claws in arboreal locomotion. In: JENKINS, F.A., Jr. (ed.) **Primate locomotion**. New York: Academic Press, 1974a. p.45-83.

CANT, G.H. Positional behavior and body size of arboreal primates: a theoretical framework for field studies as an illustration of its application. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 88, p.273-283, 1992.

CARTMILL, M. Pads and claws in arboreal locomotion. In: JENKINS, F.A., Jr. (ed.) **Primate locomotion**. New York: Academic Press, 1974a. p.45-83.

CARTMILL, M.; LEMELIN, P. & SCHMITT, D. Support polygons and symmetrical gaits in mammals. **Zool. J. of the Linnean Society**, v. 136, p.401-420, 2002.

CARVALHO, R.V.C. **Tamanho e forma de corpo em marsupiais didelfídeos arborícolas e terrestres (Marsupialia: Didelphimorphia)**. 2003, 61p. Dissertação de Mestrado (Zoologia) – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ.

CHARLES-DOMINIQUE, P.; ASTRAMENTOWICZ, M.; CHARLES-DOMINIQUE, M. *et al.* Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. **Rev. Ecol. (Terre Vie)**, v. 35, p 341-435, 1981.

CHARLES-DOMINIQUE, P. Ecology and social adaptations in didelphid marsupials: comparison with eutherians of similar ecology. **Am. Soc. Mammal. Spec. Publ.**, v. 7, p.395-422, 1983.

CUNHA, A. A. & VIEIRA, M. V. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. **Journal of Zoology**, v. 258, p.419-426, 2002.

DAGG, A. I. Gaits in mammals. **Mammal Rev.**, v. 3, n. 4, p.135-154, 1973.

D'ANDREA, P.S.; CERQUEIRA, R. & HINGST, E.D. Age estimation of the Gray Four Eyed Opossum, *Philander opossum* (Didelphimorphia: Didelphidae). **Mammalia**, v. 58, p.283-291, 1994.

DELCIELLOS, A. C. & VIEIRA, M. V. 2002. Modelos ecomorfológicos para vertebrados arborícolas: o caso do marsupial *Philander frenata*. **Holos Environment**, v.2, n.2, p.195-207, dez. 2002. Disponível em: www.rc.unesp.br/ib/cea/holos/ms08.htm

EMMONS, L.H.; & FEER, F. **Neotropical forest mammals: a field guide**. 2.ed. Chicago: University of Chicago Press, 1997.

EISENBERG, J.F. & REDFORD, K.H. The new world marsupials (Didelphimorphia, Paucituberculata, and Microbiotheria). In: **Mammals of the Neotropics – The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil** v3, The University of Chicago Press, Chicago, EUA. 1999. p.49-80.

FELDHAMER, G.A., DRICKAMER, L.C., VESSEY, S.H. *et al.* Monotremes and Marsupials. In: **Mammalogy: adaptation, diversity, and ecology**. McGraw-Hill. Companies, EUA. 1999. p.177-183.

FERREIRA, A.B.H (Editor) **Novo Dicionário da Língua Portuguesa**. 2.ed. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, RJ.1986. p.1278.

FONSECA, G. A. B. & KIERULFF, M. C. M. Biology and natural history of Brazilian Atlantic forest small mammals. **Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.** v. 34, n. 3, p.99- 152, 1989.

FONSECA, G.A.B. & ROBINSON, J.G. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. **Biological Conservation**. v. 53, p.265-294, 1990.

FONSECA, G.A.B., HERRMANN, G., LEITE, Y.L.R. *et al.* Lista anotada dos mamíferos do Brasil. Occasional Paper, n. 4, In: **Conservation International**, Washington, EUA, april, 1996.

FREITAS, S.R.; ASTÚA DE MORAES, D.; SANTORI, R.T. & CERQUEIRA, R. Habitat preference and food use by *Metachirus udicaudatus* and *Didelphis aurita* (Didelphiomorphia, Didelphidae) in a restinga at Rio de Janeiro. **Rev. Brasil. Biol.**, v. 57 n.1, p.93-98, 1995.

GALILEU, G. 1638. **Two new Sciences**. (Trad. S. Drake) University of Wisconsin Press, Madison, 1974. *Apud*: BIEWENER, A. A. 1989. Mammalian terrestrial locomotion and size. **BioScienc**, v. 39, n. 11, p.776-782. 1989.

GAMBARYAN, P. Gaits of mammals. In: **How mammals run: anatomical adaptations**. Wiley, New York, E.U.A. 1974. p. 14-31.

GRAND, T.I. Body weight: its relationship to tissue composition, segmental distribution of mass, and motor function.III. The Didelphidae of French Guyana. **Aust.J. Zool.**, v. 31, p.299, 1983.

GRELLE, C. E. V. & GARCIA, Q. S. Potencial dispersal of *Cecropia hololeuca* by the common opossum (*Didelphis aurita*) in Atlantic Forest, Southern Brazil. **Rev. Ecol. (Terre Vie)**, v. 54, p. 327-332, 1999.

HERSHKOVITZ, P. The south american gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): a taxonomic review with notes on general morphology and relationships. **Fieldiana: Zoology new series**, v. 70, p.1-59, 1992b.

HERSHKOVITZ, P. Composition of the Family Didelphidae Gray, 1821 (Didelphoidea: Marsupialia), with a review of the morphology and behaviour of the included four-eyed pouched opossums of the genus *Philander* Tiedemann, 1808. **Fieldiana: Zoology**, v. 86, p.72-77, 1997.

HILDEBRAND, M. Symmetrical gaits of horses. **Science**, , no prelo. v. 150, p.701-708, 1965.

HILDEBRAND, M. Symmetrical gaits of primates. **Am. J. Anthropol.**, v. 26, p.119-130, 1967.

HILDEBRAND, M. Symmetrical gaits of dogs in relation to body build. **J. Morph.**, v. 124, p.353-360, 1968.

HILDEBRAND, M. Walking and running. In: HILDEBRAND, M.; BRAMBLE, D.M.; KIEM, K.F. & WAKE, D.B. (eds.) **Functional vertebrate morphology**. Cambridge, Massachusetts: Belknap, 1985. p.38-57.

HILDEBRAND, M. The quadrupedal gaits of vertebrates. **Bioscience**. v. 39 n.11, p.766-775, 1989.

HILDEBRAND, M. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 1995. 700p.

HIRASAKI, E., MATANO, S., NAKANO, Y., *et al.* Vertical climbing in *Ateles geoffroyi* and *Macaca fuscata* and its comparative neurological background. In: **Topics in primatology 3. Evolutionary biology, reproductive endocrinology, and virology**. 1992. p.167-176.

HOWELL, A. B. **Speed in Animals**. Chigago: University of Chigago press., 1944. *Apud*: PRIDMORE, P.A. Trunk movements during locomotion in the marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae). **J. Morphol.** v. 211, p.137-146, 1992.

HUNSAKER, D. Ecology of New World marsupials. In: HUNSAKER D. II (ed.). **The biology of marsupials**. New York: Academic Press, 1977. p.95-156.

ISHIDA, H.; HIRASAKI, E. & MATANO, S. Locomotion of the slow loris between discontinuous substrates. In: MATANO, S. *et al.* (ed.) **Topics in primatology 3. Evolutionary biology, reproductive endocrinology, and virology**. 1992. p.139-152.

JENKINS, F.A. Jr. Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. **Lond.**, 165, p.303-315, 1971.

JENKINS, F.A. Jr. & MCCLEAN, D. Mechanisms of hind-foot reversal in climbing mammals. **Journal of Morphology**, v. 182, p.197-219, 1984.

JULIEN-LAFERRIÈRE, D. & ATRAMENTOWICZ, M. Feeding and reproduction of three didelphid marsupials in two Neotropical forests (French Guiana). **Biotropica**, v. 22, p.404-415, 1990.

JULIEN-LAFERRIÈRE, D. Organisation du peuplement de marsupiaux en Guyane Française. **Rev. Ecol. (Terre Vie)**, v. 46, p. 125-144, 1991.

KIRSCH, J. A.W.; LAPOINTE, F.-J. & SPRINGER, M.S. DNA-hybridisation studies of marsupials and their implications for Metatherian classification. **Australian Journal of Zoology**, v. 45, p.211-280, 1997.

LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P. & STALLINGS, J. R. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. **J. Trop. Ecol.**, v. 12, p.435-440, 1996.

LEMELIN, P. 1999. Morphological correlates of substrate use in didelphid marsupials: implications for primates origins. **J. Zool. Lond.** 247:165-175.

LOSOS, J. B.; CREER, D. A. & SCHULTE II, J. A. Cautionary comments on the measurement of maximum locomotor capabilities. **J. Zool. Lond.**, v. 258, p.57-61, 2002.

MACEDO, J.; LORETO, D.; VIEIRA, M. V. & CERQUEIRA, R. Classes de desenvolvimento em marsupiais: um método para animais vivos. **Mastozoologia neotropical.** (Submetido)

MALCOLM, J. R. Forest structure and the abundance and diversity of neotropical small mammals, p. 179-197. In: LOWMAN, M. D. & NADKARNI, N. M. (eds.) **Forest Canopies.** San Diego: Academic Press, 1995.

MATTHEWS, L. **The Life or mammals**, vol 1. London: Weindenfeld & Nicolson. 1969.
Apud: DAGG, A. I. Gaits in mammals. **Mammal Rev.**, v. 3, n. 4, p.135-154, 1973.

MCMANUS, J.J. Behavior of captive opossums, *Didelphis marsupialis virginiana*. **Am. Midl. Nat.** v. 84, p.144-169, 1970.

MILES, M. A.; SOUZA, A. A. & PÓVOA, M. M. Mammal tracking and nest location in Brazilian forest with an improved spoo-and-line device. **J.Zool.** v. 195, p. 331-347, 1981.

MUYBRIDGE, E. 1899. **Animals in motion.** London: Champman and Hall. Re-publicação: L.S. Brown, Ed., New York, 1957.

NOWAK, R.M. **Walker's mammals of the world.** 6 ed., 2vols (vol 1) Johns Hopkins University Press, Baltimore, EUA. 1999.

ODUM, E.P. **Ecologia.** Editora Guanabara, Rio de Janeiro, RJ. 1983. p.366-367.

PASSAMANI, M. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill forest. **Mammalia**, v. 59, n. 2, p.276-279, 1995.

PASSAMANI, M. & FERNANDEZ, F. A. S. 2003. Demografia de *Marmosops incanus* (Lund, 1840), em sistemas de fragmentos de Mata Atlântica em Santa Teresa, Espírito Santo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MASTOZOOLOGIA, 2, 2001, Porto Alegre, RS. (Resumo)

PIRES, A. S. & FERNANDEZ, F. A. S. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest fragments in south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecology*, v. 15, p.279-290, 1999.

PRIDMORE, P.A. Trunk movements during locomotion in the marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae). *J. Morphol.* v. 211, p.137-146, 1992.

QUENTAL, T. B.; FERNANDEZ, F. A. S.; DIAS, A. T. C. & ROCHA, F. S. Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *J. Trop. Ecology*, v. 17, p. Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (Eds.) 339-352, 2001.

RICHARDS, P. W. **The tropical rain forest**. 2ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

RIZZINI, C. T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos**. São Paulo: Hucitec, EDUSP, 1979. p.61-85.

SANTORI, R.T.; ASTÚA DE MORAES, D. & CERQUEIRA, R. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southeastern Brazil. *Mammalia*, v. 58, n. 4, p.511-516, 1995.

SANTORI, R. T. **Estudo da natação em roedores orizomíneos: comportamento, desempenho e morfologia**. 2001. 97p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

SANTORI, R. T.; ROCHA-BARBOSA, O.; LOGUERCIO, M. F. C. *et al.* Aquatic, terrestrial and arboricole locomotion in the thick-tailed opossum, *Lutreolina crassicaudata* (Didelphimorphia, Didelphidae) (Desmarest, 1804). (Submetido)

SCHMITT, D. & LEMELIN, P. Origins of primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum. *Am. J. of Physical Anthropol.* v. 118, p.231-238, 2002.

SMITH, J. M. & SAVAGE, R. J. G. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. **Journal of the Linnean Society, London; Zoology**, v. 42, p.1-128. *Apud* DAGG, A. I. Gaits in mammals. **Mammal Rev.** v. 3, n. 4, p.135-154, 1973.

SZALAY, F.S. **Evolutionary history of the marsupial and an analysis of osteological characters**. Cambridge University Press, Cambridge, 1994.188p.

TARDIEU, C. Location of the body center of gravity in primates and other mammals: implications for the evolution of hominid body shape and bipedalism. In: **Topics in primatology 3. Evolutionary biology, reproductive endocrinology, and virology**. 1992. p.191-208.

TYNDALE-BISCOE, C.H. & MACKENZIE, R.B. Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. **J. Mammal**, v. 57, p.249-265, 1976.

VIEIRA, E. & IZAR, P. Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. **Plant Ecology**, Holanda, v. 145, p.75-82, 1999.

VIEIRA, M. V. **Ecomorphology of two Neotropical marsupials:** body size, form, climbing and walking the tight rope. 1995. PhD Dissertation, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

VIEIRA, M. V. 1997. Body size and form in two Neotropical marsupials, *Didelphis aurita* and *Philander frenata* (Marsupialia, Didelphidae). **Mammalia**, v. 61, n. 2, p.245-254. 1997.

VIEIRA, M.V. Locomoção, morfologia e uso do habitat em marsupiais neotropicais: uma abordagem ecomorfológica. In: CÁCERES, N. & MONTEIRO FILHO, E.L.A. (eds.). **Avanços em estudos sobre marsupiais do Brasil**. Ribeirão Preto: Holos Editora. (No prelo)

VILENSKY, J.A. & MOORE, A.M. Utilization of lateral – and diagonal – sequence gaits at identical speeds by individual vervet monkeys. In: **Topics in primatology 3. Evolutionary biology, reproductive endocrinology, and virology.** 1992. p.129-137.

VOLTOLINI, J. C. 1997. **Estratificação vertical de marsupiais e roedores na Floresta Atlântica do sul do Brasil.** 1997. 78p. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

VOSS, R. S.; Lunde, D.P. & Simmons, N.B. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 2. Nonvolant species. **Bulletin American Museum of Natural History**, n. 263, p.41-54, 2001.

YOULATOS, D. Passages within a discontinuous canopy: bridging in the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). **Folia Primatol.**, v. 61, p.144-147, 1993.

ANEXO

Fórmulas do modo de escalar:

Indivíduos	X (%)	Y (%)
GRAV3R	60	40
GRAV3L	57,14	42,85
GRAV2R	62,5	50
GRAV2L	66,66	50
GRAV1R	60	40
GRAV1L	70	40
CALV3R	72,72	54,54
CALV3L	64,28	42,85
CALV2R	60	50
CALV2L	68,75	50
CALV1R	69,23	46,15
CALV1L	73,33	46,66
MICV3R	62,5	50
MICV3L	69,23	46,15
MICV2R	62,5	50
MICV2L	66,66	46,66
MICV1R	57,14	42,85
MICV1L	75	50
MARV3R	70	50
MARV3L	75	25
MARV2R	66,66	44,44
MARV2L	71,42	35,71
MARV1R	77,77	44,44
MARV1L	78,94	26,31
DIDV3R	78,94	26,31
DIDV3L	78,12	25
DIDV2R	78,26	17,39
DIDV2L	78,04	17,07
DIDV1R	75,86	27,58
DIDV1L	87,03	22,22
PHIV3R	72,72	54,54
PHIV3L	72,72	31,81
PHIV2R	76,47	29,41
PHIV2L	83,33	19,04
PHIV1R	68,18	36,36
PHIV1L	84,37	18,75
METV3R	72,72	27,27
METV3L	86,95	26,08
METV2R	86,36	9,09
METV2L	88	26
METV1R	74,19	12,9
METV1L	90,74	11,11

Glossário

Membros independentes ("single-foot"): a movimentação de todos os membros está igualmente relacionada no tempo (HILDEBRAND, 1968).

Pares diagonais ("diagonal-couplets"): as pisadas do membro anterior de um lado e do membro posterior do outro lado do corpo são relacionadas no tempo como um par (HILDEBRAND, 1965, 1967, 1968).

Pares laterais ("lateral-couplets"): as pisadas dos membros de um mesmo lado do corpo são relacionadas no tempo como um par (HILDEBRAND, 1965, 1967).

Passada: O conjunto de mudanças de ponto de apoio, durante a movimentação dos membros em um deslocamento, iniciando e terminando com o mesmo membro posterior.

Passo: "Ato de deslocar o ponto de apoio de um membro para outro em animais bípedes", ou do membro posterior para o anterior em animais quadrúpedes, momento em que estes membros se encontram mais distantes. (adaptado do "Dicionário Aurélio", 1986).

Seqüência diagonal: significa que depois do membro posterior de um lado ter tocado o suporte o próximo membro a tocá-lo será o anterior do lado oposto (HILDEBRAND, 1965, 1967, 1989).

Seqüência lateral: é quando depois do membro posterior de um lado ter tocado o suporte o próximo membro a tocá-lo será o anterior do mesmo lado (HILDEBRAND, 1965, 1967, 1989).

Trote: é uma seqüência simétrica, intermediária à seqüência lateral e diagonal (HILDEBRAND, 1965), na qual um par de membros, geralmente opostos (pares diagonais), saem e tocam o suporte juntos, de maneira rítmica e sincronizada com o outro par de membros opostos e sustentam o corpo quando este está em contato com o suporte (chão). (HILDEBRAND, 1967; DAGG, 1973).

Velocidade máxima das máximas: indivíduo que apresentou a maior velocidade dentre os demais indivíduos da mesma espécie durante os testes de escalada.

Velocidade mínima das máximas: indivíduo que apresentou a menor velocidade, na capacidade máxima, dentre os demais indivíduos da mesma espécie durante os testes de escalada.