



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

MILENA CAVALCANTI SILVA

**EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO DA PELAGEM EM MARSUPIAIS
DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)**

Recife
2024

MILENA CAVALCANTI SILVA

**Evolução dos padrões de coloração da pelagem em marsupiais didelfídeos
(Didelphimorphia: Didelphidae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestra em Biologia Animal. Área de concentração: Biologia Animal

Orientador: Diego Astúa de Moraes (UFPE)

Coorientadora: Rafaela Velloso Missagia (UFMG)

Recife

2024

Catálogo na Fonte:
Bibliotecária Natália Nascimento, CRB4/1743

Silva, Milena Cavalcanti.

Evolução dos padrões de coloração da pelagem em marsupiais didelfídeos (Didelphimorphia: Didelphidae). / Recife. – 2024.

130f. : il., fig.

Orientador: Diego Astúa de Moraes.

Coorientadora: Rafaela Velloso Missagia.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, 2024.

Inclui referências.

1. Mamíferos. 2. Variação interespecífica. 3. Reconstrução de estados ancestrais. 4. PCM. 5. Drivers evolutivos. I. Moraes, Diego Astúa de. (Orient.). II. Missagia, Rafaela Velloso. (coorient.). III. Título.

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2024-118

MILENA CAVALCANTI SILVA

EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO DA PELAGEM EM MARSUPIAIS
DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestra em Biologia Animal. Área de concentração: Biologia Animal.

Aprovado em: 26 / 02 / 2024.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Diego Astúa (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Profa. Dra. Silvia Eliza D'Oliveira Pavan (Examinadora Externa)
California State University, Cal Poly Humboldt

Prof. Dr. Daniel Marques de Almeida Pessoa (Examinador Externo)
Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN

Dedico esta dissertação ao meu orientador, Diego, pela oportunidade dada a mim de conhecer e estudar os marsupiais didelfídeos, por todos os ensinamentos, conselhos e puxões de orelha gentis (como ele mesmo é).

AGRADECIMENTOS

Muita coisa aconteceu até que este trabalho chegasse nesta versão.

Os últimos dois anos foram turbulentos... Eu pensei em desistir algumas vezes.

Tenho consciência de que em outras circunstâncias eu teria feito mais e melhor, mas também reconheço, em paz, que fiz o melhor que pude com o melhor que eu tinha. Estas são algumas pessoas do caminho, a quem eu gostaria de agradecer:

A minha irmã, Daniela, e nosso pequeno de quatro patas, Naruto (os inseparáveis), por me lembrarem todos os dias como é bom ter um lugar para onde voltar de vez em quando. Obrigada pela companhia, pelo apoio e por toda a alegria compartilhada nessa vida. Vocês são minha casa favorita!

Aos meus pais, Ailda e Valmir, por tudo que fizeram por mim nos últimos 25 anos e por apoiarem minha carreira, uma parte tão importante da minha vida.

Às minhas tias Vera, Vânia e Valéria, por acreditarem na minha capacidade de ser e escolher o que é melhor para mim, por todo o bem que sempre me desejaram e me ofereceram e por todos os momentos divertidos e experiências novas.

Aos meus avós, Adélia, Sebastião, Maria e José, pelos pais que me deram e pela falta que fazem. Sei vocês estão bem, mas sinto saudades.

Ao meu orientador, Diego, por todas as oportunidades e pessoas que encontrei graças ao nosso laboratório e pela sua paciência de ensinar e de nos deixar aprender por nós mesmos. Obrigada pela sua presença sutil e seu acolhimento humano. O mundo precisa de mais pessoas como você.

A minha coorientadora, Rafaela, pelas aulas incríveis e por todo o suporte até aqui. Sua ajuda foi fundamental para que este trabalho acontecesse e seria muito bom ter sua colaboração em outros mais!

As minhas amigas, Winne Brito e Patricia Pilatti, por serem a fundação dessa família que eu escolhi ter fora de casa, por me acolherem, por compartilharem a luta, (os cafés, os sofás, os gatos...) e o crescimento de vocês comigo e por me ensinarem a crescer também. Vocês são mulheres incríveis!

A artista Giulia Pilatti, por me inspirar e me ensinar a ser uma pessoa mais leve e espontânea. Obrigada por ser quem você é!

Aos meus amigos, Francisco e Marília, por me alegrarem com sua presença e apaziguarem os conflitos da minha mente pensante (com conversas ou doces, porque eu adoro dos dois!). Obrigada, Chico, por ser um ótimo ouvinte e obrigada, Mari, por ser essa amiga-irmã e cozinheira ma-ra-vi-lho-sa! E obrigada, Pipoca, por ser um sobrinho canino tão adorável e acolhedor!

Ao meu amigo e colega de IC, Juann Abreu, pelas conversas-sobre-temas-aleatórios-em-mamíferos e pelas ideias que elas me trazem. Você é um pesquisador fantástico e seu trabalho me inspira muito! Obrigada por compartilhar seu conhecimento (e causos cômicos) comigo.

Aos novatos da vez, Lucas, Letícia, Beatriz e Hebert, por me deixarem ensinar um pouco do pouco que sei e por me lembrarem de que todos estamos sempre aprendendo uns com os outros. Fico feliz em acompanhá-los nesses breves momentos e desejo que brilhem em tudo que se propuserem a fazer.

As nossas tutoras de coleção, Juliana (Mastozoologia), Danielle (Ornitologia) e Hianna (Herpetologia) pelas reuniões terapêuticas, pelos cafés e pela liberdade e motivação que vocês inspiram. (Mais três mulheres incríveis, senhoras e senhores!)

As minhas companheiras de vida e das folgas no trabalho Myllena Alpes, Sorely Warner, Josy Santiago e Ramylle Leal; as minhas queridíssimas amigas de infância Brenda Alves e Carolina Dias; a inspiradora Tânia Melo; aos meus amigos artistas Ramon Alencar, Vandemberg Lima e Henrique Clemente; ao sempre querido professor Luciano Santos; ao meu amigo biólogo (espécie rara) Heitor Ayres; aos meus amigos Willian Cariry e Lívia Fernanda e ao nosso chefe nas horas vagas Paulo Cariry. Obrigada por me acolherem e fazerem eu me sentir tão querida e compreendida em tantos momentos e jeitos diferentes. Levo vocês na memória e no coração.

Ao meu amigo e chefe de estágio, Yuri Valença, que me presenteou com muitas oportunidades de aprendizado nos últimos anos. Obrigada por enxergar o melhor de

mim, pelo seu trabalho fantástico com animais silvestres e por essa luz tão grande que você carrega.

A minha terapeuta, Dumara Ribeiro, por me ajudar a aprender sobre mim mesma e a me permitir a paz interna que eu sempre busquei. Sou imensamente grata por ter conhecido você e por termos compartilhado um caminho tão bonito até aqui. Enfim, florescemos!

A minha mestra yogini Bruna Lewis, por me ajudar a desenvolver presença e consciência e a explorar o espaço em meu corpo, minha mente e meu espírito através da yoga e da meditação. Sua leveza é contagiante e ser sua aluna é um presente!

A Malica, Mari, Glauco, Vini, Dave, Duda, Socorro e equipe, por me incentivarem a cuidar de minha saúde mental e espiritual e reafirmar a importância dos seres de luz e de vida que me rodeiam. Agradeço por todo o auxílio e doses de autoconhecimento que criaram espaço para que eu respirasse em meio a tudo isso.

Aos professores do PPGBA, Luciana Iannuzzi, por sua gentileza e incentivo para com o meu trabalho; Paulo Santos, Pedro Nunes, João Pedro Alves e Leandro Vieira, pelos comentários e sugestões ao longo do desenvolvimento desta dissertação; Diego Astúa e Wendell Pontes, pelas aulas sem-iguais de Evolução e História do Pensamento Evolutivo. E aos colegas de outros laboratórios (Mirella, Clara, Juliana, Kayke, Ítalo, Éricles, Gaby e Débora) por compartilharem seus trabalhos e ideias.

Aos professores da banca, Silvia Pavan, Daniel Pessoa, Bruna Bezerra, Pedro Estrela e João Pedro Alves, por terem aceitado participar desta etapa e das melhorias deste manuscrito.

E a você, leitor. Espero que goste.

Milena C.S.

(P.S.: Agradeço, agora posteriormente à defesa desta dissertação, pela ação terapêutica de Patricia Pilatti, Giulia Pilatti, Isabella Bandeira, Ralph Albuquerque e equipe da Coleção de Mamíferos da Universidade Federal da Paraíba, por trazerem meus neurotransmissores de volta a homeostase. A vida é boa com vocês!).

“A descoberta científica e o conhecimento científico só foram alcançados por aqueles que o perseguiram sem terem em vista um propósito prático ou coisa do tipo.” (Planck, 1959, p. 13)

Os excessos do sistema de competição e de especialização prematura, sob o falacioso pretexto de eficácia, assassinam o espírito, impossibilitam qualquer vida cultural e chegam a suprimir os progressos nas ciências do futuro. É preciso, enfim, tendo em vista a realização de uma educação perfeita, desenvolver o espírito crítico na inteligência do jovem. [...] O ensino deveria ser assim: quem o receba o recolha como um dom inestimável, mas nunca como uma obrigação penosa. (Einstein, 1981, p. 27)

Hoje as nuvens estão tão rápidas
Eu me pergunto, por que tanta pressa?
Quando não se sabe onde quer chegar
[...]
Nada vale o preço
Que se paga com sossego
Nada valerá.
(NADA..., Behr; Ferrari; Carturani, et al., 2022)

“NÃO ENTRE EM PÂNICO.” (Adams, 1979)

They said, “Babe, you gotta fake it till you make it”
And I DID
[...]
I’m so depressed I act like it’s my birthday, everyday
I cry a lot but I’m so productive, it’s an art
You know you’re good when you can even do it with a broken heart.”

(Dizem, “querida você tem que fingir até conseguir”

E eu consegui

[...]

Eu estou tão deprimida que ajo como se fosse meu aniversário, todos os dias

Eu choro bastante mas eu sou tão produtiva, é uma arte

Você sabe que é boa quando consegue fazer isso com o coração partido.)

(I..., Swift, 2024)

RESUMO

A ordem Didelphimorphia possui ampla diversidade de modos de locomoção, tamanho corporal e coloração da pelagem. Esta carece de estudos e explicações mais detalhadas sobre sua história evolutiva e função adaptativa. Os poucos estudos com este enfoque associam tonalidades de pelagem em Didelphidae a aspectos ambientais e filogenéticos e consideram os padrões de coloração mais uniformes como estados de caráter plesiomórficos em comparação aos padrões mais complexos. Utilizamos dados da literatura, uma filogenia recente da família e métodos filogenéticos comparativos (PCM) para reconstruir os estados ancestrais dos padrões de coloração do dorso, ventre, cauda, máscara ocular, listra médio-rostral e manchas supraoculares em Didelphidae a partir dos padrões das espécies viventes; testar a correlação entre os padrões de coloração e dados ecológicos (tipo de habitat, tipo de locomoção e padrão de atividade); e aplicar a medida D de sinal filogenético aos dados de coloração. Todas as análises foram feitas no software RStudio (versão 2022.7.2.576). A maioria dos padrões de coloração em Didelphidae evoluiu a partir de estados mais simples, no ancestral comum de todos os táxons da família, e estados mais complexos surgiram mais de uma vez e em diferentes momentos da história evolutiva do grupo. A reconstrução dos padrões de máscara ocular e coloração da cauda mostrou estados mais complexos no ancestral, que são também os mais comuns nas espécies viventes. Observamos fenótipos convergentes nos padrões de coloração dorsal em gêneros filogeneticamente mais distantes e padrões como a listra rostral e manchas supraoculares são restritos a poucos táxons. Os testes de correlação sugerem um modelo de evolução dependente entre os padrões de máscara ocular e listra rostral e o padrão de locomoção, bem como entre os padrões de coloração do dorso e do ventre e, na face, entre a máscara ocular e os padrões de listra rostral e mancha supraocular. Os padrões de coloração cefálicos e dorsal apresentaram forte agrupamento filogenético (medida D negativa). Consideramos a camuflagem por correspondência de fundo a principal explicação adaptativa para os padrões de coloração em Didelphimorphia, de modo similar ao demonstrado para outras ordens de mamíferos. Ademais, a análise comparativa da diversidade de padrões de coloração entre marsupiais didelfídeos e outros mamíferos contribui com hipóteses sobre possíveis vantagens adaptativas ou restrições filogenéticas de determinados padrões na natureza.

Palavras-chave: Mamíferos, Variação Interespecífica, Reconstrução de Estados Ancestrais, PCM, Drivers Evolutivos.

ABSTRACT

The order Didelphimorphia presents a wide variety of locomotor habits, body size and pelage coloration. The last lacks detailed studies and evolutionary and adaptative function explanations. Only a few studies on evolution of coloration associate pelage color shades in Didelphidae to environmental and phylogenetic aspects and consider uniform (simpler) color patterns to be more plesiomorphic than more complex color patterns. We used literature data, a recent phylogenetic hypothesis of Didelphidae and phylogenetic comparative methods (PCM) to: reconstruct ancestral states of dorsal, ventral, tail, eye mask, midrostral stripe and supraocular spots color patterns from living species patterns; test the correlation between color patterns and ecological data (habitat type, locomotor habit and activity pattern); and apply D-statistics of phylogenetic signal to color pattern data. All analyses were run in RStudio (version 2022.7.2.576). Most color patterns in Didelphidae evolved from simpler ancestral states, and more complex states derived more than once in different moments of the evolutionary history of the family. Reconstruction of eye mask and tail patterns recovered more complex ancestral states, which are also the most common among living species. We observed convergent phenotypes of dorsal color patterns in phylogenetic distant genera and patterns like the midrostral stripe and supraocular spots are restricted to few taxa. We found correlation between eye mask and midrostral stripe patterns and locomotor habit of Didelphidae species, as well between dorsal and ventral color patterns and between eye masks and facial stripes and spots. Facial and dorsal color patterns presented strong phylogenetic clump (negative values of D-statistics). We consider background-matching crypsis to be the main adaptive explanation to Didelphimorphia color patterns, similarly to what occurs in other mammalian orders. In addition, comparative analyzes of color pattern diversity between didelphid marsupials and other mammals contributes with hypothesis about possible adaptative vantages or phylogenetic restrictions of some color patterns in natural environments.

Keywords: Mammals; Interspecific Variation, Ancestral State Reconstruction, PCM, Evolutionary Drivers.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

DISSERTAÇÃO

Figura 1.	Espectro de luz visível e seus comprimentos de onda.	26
Figura 2.	Diversidade de padrões de coloração em espécies de <i>Monodelphis</i> .	40
Figura 3.	Espécime de <i>Monodelphis emiliae</i> com ventre de pigmentação chamativa à mostra.	41

ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO DA PELAGEM EM MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)

Figura 1.	Padrões de coloração dorsal em Didelphidae.	56
Figura 2.	Padrões de coloração ventral em Didelphidae.	58
Figura 3.	Padrões da máscara circum-ocular em Didelphidae.	61
Figura 4.	Esquematização da listra médio-rostral (A) e das manchas supraoculares (B).	62
Figura 5.	Padrões de coloração caudal em Didelphidae.	63
Figura 6.	Reconstrução dos padrões de coloração do ancestral comum das espécies de Didelphidae.	68
Figura 7.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração dorsal em Didelphidae.	69
Figura 8.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração dorsal em Didelphidae, segundo matriz binária.	70
Figura 9.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração ventral em Didelphidae.	71
Figura 10.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração ventral em Didelphidae, segundo matriz binária.	72
Figura 11.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão da listra rostral em Didelphidae.	74
Figura 12.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de manchas supraoculares em Didelphidae.	76

Figura 13.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de máscara ocular em Didelphidae.	77
Figura 14.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração da máscara ocular em Didelphidae, segundo matriz binária.	78
Figura 15.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração caudal em Didelphidae.	79
Figura 16.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração caudal em Didelphidae, segundo matriz binária.	80
Figura 17.	Reconstrução de estados ancestrais do tipo de habitat em Didelphidae.	83
Figura 18.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de locomoção em Didelphidae.	84
Figura 19.	Reconstrução de estados ancestrais do padrão de atividade em Didelphidae.	85

ANEXO B - DADOS ALTERNATIVOS PARA PADRÕES DE COLORAÇÃO VENTRAL

Figura B1.	Reconstrução de estados ancestrais conforme a matriz alternativa 1 dos padrões de coloração ventral.	127
Figura B2.	Reconstrução de estados ancestrais conforme a matriz alternativa 2 dos padrões de coloração ventral.	129

LISTA DE TABELAS

DISSERTAÇÃO

Tabela 1.	Gêneros com subgêneros em Didelphidae e suas espécies.	36
Tabela 2.	Sistemas visuais em marsupiais americanos (Didelphimorphia) e australianos, segundo diferentes autores.	43

ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO DA PELAGEM EM MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)

Tabela 1.	Padrões de coloração ventral em gêneros polimórficos de Didelphidae.	73
Tabela 2.	Padrões de coloração ventral em gêneros polimórficos de Didelphidae de acordo com a homogeneidade do padrão.	73
Tabela 3.	Comparação entre os modelos de evolução dependente e independente dos padrões de coloração em Didelphidae associados a características ecológicas.	86
Tabela 4.	Medidas de sinal filogenético para os padrões de coloração em Didelphidae.	87

ANEXO A – RESULTADOS DO TESTE DE MODELOS EVOLUTIVOS PARA MATRIZES MULTIESTADO

Tabela A1.	Comparação entre os modelos de evolução dependente e independente dos padrões de coloração em Didelphidae associados a características ecológicas.	124
-------------------	--	-----

ANEXO B – DADOS ALTERNATIVOS PARA PADRÕES DE COLORAÇÃO VENTRAL

Tabela B1.	Estimativas dos modelos de evolução testados com o padrão de coloração ventral (matriz alternativa 1) e variáveis ecológicas de Didelphidae.	125
-------------------	--	-----

Tabela B2.	Estatística D para o padrão ventral segundo a matriz alternativa 1.	126
Tabela B3.	Estimativas dos modelos de evolução testados com o padrão de coloração ventral (matriz alternativa 2) e variáveis ecológicas de Didelphidae.	128
Tabela B4.	Estatística D para o padrão ventral segundo a matriz alternativa 2.	128

ANEXO C - TESTE DE CORRELAÇÃO DE PAGEL ENTRE CARACTERES DE COLORAÇÃO

Tabela C1.	Teste de correlação de Pagel entre padrões de coloração do corpo e da cauda.	130
Tabela C2.	Teste de correlação de Pagel entre padrões de coloração da cabeça.	130

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	18
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	19
2.1 COLORAÇÃO EM MAMÍFEROS	19
2.1.1 O estudo da coloração em mamíferos	19
2.1.2 Genética da coloração	23
2.1.3 Sistemas visuais	25
2.1.4 Coloração e padrões de coloração em mamíferos.....	28
2.2 A FAMÍLIA DIDELPHIDAE.....	34
2.2.1 Breve introdução taxonômica.....	34
2.2.2 Diversidade morfológica em Didelphidae	37
2.2.3 Sistemas visuais em Didelphidae	42
3 ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO DA PELAGEM EM MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)	46
3.1 INTRODUÇÃO	46
3.2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	48
3.2.1 Listagem de Espécies.....	48
3.2.2 Levantamento e Caracterização dos Padrões de Coloração	49
3.2.3 Levantamento dos Dados Ecológicos	51
3.2.4 Hipótese Filogenética	52
3.2.5 Pacotes para Análise de Dados.....	52
3.2.6 Mapeamento e Reconstrução de Estados Ancestrais	54
3.2.7 Modelos de Evolução de Caracteres	55
3.2.8 Sinal Filogenético	55
3.3 RESULTADOS	56
3.3.1 Listagem de Espécies e Árvore Filogenética	56
3.3.2 Caracterização dos Padrões de Coloração.....	56
3.3.3 Caracterização dos Padrões Ecológicos.....	64
3.3.4 Mapeamento e Reconstrução de Estados Ancestrais	66
3.3.5 Modelos de Evolução de Caracteres	82
3.3.6 Sinal Filogenético	86
3.4 DISCUSSÃO	87
3.4.1 Levantamento e qualidade dos dados	87
3.4.2 Padrões de coloração e história evolutiva de Didelphidae	88

3.4.3 Comentários sobre a diversidade fenotípica	91
3.4.4 Hipóteses sobre a função adaptativa dos padrões de coloração	95
3.4.5 Lacunas de conhecimento e estudos futuros	98
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	101
REFERÊNCIAS	102
ANEXO A – RESULTADOS DO TESTE DE MODELOS EVOLUTIVOS PARA MATRIZES MULTIESTADO	124
ANEXO B – DADOS ALTERNATIVOS PARA PADRÕES DE COLORAÇÃO VENTRAL	125
ANEXO C – TESTE DE CORRELAÇÃO DE PAGEL ENTRE CARACTERES DE COLORAÇÃO	130

1 INTRODUÇÃO

O presente trabalho tem como objetivo explorar a diversidade de padrões de coloração da pelagem na família Didelphidae ao associá-la com possíveis determinantes evolutivos – filogenéticos e ecológicos – através de análises comparativas. Para isso, utilizamos de métodos filogenéticos comparativos clássicos e de uma hipótese filogenética recente do grupo, a fim de reconstruir padrões ancestrais de coloração da pelagem e testar sua correlação com caracteres ecológicos, bem como seu grau de dispersão na filogenia.

A seguir apresentamos um resumo dos principais temas relacionados à coloração em mamíferos, buscando exemplificar os diferentes conceitos a partir das fontes obtidas de levantamentos bibliográficos ao longo do desenvolvimento do trabalho. Adiante, oferecemos uma breve introdução taxonômica e sobre a diversidade morfológica dos marsupiais didelfídeos para os leitores menos familiarizados com o grupo, seguindo então para os objetivos e resultados desta dissertação, apresentados no item 3 (Artigo Único).

Boa leitura!

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 COLORAÇÃO EM MAMÍFEROS

2.1.1 O estudo da coloração em mamíferos

Na China e no Japão do século XVIII, criadores de roedores silvestres mantinham e cruzavam espécimes com morfotipos raros de coloração da pelagem. Os animais resultantes destes cruzamentos originaram linhagens com grande diversidade cromática, que rapidamente foram disponibilizadas para estudo e são representadas nos espécimes de laboratório até hoje (Caro; Mallarino, 2020; Hoekstra, 2006), além de serem responsáveis por boa parte do conhecimento atual sobre genética da coloração (Hoekstra, 2006).

Muito antes da genética, as variações na coloração da pelagem já eram usadas por taxonomistas para discriminar e caracterizar as diferentes espécies de mamíferos (Linné, 1758; Spix; Martius, 1824). Posteriormente, a produção de Alfred Russel Wallace o populariza como o “pai da coloração animal”, dividindo a coloração em cinco categorias associadas à utilidade das cores e padrões de cores, sobretudo, na defesa contra predadores. Estas incluíam crípse, aposematismo, mimetismo, coloração para sinalização intra e interespecífica e coloração associada à seleção sexual, categoriais ainda aplicáveis à descrição da coloração mesmo após mais de um século (Caro, 2017). Nos estudos anatômicos, Allen (1887) comenta sobre a presença de padrões na pelagem que se sobrepõem a estruturas da anatomia interna, como nervos e porções musculares específicas, o que também fora sugerido por Wallace (Caro, 2017). Alguns exemplos citados pelo autor são as listras brancas nas laterais do tronco de roedores do gênero *Tamias* Illiger, 1811 que coincidem com os ramos superficiais dos nervos intercostais e uma listra longitudinal escura que marca a divisão entre as porções extensora e flexora da musculatura dos membros dianteiros em leões.

Atualmente, a coloração se mantém como um caractere fortemente presente em estudos taxonômicos da maioria das ordens de mamíferos conhecidas, a exemplo dos trabalhos de Pavan; Mendes-Oliveira; Voss (2017), Voss; Giarla (2020) e Cavalcanti; Astúa (2023), para Didelphimorphia; Vu; Nguyen; Motokawa, et al. (2021) e Peçanha; Quintela; Ribas, et al. (2019), para Rodentia; Saikia; Ruedi; Csorba (2022), Montani; Tomasco; Barberis, et al. (2021) e Sánchez; Montani; Tomasco, et al. (2019), para Chiroptera; Hafner; Smith (2010), para Lagomorpha; Guevara; Sánchez-Cordero; León-Paniagua, et al. (2014) para Eulipotyphla; Gregorin (2006), Serrano-

Villavicencio; Hurtado; Vendramel, et al. (2019) e Sampaio; Röhe; Pinho, et al. (2015), para Primates; Rosso; Lin; Caruso, et al. (2021), Cifuentes-Rincón; Morales-Donoso; Sandoval, et al. (2020) e Azevedo; Oliveira; Duarte (2021), para Artiodactyla; e Wan; Wu; Fang (2005) e Monakhov (2015), para Carnivora.

A coloração em mamíferos também tem sido tema de diversos estudos ecológicos e evolutivos, com destaque para os de Caro e colaboradores (e.g. Caro, 2005; 2014; Caro, 2013; Caro; Argueta; Briolat, et al., 2019; Caro; Koneru, 2021; Caro; Melville, 2012; Caro; Stankowich, 2010; Caro; Stankowich; Mesnick, et al., 2012; Caro; Walker; Santana, et al., 2017), que descrevem a diversidade, os *drivers* evolutivos e a função adaptativa dos padrões de coloração em diversos táxons; e Hoekstra e colaboradores (e.g. Hoekstra; Drumm; Nachman, 2007; Hoekstra; Krenz; Nachman, 2005; Hoekstra; Nachman, 2006; Hubbard; Uy; Hauber, et al., 2010; Manceau; Domingues; Linnen, et al., 2010; Manceau; Domingues; Mallarino, et al., 2011; Mullen; Hoekstra, 2008; Nachman; Hoekstra; D'agostino, 2003; Wooldridge; Kautt; Lassance, et al., 2022), que exploram a função adaptativa dos pigmentos, cores e padrões de cores do ponto de vista genético em contextos ecológicos. Também merecem atenção os estudos que utilizam de métodos filogenéticos comparativos (PCM) para testar hipóteses sobre a evolução da coloração em mamíferos. Ortolani (1999) utilizou desses métodos na busca da principal função adaptativa dos padrões de coloração em Carnivora com base em sua visibilidade, formato e localização, além de características ecológico-comportamentais correlacionadas. Em morcegos da subfamília Stenodermatinae, de hábito gregário, o comportamento de construção de tendas é associado à evolução da coloração amarelada na pele de diversas espécies (obtida de uma dieta frugívora rica em carotenoides), junto à presença de cones para comprimentos de luz longos na retina que os permitem enxergar na faixa do verde e amarelo (Galván; Vargas-Mena; Rodríguez-Herrera, 2019). Estudos com marsupiais didelfídeos analisam a correlação entre os padrões de coloração da pelagem e o tipo de ambiente ocupado por espécies de cuícas do gênero *Monodelphis* Burnett, 1829 (Pavan; Jansa; Voss, 2014) e testam a correlação entre diferentes tonalidades de coloração dorsal e facial e aspectos ambientais e filogenéticos (Cerezer; Ribeiro; Graipel, et al., 2020), utilizando dos PCM para reconstruir os estados ancestrais dos padrões de coloração da pelagem nesses organismos.

Por fim, ainda no âmbito ecológico, se destacam conceitos ecogeográficos como a regra de Gloger, que associa a pigmentação em aves e mamíferos à variação

climática. Segundo essa regra, animais endotérmicos com distribuição mais próxima à região tropical tendem a ser mais pigmentados devido a um aumento na produção de melaninas escuras em ambientes de maior umidade (Delhey, 2019). Essa premissa é corroborada para diversas espécies de mamíferos, em ordens como Rodentia (Cerezer; Campos; Dambros, et al., 2024; Cserkés; Rusin; Sramkó, 2016; Lai; Shiroishi; Moriwaki, et al., 2007), Didelphimorphia (Cerezer; Ribeiro; Graipel, et al., 2020), Chiroptera (Solick; Barclay, 2022), Primates (Kamilar; Bradley, 2011), Artiodactyla (Newell; Walker; Caro, 2021; Stoner; Caro; Graham, 2003) e Carnivora (Mooring; Eppert; Botts, 2020; Ortolani, 1999; Ortolani; Caro, 1996; Silva; Oliveira; Kasper, et al., 2016).

No entanto, tão crescente quanto o enfoque na coloração como interesse primário em diversas linhas de pesquisa, está a percepção das lacunas de conhecimento que ainda precisam ser preenchidas sobre o tema. Caro (2013) oferece uma noção do quanto diferentes ordens de mamíferos recebem esforços distintos para o entendimento das dinâmicas e processos relacionados à coloração. O maior destaque vai para as ordens Primates, Carnivora e Rodentia, com mais dados compilados, versus Chiroptera e Didelphimorphia, respectivamente com grande diversidade de espécies e de padrões de coloração conhecidos, mas menos exploradas até então (Caro, 2013). Mais de uma década depois, estudos recentes mostram algum avanço - e.g. Pavan; Jansa; Voss (2014), Cerezer; Ribeiro; Graipel, et al. (2020) e o presente trabalho, para Didelphimorphia; e Csorba; Chou; Ruedi, et al. (2014), Galván; Vargas-Mena; Rodríguez-Herrera (2019), Rydell; Fenton; Seamark, et al. (2019) e Solick; Barclay (2022), para Chiroptera -, mas não no mesmo ritmo dos grupos historicamente mais estudados.

Endler e Mappes (2017) comentam sobre os processos e interações associados aos padrões de coloração, levantando questões ainda pouco compreendidas em diversos grupos taxonômicos. Dentre os temas abordados, estão lacunas de conhecimento relacionadas ao entendimento do meio físico e da fisiologia dos organismos, sendo alguns exemplos: 1) como o espectro da luz ambiente em diferentes habitats influencia a visibilidade e o contraste visual dos padrões de coloração?; 2) como se dá a transmissão dos comprimentos de onda (gerados pela interação com a luz ambiente) de cada padrão da pelagem ou do ambiente de fundo para um observador?; 3) como o meio de transmissão (água ou ar) afeta, através de absorção ou reflexão de luz, a detectabilidade de um padrão?; 4) o quão diversos são

os fotorreceptores e suas funções e qual a relação evolutiva entre a visão e os padrões de coloração?; 5) como os mecanismos de codificação dos sinais visuais na retina variam entre espécies e conforme o ambiente ou a filogenia?; 6) como a sinalização dos padrões de cores é decomposta, processada, detectada e classificada por um observador?; e 7) será que observadores com sistemas visuais distintos utilizam-se de pistas distintas para detectar indivíduos camuflados? Mesmo os exemplos sugeridos por Wallace para suas categorias de coloração animal não foram totalmente contemplados por dados experimentais que os comprovassem (Caro, 2017), havendo perguntas ainda não respondidas que também se aplicam ao estudo da coloração em mamíferos, como: 1) qual a relação entre a camuflagem por correspondência de fundo e contrassombreamento e o escurecimento dorsal de animais terrestres e aquáticos?; 2) há coevolução entre comportamentos de sinalização e padrões de coloração da pelagem?; e 3) qual o papel fisiológico da coloração na termorregulação? (Caro, 2017).

Diante dos estudos recentes e clássicos já conduzidos sobre a coloração em mamíferos, seus padrões e fatores associados, ficam evidentes diversas lacunas de conhecimento a serem preenchidas sobre o assunto. Um caminho de resolução possível vem das linhas de pesquisa integrativas que reúnem dados de diferentes áreas do conhecimento voltados para as mesmas questões, permitindo o estudo de maior número de variáveis que podem atuar simultaneamente na evolução da coloração. Há também cada vez mais equipamentos e tecnologia disponível para elaboração de novos métodos experimentais e teóricos que nos auxiliem na inferência de hipóteses evolutivas e no entendimento dos padrões já observados. Alguns exemplos que emergem nesse sentido são diferentes métodos de quantificação da coloração, como a espectrorradiometria (Dračková; Smolinský; Hiadlovská, et al., 2020; Salinas; Elisa; Sandoval, et al., 2017) e a fotogrametria 3D (Medina; Maley; Sannapareddy, et al., 2020); a aplicação de modelagem visual para o entendimento de como determinados padrões de coloração são percebidos por predadores (Stuart-Fox; Moussalli; Marshall, et al., 2003) e entre indivíduos da mesma espécie (De Lanuza; Font; Monterde, 2013); e o uso de pacotes estatísticos para análise de dados em plataformas como o R (e.g. Paradis; Schliep, 2019; Pennell; Eastman; Slater, et al., 2014; Revell, 2011). O uso de luz UV para observação de cores não detectadas pela visão humana também tem sido comum em estudos recentes com mamíferos (Olson; Carlson; Ramanujam, et al., 2021; Reinhold, 2023; Sobral; Souza-Gudinho,

2022; Travouillon; Cooper; Bouzin, et al., 2023), embora a presença desses pigmentos já tenha sido apontada em trabalhos clássicos como o de Pine; Rice; Bucher, et al. (1985), com marsupiais didelfídeos. Por fim, a continuidade dos investimentos em expedições para coleta de novos dados, e também em museus e coleções científicas responsáveis por abrigar os dados primários de muitas dessas práticas, é essencial.

2.1.2 Genética da coloração

No início do século XX, com a redescoberta dos trabalhos de Mendel, as variações de coloração da pelagem em mamíferos foram bastante empregadas na testagem do conhecimento genético teórico, desde ligações entre loci até interações entre diferentes sistemas genéticos, influenciando campos como a genética quantitativa e de populações (Hoekstra, 2006). O estudo dos padrões de segregação mendelianos resultou nas primeiras publicações sobre o tema com demonstração em vertebrados (Castle; Allen, 1903; Cuénot, 1904) e entre 1950 e 1960, a coloração da pelagem em ratos foi usada como modelo para o teste de mutações induzidas e espontâneas, levando a estimativas de taxas de mutações genéticas herdáveis, a clonagem e modificação de genes relacionados à coloração e a identificação de novos genes, junto a loci gênicos com fenótipos bem conhecidos em roedores (Hoekstra, 2006).

Desde então, o estudo da pigmentação contribuiu com diversas áreas como a genética molecular, a biologia evolutiva e do desenvolvimento (Hoekstra, 2006). Hoje sabemos que as diferentes tonalidades e os padrões de coloração da pelagem têm forte influência genética e que suas variações são controladas por mais de um locus gênico. São as mudanças nesses genes produtores e reguladores da melanina que resultam em variações naturais da coloração (Caro; Mallarino, 2020; Hoekstra, 2006).

Estas são conduzidas por dois processos com bases genéticas e ontogenéticas distintas: a **regulação** e a **padronização** da pigmentação. Na regulação da pigmentação ocorrem mudanças no tipo, na densidade e na distribuição das melaninas em cada pelo, através de processos celulares como a migração, diferenciação e regulação dos melanócitos, gerando diferentes tonalidades de coloração. Já na padronização da pigmentação ocorrem mudanças na distribuição dos melanócitos ao longo do corpo, expressas como regiões de diferentes cores que formam os padrões de coloração da pelagem (Caro; Mallarino, 2020; Hoekstra, 2006).

Os genes relacionados à padronização da coloração agem no início da embriogênese, quando as células da crista neural se diferenciam em melanoblastos e

migram até a epiderme (Hoekstra, 2006). Nela se dividem dois conjuntos de melanócitos: os epidérmicos, que atuam na pele, e os foliculares, que atuam nos pelos. Ambos os tipos produzem a melanina que é transferida para os queratinócitos através de unidades chamadas melanossomos (Hoekstra, 2006; Ortonne; Prota, 1993). Vários alelos relacionados à enzima Tirosinase, presente na melanogênese, interferem na densidade e distribuição dos melanossomos, resultando na completa ausência de pigmentação (albinismo) ou reduzindo a produção de melanina nos melanócitos (Hoekstra, 2006).

Na regulação, os melanócitos foliculares produzem dois tipos de melanina: a eumelanina, que produz fenótipos de coloração mais escuros (amarronzados a pretos) e a feomelanina, que resulta em fenótipos de coloração mais claros (amarelados a avermelhados) (Caro; Mallarino, 2020; Hoekstra, 2006; Ortonne; Prota, 1993). Genes compartilhados por rotas bioquímicas distintas controlam a produção de cada tipo de melanina, sendo os principais o receptor de melanocortina-1 (*Mc1r*), a proteína sinalizadora de Agouti (*ASIP* ou *Agouti*) e o hormônio estimulante de alfa-melanócitos (*alfa-MSH*). Os dois últimos interagem com o *Mc1r* de modo que, na ausência de *Agouti* ocorre a ligação entre o *Mc1r* e o *alfa-MSH*, resultando na produção e deposição de pigmentos eumelânicos na pelagem. Quando presente, o gene *Agouti* impede a ligação do *alfa-MSH* e conduz à produção e deposição de pigmentos feomelânicos (Hoekstra, 2006; Ortonne; Prota, 1993). Mutações nos alelos da Tirosinase e em outros genes, como os reguladores da eumelanogênese (e.g *Tyrp1* e *Tyrp2*) e da feomelanogênese (e.g *Ggt* e *Slc7a11*), alteram a organização do melanossoma e também geram mudanças na coloração da pelagem (Hoekstra, 2006; Lyons; Foe; Rah, et al., 2005).

A substituição de um único aminoácido em um dos domínios do receptor do *Mc1r* é suficiente para ocasionar a perda de função do gene e colorações mais claras em martas (*Martes zibelina* (Linnaeus, 1758)) e ratos de laboratório (Suzuki; Kinoshita; Tsunoi, et al., 2020) e a hipopigmentação por outras mudanças em receptores do mesmo gene também é reportada em pinípedes (*Arctocephalus gazela* Peters, 1875) (Peters; Humble; Krockner, et al., 2016). Assim como no *Mc1r*, poucas variações no gene *Agouti* podem resultar em fenótipos bastante distintos. Em raças puras e mestiças de cães domésticos, 5 loci gênicos são responsáveis por mais de 70% da variação na intensidade da coloração por feomelanina (Slavney; Kawakami; Jensen,

et al., 2021) e em roedores, o gene *Agouti* é um dos principais determinantes das diferenças de coloração entre dorso e ventre (Hoekstra, 2006).

Em experimentos de deleção de loci gênicos sem relação direta com a coloração (como o fator de transcrição T-box 15, *Tbx15*), observou-se a expansão de uma das regiões de transcrição dos alelos *Agouti*, que resultou no deslocamento ascendente do limite entre as colorações dorsal e ventral, uma variação fenotípica similar à de populações naturais de *Peromyscus polionotus* (Wagner, 1843) (Hoekstra, 2006; Steiner; Weber; Hoekstra, 2007). Esquilos da espécie *Thomomys bottae* (Eydoux & Gervais, 1836) apresentam variação na coloração dorsal correspondente à variação na coloração do solo, mas o sequenciamento do *Mc1r* em populações de pelagem clara e escura mostrou que a variação alélica desse gene não influencia diretamente a coloração dorsal na espécie (Wlasiuk; Nachman, 2007). Estes são alguns exemplos de como os determinantes genéticos da coloração são multigênicos, embora fortemente relacionados aos genes *Mc1r* e *Agouti*, que instigam estudos sobre polimorfismos (e.g. Mao; Ren; Ding, et al., 2010; Peters; Humble; Krockner, et al., 2016; Suzuki; Kinoshita; Tsunoi, et al., 2020) e genética evolutiva (e.g. Gonçalves; Paixão-Cortês; Freitas, 2013; Mallarino; Linden; Linnen, et al., 2016; Manceau; Domingues; Mallarino, et al., 2011; Mundy; Kelly, 2006; Perez; Hammer, 2013; Powell; Tree; Roeder, et al., 2008).

2.1.3 Sistemas visuais

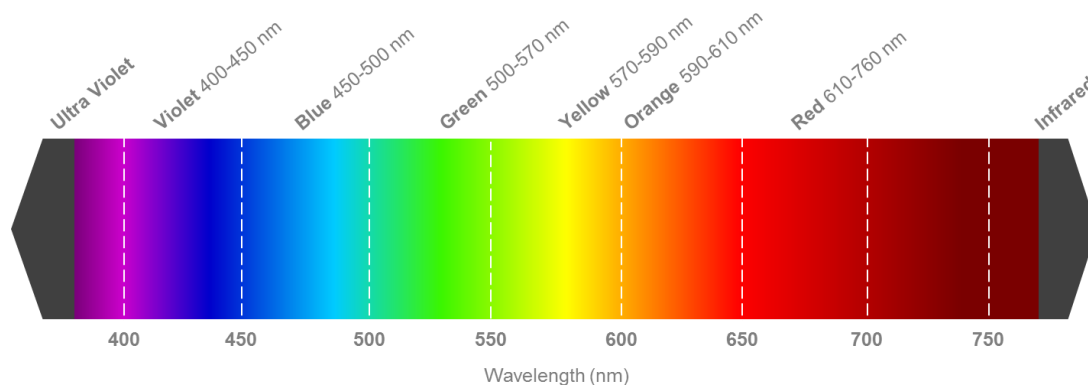
Além da coloração da pelagem, outro tipo de fenótipo controlado por fatores genéticos são os sistemas visuais. Os fotorreceptores dos vertebrados são sensores especializados na captação de luz, organizados na retina como uma camada de milhões de células individuais, e específicos para cada tipo de ambiente ou meio em que esses animais vivem (Ahnelt; Kolb, 2000; Peichl, 2005). Em animais com padrão de atividade noturno, por exemplo, os fotorreceptores possuem formato e segmentos externos mais longos e apresentam ausência parcial ou total de gotículas de óleo pigmentadas (Walls, 1942).

Os dois tipos básicos de fotorreceptores são os cones e os bastonetes, diferenciados principalmente pela morfologia de seus segmentos externos e pela complexidade de seus terminais sinápticos (Ahnelt; Kolb, 2000). A razão entre cones e bastonetes varia de 1:200 em espécies de hábito mais noturno a 20:1 em espécies de hábito diurno (Peichl, 2005). Diferentes métodos de análise, como a

microespectrofotometria, a eletrofisiologia, a imunohistoquímica e o sequenciamento genético das opsinas (um grupo de proteínas dos fotopigmentos associadas à proteína G transmembrana - Hunt; Chan; Carvalho, et al. (2009)) contribuíram para maior diferenciação dos fotorreceptores em diversos táxons (Ahnelt; Kolb, 2000).

Nos vertebrados, as retinas possuem cinco genes codificadores de opsinas, que resultam em uma classe de opsinas ligada aos bastonetes (as rodopsinas ou *Rh1*) e quatro ligadas aos cones (Ahnelt; Kolb, 2000; Gutierrez; Pegoraro; Magalhães-Castro, et al., 2011; Hunt; Chan; Carvalho, et al., 2009). As opsinas dos cones se diferenciam por seus valores de absorbância máxima (abs_{max}) de comprimentos de onda, cujas classes são: *LWS* (*Long Wavelength Sensitive*, abs_{max} = 500–570 nm), *MWS* (*Middle Wavelength Sensitive*, abs_{max} = 480– 530 nm), *SWS2* (*Short Wavelength Sensitive*, abs_{max} = 400–470 nm) e *SWS1* (abs_{max} = 355–445 nm) (Hunt; Chan; Carvalho, et al., 2009). A **Figura 1** esquematiza o espectro de luz visível e indica a variação em seus comprimentos de onda.

Figura 1. Espectro de luz visível e seus comprimentos de onda.



Fonte: Analytik (2024).

Nos mamíferos, ocorre a perda de alguns genes de opsina a depender da subclasse: os monotremados (Prototheria, representada pelos ornitorrincos e equidnas) possuem os genes de opsina *SW2* (450 nm) e *LWS* (550 nm); e os marsupiais (Methateria) e placentários (Eumetatheria) mantêm os genes *SW1* e *LWS*, com algumas variações (Hunt; Chan; Carvalho, et al., 2009; Jacobs; Williams, 2010). Nos marsupiais, os cones geralmente possuem dois fotopigmentos, *SWS1* e *LWS*, e podem apresentar um terceiro (provável *Rh2*), com características de absorbância similares às dos placentários, podendo ser dicromatas ou tricromatas (Jacobs, 2008;

Jacobs; Williams, 2010) – mais detalhes no tópico 2.2.3. Nos placentários, as opsinas da classe *SWS1* atuam na faixa dos comprimentos de onda curtos ou do ultravioleta (360-445 nm) e as opsinas *LWS* na faixa dos comprimentos médios a longos (500-565 nm), levando a sistemas visuais majoritariamente dicromatas (Jacobs; Williams, 2010).

As principais exceções ao dicromatismo em mamíferos são algumas espécies monocromatas de roedores (Jacobs, 2009), carnívoros noturnos (guaxinins e jupará) (Jacobs; Deegan, 1992; Peichl; Pohl, 2000), pinípedes e cetáceos (Peichl; Behrmann; Kröger, 2001); e espécies tricromatas de primatas (Carvalho; Pessoa; Mountford, et al., 2017). Nestas, o terceiro grupo de fotopigmentos pode vir de um gene *LWS* polimórfico, com alelos codificantes de valores distintos de absorbância máxima, ou duplicado, com a cópia atingindo absorbâncias de 535 nm (variante M) ou 560 nm (variante L) (Hunt; Chan; Carvalho, et al., 2009). Isso resulta em uma grande diversidade de visão de cores, havendo machos e fêmeas tricromatas nos macacos do Velho Mundo, grandes símios e humanos (Catarrhini) e no gênero *Alouatta* Lacépède, 1799; diferentes combinações nos macacos do Novo Mundo (Platyrrhini), devido a uma mutação no gene da opsina do cromossomo X; e o monocromatismo nos prossímios e no gênero *Aotus* Illiger, 1811 (Carvalho; Pessoa; Mountford, et al., 2017; Melin; Hiramatsu; Fedigan, et al., 2012). Dominy et al. (2003) indicam que essa diversidade pode ter sido impulsionada por mudanças climáticas entre o Eoceno e o Oligoceno que modificaram a flora, causando extinções regionais e favorecendo a visão tricromática na busca de novos recursos alimentares.

A maioria dos mamíferos apresenta cones do tipo-S (sensíveis a comprimentos de onda curtos) com maior sensibilidade entre os espectros azul e violeta, mas algumas espécies de roedores apresentam maior sensibilidade desses cones muito próximos à luz UV (360 nm) (Peichl, 2005), uma mudança que pode ocorrer pela substituição de um único aminoácido (Cowing; Poopalasundaram; Wilkie, et al., 2002; Peichl, 2005). Esses roedores geralmente apresentam hábito noturno e é comum que sua urina, bastante reflexiva sob luz UV, seja utilizada na demarcação de território (Peichl, 2005).

A revisão de Ahnelt e Kolb (2000) caracteriza com mais detalhes a retina das principais ordens de mamíferos (Rodentia, Chiroptera, Didelphimorphia, Carnivora, Primates, Artiodactyla, dentre outras) e Peichl (2005) explora a diversidade, propriedades e diferentes arranjos dos fotorreceptores em Mammalia. As informações

apresentadas nesta seção são introdutórias e visam contextualizar a temática da coloração da pelagem em outros campos de pesquisa. Ainda assim, estudos anatômicos, genéticos e histoquímicos comparativos, principalmente em táxons pouco estudados e com grande diversidade morfológica e ecológica, são críticos para a compreensão da complexidade e diversidade dos sistemas visuais.

2.1.4 Coloração e padrões de coloração em mamíferos

Diferentes de outros vertebrados, que com frequência apresentam cores aposemáticas (e.g. muitas espécies de anuros, Mendonça; Souza; Cunha, et al., 2020; Schaefer; Vences; Veith, 2002; Vences; Kosuch; Boistel, et al., 2003) ou apêndices multicoloridos (e.g. aves, Ralph, 1969), os mamíferos tendem a cores mais crípticas e pouco chamativas, geralmente em tons de marrom ou cinza (Caro, 2013; Caro; Mallarino, 2020; Voss; Jansa, 2021). Essa menor diversidade possivelmente ocorre devido à visão dicromata, ao hábito noturno predominante no grupo e à quantidade limitada de pigmentos produzidos na pele em comparação a outras classes de organismos (Caro, 2013).

A produção destes pigmentos à base de melanina é um processo bastante conservado nos vertebrados (Hoekstra, 2006), mas além das melaninas escuras (eumelaninas) e claras (feomelaninas), outras fontes de pigmentos podem influenciar a coloração em mamíferos, como os pigmentos carotenoides obtidos através da alimentação e os pigmentos sanguíneos evidentes na maior vascularização de algumas partes do corpo (Caro, 2013). Embora a eficiência da distribuição dos carotenoides em tecidos e órgãos de animais seja baixa, em morcegos da espécie *Ectophyla alba* H. Allen, 1892 há uma alta concentração de luteína (um pigmento carotenoide) na epiderme da folha nasal, orelhas e falanges dianteiras, tornando a espécie um modelo de estudo do metabolismo desses pigmentos na pele (Galván; Garrido-Fernández; Ríos, et al., 2016; Galván; Vargas-Mena; Rodríguez-Herrera, 2019). Outra fonte de pigmentos exógenos que pode influenciar a coloração visível é a suspensão de óxidos ferrosos no fundo de corpos d'água, responsáveis pela coloração vermelho-ferrugem na região dianteira de pinípedes cujo forrageamento está fortemente associado ao bentos (Allen; Stephenson; Risebrough, et al., 1993; Lydersen; Kovacs; Lydersen, 2001). Galván et al. (2019) também reportam uma mudança rápida na coloração de macacos bugios (*Alouatta palliata* (Gray, 1849)), presentes em florestas próximas a campos de cultivo com intenso uso de pesticidas

ricos em enxofre, que pode induzir maior produção de feomelanina por maior disponibilidade de sulfidrilas nas células.

A absorção de comprimentos de onda curtos e de alta energia (geralmente de fontes de luz azul ou ultravioleta) e sua emissão como comprimentos mais longos, em cores dentro do espectro de luz visível, é chamada de fluorescência (Sobral; Souza-Gudinho, 2022). Esse fenômeno tem sido observado em uma série de organismos, incluindo plantas, vertebrados e invertebrados (Travouillon; Cooper; Bouzin, et al., 2023). Os lagomorfos estão entre os primeiros mamíferos em que a fluorescência foi documentada (Stübel, 1911) e em um estudo clássico, Pine e colaboradores (1985) detalham a presença e as cores de fluorescência em regiões da pelagem de várias espécies de marsupiais didelfídeos. No entanto, a maior parte do conhecimento sobre a fluorescência em mamíferos é recente (Travouillon; Cooper; Bouzin, et al., 2023), sendo discutível se esta representa algum papel biológico ou relevância ecológica (Olson; Carlson; Ramanujam, et al., 2021; Travouillon; Cooper; Bouzin, et al., 2023). Marshall e Johnsen (2017) investigam o uso da fluorescência em comportamentos de sinalização e aplicam critérios que ajudam a definir se um padrão apresenta ou não um significado funcional, dentre os quais que as áreas fluorescentes (de folhas, pelos, penas, etc.) sejam visíveis e que o observador pretendido tenha a sensibilidade visual necessária para detectar o sinal. Há também a hipótese de que a fluorescência seja um fenômeno meramente estrutural, associado à presença de pigmentos como as porfirinas (Olson; Carlson; Ramanujam, et al., 2021; Sobral; Souza-Gudinho, 2022), à maior queratinização de estruturas como pelos, garras e espinhos (Sobral; Souza-Gudinho, 2022), e à presença de aminoácidos aromáticos ou de derivados que conferem fluorescência a proteínas livres presentes nos pelos (Pine; Rice; Bucher, et al., 1985; Travouillon; Cooper; Bouzin, et al., 2023). Independentemente de sua origem e função, Travouillon et al. (2023) observaram padrões fluorescentes nas 27 ordens de mamíferos, majoritariamente em espécies noturnas ou crepusculares, de hábito terrestre, arborícola ou fossorial, sendo em parte influenciada pelo método de preparação em espécimes de museu, como também observado por Pine et al. (1985).

Os principais tipos de pigmentação nos mamíferos (melaninas, pigmentos sanguíneos e carotenoides) podem vir da pelagem, em espécies terrestres e semi-aquáticas, ou da própria pele, em espécies estritamente aquáticas (Caro, 2013). Há também padrões de coloração aleatórios e não aleatórios, definidos pela sua

aparência e origem embrionária; os primeiros são comuns em espécies domesticadas, com maiores alterações no comportamento dos melanócitos devido a eventos estocásticos, e os segundos são típicos de espécies selvagens, expressos como manchas e listras espacialmente bem delimitados na pelagem (Caro; Mallarino, 2020). Dentro da mesma espécie, a coloração pode variar de acordo com fatores como sazonalidade, ontogenia, dicromatismo sexual, polimorfismos e variação intraespecífica. Quanto à sazonalidade, roedores da espécie *Calomys laucha* (G. Fischer, 1814) possuem fenótipos de coloração controlados por um ritmo circadiano endógeno, independente do fotoperíodo (Camargo; Colares; Castrucci, 2006), enquanto em martas (*Martes melampus* (Wagner, 1841)) a mudança da pelagem entre estações depende do grau de exposição diária à luz (Funakoshi; Nagasato; Takenouchi, et al., 2017). Outros roedores também apresentam fenótipos de coloração sazonais (Mitsuzuka; Kato; Oshida, 2019; Walsberg, 1991; Zizda, 2018) e mamíferos como civetas (Veron; Laidlaw; Rosenthal, et al., 2004), pecaris (Caro; Newell; Stankowich, 2018), macacos (Okumura; Nemoto; Chapman, et al., 2020) e focas (Du Toit; Mole; Wege, et al., 2019) apresentam pelagens de coloração distinta ao longo do desenvolvimento. O dicromatismo sexual é bastante comum em primatas (Dubuc; Allen; Maestriperi, et al., 2014; Grueter; Zhu; Allen, et al., 2015; Higham; Maclarnon; Ross, et al., 2008; Rigai; Higham; Winters, et al., 2019; Waitt; Little; Wolfensohn, et al., 2003; Young; Winters; Young, et al., 2020), mas também ocorre, por exemplo, em artiodáctilos (De La Peña; Pérez-González; Martín, et al., 2021), marsupiais (Guilhon; Braga; De Oliveira, 2019) e morcegos (Rodríguez-Herrera; Rodríguez; Watson, et al., 2019). Exemplos de variação intraespecífica na coloração são encontrados em roedores (Carraway; Verts, 2002; Gonçalves; Freitas, 2009; Hoekstra; Nachman, 2006; Rios; Álvarez-Castañeda, 2012; Salinas; Elisa; Sandoval, et al., 2017), musaranhos (Chen; Liu; Sun, et al., 2014), carnívoros (Penteriani; Wong; May, et al., 2020), cetáceos (Chen; Jefferson; Wang, et al., 2018; Morejohn; Loeb; Baltz, 1973) e pinípedes (Badosa; Grau; Aparicio, et al., 1998), e podem estar relacionados a distribuição geográfica ou características ambientais.

Essas variações na coloração da pelagem podem ter um papel adaptativo, estando relacionadas à sobrevivência e ao fitness dos indivíduos (Rios; Álvarez-Castañeda, 2012) e sendo conduzidas por três fatores principais: a camuflagem (ou crípsis) contra predadores ou presas; a comunicação intra e interespecífica; e

mecanismos fisiológicos (Caro, 2013). A camuflagem pode ocorrer de diferentes maneiras, sendo mais comuns em mamíferos a camuflagem por correspondência de fundo, quando a coloração de um animal combina com a cor, luminosidade ou padrão de cores de um ou mais componentes de seu habitat (Caro, 2005; Caro; Mallarino, 2020) e por contrassombreamento, quando o escurecimento dorsal gradativo reduz a detectabilidade causada pela sombra do corpo do animal (Rowland, 2009). A correspondência de fundo predomina como estratégia de camuflagem (Caro, 2014; Caro, 2013), parecendo oferecer os maiores benefícios na ocultação contra predadores, embora restrinja os animais a determinados habitats ou o forrageamento a determinadas horas do dia (Caro, 2014). Diversos estudos, particularmente em roedores (Boratyński; Brito; Campos, et al., 2014; Boratynski; Brito; Campos, et al., 2017; Krupa; Geluso, 2000; Singaravelan; Pavlicek; Beharav, et al., 2010), demonstram essa prevalência. Nos roedores do gênero *Peromyscus* Gloger, 1841, por exemplo, são comuns variações na coloração ou no brilho da pelagem que correspondem aos mesmos parâmetros em amostras de solo (Belk; Smith, 1996; Hoekstra; Krenz; Nachman, 2005; Smith; Carmon; Gentry, 1972), fator que parece contribuir reduzindo sua detecção por predadores aéreos (Dice, 1947; Kaufman, 1974; Vignieri; Larson; Hoekstra, 2010). Belk e Smith (1996) observaram uma correlação positiva entre o brilho da pelagem e do solo em *Peromyscus polionotus* e Kiltie (1992) sugeriu que o brilho em um dos polimorfismos da pelagem de *Sciurus niger subauratus* Bachman, 1839 promove a camuflagem estática em troncos de árvore com índices semelhantes. Indo além desses exemplos, a correspondência de fundo ocorre também em carnívoros, artiodáctilos e lagomorfos (Allen; Cuthill; Scott-Samuel, et al., 2010; Caro, 2005; Ortolani, 1999).

Já o contrassombreamento está associado à coloração obliterativa, que ocorre quando a gradação dorsoventral da coloração da pelagem iguala os valores de luminância da cor entre o centro e as bordas do dorso, disfarçando a aparência tridimensional do animal quando visto de cima (Allen; Baddeley; Cuthill, et al., 2012; Rowland, 2009). Em experimentos feitos por Rowland e colaboradores (Rowland; Cuthill; Harvey, et al., 2008; Rowland; Speed; Ruxton, et al., 2007) com presas artificiais que simulavam larvas de lepidópteras, as presas com padrão de contrassombreamento em diferentes condições foram menos predadas do que aquelas com um padrão simples de correspondência de fundo. No entanto, esse efeito

de menor detecção parece mais vantajoso para animais pequenos, uma vez que a postura vertical de mamíferos de maior tamanho corporal gera maior área de sombreamento (Caro, 2013). Há ainda uma possível associação entre o escurecimento dorsal e a proteção contra raios UV e contra a abrasão (devido à maior resistência em pelos com alta concentração de eumelanina) em mamíferos de grande porte, como alternativas ao uso críptico do contrassombreamento (Caro; Mallarino, 2020). Com menor frequência, os mamíferos também utilizam da camuflagem por coloração disruptiva, quando o contorno corporal de um animal é decomposto por um conjunto de marcas na pelagem que cria falsas arestas e quebras de forma, impedindo sua detecção (Caro, 2013), a exemplo da listra horizontal no corpo dos tamanduás-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus, 1758) (Caro; Melville, 2012) e das listras verticais dos tigres que auxiliam na crípse e parecem mais relacionadas à incidência da luz do que ao tipo de ambiente (Allen; Cuthill; Scott-Samuel, et al., 2010).

A comunicação através da coloração pode ocorrer entre rivais, parceiros e familiares ou através de interações competitivas, e também servir para alertar possíveis predadores, como ocorre em casos de aposematismo (Caro, 2013). Em primatas, características como pele e pelagem avermelhadas evoluíram após a visão de cores, que favoreceu a seleção sexual desses caracteres e seu uso na comunicação intraespecífica (Fernandez; Morris, 2007; Kamilar; Heesy; Bradley, 2013). Nas espécies neotropicais, padrões de coloração facial mais complexos ocorrem em espécies que vivem em grupos menores e em simpatria com mais espécies congêneres, sugerindo seu uso no reconhecimento individual e na comunicação (Santana; Lynch Alfaro; Alfaro, 2012). O aposematismo, referente a colorações de alerta que indicam algum tipo de perigo, impalatabilidade ou toxicidade (Howell; Sheard; Koneru, et al., 2021; Stankowich; Caro; Cox, 2011), é menos comum nos mamíferos se comparados a outros vertebrados, havendo poucas espécies capazes de produzir toxinas (Caro, 2013). O aposematismo é bastante comentado para a ordem Carnivora (Howell; Sheard; Koneru, et al., 2021) em especial para as doninhas, como as dos gêneros *Conepatus* Gray, 1837 e *Mephitis* Geoffroy & Cuvier, 1795, que possuem marcas brancas chamativas sobre pelagens escuras e são capazes de expelir secreções anais nocivas quando ameaçadas (Caro; Stankowich; Kiffner, et al., 2012; Howell; Sheard; Koneru, et al., 2021; Stankowich; Caro; Cox, 2011). Howell e colaboradores (2021), no entanto, indicam que o aposematismo em

mamíferos está ligado a uma ampla diversidade de defesas morfológicas, fisiológicas e comportamentais que não necessariamente envolvem a produção de substâncias nocivas. Dentre estratégias de defesa associadas a cores chamativas da pelagem estão, por exemplo, os espinhos de coloração bandeada das equidnas, dos tenreques (*Hemicentetes semispinosus* G. Cuvier, 1798) (Caro, 2009; Stankowich; Stensrud, 2019) e dos porcos-espinho do Novo e do Velho Mundo (Caro, 2013); e o padrão de listras contrastantes do gambá-listrado-comum (*Dactylopsila trivirgata* Gray, 1858) associado a comportamentos agressivos (Caro, 2009). Há, no entanto, algumas espécies de mamíferos que utilizam de compostos tóxicos endógenos ou exógenos e possuem marcas chamativas na pelagem. É o caso de lorises do gênero *Nycticebus* É. Geoffroy, 1812, com máscaras oculares contrastantes, cuja secreção da glândula braquial se torna tóxica ao ser misturada com saliva, podendo ser aplicada em mordeduras contra predadores ou conspecíficos em comportamentos agressivos (Hagey; Fry; Fitch-Snyder, 2007; Nekaris; Weldon; Imron, et al., 2019); e do rato-de-crista-africano (*Lophiomys imhausi* Milne-Edwards, 1867), que aplica exsudatos tóxicos retirados da casca de árvores em uma linha de pelagem branca, localizada entre pelos longos que se eriçam em caso de ameaça (Kingdon; Agwanda; Kinnaird, et al., 2012).

A termorregulação é vista como um conjunto de mecanismos físicos e fisiológicos para regular a temperatura corporal, de modo que diferentes tonalidades de coloração podem refletir ou absorver mais radiação ou reduzir o ofuscamento causado pelo sol (Caro, 2005; Caro, 2013). Walsberg e colaboradores (Walsberg, 1991; Walsberg; Wolf, 1995) analisam os efeitos térmicos da coloração da pelagem em roedores, lagomorfos e carnívoros, também demonstrando como a coloração pode não interferir no ganho de calor quando não apresenta variação (Walsberg; Weaver; Wolf, 1997). Padrões anômalo de coloração, como melanismo, piebaldismo, leucismo e albinismo ocorrem em várias espécies de vertebrados neotropicais e podem estar associados ao ganho ou perda de calor (Abreu; Machado; Barbieri, et al., 2013). Esses padrões tem sido registrados para diversos grupos de mamíferos, dentre os quais: roedores (Andersson, 1976; Barreto; Meneses; Galina, et al., 2023; Bateman, 1967; Camargo; Rios; Cornejo-Latorre, et al., 2014; Canady, 2016; El-Farhati; Noura, 2023; Handley, 1953; Holcová-Gazárková; Kryštufek; Adamík, 2016; Romero; Racines-Márquez; Brito, 2018; Watchorn; Dickman; Dunlop, et al., 2023),

marsupiais didelfídeos (Abreu; Machado; Barbieri, et al., 2013; Cotts; Prestes; Pires, et al., 2023; Cuxim-Koyoc; Escalante-Avilés; Aragón-Pech, et al., 2019; Freire-Filho; Lopes; Câmara, et al., 2024; Vanstreels; Araújo; Hurtado, et al., 2021) e australianos (Gorta; Claridge; Henderson, et al., 2021), morcegos (Genelhú; Simões; Assis, et al., 2022; Gómez-Corea; Hernández; Antúnez-Fonseca, et al., 2020; Meierhofer; Demere, 2017; Tello; Streicker; Gomez, et al., 2013), primatas (Ramos-Luna; Alvarez-Velazquez; Chapman, et al., 2022), preguiças (Lopes; Junior; De Freitas, et al., 2019), antas (Landis; Candisani; Munhoes, et al., 2020), pecaris (Aximoff; Neto; Hofmann, et al., 2021; Da Silva; Cândido; Campanha, et al., 2019), cervídeos (Guastalla; De Azevedo; Vogliotti, et al., 2021; Pereira; Wolfenson; Artero, et al., 2023), toupeiras (Brustenga, 2021; Tsuchihashi; Tamate; Yokohata, 2011), musaranhos (Guevara; Ramirez-Chaves; Cervantes, 2011), carnívoros (Manzo; Bartolommei; Dell'agnello, et al., 2022; Silva; Kawanishi; Henschel, et al., 2017) e em particular nas iraras (Pontes; Júnior; Chivers, 2020; Scrich; Pônzio; Pasqualotto, et al., 2019; Sobroza; Gonçalves; Santos, 2016; Talamoni; Viana; Costa, et al., 2017), pinípedes (Du Toit; Mole; Wege, et al., 2019; Jones; Risi; Osborne, et al., 2019; Romero; Tirira, 2017), cetáceos (Funasaka; Hosono; Ohsumi, et al., 2017; Lyndersen; Oien; Mikkelsen, et al., 2013; Methion; López, 2019) e ornitorrincos (Streeter; Daugherty; Bower, et al., 2023).

2.2 A FAMÍLIA DIDELPHIDAE

2.2.1 Breve introdução taxonômica

Os marsupiais do Novo Mundo são classificados em três ordens: Didelphimorphia, Paucituberculata e Microbiotheria (Burgin; Colella; Kahn, et al., 2018), sendo a primeira a mais numerosa, com 18 gêneros e mais de 120 espécies (Astúa; Cherem; Teta, 2023), das quais 66 ocorrem no Brasil (Abreu; Casali; Garbino, et al., 2021). Embora historicamente recebam menos atenção que os marsupiais australianos, os marsupiais didelfídeos foram os primeiros marsupiais observados pelos naturalistas europeus, descritos cientificamente e classificados por taxonomistas como Lineu, em 1758 (Voss; Jansa, 2009). Estudos moleculares posicionam Didelphimorphia como grupo irmão de todas as demais espécies de marsupiais (e.g. Duchêne; Bragg; Duchêne, et al., 2018; Nilsson; Churakov; Sommer, et al., 2010) ou, numa hipótese alternativa, como grupo irmão de Australidelphia, clado formado por Microbiotheria e os marsupiais australianos (e.g. Meredith; Janecka; Gatesy, et al., 2011; Mitchell;

Pratt; Watson, et al., 2014). Nos dois cenários, as três linhagens de marsupiais americanos se originam de eventos cladogenéticos mais antigos e com origem na América do Sul (Voss; Jansa, 2021).

A família Didelphidae Gray, 1821 é a única de Didelphimorphia e se divide em quatro subfamílias: Caluromyinae Reig et al., 1987; Glironiinae Voss e Jansa, 2009; Hyladelphinae Voss e Jansa, 2009; Didelphinae Gray, 1821 (Voss, 2022). A subfamília Caluromyinae compreende os gêneros *Caluromys* J.A. Allen, 1900 e *Caluromysiops* Sanborn, 1951; Glironiinae o gênero *Glironia* Thomas, 1912; Hyladelphinae o gênero *Hyladelphys* Voss et al., 2001; e Didelphinae todos os demais gêneros, organizados em tribos. A tribo Marmosini Hershkovitz, 1992 inclui os gêneros *Marmosa* Gray, 1821, *Monodelphis* Burmeister, 1856 e *Tlacuatzin* Voss e Jansa, 2003; a tribo Metachirini o gênero *Metachirus* Burmeister, 1854; a tribo Didelphini os gêneros *Didelphis* Linnaeus, 1758, *Philander* Brisson, 1762, *Lutreolina* Thomas, 1910 e *Chironectes* Illiger, 1811; e a tribo Thylamyini os gêneros *Thylamys* Gray, 1843, *Lestodelphys* Tate, 1934, *Chacodelphys* Voss et al., 2004, *Cryptonanus* Voss et al., 2005, *Gracilinanus* Gardner e Creighton, 1989 e *Marmosops* Matschie, 1916 (Voss, 2022). Todas essas categorias de classificação recebem suporte de um número substancial de caracteres morfológicos e/ou moleculares (Voss; Jansa, 2021).

Embora categorias taxonômicas acima do nível de espécie sejam muitas vezes consideradas arbitrárias do ponto de vista biológico, os gêneros de Didelphidae são monofiléticos e se diferenciam por características morfológicas, ecológicas e comportamentais (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2021). Alguns gêneros são divididos, ainda, em subgêneros com forte suporte de análises genéticas e filogenéticas, como *Marmosa* (Amador; Giannini, 2016; Voss; Gutiérrez; Solari, et al., 2014; Voss; Jansa, 2009), *Monodelphis* (Pavan; Jansa; Voss, 2014; Pavan; Voss, 2016; Vilela; Oliveira; Russo, 2015); *Marmosops* (Amador; Giannini, 2016; Díaz-Nieto; Jansa; R.S. Voss, 2016; Díaz-Nieto; Jansa; Voss, 2016), e *Thylamys* (Amador; Giannini, 2016; Díaz-Nieto; Jansa; Voss, 2016; Giarla; Voss; Jansa, 2010), junto a *Caluromys*, com subgêneros recebendo fraco suporte de análises com DNA mitocondrial (Voss; Fleck; Jansa, 2019). A **Tabela 1** indica os subgêneros de cada táxon e suas espécies componentes.

Tabela 1. Gêneros com subgêneros em Didelphidae e suas espécies.

Gênero	Subgêneros	Espécies
<i>Caluromys</i>	<i>Caluromys</i> J.A. Allen, 1900	<i>C. philander</i>
	<i>Mallodelphys</i> Thomas, 1920	<i>C. derbianus</i> , <i>C. lanatus</i>
<i>Marmosa</i>	<i>Marmosa</i> Gray, 1821	<i>M. tyleriana</i> , <i>M. waterhousei</i> , <i>M. murina</i> , <i>M. macrotarsus</i>
	<i>Eomarmosa</i> Voss et al., 2014	<i>M. rubra</i>
	<i>Exulomarmosa</i> Voss et al., 2014	<i>M. simonsi</i> , <i>M. robinsoni</i> , <i>M. xerophila</i> , <i>M. isthmica</i> , <i>M. mexicana</i> , <i>M. zeledoni</i>
	<i>Micoureus</i> Lesson, 1842	<i>M. rapposa</i> , <i>M. rutteri</i> , <i>M. parda</i> , <i>M. paraguayana</i> , <i>M. constantiae</i> , <i>M. phaea</i> , <i>M. demerarae</i> , <i>M. perplexa</i> , <i>M. jansae</i> , <i>M. germana</i> , <i>M. nicaraguae</i> , <i>M. alstoni</i> , <i>M. adleri</i>
	<i>Stegomarmosa</i> Pine, 1972	<i>M. andersoni</i> , <i>M. lepida</i>
<i>Monodelphis</i>	<i>Monodelphis</i> Burnett, 1830	<i>M. domestica</i> , <i>M. vossi</i> , <i>M. sanctaerosae</i> , <i>M. glirina</i> , <i>M. arlindoi</i> , <i>M. touan</i> , <i>M. brevicaudata</i> , <i>M. palliolata</i>
	<i>Microdelphys</i> Burmeister, 1856	<i>M. scalops</i> , <i>M. iheringi</i> , <i>M. gardneri</i> , <i>M. americana</i>
	<i>Monodelphiops</i> Matschie, 1916	<i>M. dimidiata</i> , <i>M. unistriata</i>
	<i>Mygalodelphys</i> Pavan e Voss, 2016	<i>M. kungsi</i> , <i>M. pinocchio</i> , <i>M. adusta</i> , <i>M. reigi</i> , <i>M. peruviana</i> , <i>M. osgoodi</i> , <i>M. saci</i> , <i>M. handleyi</i> , <i>M. ronaldi</i>
	<i>Pyrodelphys</i> Pavan e Voss, 2016	<i>M. emiliae</i>
<i>Marmosops</i>	<i>Marmosops</i> Matschie, 1916	<i>M. incanus</i> , <i>M. paulensis</i> , <i>M. cauae</i> , <i>M. soini</i> , <i>M. ocellatus</i> , <i>M. creightoni</i> , <i>M. noctivagus</i>
	<i>Sciophanes</i> Díaz-Nieto et al., 2016	<i>M. handleyi</i> , <i>M. invictus</i> , <i>M. carri</i> , <i>M. fuscatus</i> , <i>M. juninensis</i> , <i>M. bishopi</i> , <i>M. ojustii</i> , <i>M. magdalenae</i> , <i>M. chucha</i> , <i>M. pakaraimae</i> , <i>M. parvidens</i> , <i>M. marina</i> , <i>M. woodalli</i> , <i>M. pinheiroi</i>
<i>Thylamys</i>	<i>Thylamys</i> Gray, 1846	<i>T. venustus</i> , <i>T. sponsorius</i> , <i>T. macrurus</i> , <i>T. tatei</i> , <i>T. pallidior</i> , <i>T. elegans</i> , <i>T. pusillus</i> , <i>T. citellus</i> , <i>T. bruchi</i>
	<i>Xerodelphys</i> Giarla et al., 2010	<i>T. karimii</i> , <i>T. velutinus</i>

Fonte: Voss (2022).

O número de espécies de Didelphidae aumentou consideravelmente nas últimas décadas devido aos maiores esforços de coleta e de revisão taxonômica e sistemática do grupo (Voss; Jansa, 2021). Trabalhos mais técnicos com listagens atualizadas dos táxons considerados válidos (Astúa; Cherem; Teta, 2023; Gardner, 2008 ("2007"); 2005; Voss, 2022) são espaçados por mais de uma década, embora listas taxonomicamente simplificadas tenham surgido em publicações para leigos

(Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2021) e em bancos de dados online (e.g. MDD, 2024). Atualmente são reconhecidas 128 espécies válidas, listadas e comentadas por Voss (2022) e Astúa e colaboradores (2023), exceto *Metachirus aritanai* Miranda et al. 2023, descrita posteriormente (Miranda; Nunes; Arielli, et al., 2023).

2.2.2 Diversidade morfológica em Didelphidae

A ordem Didelphimorphia vem de uma linhagem filogeneticamente mais antiga que os demais marsupiais americanos e australianos (Duchêne; Bragg; Duchêne, et al., 2018; Gallus; Janke; Kumar, et al., 2015; Meredith; Crajewski; Westerman, et al., 2009; Meredith; Westerman; Case, et al., 2008; Nilsson; Churakov; Sommer, et al., 2010). É provável que muitas das características morfológicas externas dos didelfídeos tenham sido herdadas sem muitas modificações de seu ancestral comum com os eutérios, refletindo adaptações antigas e amplamente compartilhadas entre os mamíferos (Voss; Jansa, 2021). Por essa razão, seus representantes são considerados morfolologicamente conservados, mas ainda assim apresentam notável variação de tamanho corporal (Astúa, 2009; Astúa, 2015; Astúa; Guilhaon, 2023; Voss; Jansa, 2009), hábitos de locomoção (Cáceres; Delciellos; Prevedello, et al., 2023) e coloração da pelagem (Astúa, 2015; Cavalcanti; Astúa, 2023; Cerezer; Ribeiro; Graipel, et al., 2020; Ferreira; Oliveira; Lima-Silva, et al., 2020; Pavan; Jansa; Voss, 2014; Pavan; Voss, 2016; Voss; Díaz-Nieto; Jansa, 2018).

Dentro dos limites de variação, há espécies pesando de 10g a 7kg, indo de 68 a 500 mm de comprimento da cabeça à base da cauda e com caudas variando de 45 a 535 mm, geralmente com capacidade preênsil (Nowak, 2018). Todas as espécies possuem um focinho longo e pontudo, a mesma fórmula dentária (I 5/4, C 1/1, P 3/3, M 4/4 (x2) = 50), com troca somente dos terceiros pré-molares superiores, patas preênseis com cinco dígitos e polegar posterior opositor, e caudas longas de pelagem esparsa, muitas vezes pouco perceptível (Astúa, 2015).

As fêmeas podem apresentar de 4 a 27 mamas funcionais e o marsúpio - uma dobra de pele que recobre as mamas, comumente chamada de “bolsa” - geralmente só ocorre nas espécies de maior tamanho (como nos gêneros *Caluromysiops*, *Caluromys*, *Didelphis*, *Philander*, *Metachirus*, *Chironectes* e *Lutreolina*). Em fêmeas de espécies de menor tamanho pode haver pequenas dobras de pele nas laterais da região suprainguinal, mas estas não se conectam formando uma “bolsa”. Os machos possuem escroto anterior ao pênis e o primeiro pode apresentar uma epiderme mais

pigmentada, com pelagem de cor similar ao restante do ventre (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2009).

Em Didelphidae ocorre uma notável diversidade de tonalidades e padrões de coloração da pelagem. Esta é observada entre gêneros, em espécies congêneres e mesmo em populações da mesma espécie. Astúa (2015) apresenta uma série de pranchas ilustrativas que evidenciam, sobretudo, os dois primeiros tipos de variação. No mesmo gênero, diferenças nas tonalidades da pelagem são bastante comuns, a exemplo das variações dorsais entre táxons de *Marmosops* (Ferreira; Oliveira; Lima-Silva, et al., 2020), *Thylamys* (Teta; D'elía; Flores, et al., 2009) e *Philander* (Voss; Díaz-Nieto; Jansa, 2018), e ventrais entre táxons de *Marmosa* (Voss; Giarla; Jansa, 2021), *Monodelphis* (Duda; Costa, 2015; Pavan, 2019) e *Gracilinanus* (Lóss; Costa; Leite, 2011). Exemplos de variação intraespecífica são *Thylamys karimii* (Petter, 1968), que apresenta ao menos três tonalidades distintas de coloração dorsal e ventral, e diferentes fenótipos de coloração dos pelos individuais que podem influenciar a tonalidade dorsal (Figuras 1, 3 e 4 de Cavalcanti; Astúa, 2023), *Marmosa murina* (Linnaeus, 1758) (Figuras 13 e 14 de Dadalto; Caldara Jr., 2013), com dois tons de cores dorsal e ventral codificados como caracteres discretos junto a outras variáveis morfológicas; *Monodelphis glirina* (Wagner, 1842) (Figura 2, Pavan, 2019), com fenótipos de coloração bastante distintos em diferentes planos corpóreos associados à distribuição geográfica; e *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842), em que fêmeas em diferentes idades e estágios de lactação apresentam colorações distintas da pelagem na região das mamas (Guilhon; Braga; De Oliveira, 2019).

Voss e Jansa (2003) codificaram uma série de características morfológicas em Didelphidae como caracteres discretos, incluindo alguns padrões de coloração. Dentre eles estão a listra que marca a região mediana do rosto; a máscara circum-ocular de pigmentação evidente; uma mancha circular pouco pigmentada acima dos olhos; sete estados de coloração dorsal; e o padrão de pigmentação da cauda. Os autores também consideram o grau de contraste entre a máscara ocular e as regiões das bochechas e do topo da cabeça e a coloração dos subpelos na região dorsal. Dentre os padrões, a listra rostral, a máscara ocular e as manchas supraoculares são codificadas com “presença” ou “ausência”. As últimas só ocorrem nos gêneros *Metachirus* e *Philander*, estando ausentes nos demais didelfídeos (Voss; Jansa, 2003).

O dorso pode ter padrão uniformemente colorido; de barras transversais escuras; listras escapulares pareadas; três listras longitudinais; dorso médio cinza contrastando com laterais avermelhadas ou amareladas; tronco de dorso e laterais acinzentadas contrastando com cabeça e garupa avermelhadas; ou tricolor (referente às três faixas de coloração distinta formadas pelo dorso médio, as laterais e o ventre) (Voss; Jansa, 2003). O gênero *Monodelphis* é o mais diverso em padrões de coloração dorsal em Didelphidae, havendo dorsos de coloração uniforme e sem marcas, como em *M. adusta* (Thomas, 1897) e na maioria das espécies do gênero; com listras longitudinais mais escuras sobre uma pelagem amarronzada, como o dorso de uma listra de *M. unistriata* (Wagner, 1842) e de três listras em *M. americana* (Muller, 1776); com uma faixa longitudinal larga de coloração distinta na região mediana do dorso, como em *M. arlindoi* Pavan et al., 2012; e com a as regiões da cabeça e da garupa de coloração contrastante com o tronco, como em *M. emiliae* (Thomas, 1912) (Pavan; Voss, 2016), a exemplo dos materiais-testemunho na **Figura 2**. O dorso com faixa longitudinal de coloração distinta também ocorre em gêneros como *Thylamys* (Carmignotto; Monfort, 2006; Giarla; Voss; Jansa, 2010) e *Lestodelphys* (Marshall, 1977), embora nestes a variação da coloração entre o centro e as laterais do dorso seja mais sutil, além de geralmente haver contraste visível entre as laterais e o ventre (Voss; Jansa, 2003). Outras variações do padrão dorsal incluem o dorso com barras transversais escuras sobre uma pelagem acinzentada de *Chironectes* e os dorsos com marcas escapulares em *Caluromys derbianus* (Waterhouse, 1841) e *Caluromysiops irrupta* Sanborn, 1951, nesta espécie se estendendo para os braços e como uma listra médio-dorsal até a metade do tronco (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2003).

Lóss et al. (2011), baseados na metodologia de Voss e Jansa (2003), codificam caracteres morfológicos externos de *Gracilinanus microtarsus* (Wagner, 1842), com a distribuição ventral dos pelos por cor como um caractere a mais. O ventre nos marsupiais didelfídeos pode apresentar pelos de uma única cor, geralmente brancos a amarelados da base às pontas, ou pelos de base cinza que se tornam gradativamente mais pálidos. Nestes, as bandas de diferentes cores variam em tamanho, o que pode influenciar na tonalidade do ventre, e a região distal dos pelos pode adquirir coloração branca, creme, amarela, laranja ou marrom a depender da espécie. O mesmo indivíduo pode apresentar todos os pelos ventrais unicoloridos, de base cinza ou apresentar ambos os estados simultaneamente, mas em áreas distintas

do ventre (Voss; Jansa, 2021; Voss; Jansa, 2009). Um diferencial ocorre na espécie *Monodelphis emiliae*, cujo ventre apresenta pigmentos cor-de-rosa bastante chamativos que desaparecem horas depois da morte dos indivíduos (Pavan; Voss, 2016), supostamente utilizados para sinalização (Voss; Jansa, 2021). Um indivíduo dessa espécie é mostrado abaixo, na **Figura 3**.

Figura 2. Diversidade de padrões de coloração em espécies de *Monodelphis*. **A.** *Monodelphis adusta*; **B.** *M. arlindoi*; **C.** *M. emiliae*; **D.** *M. americana*; **E.** *M. unistriata*.

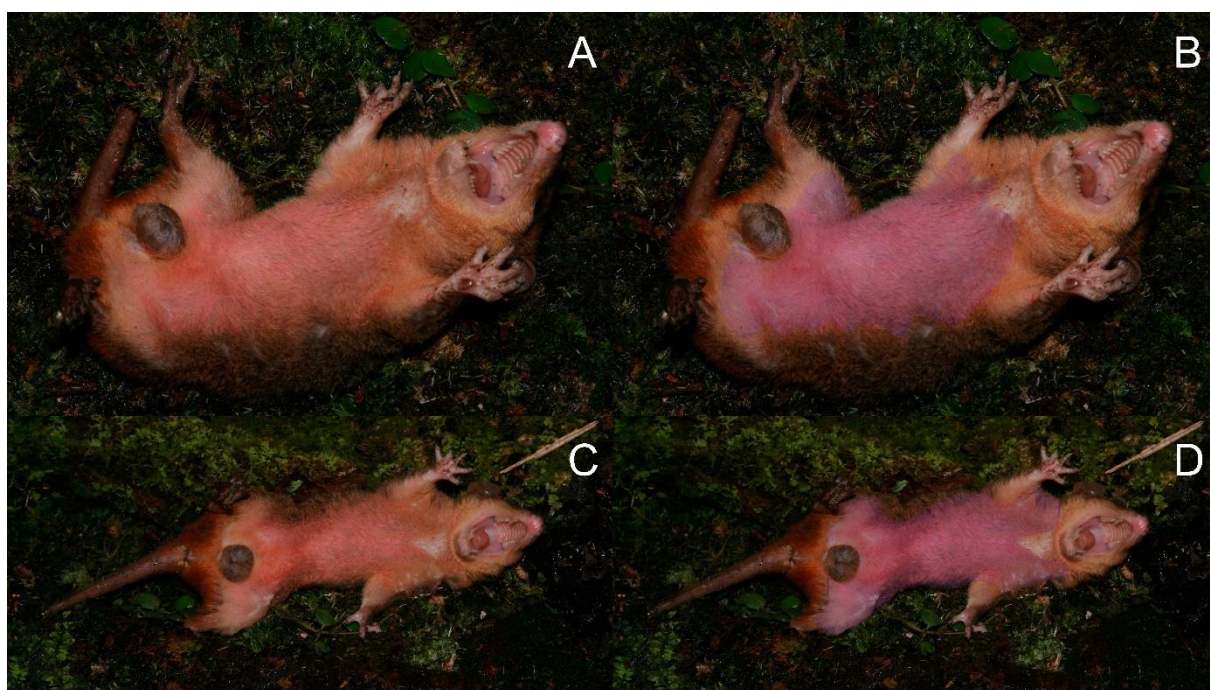


Fonte: Pavan; Voss (2016).

Quanto a outros caracteres morfológicos, espécies arborícolas costumam ter dedos mais longos, auxiliando os comportamentos de escalada, e são comuns garras pequenas, anteriores ao limite dos coxins apicais dos dedos ou que os ultrapassam pouco. No entanto, as garras não predizem necessariamente o hábito, uma vez que espécies terrestres e arborícolas podem apresentar garras que ultrapassam os coxins apicais (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2009). Os coxins, por outro lado, costumam ser mais pronunciados em táxons arborícolas, apresentando dermatoglifos (marcas

análogas a impressões digitais) ou maior volume em áreas de maior fricção. Os didelfídeos possuem seis coxins palmares e seis plantares, sendo dois deles metacarpais (o ténar e o hipoténar) e quatro interdigitais. O número de coxins plantares costuma ser variado, havendo diferentes estados de fusionamento entre eles, como o fusionamento entre coxins longitudinalmente próximos (ténar + interdigital 1 ou hipoténar + interdigital 4) e formas intermediárias (Voss e Jansa, 2009). Já a morfologia dos membros é menos variável, sendo comum à maioria das espécies membros posteriores um pouco mais longos, embora haja gêneros em que membros anteriores e posteriores são equivalentes em comprimento, como *Didelphis*, *Caluromys* e *Marmosa (Micoureus)* (Astúa, 2015).

Figura 3. Espécime de *Monodelphis emiliae* com ventre de pigmentação chamativa à mostra. A e C, imagens originais; B e D, imagens com polígono azulado sobre a região em que a pigmentação chamativa é mais evidente (para protanopos e deuteranopos).



Fonte: Semedo (2024)

O comprimento e a distribuição da pelagem nas caudas dos didelfídeos variam consideravelmente entre táxons, sendo comuns caudas longas que geralmente ultrapassam um pouco ou muito do comprimento cabeça-corpo (como em *Gracilinanus emiliae* (Thomas, 1909)), mas havendo também caudas menores do que essa medida, em *Lestodelphys*, *Thylamys (Xerodelphys)* e particularmente em

Monodelphis (Voss; Jansa, 2009). A maior superfície da cauda na maioria das espécies possui uma aparência “nua”, com pelos esparsos e pouco perceptíveis que destacam a coloração da epiderme, unicolor ou bicolorida (dorsoventralmente ou anteroposteriormente). A região proximal da cauda possui pelagem mais densa, que pode avançar poucos centímetros ou cerca de 1/6 a 1/3 do comprimento total, em toda sua superfície ou somente na região dorsal (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2009). Um sulco ventral preênsil, mais queratinizado e geralmente acompanhado de um coxim apical, ocorre na região distal da cauda da maioria dos táxons, não sendo comum em espécies de *Metachirus*, *Lutreolina*, *Chironectes*, *Chacodelphys*, *Lestodelphys* e *Monodelphis* (Voss; Jansa, 2009).

Com relação à morfologia de pelos especializados, os didelfídeos retêm vários grupos de vibrissas, uma característica considerada mais plesiomórfica e comum a espécies de mamíferos mais generalistas (Lyne, 1958; Pocock, 1914). As vibrissas de maior destaque no grupo se encontram na região cefálica, a exemplo mistaciais, supraoculares, submentuais, interramais e genais bem desenvolvidas (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2009). Alguns autores (Beddard, 1902; Lyne, 1958) consideram a presença de vibrissas pós-cranianas (ulnar-carpais, antebraquiais e calcaneais) ao hábito arborícola.

2.2.3 Sistemas visuais em *Didelphidae*

O tricromatismo não é restrito aos primatas, sendo identificado em ordens de marsupiais australianos (Arrese; Beazley; Neumeyer, 2006; Arrese; Hart; Thomas, et al., 2002; Arrese; Oddy; Hart, et al., 2005; Cowing; Arrese; Davies, et al., 2008; Sumner; Arrese; Partridge, 2005; Vlahos; Knott; Valter, et al., 2014) e também apontado para os marsupiais didelfídeos (Friedman, 1967). Gutierrez e colaboradores (2011) sumarizam esses estudos e comentam sobre limitações e lacunas de conhecimento. Uma versão simplificada e modificada de seus achados - incluindo os dados de Gutierrez; Pegoraro; Magalhães-Castro, et al. (2011) e Vlahos; Knott; Valter, et al. (2014) - se encontra na **Tabela 2**, adiante.

Arrese e colaboradores (Arrese; Beazley; Neumeyer, 2006; Arrese; Hart; Thomas, et al., 2002; Arrese; Oddy; Hart, et al., 2005) identificaram três classes de cones nas espécies de marsupiais australianos *Tarsipes rostratus* Gervais & Verreaux, 1842, *Setonix brachyurus* (Quoy & Gaimard, 1830), *Sminthopsis crassicaudata* (Gould, 1844) e *Isoodon obesulus* (Shaw, 1797) utilizando de

microespectrofotometria e imunohistoquímica. Estudos comportamentais posteriores em *Sminthopsis crassicaudata* (Arrese; Beazley; Neumeyer, 2006) confirmaram um comportamento tricromata, embora análises feitas anteriormente por Strachan e colaboradores (2004) não tenham identificado três conjuntos de cones, apenas sequências de aminoácidos de pigmentos sensíveis a comprimentos de onda longos (530nm) e a ultravioleta (360nm). Cowing e colaboradores (2008) encontrou duas cópias de gene de opsina dos bastonetes (*Rh1*) na espécie, sendo possível que uma dessas cópias atue nos cones e permitam a tricromacia em espécies com cones sensíveis a apenas dois tipos de comprimento de onda.

Tabela 2. Sistemas visuais em marsupiais americanos (Didelphimorphia) e australianos, segundo diferentes autores.

Ordem	Táxon	Padrão de Atividade	Sistema Visual	Referências
Didelphimorphia	<i>Didelphis aurita</i>	Crepuscular	Dicromata	Hunt et al. 2009
	<i>Didelphis virginiana</i>	Noturno	Monocromata ou Tricromata*	Friedman 1967*; Jacobs 1993; Jacobs e Williams, 2010
	<i>Didelphis albiventris</i>	Noturno	Dicromata	Gutierrez et al. 2011
	<i>Monodelphis domestica</i>	Noturno	Dicromata	Hunt et al. 2009
	<i>Thylamys elegans</i>	Noturno	Dicromata	Palacios et al. 2010
Diprotodontia	<i>Tarsipes rostratus</i>	Crepuscular	Dicromata** ou Tricromata	Arrese et al. 2002; Sumner et al. 2005; Cowing et al. 2008**
	<i>Macropus eugenii</i>	Crepuscular	Dicromata	Hemmi 1999; Deeb et al. 2003
	<i>Setonix brachyurus</i>	Crepuscular	Tricromata	Arrese et al. 2005
	<i>Trichosurus vulpecula</i>	Noturno	Dicromata	Vlahos et al. 2014
Dasyuromorphia	<i>Sminthopsis crassicaudata</i>	Arritmico	Dicromata** ou Tricromata	Arrese et al. 2002; Strachan et al. 2004**; Arrese et al. 2006; Cowing et al. 2008
	<i>Sminthopsis macroura</i>	Arritmico	Dicromata	Strachan et al. 2004
Peramelemorphia	<i>Isoodon obesulus</i>	Noturno	Tricromata	Arrese et al. 2005

Fonte: Gutierrez; Pegoraro; Magalhães-Castro, et al. (2011)(modificado).

Dentre os marsupiais didelfídeos, *Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826, *Monodelphis domestica* (Hunte et al., 2009) e *Thylamys elegans* (Waterhouse, 1839) (Palacios; Bozinovic; Vielma, et al., 2010) são considerados dicromatas e *D. virginiana* Kerr, 1792 uma espécie monocromata (Jacobs, 1993; Jacobs; Williams, 2010) ou

tricromata (Friedman, 1967), segundo diferentes métodos experimentais. Hunt e colaboradores (2009) observaram cópias dos genes de opsinas sensíveis a comprimentos de luz curtos/UV (*SWS1*) e longos (*LWS*) em *D. aurita* e *Monodelphis domestica*, e usando dados do sequenciamento do genoma desta espécie, indicam que o gene *LWS* se encontra no cromossomo X, assim como nos mamíferos placentários. Em ambos os táxons, os cones *SWS1* são mais sensíveis na faixa da luz UV, atingindo um pico de absorção de 362 nm em *D. aurita*, e análises comparativas indicam que seus cones *LWS* possuem picos de absorção em torno dos 555 nm (Hunt et al., 2009). Palacios e colaboradores (2010) demonstram uma sensibilidade na faixa de 505 nm para os bastonetes, de 365 nm para cones *SWS1* e de 555 nm para cones *LWS* em *Thylamys elegans*, sendo os bastonetes os fotorreceptores predominantes.

Testes de eletroretinografia (ERG) feitos por Jacobs e Williams (2010) em *D. virginiana* apontam absorção máxima dos cones *LWS*, os únicos detectados pelos autores, por volta dos 560 nm. Já a absorbância da rodopsina, nos bastonetes da mesma espécie, é de cerca de 493 nm (Crescitelli, 1958). Friedman (1967) utilizou filtros de câmera (nas cores vermelho, amarelo, verde e azul) atravessados por uma luz e testados par a par, em que cada filtro poderia ter diferentes valores de brilho, num sistema de aprendizado e recompensa com espécimes de *D. virginiana*. Jacobs e Williams (2010) criticam essa metodologia, uma vez que todas os filtros usados no teste de cores estavam dentro do espectro de luz visível (o que permitiria a identificação de somente um tipo de cone) e também sugerem o uso de pistas visuais relacionadas à diferença de brilho das luzes e não relacionadas às cores em si. Gutierrez e colaboradores (2011) testaram a percepção de cores de *Didelphis albiventris* em séries de tarefas que envolviam uma resposta comportamental e um aprendizado discriminatório entre cartões de cores distintas. Os indivíduos testados distinguiram bem a diferença entre tons de azul e laranja (um teste considerado de fácil distinção para dicromatas e tricromatas), mas falharam em distinguir cartões verdes de laranjas e cartões laranjas entre si (teste de fácil detecção apenas para tricromatas), indicando, portanto, um comportamento dicromata para a espécie. Esse resultado é condizente com análises moleculares que identificaram duas classes de opsinas cônicas em *D. aurita* (Hunt; Chan; Carvalho, et al., 2009).

Gutierrez e colaboradores (2011) comentam que, sendo Didelphimorphia a primeira ordem de marsupiais a divergir evolutivamente, o sistema visual dicromata

em *Didelphis* deve ser semelhante ao do ancestral comum dos marsupiais e placentários. Friedman (1967) e Ahnelt e colaboradores (1997) descrevem a retina em espécies de *Didelphis* como possuindo características conservativas de saurópodes ancestrais e uma possível homologia genética com os cones dos répteis. Similares a mamíferos placentários, as espécies testadas (respectivamente, *D. virginiana* e *D. aurita*) possuem retina com bastonetes predominantes e cones simples e duplos, sem gotículas de óleo ou com gotículas translúcidas, como observado em animais noturnos (Ahnelt; Kolb, 2000; Walls, 1942).

3 ARTIGO 1 – EVOLUÇÃO DOS PADRÕES DE COLORAÇÃO DA PELAGEM EM MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)

3.1 INTRODUÇÃO

A coloração em vertebrados começou a ser estudada no século XVIII, através de cruzamentos entre camundongos selvagens com diferentes fenótipos de coloração da pelagem. Estudos em genética da coloração derivados desses cruzamentos originaram boa parte do conhecimento e das linhas de pesquisa atuais sobre o tema (Hoekstra, 2006), ampliando a compreensão sobre os processos celulares e os resultados fenotípicos da regulação e da padronização da pigmentação (Caro; Mallarino, 2020). Atualmente, todas as ordens de mamíferos têm seus padrões de coloração típicos conhecidos, geralmente associados a dinâmica entre presas e predadores, comunicação intra e interespecífica, mecanismos fisiológicos, sazonalidade, ontogenia e dicromatismo sexual (Caro, 2013). Variações nos padrões de coloração podem ocorrer entre espécies próximas (e.g. Allen; Cuthill; Scott-Samuel, et al., 2010; Santana; Lynch Alfaro; Alfaro, 2012) ou em mamíferos da mesma espécie (e.g. Camargo; Colares; Castrucci, 2006; Caro; Newell; Stankowich, 2018; Chen; Liu; Sun, et al., 2014; Hoekstra; Krenz; Nachman, 2005; Veron; Laidlaw; Rosenthal, et al., 2004) havendo uma predominância de fenótipos de coloração uniforme associada à camuflagem por correspondência de fundo em diversos grupos (Caro, 2005; 2014; Caro, 2013; Caro; Mallarino, 2020).

A ordem Didelphimorphia, representada pela família Didelphidae, é a mais numerosa dentre os marsupiais americanos, com 18 gêneros e mais de 120 espécies (Astúa; Cherem; Teta, 2023). Apesar de sua morfologia ser considerada bastante conservada, há ampla variação do tamanho corporal (Astúa; Guilhaon, 2023), dos modos de locomoção (Astúa, 2009; Cáceres; Delciellos; Prevedello, et al., 2023) e da coloração da pelagem (Cerezer; Ribeiro; Graipel, et al., 2020; Pavan; Jansa; Voss, 2014; Pavan; Voss, 2016; Voss; Jansa, 2009). Os padrões de coloração de Didelphidae são bastante aplicados na taxonomia, havendo notável diversidade entre gêneros (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2021; Voss; Jansa, 2009), além da variação intra (e.g. Cavalcanti; Astúa, 2023) e interespecífica (e.g. Carmignotto; Monfort, 2006; Pavan; Voss, 2016; Voss; Giarla, 2020) da coloração da pelagem em si. Regiões de maior variação dos padrões incluem o dorso, o ventre, a cauda e a face, que reúne

padrões como máscaras circum-oculares, manchas supraoculares e a listra mediana rostral (Astúa, 2015).

As diferentes partes do corpo podem apresentar tanto padrões de coloração mais simples, como o dorso, o ventre e a cauda uniformemente coloridos e a ausência de marcas na face, quanto padrões mais complexos. Exemplos destes são os dorsos com listras longitudinais (em *Monodelphis americana*, *M. gardneri*, *M. iheringi* e *M. unistriata*), barras transversais (em *Chironectes minimus*), marcas escapulares (em *Caluromys* e *Caluromysiops*) ou regiões de maior contraste (como o dorso médio de *Thylamys* e *Lestodelphys* e a cabeça e garupa de algumas espécies de *Monodelphis*) (Astúa, 2015; Pavan; Voss, 2016; Voss; Jansa, 2003), os ventres com diferentes áreas demarcadas por pelos de base acinzentada ou de tonalidade distinta da pelagem circundante (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2009), e máscaras oculares de diferentes formatos e tamanhos (Astúa, 2015).

A coloração, bem como sua evolução, é pouco estudada em Didelphimorphia em comparação a outras ordens com representantes mais carismáticos e conhecidos de mamíferos, como Primates (Santana; Lynch Alfaro; Alfaro, 2012) e Carnivora (Allen; Cuthill; Scott-Samuel, et al., 2010; Ortolani, 1999; Ortolani; Caro, 1996), ou historicamente mais estudadas devido à facilidade de manutenção em cativeiro, como Rodentia (Boratynski; Brito; Campos, et al., 2017; Caro, 2013; Hoekstra, 2006; Hoekstra; Krenz; Nachman, 2005). Além disso, estudos com Didelphidae geralmente apresentam explicações breves e pouco detalhadas sobre a história evolutiva e a função adaptativa dos padrões observados nos táxons vivos (Caro, 2013; Cerezer; Ribeiro; Graipel, et al., 2020; Pavan; Jansa; Voss, 2014).

Os dois principais fatores que explicam a variação de caracteres ao longo de uma filogenia são mudanças adaptativas, genéticas ou fenotípicas, em resposta a pressões seletivas e a inércia filogenética, mantendo maior similaridade entre táxons com história evolutiva comum (Boratynski; Brito; Campos, et al., 2017). Estudos recentes usam de métodos filogenéticos comparativos para investigar a relação evolutiva entre os padrões de coloração em Didelphidae e variáveis ambientais, como tipo de habitat (Pavan; Jansa; Voss, 2014) ou temperatura e umidade (Cerezer; Ribeiro; Graipel, et al., 2020). Pavan e colaboradores (2014) apontam que os ancestrais do gênero *Monodelphis* apresentavam dorsos uniformemente coloridos, enquanto padrões mais diversos surgiram várias vezes ao longo da história evolutiva

do grupo. Já Cerezer e colaboradores (2020) demonstram que as tonalidades de coloração dorsal dos didelfídeos têm maior relação com sua história evolutiva comum (embora com um sinal filogenético fraco) do que os padrões de coloração facial, mais diversos, que parecem mais ligados a variáveis ambientais.

Dada a tendência de a pelagem dorsal ser uniformemente colorida em muitos didelfídeos (Voss; Jansa, 2009), é possível que um modelo evolutivo similar ao da coloração de *Monodelphis* ocorra na família. A reconstrução dos padrões de coloração ancestrais também pode indicar quais das linhagens mais recentes tiveram sua coloração influenciada por variáveis ambientais ou filogenéticas. Assim, a hipótese norteadora deste trabalho é a de que os padrões de coloração em Didelphidae evoluíram de pelagens mais uniformes para pelagens com padrões mais complexos, sob influência das relações filogenéticas entre táxons ou de fatores ecológicos, como o tipo de habitat, o uso do substrato e o padrão de atividade.

Nosso principal objetivo foi reconstruir os padrões de coloração ancestrais de Didelphidae a partir das características morfológicas documentadas na literatura, utilizando de métodos filogenéticos comparativos. Para isso, nos propusermos a (i.) compilar os padrões de coloração e as características ecológicas das espécies viventes; (ii.) utilizá-los para reconstruir os caracteres nos nós mais basais da filogenia da família; e (iii.) investigar quais determinantes exerceram maior influência na evolução dos padrões da pelagem.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

3.2.1 Listagem de Espécies

Para o levantamento inicial das espécies de Didelphidae, listamos os táxons presentes em Astúa (2015) e no *Mammal Diversity Database* (Mdd, 2022). A partir desta lista, usamos o material suplementar de Marsh e colaboradores (2022) – que indica as mudanças taxonômicas entre o *Handbook of the Mammals of the World* (o volume 5 inclui o capítulo de Astúa (2015) sobre Didelphidae), o *Illustrated Checklist of the Mammals of the World* (Burgin; Wilson; Mittermeier, et al., 2020) e o MDD (2022) – para atualização dos táxons que mudaram de nome, que foram sinonimizados ou separados em dois ou mais táxons.

Em seguida, utilizamos as listas mais recentes de espécies de marsupiais didelfídeos (Voss, 2022) e americanos (Astúa; Cherem; Teta, 2023) para verificar os

táxons já considerados, dos quais retiramos *Marmosa limae* Thomas, 1920 e *M. meridae* Tate, 1931, consideradas sinônimos de *M. demerarae* Thomas, 1905, e substituímos o nome *Thylamys pulchellus* (Cabrera, 1934) por *T. bruchi* (Thomas, 1921), por serem sinônimos (Astúa; Cherem; Teta, 2023). Também incluímos a espécie *Metachirus aritanai*, descrita posteriormente por Miranda e colaboradores (2023), e definimos a listagem final de acordo com a filogenia utilizada.

3.2.2 Levantamento e Caracterização dos Padrões de Coloração

Os padrões de coloração da pelagem dorsal, ventral, caudal e cefálica (listra médio-rostral, manchas supraoculares e máscara ocular) foram obtidos das pranchas ilustrativas de cada espécie presentes em Astúa (2015). Estas foram produzidas sob supervisão do autor (Astúa, comunicação pessoal), sendo um material fidedigno para aferir os padrões com precisão. As descrições morfológicas associadas às pranchas (Astúa, 2015) também foram consultadas para conferência dos estados atribuídos com base nas ilustrações.

Nesta etapa também utilizamos as tabelas comparativas de (Marsh; Sica; Burgin, et al., 2022) para identificar a necessidade de referências adicionais para espécies novas ou que passaram por mudanças taxonômicas ou nomenclaturais. Consultamos outras fontes para levantar padrões não informados em Astúa (2015), cuja identificação era incerta com base no texto descritivo ou pouco evidenciada nas pranchas (sobretudo, os padrões de coloração ventral).

A literatura consultada inclui: (Cáceres; Carmignotto, 2006; Ortega; Mitre-Ramos; Geipel, et al., 2021), para dados de *Caluromys*; (Izor; Pine, 1987) para *Caluromysiops*; (Voss; Gardner; Jansa, 2004) para *Chacodelphys*; (Voss; Lunde; Jansa, 2005) para *Cryptonanus*; (Marshall, 1978) para *Glironia*; (Costa; Leite; Patton, 2003; Semedo; Brandão; Carmignotto, et al., 2015; Voss; Fleck; Jansa, 2009) para *Gracilinanus*; (Marshall, 1977) para *Lestodelphys*; (Martínez-Lanfranco; Flores; Jayat, et al., 2014) para *Lutreolina*; (Dadalto; Caldara Jr., 2013; Guimarães; Loss; Costa, 2018; Gutiérrez; Soriano; Rossi, et al., 2011; Lima-Silva; Ferreira; Rossi, 2019; Pine, 1972; Rossi; Voss; Lunde, 2010; Solari; Pine, 2008; Voss; Giarla, 2021; Voss; Giarla; Díaz-Nieto, et al., 2020; Voss; Giarla; Jansa, 2021) para *Marmosa*; (Bezerra; Geise, 2015; Díaz-N.; Gómez-Laverde; Sánchez-Giraldo, 2011; Díaz-Nieto; Voss, 2016; Ferreira; Oliveira; Lima-Silva, et al., 2020; García; Sánchez-Hernández; Semedo,

2014; Voss, 2022; Voss; Fleck; Jansa, 2019; Voss; Tarifa; Yensen, 2004) para *Marmosops*; (Miranda; Nunes; Arielli, et al., 2023) para *Metachirus*; (Bezerra; Caramaschi; Bonvicino, et al., 2018; Duda; Costa, 2015; Lim; Engstrom; Patton, et al., 2010; Macrini, 2004; Pavan, 2015; 2019; Pavan; Jansa; Voss, 2014; Pavan; Mendes-Oliveira; Voss, 2017; Pavan; Rossi; Schneider, 2012; Pavan; Voss, 2016; Ruelas; Pacheco, 2022; Solari, 2007; 2004; Solari; Pacheco; Vivar, et al., 2012; Vilela; Russo; De Oliveira, 2010; Voss; Jansa, 2021; Voss; Pine; Solari, 2012) para *Monodelphis*; (Allen, 1900; 1901; Castro-Arellano; Zarza; Medellín, 2000; Patton; Da Silva, 1997; Ramírez-Pulido; Gardner, 2020; Voss; Díaz-Nieto; Jansa, 2018; Voss; Fleck; Jansa, 2019; Voss; Giarla, 2020) para *Philander*; (Carmignotto; Monfort, 2006; Cavalcanti; Astúa, 2023; Giarla; Voss; Jansa, 2010; Teta; Abba; Cassini, et al., 2018; Teta; D'elía; Flores, et al., 2009) para *Thylamys*; e (Arcangeli; Light; Cervantes, 2018) para *Tlacuatzin*. Consultamos Voss e Jansa (2009) para informações adicionais de *Caluromysiops*, *Chironectes*, *Glironia*, *Hyladelphys* e *Lutreolina*.

Sempre que necessário, analisamos fotografias de bancos de dados online ou presentes em livros (Astúa, 2015; Faria; Lanes; Bonvicino, 2019; Voss; Jansa, 2021) para conferência dos padrões e estados atribuídos a partir das fontes acima. O principal banco de imagens acessado foi o *iNaturalist*, dando preferência às imagens marcadas como “nível de pesquisa” (indicativo que a mesma identificação taxonômica foi atribuída a um registro fotográfico por dois ou mais usuários).

Analisando esses dados, observamos variações mais consistentes e outras mais sutis dos padrões de coloração da pelagem. As primeiras, ocorrendo de modo bastante similar e evidente em um ou mais táxons (a presença de três listras longitudinais no dorso, por exemplo), definiram os estados utilizados nas nossas análises. Já as segundas foram agrupadas por similaridade aos padrões principais como sendo variações destes, recebendo a mesma numeração na matriz de dados.

Não consideramos variações tonais (diferentes intensidades de uma mesma cor entre táxons), uma vez que o foco deste trabalho foram os padrões de cores (e não as cores em si) das diferentes partes do corpo. Para as espécies polimórficas (com mais de um estado possível para o mesmo padrão), consideramos o estado modal do caractere. Os desenhos esquemáticos de cada um dos padrões analisados foram produzidos principalmente a partir de fotografias (de espécimes vivos e *espécimes-testemunho*).

3.2.3 Levantamento dos Dados Ecológicos

Obtivemos as informações sobre o tipo de habitat, o padrão de locomoção (ou estrato utilizado do habitat) e o padrão de maior atividade de cada táxon de Astúa (2015) e as atualizamos conforme as mudanças taxonômicas mais recentes. (A classificação segundo características ecológicas se encontra nos **tópicos 3.3.3.1 a 3.3.3.3**, em **Resultados**.) Para espécies que foram divididas em duas ou mais, buscamos informações ecológicas específicas dos novos táxons, geralmente presentes nos artigos de descrição morfológica; quando não encontradas nestas fontes (a exemplo de *Philander melanurus*, *P. nigratus*, *P. quica*, *P. vossi*, *Marmosops carri*, *M. cauae*, *Marmosa germana*, *M. rapposa*, *M. rutteri*, *Tlacuatzin balsasensis*, *T. gaumeri*, *T. insularis* e *T. sinaloae*), foram usadas as informações do táxon mais antigo (antes da divisão). Para táxons que mudaram de nome apenas (ver Marsh et al., 2022), foram consideradas as informações atribuídas ao nome anterior, quando conhecidas.

Referências adicionais foram (Teta; Pardiñas; D'elía, 2006) para *Chacodelphys*; (Vieira; Camargo, 2012) para *Philander*; (Voss; Fleck; Jansa, 2019) para *Metachirus*; e (Faria; Lanes; Bonvicino, 2019) como complemento às informações dos táxons brasileiros. Para espécies com informações ecológicas insuficientes ou desconhecidas, foi atribuído o estado modal do gênero para o caractere faltante. Estas foram: *Metachirus aritanai*, *Didelphis pernigra*, *Marmosops creightoni*, *M. handleyi*, *M. juninensis*, *M. ojasii*, *M. pakaraimae*, *M. woodalli*, *Gracilinanus aceramarcae*, *G. marica*, *Thylamys pusillus*, *Marmosa adleri*, *M. andersoni*, *M. jansae*, *M. nicaraguae*, *M. waterhousei*, *Monodelphis arlindoi*, *M. brevicaudata*, *M. gardneri*, *M. pinocchio*, *M. reigi* e *M. saci*, para o padrão de atividade; *Marmosa isthmica*, *Monodelphis adusta* e *M. vossi*, para o tipo de locomoção; e *Philander pebas*, *Marmosops chucha*, *M. magdalenae*, *M. marina*, *Cryptonanus unduaviensis*, *Thylamys bruchi*, *T. citellus*, *T. sponsorius*, *T. tatei*, *T. venustus*, *Marmosa parda*, *M. perplexa*, *M. rubra*, *M. simonsi*, *M. tyleriana*, *M. zeledoni*, *M. oosgodji*, *M. peruviana*, *M. ronaldi* e *M. sanctarosae*, para ambos os caracteres. *Monodelphis peruviana* foi a única espécie em que não foram encontradas informações sobre o tipo de habitat.

Para simplificação das matrizes de dados, consideramos os estados predominantes dos caracteres ecológicos, desse modo, incluindo como “noturnas” as espécies de padrão crepuscular e as avistadas principalmente no período noturno,

mas que também ocorrem durante o dia. *Monodelphis palliolata*, *Metachirus myosurus*, *Didelphis virginiana*, *D. aurita*, *Philander opossum*, *Marmosops noctivagus*, *Lestodelphys halli* e *Thylamys elegans* são exemplos de espécies crepusculares, enquanto *Glironia venusta*, *Monodelphis domestica*, *Marmosa isthmica*, *M. murina*, *Lutreolina massaia*, *Marmosops soini* e *M. parvidens* são espécies que se enquadram em um padrão “diurno e noturno”.

3.2.4 Hipótese Filogenética

Utilizamos a filogenia de Silva-Neto e colaboradores (2023), a mais recente de Didelphidae. Esta foi construída com dados moleculares de 127 táxons da família, pelo método de Máxima Verossimilhança e possui comprimentos de ramo definidos. Os únicos táxons ausentes são *Gracilinanus dryas* (Thomas, 1898), *Monodelphis unistriata* (Wagner, 1842) e *Philander deltae* Lew, Pérez-Hernández e Ventura, 2006 devido à indisponibilidade de sequências no GenBank (Silva-Neto; Pavan; Astúa, 2023).

Para o correto emparelhamento dos dados morfológicos de nossa matriz com os da filogenia, estes táxons foram retirados da nossa listagem. As correções nos dados segundo a lista de Astúa et al. (2022) também foram feitas no arquivo da filogenia, junto à remoção dos grupos externos usados pelos autores, através de funções dos pacotes *ape*, *phytools* e *geiger*, do programa RStudio, versão 2022.7.2.576 (Rstudio Team, 2022).

3.2.5 Pacotes para Análise de Dados

Todos os procedimentos de manipulação da árvore filogenética e de análise de dados foram feitos no software RStudio (versão 2022.7.2.576) (Rstudio Team, 2022). Para mapear os estados nos terminais da filogenia e reconstruir os estados ancestrais dos padrões de coloração utilizamos os pacotes *phytools* (Revell, 2011), *ape* (Paradis; Schliep, 2019), *geiger* (Pennell; Eastman; Slater, et al., 2014) e *corHMM* (Beaulieu; O'meara; Donoghue, 2013), e para testar a correlação entre os caracteres de coloração e as características ecológicas usamos os três primeiros e o pacote *phylolm* (Ho; Ane, 2014). Para o teste do sinal filogenético dos padrões de coloração, utilizamos a estatística *D* (Fritz; Purvis, 2010), calculada com o pacote *caper* (Orme, 2023).

3.2.5.1 Pacote “phytools”

O pacote *phytools* (*Phylogenetic Tools for comparative biology*) fornece funções para análises filogenéticas comparativas, incluindo modelos para visualizar, analisar e manipular árvores filogenéticas e dados comparativos. Dentre as funções do pacote estão as usadas para reconstrução de estados ancestrais, ajuste de modelos evolutivos e simulação de árvores filogenéticas e dados relacionados. Os métodos de plotagem incluem métodos para mapear a evolução de caracteres na filogenia, para plotar filogenias em morfo-espacos ou mapas geográficos e para visualizar especiação correlacionada entre filogenias. Para utilizar o pacote *phytools* é necessário o programa R (versão 3.5.0 ou superior), o pacote *ape* (versão 5.7 ou superior) e o pacote *maps* para uso com dados geográficos (Revell, 2023).

3.2.5.2 Pacote “ape”

O pacote *ape* (*Analyses of Phylogenetics and Evolution*) possui funções para tarefas como ler, gerar, plotar e manipular árvores filogenéticas. Também é aplicado em análises de dados comparativos em uma estrutura filogenética, de caracteres ancestrais, de diversificação e macroevolução, e outras relacionadas a análise e manipulação de dados moleculares. O uso do pacote *ape* exige a versão 3.2.0 ou superior do R (Paradis; Blomberg; Bolker, et al., 2023).

3.2.5.3 Pacote “geiger”

O pacote *geiger* (*Analysis of Evolutionary Diversification*) permite simular processos macroevolutivos e estimar parâmetros de diversificação de dados filogenéticos comparativos, através de métodos que ajustam modelos macroevolutivos a árvores filogenéticas. Para utilizar o pacote *geiger* é necessário o R (versão 2.15.0 ou superior) e os pacotes *ape* (versão 3.0-6 ou superior) e *phytools* (versão 1.5-1 ou superior) (Harmon; Pennell; Brock, et al., 2023).

3.2.5.4 Pacote “corHMM”

O pacote *corHMM* (*Hidden Markov Models of Character Evolution*) apresenta funções para ajustar modelos ocultos de Markov no estudo da evolução de caracteres discretos associados a uma filogenia. Isso permite que diferentes taxas de transição de estados ocorram em cada porção ou linhagem da árvore filogenética, servindo à investigação de processos e padrões macroevolutivos complexos. O pacote *corHMM* exige o pacote *ape* e pode exigir pacotes de otimização (como *nloptr* e *GenSA*) se

usado na elaboração de modelos matemáticos (Beaulieu; O'meara; Oliver, et al., 2022).

3.2.5.5 Pacote “*phylolm*”

O pacote *phylolm* (*Phylogenetic Linear Regression*) permite o ajuste de modelos lineares filogenéticos e modelos lineares filogenéticos generalizados e possui funções para simulação de caracteres contínuos ou binários em uma filogenia, para testar a adequação de árvores populacionais, dentre outras. Para utilizar o pacote *phylolm* é necessário o R (versão 4.0 ou superior) e o pacote *ape* (Tung Ho; Ane; Lachlan, et al., 2022).

3.2.5.6 Pacote “*caper*”

O pacote *caper* (*Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*) é usado em análises comparativas, envolvendo métodos como contrastes independentes e PGLS, e possui funções para manipulação de filogenias, combinação de árvores filogenéticas e matrizes de dados, cálculo de medidas de diversidade filogenética, dentre outras. O pacote *caper* exige o R (versão 2.10 ou superior) e os pacotes *ape* (versão 3.0-6 ou superior), *MASS* e *mvtnorm* (Orme, 2023; Orme; Freckleton; Thomas, et al., 2023).

3.2.6 Mapeamento e Reconstrução de Estados Ancestrais

Para mapear os estados nos ramos terminais, utilizamos funções básicas do R para categorizar os estados dos padrões de coloração e dos padrões ecológicos. Em seguida, plotamos a filogenia com os estados do caractere discreto sendo exibidos nos terminais usando a função “*plotTree.datamatrix*” (*phytools*), indicando as cores de plotagem de cada estado, posição da legenda, dentre outras características.

Para a estimativa dos modelos de reconstrução dos estados ancestrais, testamos e definimos o modelo mais simples de taxas de transição de estados dentro do modelo Mk de evolução para caracteres discretos. Para isso, extraímos o caractere a ser testado como um fator e atribuímos nomes aos seus elementos com a função “*setNames*”. Em seguida, usamos a função *fitMk* (*phytools*) que aplica o modelo Mk em diferentes cenários de taxas de transição entre os estados - taxas iguais (*Equal Rates* ou ER), simétricas (*Symmetric* ou SYM) ou todas distintas entre si (*All Rates Different* ou ARD). Após a estimativa pelo R, plotamos os valores das taxas de transição para os três cenários junto aos valores de AIC e do logaritmo de

verossimilhança. Para cada caractere reconstruído escolhemos como modelo de melhor ajuste o de menor AIC e maior verossimilhança.

Por fim, para reconstruir os estados ancestrais dos caracteres, usamos a função “corHMM” (*corHMM*), que utiliza modelos de Markov com diferentes taxas de transição para calcular os estados ancestrais nos nós internos da filogenia. Utilizamos a abordagem do tipo marginal, que fornece a verossimilhança dos estados em cada nó, e o modelo de melhor ajuste para cada caractere. Por último, utilizamos a função “plotTree.datamatrix” para visualizar o resultado da reconstrução na área de plotagem.

3.2.7 Modelos de Evolução de Caracteres

Para testar se os padrões de coloração evoluíram de modo dependente ou independente das variáveis ecológicas (tipo de habitat, tipo de locomoção e padrão de atividade), utilizamos o pacote *phylolm*, que ajusta um modelo de regressão linear filogenético aos dados. Aplicamos o método de otimização “logistic_MPLE” e 100 réplicas de bootstrap para o teste de cada modelo e obtivemos seus valores de AIC, AICw, logaritmo de verossimilhança e σ^2 , sendo adotado o modelo de menor AIC como o cenário de evolução mais provável. Nesta etapa, utilizamos matrizes de dados binárias, e resultados obtidos com matrizes multiestado são apresentados no **Anexo A**. O **Anexo C** mostra os resultados obtidos do teste de correlação de Pagel entre os padrões de coloração da pelagem.

3.2.8 Sinal Filogenético

Para medir o sinal filogenético, aplicamos a medida *D* de distribuição filogenética de caracteres binários de Fritz e Purvis (2010). Usamos a função *phylo.d* do pacote *caper* (Orme, 2023) e 1000 permutações, como recomendado para melhor resolução dos valores de *p* e das estimativas de distribuição esperadas por movimento browniano (Fritz; Purvis, 2010).

Uma vez que medida *D* trabalha com dados binários, simplificamos as matrizes de alguns caracteres de coloração. Para a máscara ocular, usamos os estados de “presença” e “ausência”, assim como nas matrizes binárias de listra rostral e mancha supraocular. Dividimos o padrão dorsal nos estados “uniforme” (estado 1) e “com marcas contrastantes” (demais estados) e o padrão caudal em “uniforme” e com divisão de cores “dorsoventral ou anteroposterior”. Como o padrão ventral apresentou maior variação, testamos mais de uma matriz simplificada. Utilizamos uma matriz que

separa os estados 1, 2, 5 e 6 em “mais uniforme” e os estados 3 e 4 em “menos uniforme”, de acordo com a predominância entre as áreas de coloração distinta. Testamos duas matrizes alternativas cujos resultados estão disponíveis no **Anexo B**.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Listagem de Espécies e Árvore Filogenética

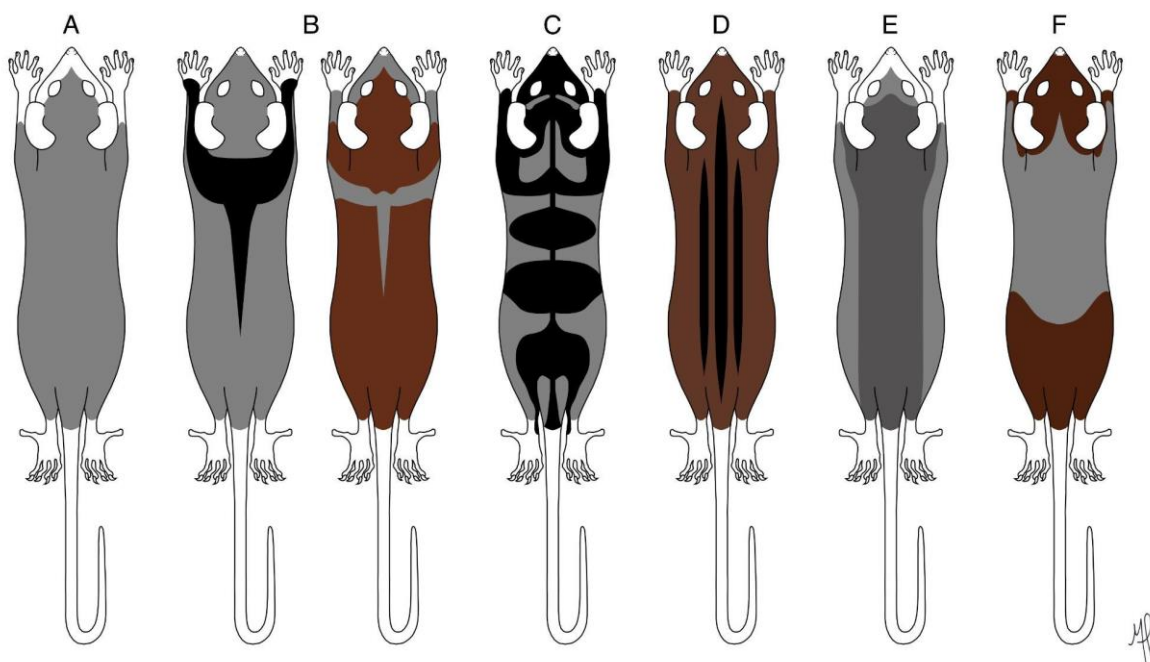
Nossa listagem final, após os ajustes necessários, incluiu 125 espécies de Didelphidae, correspondentes a 97,6% da diversidade de táxons da família.

3.3.2 Caracterização dos Padrões de Coloração

A partir das informações obtidas na literatura, definimos os estados de cada padrão de coloração estudado e os atribuímos às espécies de Didelphidae conforme as descrições a seguir.

3.3.2.1 Padrões da Coloração Dorsal

Figura 1. Padrões de coloração dorsal em Didelphidae. A. Uniforme; B. Listras escapulares; C. Barras transversais; D. Listras longitudinais; E. Barra médio-dorsal; F. Cabeça e garupa contrastantes.



Fonte: A autora (2024).

Os padrões de coloração dorsal se referem à região do dorso que vai da ponta do focinho, passando entre as orelhas, até a base da cauda, incluindo as laterais do tronco. A **Figura 1** mostra um esquema dos padrões dorsais.

- **Estado 1 - Uniforme (Figura 1A):** dorso unicolor, sem marcas evidentes de coloração distinta. Ocorre na maioria das espécies de Didelphidae. Indivíduos mais velhos de *Monodelphis americana* (Estado 4 predominante) e alguns de *M. brevicaudata* (Estado 5 predominante) podem apresentar dorsos uniformes.
- **Estado 2 - Listra Escapular (Figura 1B):** dorso com região escapular marcada por uma listra ou barra transversal, geralmente contínua e de coloração distinta da pelagem do entorno. Uma listra longitudinal de base larga se estendendo a partir das marcas escapulares ocorre em *Caluromysiops irrupta* (**Figura 1B**, esquerda) e pode ou não ocorrer em *Caluromys derbianus* (**Figura 1B**, direita), tornando a listra escapular descontínua quando ausente.
- **Estado 3 - Barras Transversais (Figura 1C):** dorso com barras transversais largas, ovaladas e de pigmentação mais intensa que a pelagem do entorno. As barras são conectadas por uma linha longitudinal fina de mesma cor e o padrão se estende para a região dorsal da cabeça. Ocorre somente em *Chironectes minimus* (estado autapomórfico codificado devido à maior distinção morfológica com relação aos demais).
- **Estado 4 - Listras Longitudinais (Figura 1D):** dorso com uma ou três listras longitudinais mais pigmentadas que a pelagem do entorno. Quando há três listras a central é mais longa que as laterais, estendendo-se do topo da cabeça até a base da cauda. Ocorre em *Monodelphis americana*, *M. iheringi*, *M. gardneri* e *M. scalops*, nesta como caractere mais frequente junto ao estado 6 (ver abaixo). O dorso com padrão listrado também ocorre em *M. unistriata*, não incluída em nossas análises.
- **Estado 5 - Barra Médio-Dorsal (Figura 1E):** dorso bicolor marcado por uma barra de tonalidade mais escura ao longo da região mediana, estendendo-se do topo da cabeça até a base da cauda. Característico dos gêneros-irmãos *Thylamys* e *Lestodelphys*, mas também ocorre nos gêneros *Monodelphis* e *Metachirus* e na espécie *Philander andersoni*.

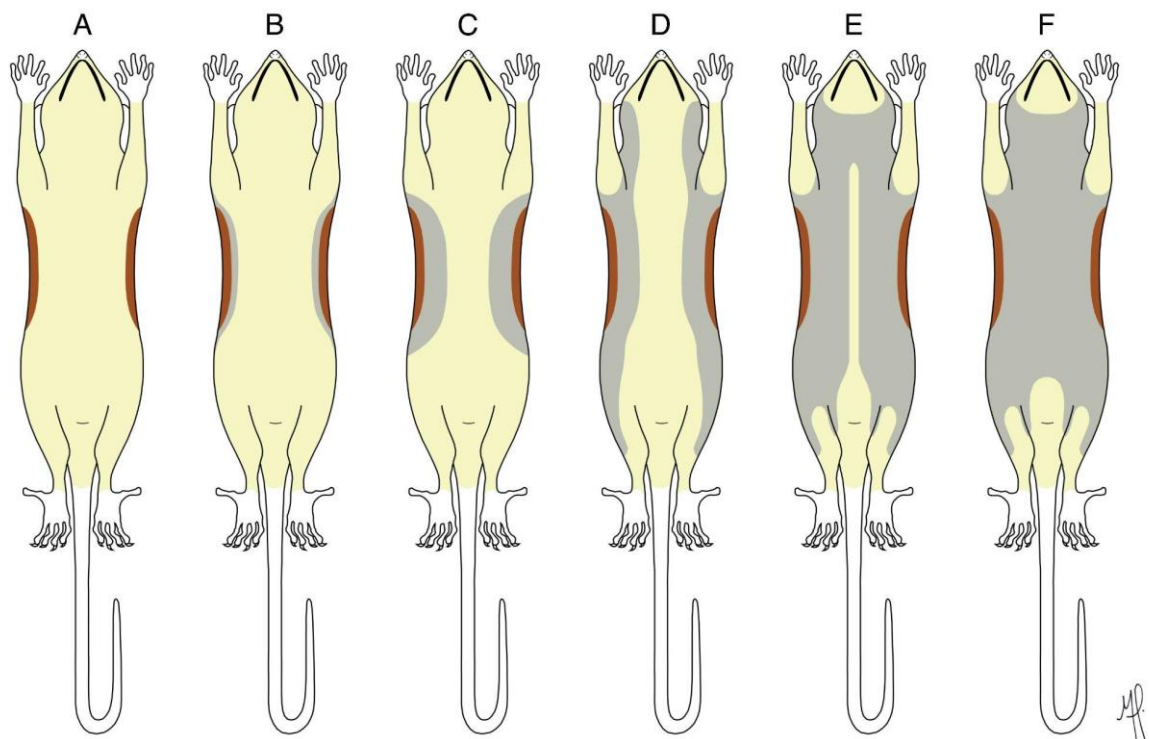
- **Estado 6 - Cabeça e Garupa Marcadas (Figura 1F):** dorso com cabeça e garupa de tonalidade contrastante com a região do tronco. Ocorre em *Monodelphis emiliae* e *M. scalops*. Nesta espécie, porém, é um caractere menos frequente, por isso consideramos o estado 4 como modal.

A matriz simplificada de padrões de coloração dorsal possui o estado 1 como “uniforme” e os estados de 2 a 6 como padrão “com marcas contrastantes” (ver **Figura 7**).

3.3.2.2 Padrões da Coloração Ventral

Os padrões de coloração ventral se referem à área do ventre que vai do queixo até a região inguinal, incluindo bochechas, garganta, tórax e abdômen. A **Figura 2** mostra um esquema dos padrões ventrais.

Figura 2. Padrões de coloração ventral em Didelphidae. A. Uniforme; B. Linhas abdominais estreitas; C. Linhas abdominais largas; D. Barras laterais; E. Listra central; F. Queixo e virilha marcados.



Fonte: A autora (2024).

- **Estado 1 - Uniforme (Figura 2A):** ventre unicolor, sem marcas evidentes de coloração distinta ou contrastante. Pode haver variação na coloração individual dos pelos, como pelos de cor única ou pelos com bases de outra cor (geralmente acinzentadas), mas estes ocorrem em toda a região ventral. Ventres uniformes predominam em pouco mais da metade dos táxons analisados.
- **Estado 2 - Linhas abdominais estreitas (Figura 2B):** ventre majoritariamente unicolor com linhas laterais de pelos de base cinza, que contornam a coloração lateral e se estendem poucos milímetros em direção ao centro do ventre. A tonalidade fraca das linhas pode torná-las pouco perceptíveis. Ocorrem em algumas espécies de *Marmosa*, *Thylamys* e *Marmosops*.
- **Estado 3 - Linhas abdominais largas (Figura 2C):** ventre com região central unicolor acompanhada de barras laterais de base cinza na região do tronco. Estas possuem tonalidade mais forte e costumam ser evidentes. Ocorrem em algumas espécies de *Marmosa* e *Marmosops* e com menos frequência em espécimes de *Thylamys karimii* coletados no Cerrado (Carmignotto e Monfort, 2006; Cavalcanti e Astúa, 2023).
- **Estado 4 - Barras laterais (Figura 2D):** ventre com faixa longitudinal central de pelos unicoloridos e pelos de base cinza formando barras laterais que se estendem da cabeça até os membros posteriores. Em alguns espécimes, as barras laterais podem se unir na região da garganta, peito e/ou virilha. Ocorrem principalmente em espécies de *Marmosa*, mas também em alguns *Marmosops* e *Monodelphis* e em *Caluromys lanatus*.
- **Estado 5 - Listra central (Figura 2E):** ventre com menor área de pelos unicoloridos mais claros, restritos ao queixo, membros e região inguinal, a partir da qual se estende uma linha longitudinal de mesma cor, que em alguns espécimes conecta o queixo à virilha. A parte mais escura da pelagem pode ser de pelos unicoloridos escuros ou pelos de base escura e pontas de outra cor. Ocorre em *Monodelphis vossi*, *Marmosops pinheiroi*, *Thylamys tatei* e *T. elegans*.
- **Estado 6 - Queixo e virilha marcados (Figura 2F):** ventre com pelos unicoloridos mais claros restritos à região do queixo e da virilha, às vezes se

estendendo para garganta e tórax, sendo os demais pelos de base escura ou unicoloridos, mais escuros e contrastantes. Ocorre em espécies de *Monodelphis*, *Marmosa* e *Marmosops*.

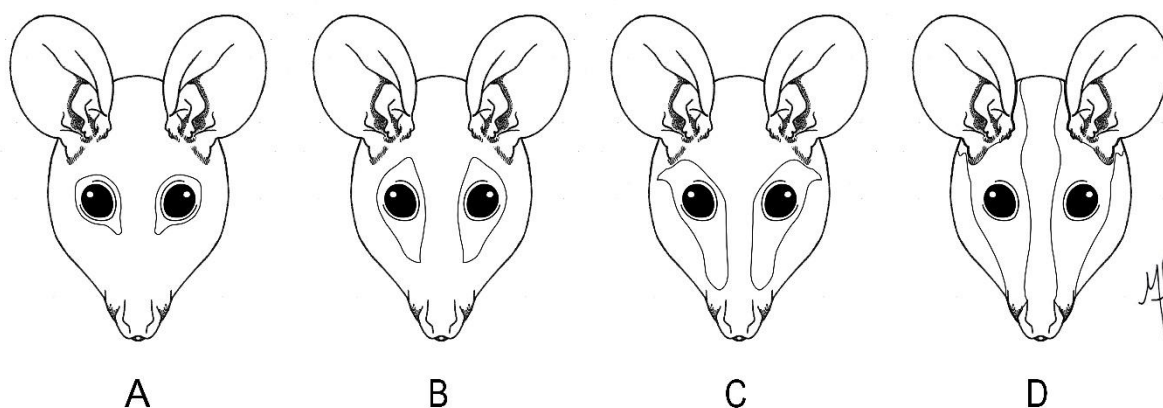
A partir dos textos descritivos, entendemos que há estados do ventre que ocorrem com menor frequência em alguns táxons. O estado 2 pode ocorrer em alguns espécimes de *Marmosops noctivagus* e *Thylamys macrurus*; o estado 3 em *Marmosops bishopi*, *M. chucha* e *Philander canus*; o estado 4 em *Thylamys elegans*; o estado 5 em *Marmosa* (*M. alstoni*, *M. germana*, *M. jansae*, *M. parva*), *Marmosops* (*M. caucae*, *M. juninensis*), *Monodelphis* (*M. adusta*, *M. glirina*, *M. kunsii*) e em *Philander mcilhennyi*; e o estado 6 em alguns espécimes de *Glironia venusta*, de *Marmosa* (*M. lepida*, *M. rapposa*, *M. rutteri*), *Marmosops* (*M. carri*) e *Philander* (*P. andersoni*, *P. mcilhennyi*). Somente encontramos fotografias de espécimes-testemunho nestes estados não-modais para *Marmosa jansae* (Voss e Giarla, 2021), *Monodelphis glirina* (Bezerra et al., 2018; Pavan, 2019), *Philander mcilhennyi* (Voss et al., 2018; Voss et al., 2019) e *P. andersoni* (Voss et al., 2018). *Marmosa lepida* (Guimarães et al., 2018) e *M. rapposa* (Voss et al., 2020) possuem espécimes-testemunho fotografados em seus estados modais.

A matriz binária divide os estados 1, 2, 5 e 6 como “mais uniforme”, devido à predominância de uma área única de cor mais homogênea, e os estados 3 e 4 como “menos uniforme”, devido a uma proporção mais variável de áreas claras e escuras (ver **Figura 9**). Os resultados obtidos de matrizes binárias alternativas são mostrados no **Anexo B**.

3.3.2.3 Padrões da Máscara Ocular

A máscara ocular se refere à região circum-ocular geralmente mais pigmentada característica dos didelfídeos. A **Figura 3** mostra os padrões da máscara ocular nos didelfídeos.

Figura 3. Padrões da máscara circum-ocular em Didelphidae. A. Ausente ou suave; B. Mancha; C. Listra; D. Barra.



Fonte: A autora (2024).

- **Estado 1 - Ausente ou Suave (Figura 3A):** região circum-ocular de mesma cor das laterais da cabeça, sem uma área delimitada de coloração contrastante, ou mancha circum-ocular levemente pigmentada, mas pouco evidente. A ausência de máscara é típica de *Monodelphis*, *Lutreolina* e *Philander*, exceto *P. quica* e *P. canus* que possuem máscaras no estado 2. Máscaras pouco pigmentadas e menos perceptíveis ocorrem em *Caluromysiops irrupta* e *Caluromys philander*.
- **Estado 2 - Mancha (Figura 3B):** região circum-ocular bem delimitada e contrastante com a coloração do entorno, geralmente formando uma mancha de borda posterior arredondada. Pode ou não se estender em direção ao focinho e/ou levemente em direção às orelhas. Pode ser mais ou menos justaposta às pálpebras a depender do táxon. Ocorre na maioria dos táxons de Didelphidae.
- **Estado 3 - Listra (Figura 3C):** marca circum-ocular fusiforme, alongada e contrastante com a pelagem do entorno. Geralmente conecta o focinho e as orelhas. Ocorre em *Metachirus*, *Didelphis* e em *Chironectes minimus*.
- **Estado 4 - Barra (Figura 3D):** marca circum-ocular com extremidades mais largas, alongada e contrastante com a pelagem do entorno. Conecta o focinho às orelhas e pode se estender além, em direção ao topo da cabeça. Ocorre somente em *Glironia venusta* (estado autapomórfico codificado devido à maior distinção morfológica com relação aos demais).

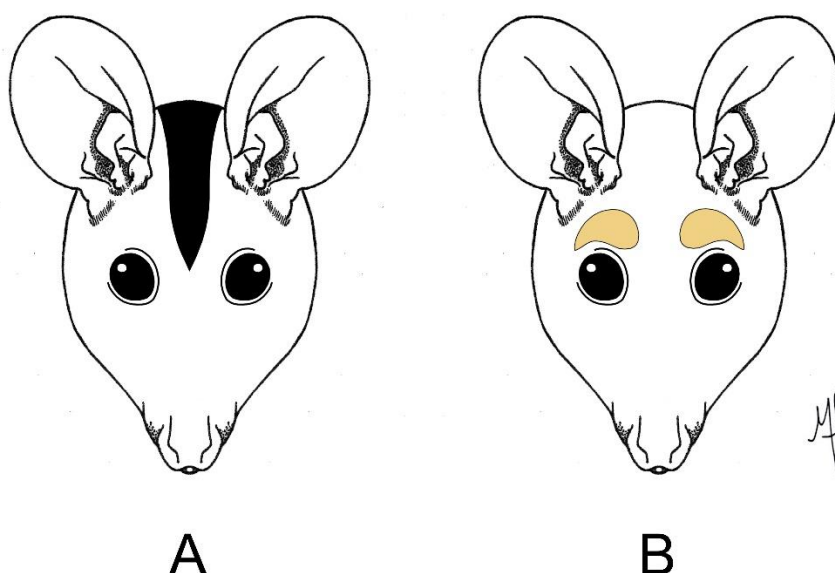
A matriz simplificada deste caractere inclui os estados de “ausência” e “presença” de máscara ocular, respectivamente representados pelo estado 1 e pelos estados 2 a 4 (**Figura 13**).

3.3.2.4 Padrão da Listra Rostral

A listra rostral ou médio-rostral é uma linha mediana que vai do topo da cabeça, com coloração similar ou distinta do restante do dorso, até a base do rostro. A **Figura 4A** mostra sua localização.

- **Estado 1 - Ausente:** rostro sem marcas e de coloração uniforme, igual à da região entre os olhos e em frente às orelhas. Este estado é comum na maioria dos didelídeos.
- **Estado 2 - Presente (Figura 4A):** rostro marcado com listra de coloração mais escura ou contrastante com a coloração do entorno. A listra afila gradativamente em direção ao rostro, sendo a largura de sua base variável a depender do táxon. Ocorre em *Caluromys*, *Metachirus*, *Didelphis*, *Cryptonanus*, *Lestodelphys*, *Thylamys*, em algumas espécies de *Philander* e em poucas de *Marmosa* (*M. rubra* e *M. jansae*).

Figura 4. Esquematização da listra médio-rostral (A) e das manchas supraoculares (B).



Fonte: A autora (2024).

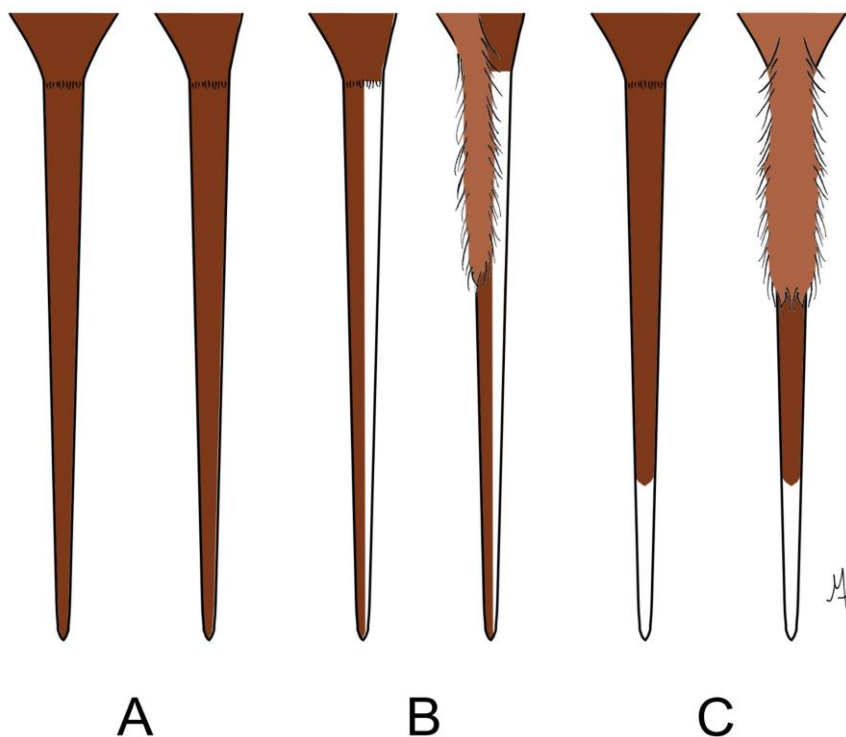
3.3.2.5 Padrão das Manchas Supraoculares

As manchas supraoculares são manchas arredondadas de coloração contrastante, geralmente mais clara que a pelagem do entorno, que se localizam logo acima dos olhos. A **Figura 4B** destaca sua localização.

- **Estado 1 - Ausente:** região supraocular sem marcas arredondadas. Ocorre na grande maioria das espécies de Didelphidae. *Chironectes minimus* se enquadra neste estado, pois interpretamos que as marcas supraoculares (em forma de listras acinzentadas) da espécie são uma continuidade do padrão de barras transversais do dorso.
- **Estado 2 - Presente (Figura 4B):** região supraocular com marcas arredondadas claras e contrastantes com a pelagem do entorno. Ocorre somente nos gêneros *Metachirus* e *Philander*.

3.3.2.6 Padrões da Coloração Caudal

Figura 5. Padrões de coloração caudal em Didelphidae. A. Uniforme; B. Com divisão dorsoventral; C. Com divisão anteroposterior.



Fonte: A autora (2024).

Os padrões de coloração caudal se referem à distribuição da coloração desde a base até a ponta da cauda, incluindo a região proximal com mais pelos (se presente). A **Figura 5** esquematiza seus estados.

- **Estado 1 - Uniforme (Figura 5A):** cauda de coloração uniforme desde a base até a ponta, sem manchas ou linhas divisórias evidentes de coloração distinta. Ocorre em *Hyladelphys kalinowskii*, *Cryptonanus unduaviensis* e em algumas espécies de *Tlacuatzin*, *Monodelphis*, *Marmosa*, *Marmosops* e *Gracilinanus*.
- **Estado 2 - Dorsoventral (Figura 5B):** cauda com duas ou três faixas de coloração, divididas dorsoventralmente. A coloração dorsal tende a ser mais escura que a ventral. Ocorre na maioria das espécies de Didelphidae.
- **Estado 3 - Anteroposterior (Figura 5C):** cauda com duas ou três faixas de coloração, divididas anteroposteriormente. A coloração da região proximal tende a ser mais escura, de tonalidade igual ou similar à do corpo. Presente em todas as espécies do clado de *Chironectes*, *Lutreolina*, *Didelphis* e *Philander*, e também em *Glironia venusta*, *Caluromysiops irrupta*, *Caluromys*, *Marmosa* e em algumas espécies de *Monodelphis* e *Marmosops*.

A matriz simplificada dos padrões de coloração caudal separa o estado 1 como “uniforme” e os estados 2 e 3 como “dorsoventral ou anteroposterior” (padrões não uniformes).

3.3.3 Caracterização dos Padrões Ecológicos

Foram levantados três tipos de dados ecológicos referentes ao tipo de habitat, tipo de locomoção e padrão de atividade, os quais são descritos a seguir.

3.3.3.1 Tipo de Hábitat

O tipo de habitat se refere ao habitat de ocorrência da espécie quanto à distribuição da vegetação no espaço. Foram definidos três estados de habitat, numa abordagem similar à usada por Pavan e colaboradores (2014).

No presente trabalho, consideramos a quantidade de habitats de cada tipo (aberto ou fechado) mencionada na caracterização das espécies para classificá-las em cada estado. Quando todos os habitats mencionados eram predominantemente abertos ou fechados, incluímos os táxons em um dos dois primeiros estados abaixo; quando

habitats dos dois tipos eram mencionados para a mesma espécie, atribuímos o terceiro estado.

- **Estado 1 - Habitats predominantemente abertos:** ambientes de vegetação mais esparsa, geralmente mais seca e arbustiva. Incluem florestas secas, pastagens, matagais, savanas arbóreas e formações savânicas e campestres do Cerrado.
- **Estado 2 - Habitats predominantemente fechados:** ambientes de vegetação mais densa, geralmente mais úmida e florestal. Incluem florestas perenifólias e semidecíduas, vegetação úmida de áreas montanhosas, vegetação úmida de matas de galeria em ambientes de savana, florestas ripárias e de terra firme, formações florestais do Cerrado, florestas de pinheiros e ambientes pantanosos.
- **Estado 3 - Habitats mistos (abertos e fechados):** ambientes que abrangem simultaneamente um ou mais habitats dos dois estados supracitados ou de características intermediárias, como áreas de transição ou ecótonos.

3.3.3.2 Padrão de Locomoção

O padrão de locomoção se refere ao principal modo de locomoção de cada espécie, que implica em um uso diferencial dos estratos em um habitat. Foram definidos dois estados principais:

- **Estado 1 - Terrestre:** quando os indivíduos somente se locomovem no substrato, sem escalar estratos arbustivos ou arbóreos. Ocorre no gênero *Metachirus*, nas espécies do subgênero *Thylamys* (*Xerodelphys*), na maioria das espécies de *Monodelphis*, em *Chacodelphys formosa* e *Lestodelphys halli*, e isoladamente em *Philander canus*, *Marmosops handleyi*, *M. juninensis* e *Gracilinanus peruanus*.
- **Estado 2 - Escansorial:** quando os indivíduos se locomovem utilizando o substrato e/ou predominantemente um ou mais estratos superiores (arbustos, sub-bosque ou dossel). Ocorre na maioria dos didelfídeos e inclui espécies com alguma habilidade de natação (*Lutreolina massaia* e *Didelphis virginiana*), mas que utilizam principalmente o solo e um ou mais estratos arbóreos.
- **Estado 3 - Semi-aquático:** quando os indivíduos se locomovem principalmente através da natação, também utilizando o solo no entorno de

corpos d'água. Ocorre somente em *Chironectes minimus*. Apesar de autapomórfico, decidimos manter este estado devido à forte especialização morfológica e ecológica do táxon com relação ao ambiente e estratégia de locomoção.

3.3.3.3 Padrão de Atividade

O padrão de atividade se refere ao período de maior atividade dos indivíduos ao longo do dia.

- **Estado 1 - Predominantemente diurnos:** quando as capturas e/ou avistamentos de indivíduos são mais numerosas ou comuns no período da manhã (após o nascer do sol até antes do pôr-do-sol). Ocorre em espécies do gênero *Monodelphis* (*M. dimidiata*, *M. scalops*, *M. americana*, *M. emiliae*, *M. touan* e *M. kunsii*).
- **Estado 2 - Predominantemente noturnos:** quando as capturas e/ou avistamentos de indivíduos são mais numerosas ou comuns no período crepuscular (períodos próximos ao nascer e/ou ao pôr-do-sol) ou noturno (após o pôr-do-sol até antes do nascer do sol). Ocorre na grande maioria dos didelfídeos.

3.3.4 Mapeamento e Reconstrução de Estados Ancestrais

3.3.4.1 Reconstrução dos Padrões de Coloração

A maioria dos padrões de coloração reconstruídos apresentaram estados mais simples (de coloração mais uniforme ou de padrão ausente) no nó ancestral de todos os táxons de Didelphidae, como mostrado na **Figura 6**. Exceções foram o padrão de coloração caudal e o padrão das máscaras oculares, que se mostram em estados mais complexos desde o início da história evolutiva do grupo, com estados mais simples (padrão caudal uniforme e máscara ocular ausente) surgindo posteriormente, mais próximos dos ramos terminais.

No mapeamento do padrão de coloração dorsal, mostrado nas figuras **7** e **8**, o padrão uniforme ocorre em 14 dos 18 gêneros da família, embora em somente uma espécie de *Thylamys* (*T. velutinus*). O gênero *Monodelphis* é o de maior diversidade de padrões de coloração dorsal, reunindo quatro dos seis estados do caractere, mas com predominância do padrão uniforme em pelo menos metade dos táxons, a maioria de *M. (Mygalodelphys)*. O segundo padrão mais presente é o dorso com uma barra

mediana de cor distinta, característico de *Thylamys*, *Lestodelphys* e *Metachirus* e presente em sete das 23 espécies de *Monodelphis* (subgêneros *Monodelphis* e *Monodelphiops*) e em uma das nove espécies de *Philander* consideradas na filogenia. Dentre os padrões menos comuns, estão o dorso com listras longitudinais e o dorso com cabeça e garupa diferentes da coloração do tronco, nas espécies dos subgêneros *Monodelphis* (*Microdelphys*) e *M. (Pyrodelphys)*, seguidos pelo dorso com listras escapulares, em *Caluromys derbianus* e *Caluromysiops irrupta*, e pelo padrão autapomórfico de *Chironectes minimus*, com barras transversais escuras (ver **Figura 1**). Observando a reconstrução binária (**Figura 8**), os padrões de coloração dorsal com marcas contrastantes (correspondentes aos estados 2 a 6) passam a ser mais frequentes nos nós de origem das subfamílias Caluromyinae e Metachirini e dos gêneros *Monodelphis* e *Thylamys*.

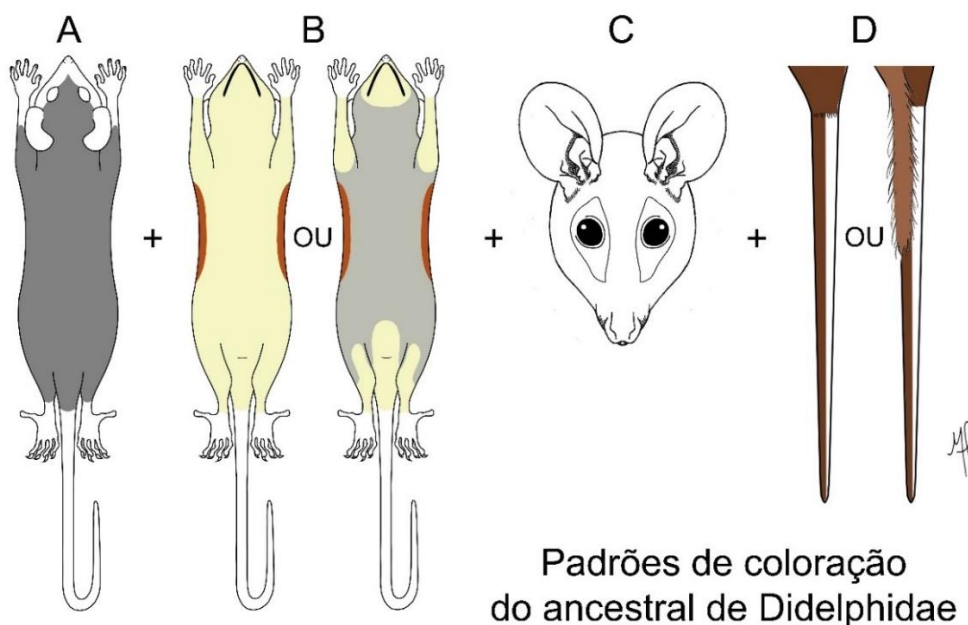
A reconstrução de estados ancestrais indica que o padrão uniforme surgiu no ancestral de Didelphidae e se manteve na maioria das linhagens subsequentes. Outros pontos de origem do mesmo padrão ocorrem nas linhagens de *T. velutinus*, *Monodelphis domestica* e *M. sanctaerosae*, presentes em clados caracterizados pelo padrão de barra médio-dorsal. Este apresenta 5 origens distintas se considerados os gêneros em que ocorre, tendo surgido em dois momentos da diversificação de *Monodelphis* (ver **Figura 7**). O padrão de cabeça e garupa marcadas ocorre em *M. (Pyrodelphys) emiliae*, que ocupa um ramo terminal mais longo e sem dicotomias. Machos adultos de *M. (Microdelphys) scalops* apresentam deslocamento de caractere para este padrão, sendo o padrão dorsal com listras o predominante nos demais indivíduos da espécie (Pavan; Voss, 2016). O padrão de dorso com listras longitudinais surgiu somente no subgênero *M. (Microdelphys)*, clado formado por *M. scalps*, *M. iheringi*, *M. gardneri* e *M. americana*.

No mapeamento dos padrões de coloração ventral, mostrado nas figuras **9** e **10**, o padrão uniforme ocorre em 13 dos 18 gêneros de Didelphidae, com os demais estados se distribuindo de modo heterogêneo em apenas cinco gêneros. Destes, *Marmosops* e *Marmosa* possuem a maior diversidade de padrões de coloração ventral, seguidos por *Monodelphis*, *Thylamys* e *Caluromys*. Em *Marmosops*, predominam ventres uniformes e com queixo e virilha marcados (**Figura 9**), que estão entre os padrões de coloração mais homogênea (**Figura 10**) e juntos ocorrem em mais da metade do gênero (62% dos táxons). Em *Marmosa*, predominam ventres de

coloração mais heterogênea (com linhas abdominais largas ou barras laterais contínuas, em 46% dos táxons) embora o padrão de queixo e virilha marcadas se sobressaia isoladamente (31%). Em *Monodelphis*, o padrão uniforme predomina em 48% das espécies e considerando os estados de maior homogeneidade de cor, esse percentual sobe para 87%. Uma variação similar ocorre em *Caluromys* e *Thylamys*, com apenas 33% e 18% dos táxons, respectivamente, apresentando estados de coloração mais heterogênea.

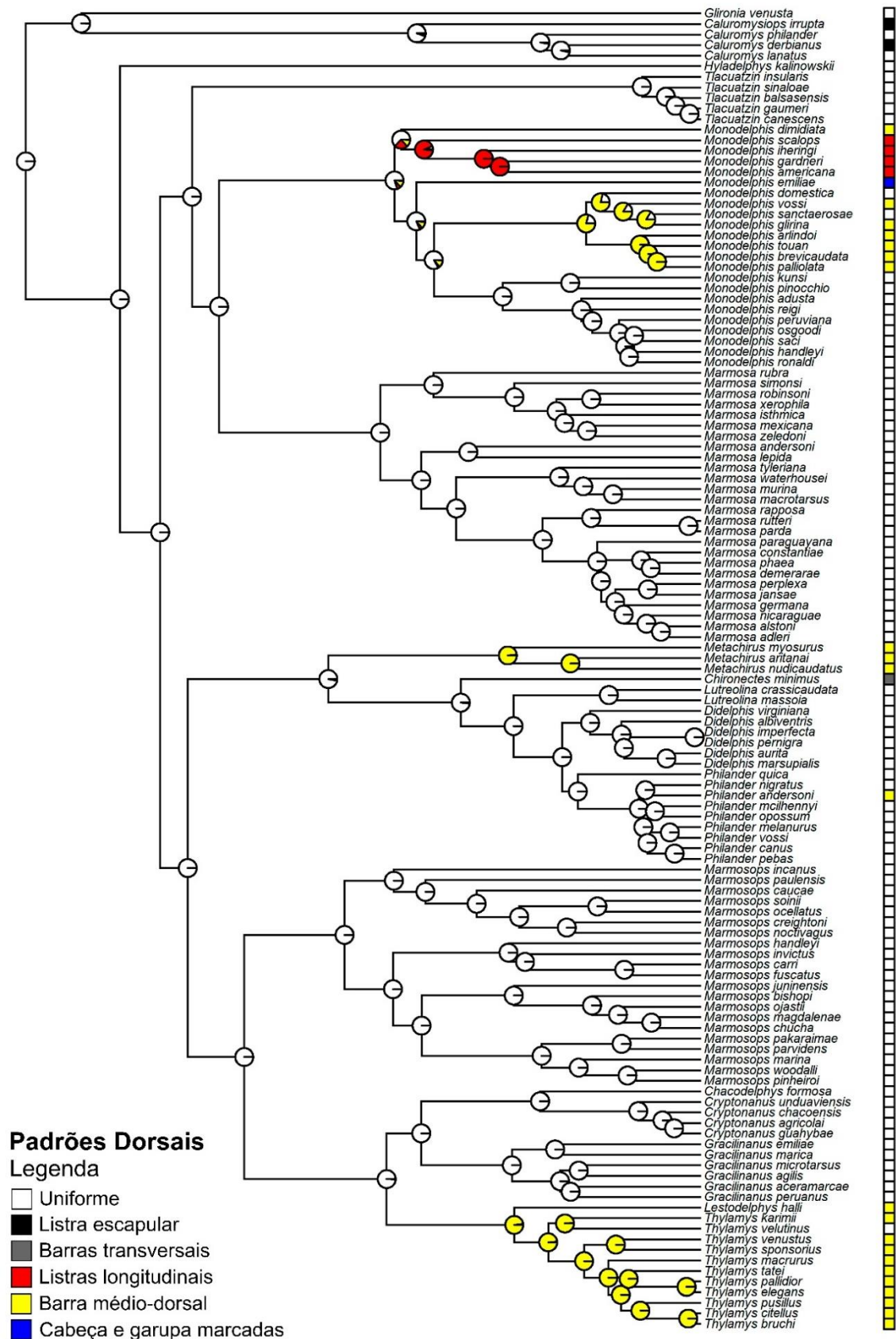
De acordo com a topologia da Figura 9, embora não tenhamos considerado os polimorfismos dos padrões ventrais a nível de espécie, é possível afirmar que os padrões ventrais mais heterogêneos surgiram em pelo menos três momentos da história evolutiva de Didelphidae, nos ancestrais da tribo Marmosini e dos gêneros *Caluromys* e *Marmosops*. A **Tabela 1** mostra a distribuição de espécies de acordo com os padrões ventrais da **Figura 2** nos gêneros polimórficos para o padrão ventral e a **Tabela 2** mostra os mesmos dados, mas considerando os estados da matriz binária.

Figura 6. Reconstrução dos padrões de coloração do ancestral comum das espécies de Didelphidae. **A.** Padrão dorsal uniforme (estado A, Figura 1); **B.** Padrão ventral uniforme (estado A, Figura 2) ou com queixo e virilha marcados (estado F, Figura 2); **C.** Padrão de máscara ocular em formato de mancha (estado B, Figura 3) e ausência de listra médio-rostral e manchas supraoculares; **D.** Padrão de divisão dorsoventral da coloração da cauda (estado B, Figura 5).



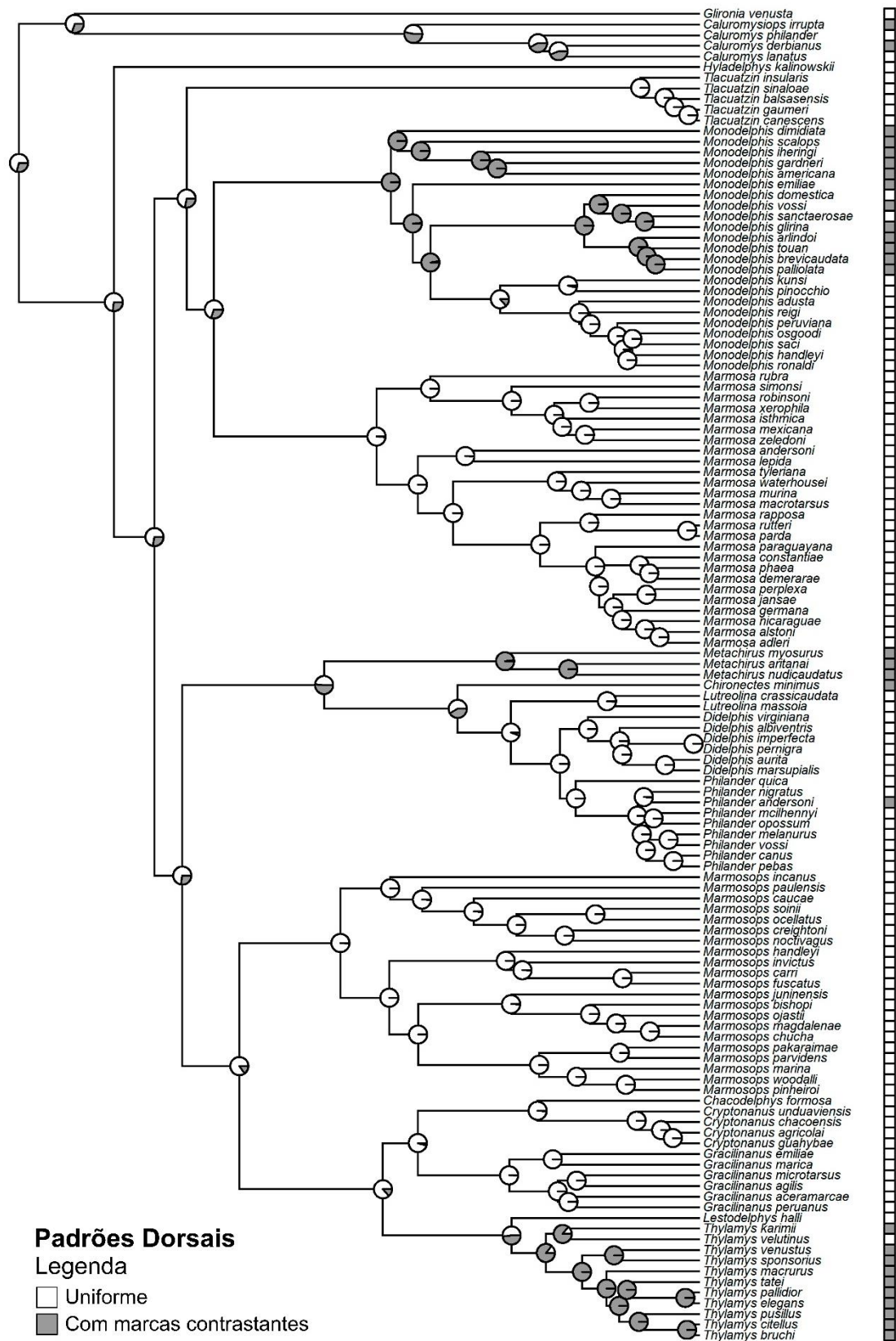
Fonte: A autora (2024).

Figura 7. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração dorsal em Didelphidae.



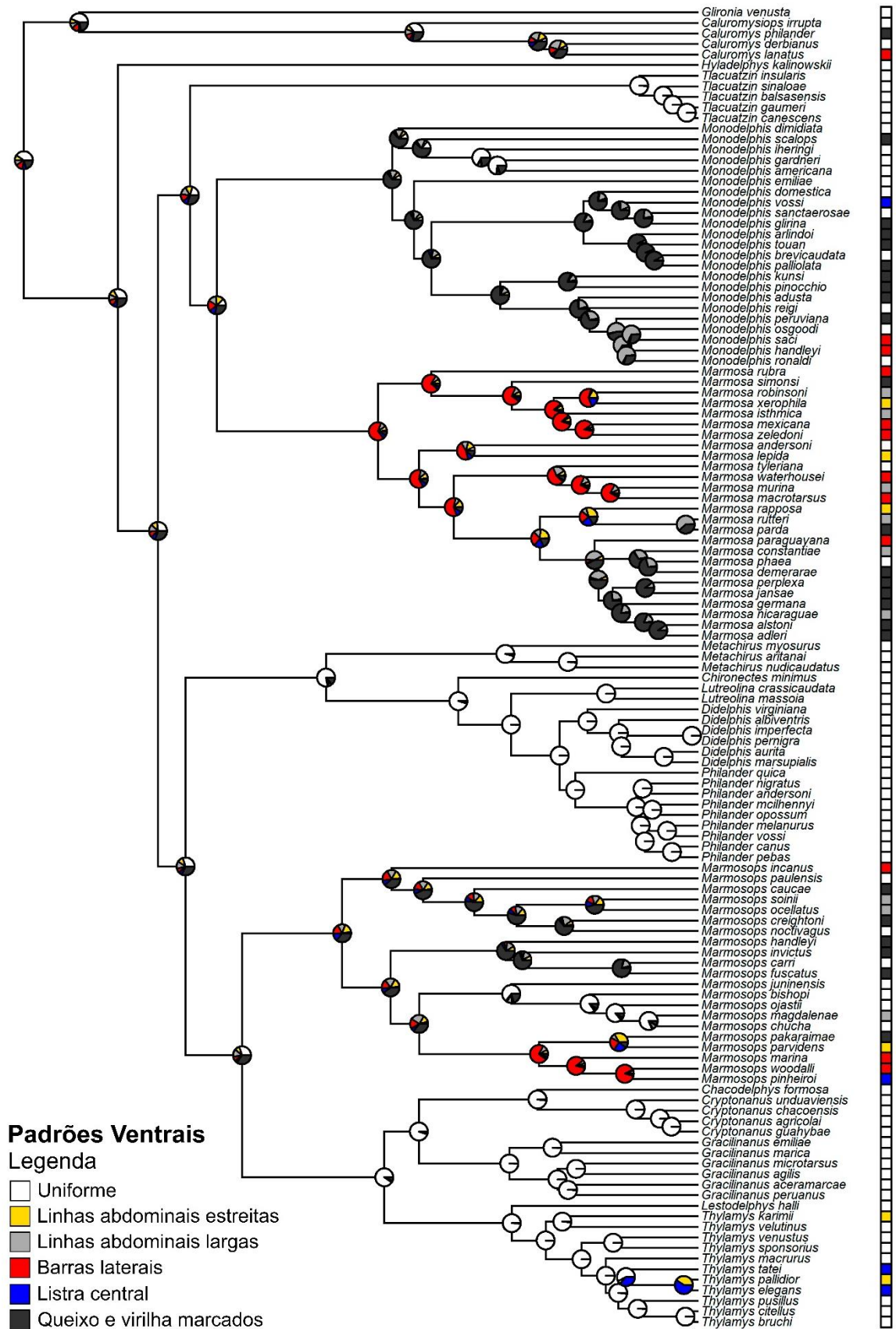
Fonte: A autora (2024).

Figura 8. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração dorsal em Didelphidae, segundo matriz binária.



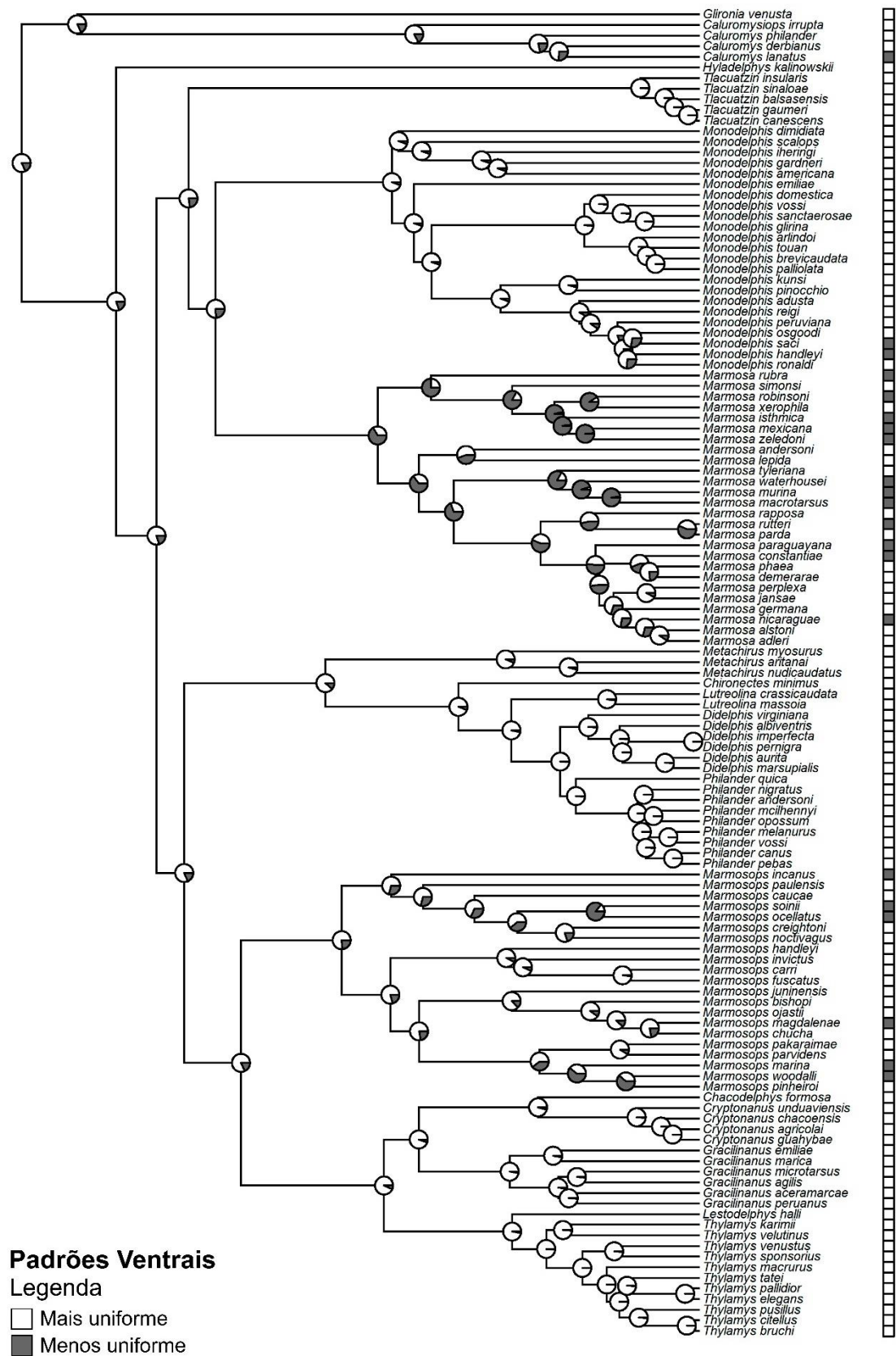
Fonte: A autora (2024).

Figura 9. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração ventral em Didelphidae.



Fonte: A autora (2024).

Figura 10. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração ventral em Didelphidae, segundo matriz binária.



Fonte: A autora (2024).

Tabela 1. Padrões de coloração ventral em gêneros polimórficos de Didelphidae. Os estados de A à F correspondem aos mostrados na Figura 2 e o número de táxons corresponde aos usados na filogenia.

Gênero	Padrão Ventral						Nº de Táxons
	A	B	C	D	E	F	
<i>Caluromys</i>	1			1		1	3
<i>Monodelphis</i>	11			2	1	9	23
<i>Marmosa</i>	3	3	6	6		8	26
<i>Marmosops</i>	7	1	3	3	1	6	21
<i>Thylamys</i>	7	2			2		11

Fonte: A autora (2024).

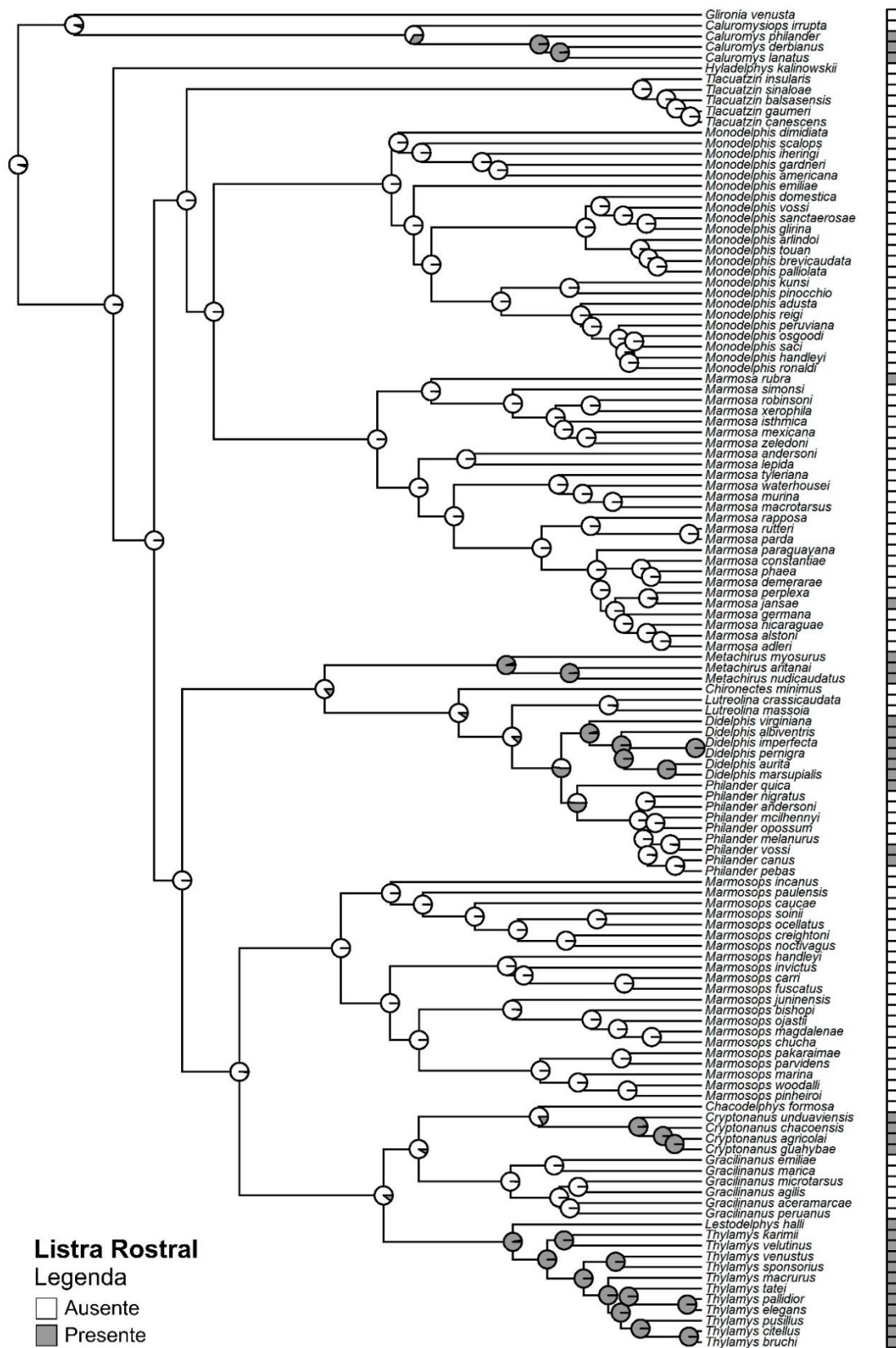
Tabela 2. Padrões de coloração ventral em gêneros polimórficos de Didelphidae de acordo com a homogeneidade do padrão.

Gênero	Padrões Ventrais		Nº de Táxons
	Homogêneo	Heterogêneo	
<i>Caluromys</i>	2	1	3
<i>Monodelphis</i>	21	2	23
<i>Marmosa</i>	14	12	26
<i>Marmosops</i>	15	6	21
<i>Thylamys</i>	11	0	11

Fonte: A autora (2024).

A listra mediana no rostro ocorre em pouco mais de 30 espécies de Didelphidae, sendo particularmente característica dos gêneros *Caluromys*, *Metachirus*, *Didelphis*, *Cryptonanus*, *Lestodelphys* e *Thylamys*, mas também ocorrendo pontualmente em outros gêneros como *Philander* (*P. quica*, *P. vossi* e *P. canus*) e *Marmosa* (*M. rubra* e *M. jansae*). A reconstrução (**Figura 11**) de estados ancestrais indica uma listra ausente na raiz da filogenia e seu surgimento, a posteriori, possui ao menos sete origens distintas: nos ancestrais dos gêneros *Caluromys*, *Metachirus* e *Cryptonanus*; nas linhagens de *Marmosa rubra* e *M. jansae*; no ancestral comum de *Didelphis* e *Philander*; e no ancestral comum de *Lestodelphys* e *Thylamys*. No ancestral comum de *Didelphis* e *Philander* e no ancestral de *Philander*, há probabilidades similares de presença e ausência de listra rostral, sendo que as linhagens de *Philander* que possuem listra não compartilham um ancestral comum imediato.

Figura 11. Reconstrução de estados ancestrais do padrão da listra rostral em Didelphidae.



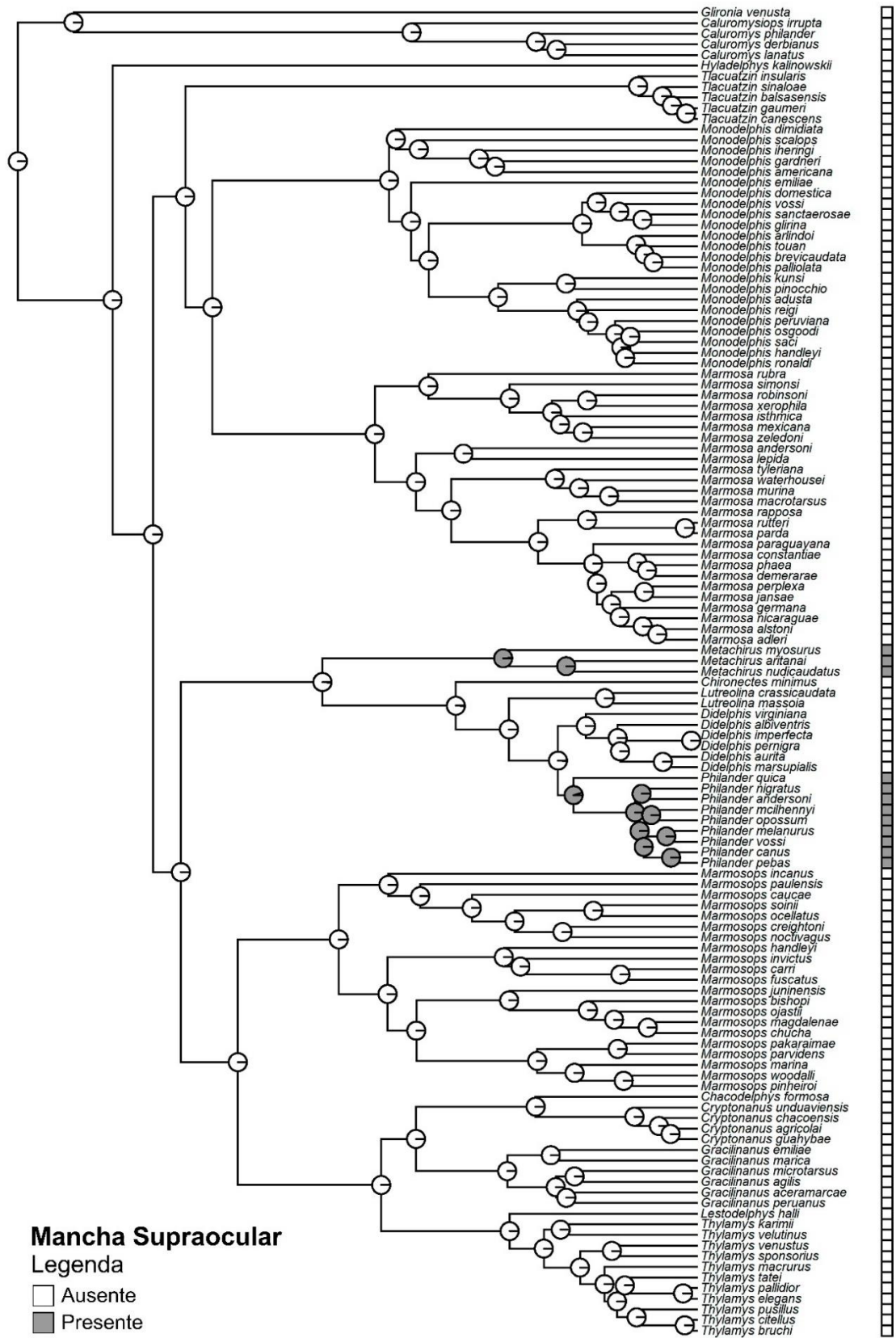
Fonte: A autora (2024).

As manchas supraoculares surgem somente nas linhagens ancestrais dos gêneros *Metachirus* e *Philander*, ocorrendo em todos os seus táxons (**Figura 12**). Uma característica distintiva também são as listras horizontais acinzentadas sobre os olhos de *Chironectes minimus*, mas estas diferem em formato e dão continuidade ao padrão observado no restante do corpo. Os demais didelídeos não apresentam marcas supraoculares características, padrão que se repete no ancestral comum de toda a família.

A máscara ocular foi um dos padrões em que o estado considerado mais simples não se mostrou predominante no mapeamento e reconstrução ancestral do caractere (**Figura 13**). A maioria das espécies de Didelphidae apresenta uma máscara em forma de mancha, também presente no nó ancestral que enraíza a filogenia. As máscaras em formato de listra surgem uma única vez no ancestral comum de Metachirini e Didelphini, sendo perdidas nos gêneros *Lutreolina* e *Philander*, com exceção das espécies *P. quica* e *P. canus*. Estas possuem manchas de pelagem esbranquiçada nas laterais e no dorso médio do rosto, evidenciando uma listra circum-ocular pouco delimitada e de cor muito próxima à pelagem adjacente. Uma máscara mais larga, formando uma barra bem marcada que conecta o focinho às orelhas, ocorre somente em *Glironia venusta*. A ausência de máscara ocular é característica dos gêneros *Monodelphis*, *Caluromysiops*, *Lutreolina* e *Philander*, como evidenciado na **Figura 14**. *Caluromysiops irrupta*, *Caluromys philander* e *Lutreolina crassicaudata* podem apresentar manchas circum-oculares suaves, mas no geral inconspícuas. Em algumas espécies de Thylamys, as máscaras oculares são finas e estreitas, mas ainda assim bem pigmentadas e perceptíveis.

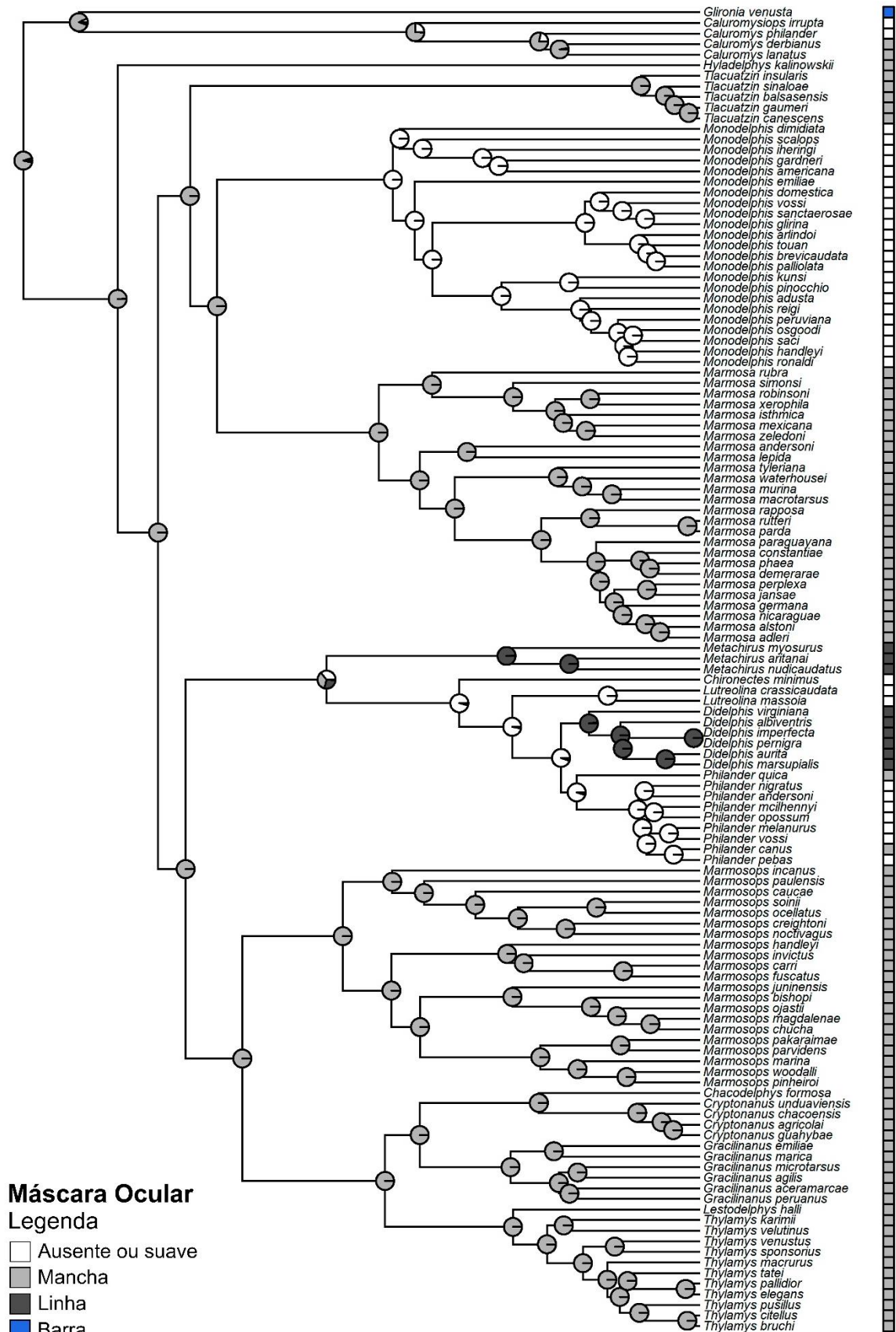
O padrão de coloração uniforme da cauda também surge posteriormente, sendo o padrão de divisão dorsoventral da coloração caudal o mais difundido em Didelphidae desde os nós mais basais da filogenia (**Figura 15**). O padrão com divisão anteroposterior é típico de todas as espécies de Didelphini e da maioria das espécies de Caluromyinae (com exceção de *Caluromys derbianus*) assim como em seus nós ancestrais. Esse padrão também predomina em *Marmosa (Micoureus)*, incluindo os ancestrais do clado formado por *M. constantiae*, *M. phaea* e *M. demerarae*, e ocorre pontualmente em *Tlacuatzin*, *Monodelphis (Monodelphis)* e *Marmosops (Sciophanes)*. Caudas uniformes e unicolores são raras, ocorrendo em *Hyladelphys kalinowskii* e pontualmente em *Monodelphis*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Cryptonanus* e *Gracilinanus*.

Figura 12. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de manchas supraoculares em Didelphidae.



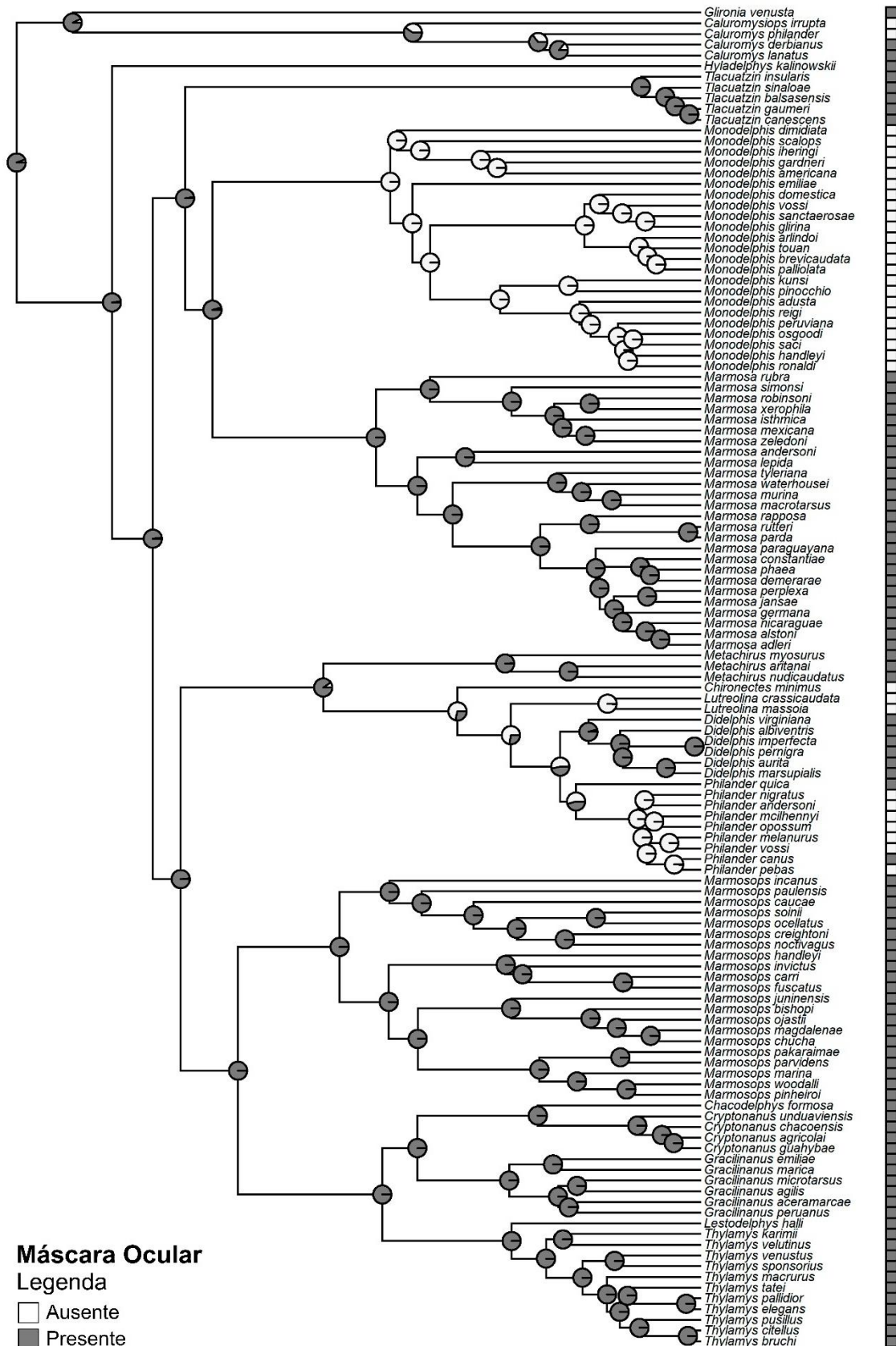
Fonte: A autora (2024).

Figura 13. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de máscara ocular em Didelphidae.



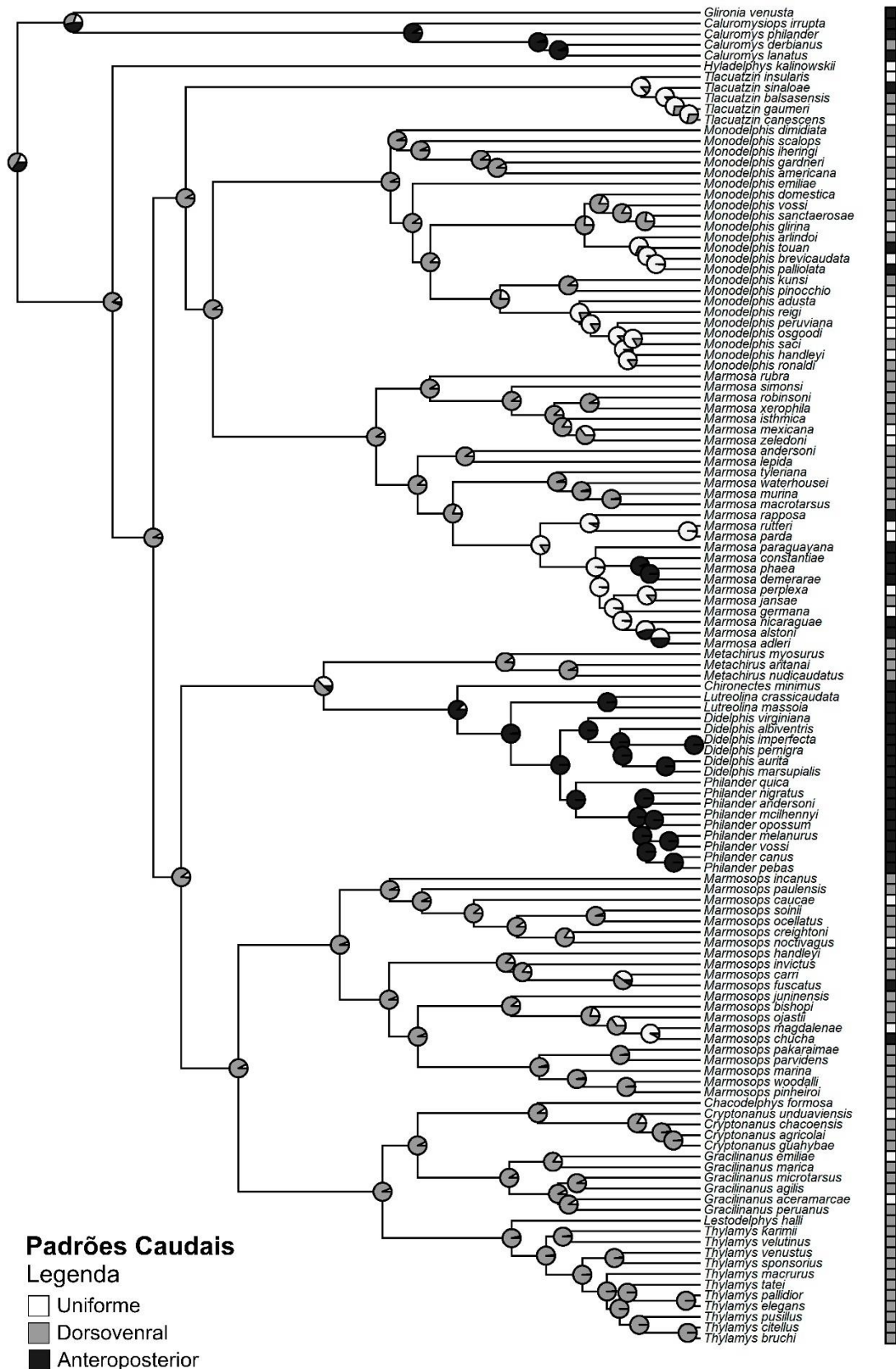
Fonte: A autora (2024).

Figura 14. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração da máscara ocular em Didelphidae, segundo matriz binária.



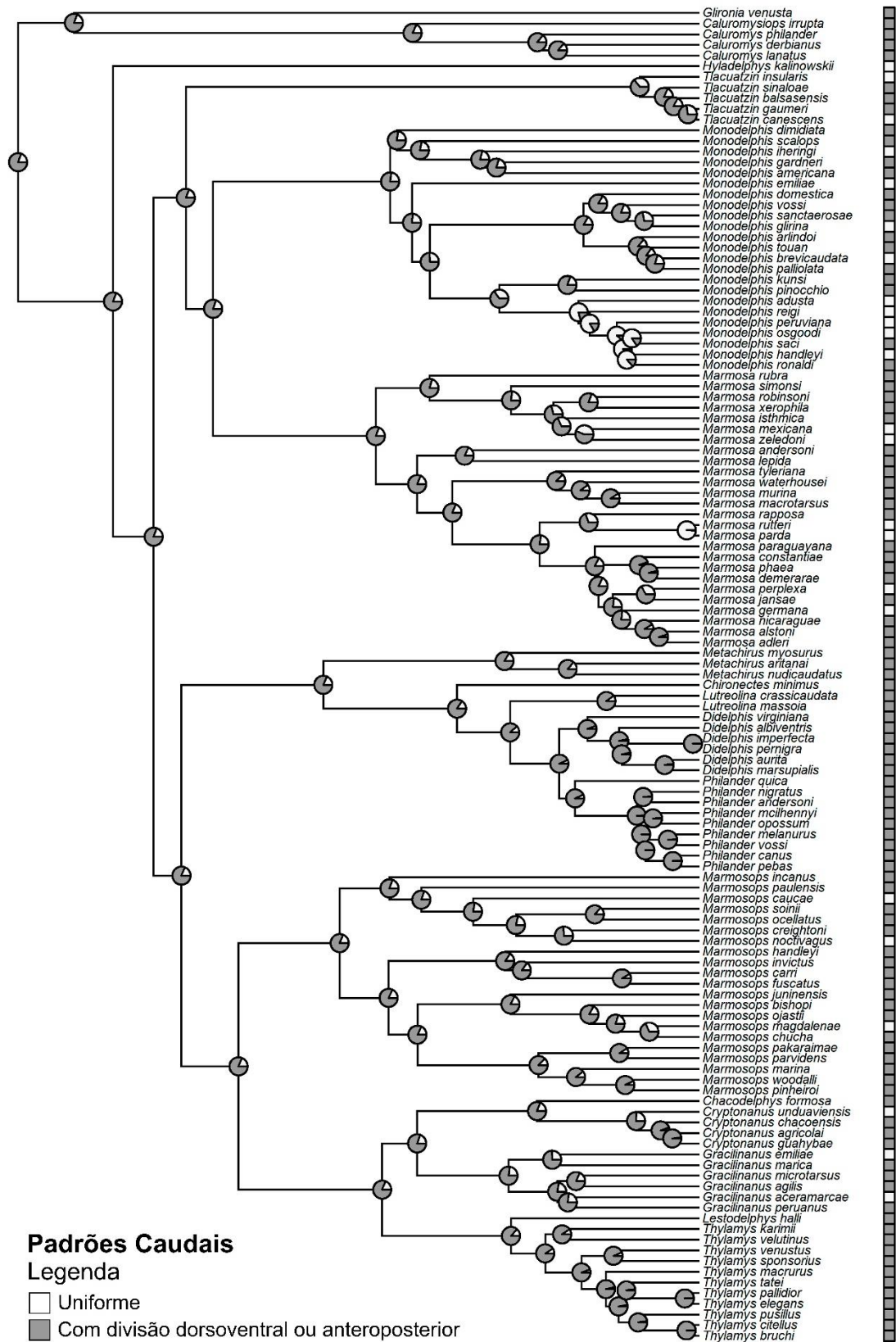
Fonte: A autora (2024).

Figura 15. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração caudal em Didelphidae.



Fonte: A autora (2024).

Figura 16. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de coloração caudal em Didelphidae, segundo matriz binária.



Fonte: A autora (2024).

Com isso, todos os estados do padrão de coloração caudal apresentam várias origens distintas. Na reconstrução com dados binários (**Figura 16**), o padrão caudal com divisão de cores predomina na grande maioria dos táxons terminais e de seus nós ancestrais, incluindo a raiz da filogenia. O padrão de cauda uniforme se mantém pontual entre as espécies de Didelphidae e predomina somente nos ancestrais de *Monodelphis* (*Mygalodelphys*) e do clado de *Marmosa rutteri* e *M. parda*.

3.3.4.2 Reconstrução dos Caracteres Ecológicos

A maioria das espécies de Didelphidae ocorre em habitats predominantemente fechados, seguido de espécies em habitats mistos e de poucas em habitats predominantemente abertos (**Figura 17**). Estas são as espécies de *Tlacuatzin*, *Chacodelphys* e *Lestodelphys*, a maioria das espécies de *Thylamys*, algumas de *Monodelphis* (*M. dimidiata*, *M. vossi* e *M. sanctarosae*), *Marmosa xerophila* e *Cryptonanus agricolai*. Espécies em habitats mistos predominam nos gêneros *Gracilinanus* (todas exceto *G. aceramarcae*), *Cryptonanus* (todas exceto *C. agricolai*), *Didelphis* (todas exceto *D. aurita* e *D. marsupialis*), *Lutreolina* (exceto *L. massaia*) e *Caluromys* (exceto *C. philander*), mas também ocorrem em *Thylamys*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Monodelphis* e *Philander*. Todos os demais táxons ocorrem predominantemente em habitats fechados.

A reconstrução aponta uma maior probabilidade de ocorrência em habitats fechados na maioria dos nós internos da filogenia, incluindo o ancestral comum da família. Essa tendência é mais acentuada nos ancestrais de *Metachirus*, *Philander* e *Marmosops* e dos subgêneros *Monodelphis* (*Mygalodelphys*), *Marmosa* (*Stegomarmosa*), *M.* (*Marmosa*) e *M.* (*Micoureus*). Os ancestrais de *Tlacuatzin*, *Thylamys* e *Lestodelphys* apresentaram maior tendência a ocupar ambientes abertos, junto ao ancestral comum de *Chacodelphys* e *Cryptonanus*. E o uso de ambientes mistos se destaca nos ancestrais dos gêneros *Gracilinanus*, *Cryptonanus* e *Didelphis*, de *Philander mcilhennyi* e *P. opossum* e dos subgêneros *M.* (*Exulomarmosa*) e parte de *M.* (*Monodelphis*), enquanto o clado formado por *M. arlindoi*, *M. touan*, *M. brevicaudata* e *M. palliolata* tem origens mais voltadas a ambientes fechados.

O hábito escansorial é predominante na grande maioria das espécies de Didelphidae, inclusive no ancestral comum da família (**Figura 18**). As exceções são os gêneros *Monodelphis* (exceto *M. americana* e *M. domestica*), *Metachirus*, *Chironectes*, *Chacodelphys* e *Lestodelphys*, o subgênero *Thylamys* (*Xerodelphys*) e

as espécies *Philander canus*, *Gracilinanus peruanus*, *Marmosops handleyi* e *M. juninensis*. O predomínio do hábito terrestre ocorre nos ancestrais de *Monodelphis*, *Metachirus* e de *T. (Xerodelphys)*. *Chironectes minimus* foi o único táxon considerado semi-aquático, mas com ancestral comum com o restante do clado presente em ambientes predominantemente fechados.

No mapeamento e reconstrução dos padrões de atividade (**Figura 19**) há predomínio do período noturno em quase todos os terminais e nós internos da filogenia. Exceções são poucas espécies de atividade predominantemente diurna pertencentes ao gênero *Monodelphis* (*M. dimidiata*, *M. scalops*, *M. americana*, *M. emiliae*, *M. touan* e *M. kunsii*). Os nós ancestrais dos subgêneros *Monodelphiops*, *Microdelphys* e *Pyrodelphys* seguem a mesma tendência, junto ao ancestral comum de *M. kunsii* e *M. pinocchio*, do subgênero *Mygalodelphys*.

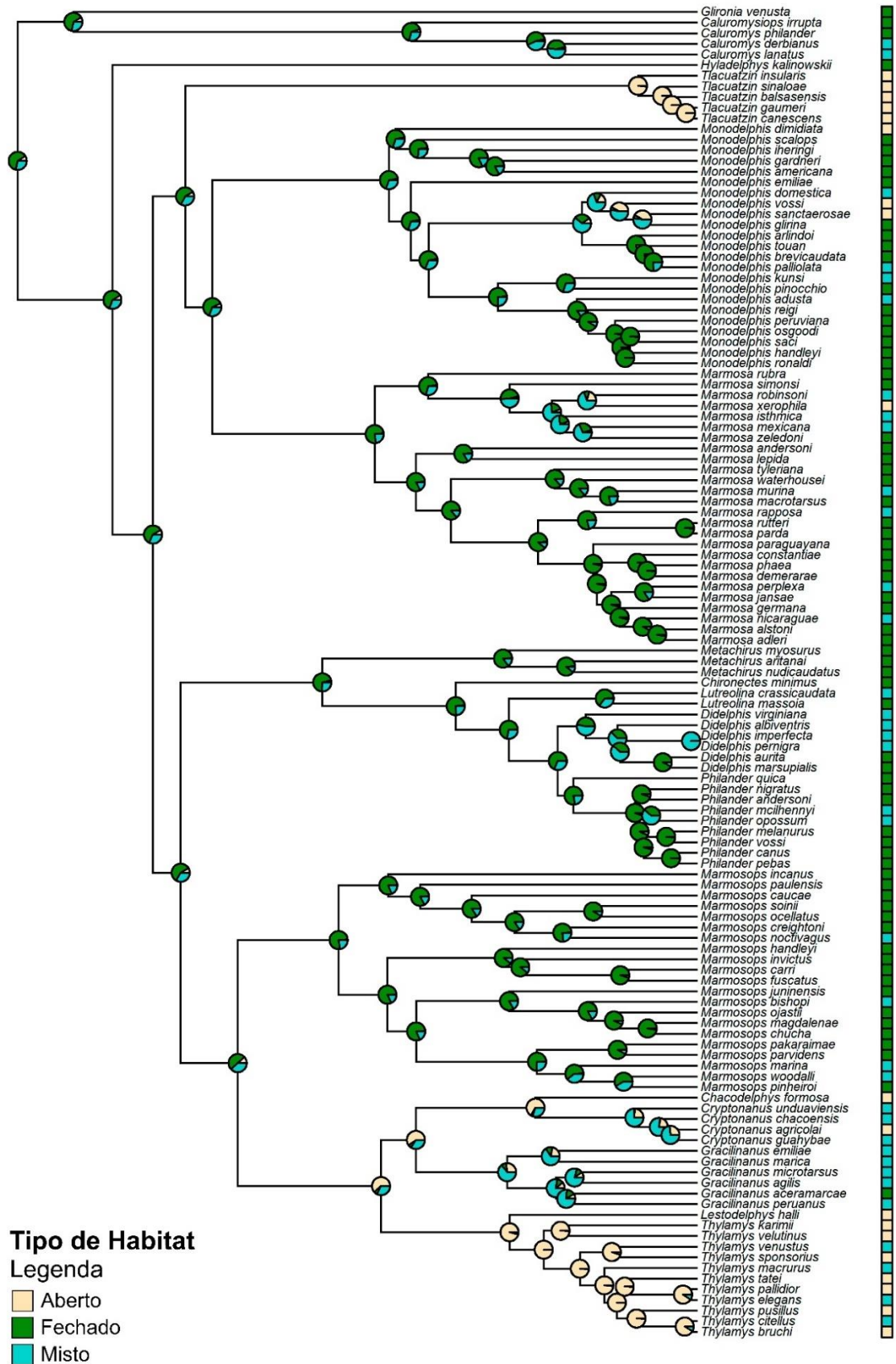
3.3.5 Modelos de Evolução de Caracteres

Os valores obtidos do teste de modelos evolutivos entre os padrões de coloração e os padrões ecológicos são mostrados na **Tabela 3**.

Os únicos padrões que apresentaram melhor ajuste no modelo de evolução dependente foram a listra rostral e a máscara ocular, ambas quando comparadas ao padrão de locomoção. Os demais padrões de coloração se enquadram melhor, segundo o AIC, no modelo de evolução independente, para os três parâmetros ecológicos analisados.

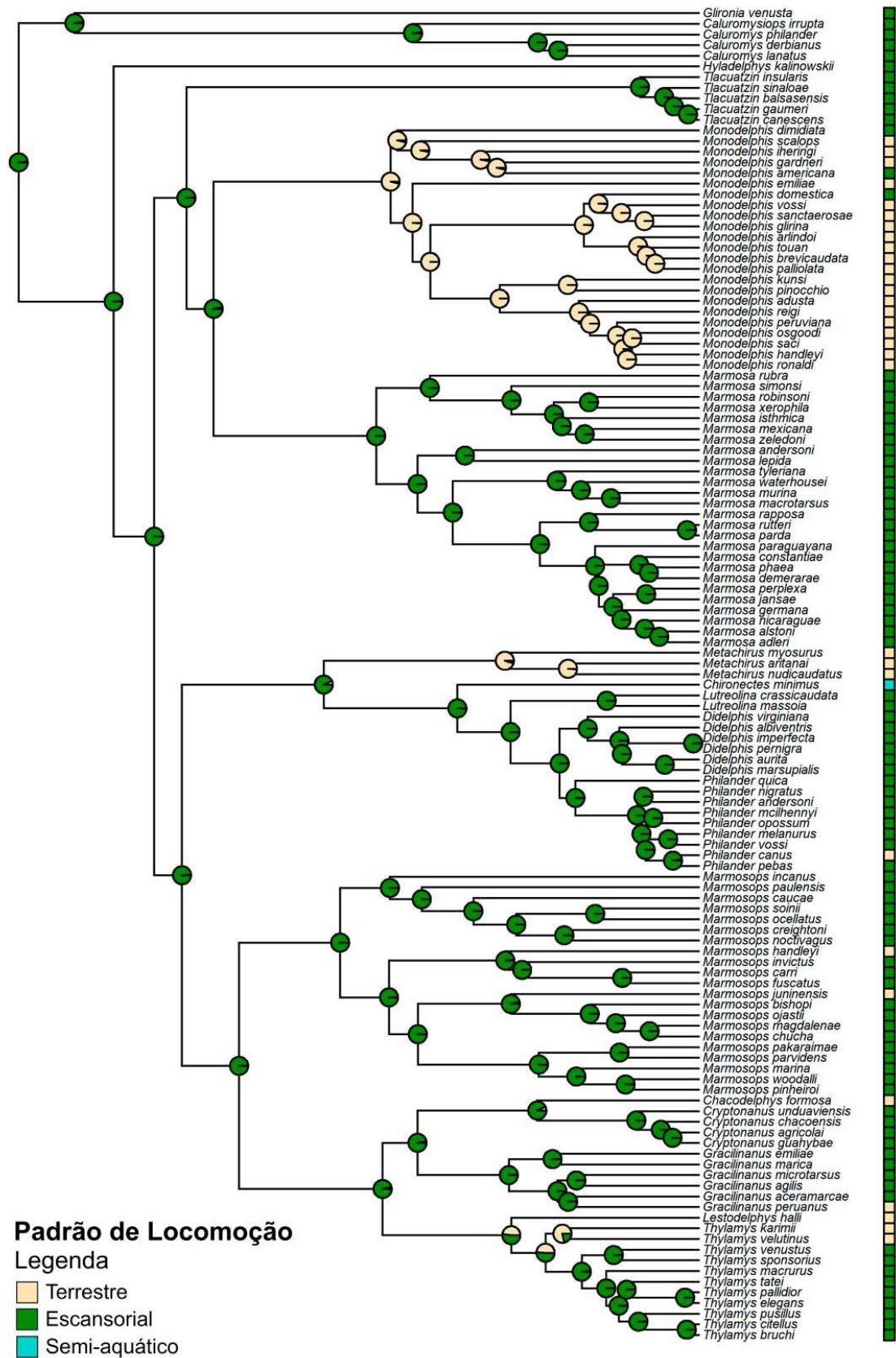
Os mesmos testes foram feitos com as matrizes não-binárias dos padrões de coloração dorsal, ventral, caudal e da máscara ocular, mostrados na **Tabela A1 (Anexo A)**. Nestes, os padrões de coloração dorsal e caudal apresentaram melhor ajuste no modelo de evolução dependente do padrão de atividade. A máscara ocular e o padrão ventral também tiveram melhor ajuste no modelo dependente, respectivamente, com o padrão de locomoção e o tipo de habitat. Adicionalmente (ver **Anexo C**), observamos correlação positiva entre os padrões de coloração do dorso e do ventre, e entre o padrão de máscara ocular os padrões de listra rostral e manchas supraoculares, todos com valores de p abaixo do α crítico (0,05).

Figura 17. Reconstrução de estados ancestrais do tipo de habitat em Didelphidae.



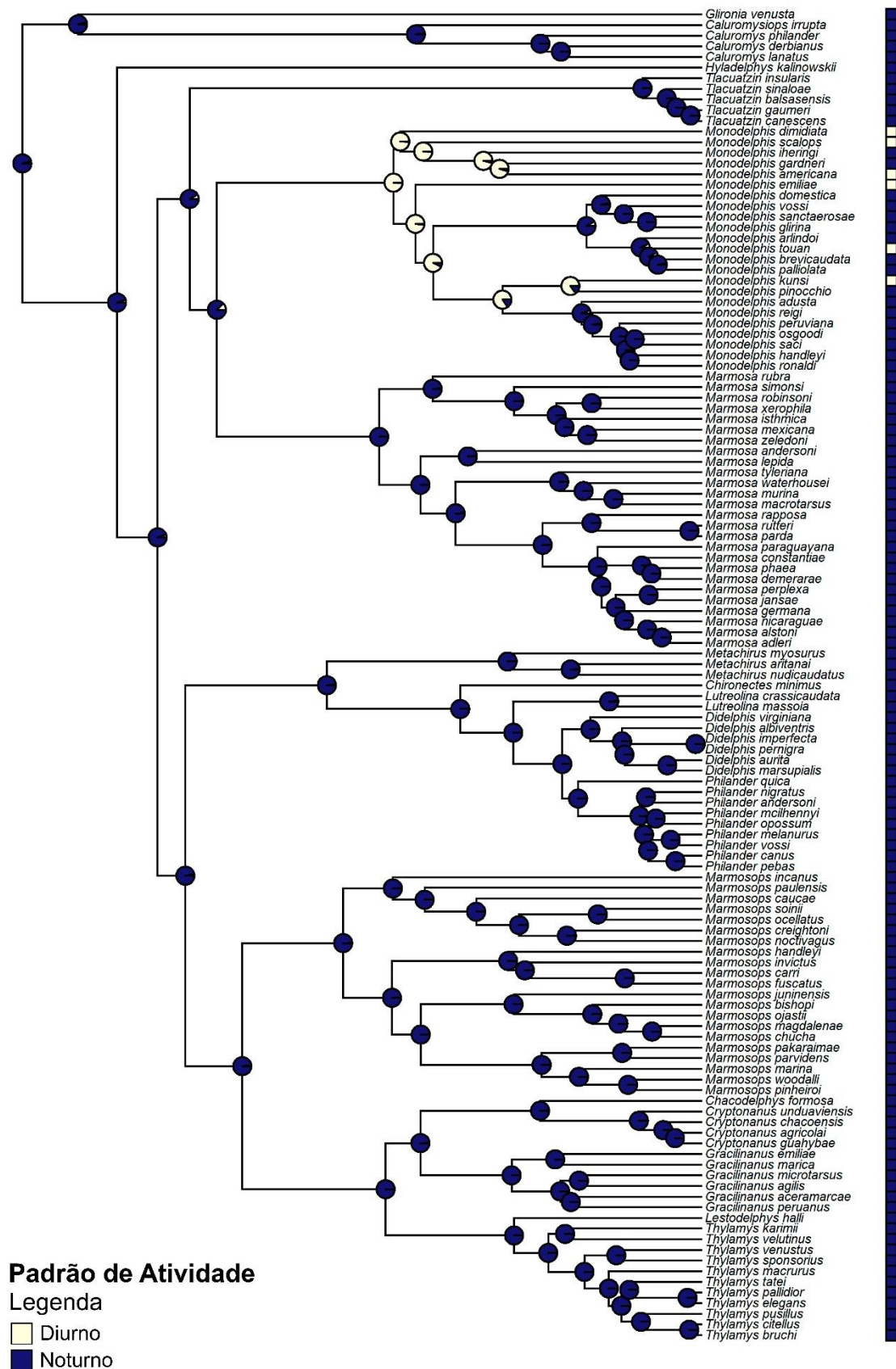
Fonte: A autora (2024).

Figura 18. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de locomoção em Didelphidae.



Fonte: A autora (2024).

Figura 19. Reconstrução de estados ancestrais do padrão de atividade em Didelphidae.



Fonte: A autora (2024).

Tabela 3. Comparação entre os modelos de evolução dependente e independente dos padrões de coloração em Didelphidae associados a características ecológicas.

PD = Padrão Dorsal; PV = Padrão Ventral; MO = Máscara Ocular; LR = Listra Rostral; MS = Mancha Supraocular; PC = Padrão Caudal; TH = Tipo de Habitat; PL = Padrão de Locomoção; PA = Padrão de Atividade; **AIC (em negrito)** = indica modelo de melhor ajuste.

Variáveis	Modelo Dependente				Modelo Independente			
	AIC	AICw	LogLik	σ^2	AIC	AICw	LogLik	σ^2
PD + TH	36.878	0.272	-15.44	0.013	34.909	0.728	-15.45	0.013
PD + PL	28.730	0.277	-11.36	0.012	26.816	0.722	-11.41	0.012
PD + PA	35.340	0.446	-14.67	0.013	34.909	0.554	-15.45	0.013
PV + TH	152.583	0.401	-73.29	0.034	151.784	0.599	-73.89	0.034
PV + PL	153.737	0.273	-73.89	0.034	151.784	0.726	-73.87	0.034
PV + PA	153.757	0.271	-73.88	0.034	151.784	0.728	-73.89	0.034
MO + TH	2.960	0.270	1.52	0.010	0.970	0.730	1.51	0.010
MO + PL	-16.290	0.999	11.15	0.009	0.973	0.001	1.51	0.010
MO + PA	2.679	0.299	1.66	0.010	0.973	0.701	1.51	0.010
LR + TH	77.214	0.291	-35.61	0.018	75.432	0.709	-35.72	0.018
LR + PL	64.755	0.995	-29.38	0.017	75.432	0.005	-35.72	0.018
LR + PA	77.423	0.270	-35.71	0.018	75.432	0.730	-35.72	0.018
MS + TH	-159.371	0.301	82.69	0.003	-161.058	0.699	82.53	0.003
MS + PL	-161.200	0.517	83.60	0.003	-161.058	0.482	82.53	0.003
MS + PA	-159.066	0.270	82.53	0.003	-161.058	0.730	82.53	0.003
PC + TH	189.396	0.291	-91.7	0.045	187.616	0.709	-91.81	0.045
PC + PL	189.614	0.269	-91.81	0.045	187.616	0.731	-91.81	0.045
PC + PA	188.259	0.420	-91.13	0.045	187.616	0.580	-91.81	0.045

Fonte: A autora (2024).

3.3.6 Sinal Filogenético

A **Tabela 4** mostra o valor de D para cada padrão de coloração analisado, e as probabilidades de distribuição aleatória e seguindo um modelo de evolução por movimento browniano.

Observamos que os padrões de coloração do dorso, da máscara ocular, da listra rostral e da mancha supraocular são filogeneticamente mais conservados, todos com um valor de D menor que zero e uma probabilidade de 90% ou mais de terem evoluído de acordo com o movimento browniano. O padrão de coloração caudal apresentou distribuição mais aleatória na filogenia, com valor de D mais próximo a 1, enquanto o padrão de coloração ventral se mostrou em um estado intermediário, mas com baixa probabilidade de distribuição por movimento browniano.

Tabela 4. Medidas de sinal filogenético para os padrões de coloração em Didelphidae.

D = estatística D de Fritz e Purvis (2010); $P(\text{aleatória})$ = probabilidade de distribuição aleatória;

$P(\text{BM})$ = probabilidade de distribuição seguindo movimento browniano.

Padrão	D	$P(\text{aleatória})$	$P(\text{BM})$
Dorsal	-0.3538278	0	0.9
Ventral	0.4636817	0.001	0.064
Máscara ocular	-0.7393091	0	1
Listra rostral	-0.4525207	0	0.945
Mancha supraocular	-1.319815	0	0.999
Caudal	0.7945016	0.078	0.003

Fonte: A autora (2024).

3.4 DISCUSSÃO

A maioria dos padrões de coloração em Didelphidae corroboram nossa hipótese de que padrões mais simples (como dorsos e ventres uniformes e a ausência de listra rostral e de manchas supraoculares) ocorrem no ancestral comum de toda a família, havendo, posteriormente, o surgimento de padrões mais complexos (como marcas dorsais, ventrais e faciais contrastantes). Os únicos padrões que se opõem a essa lógica são as máscaras faciais, ocorrendo em forma de mancha, e as caudas bicoloridas dorsoventralmente, ambos presentes no ancestral e na maioria dos táxons derivados. Também observamos casos de convergência evolutiva em padrões que surgem em mais de um momento da história evolutiva do grupo, apresentando variações morfológicamente evidentes entre os gêneros que os possuem. A maioria dos padrões parece ter evoluído independentemente das características ecológicas testadas e apresenta maior agrupamento filogenético.

3.4.1 Levantamento e qualidade dos dados

O levantamento das características de coloração e da ecologia de Didelphidae a partir da literatura se mostrou eficaz para que cumpríssemos nossos objetivos específicos, resultando em matrizes de dados robustas e com potencial para uso em estudos futuros sobre a evolução da coloração. No geral, as fontes utilizadas, mesmo as que revisam grande quantidade de informações (Astúa, 2015; Faria; Lanes; Bonvicino, 2019; Voss; Jansa, 2021), apresentam dados de qualidade, com descrições amplas da variação morfológica e caracterização ecológica dos táxons. No entanto, foram encontradas lacunas amostrais em diferentes tópicos e descrições dúbias dos estados

de caráter para algumas espécies, sobretudo, para os padrões de coloração ventral. A ausência de fotografias representativas da diversidade observada em espécimes-testemunho em alguns trabalhos (e.g. Arcangeli; Light; Cervantes, 2018; Díaz-N.; Gómez-Laverde; Sánchez-Giraldo, 2011; Solari; Pacheco; Vivar, et al., 2012; Voss; Fleck; Jansa, 2009; Voss; Lunde; Jansa, 2005) dificulta a observação de variações morfológicas específicas, além do mencionado no texto descritivo. As fotografias disponíveis em bancos de dados online (como o *iNaturalist*) são auxiliares, mas podem não permitir a visualização detalhada dos padrões em todas as partes do corpo, sendo o ventre uma área pouco exposta se comparada a regiões como a cabeça e o dorso.

Uma limitação com relação ao uso da Máxima Verossimilhança na reconstrução de estados ancestrais e no teste de modelos evolutivos - como também observado por Pavan e colaboradores (2014) e Pavan (2023) - é que tal método não permite o uso de caracteres multiestado ou não binários, reduzindo a quantidade de variação considerada nas nossas análises. Com isso, informações detalhadas sobre os padrões de locomoção, que frequentemente se apresentam como multiestado em Didelphidae (espécies que usam chão e sub-bosque, ou chão, sub-bosque e dossel, etc.), e padrões com pequenas variações no mesmo táxon (coloração dorsal e ventral) não foram incluídas.

3.4.2 Padrões de coloração e história evolutiva de Didelphidae

Os padrões de coloração uniformes dos didelfídeos seguem uma tendência ao escurecimento dorsal e a padrões de pelagem mais simples presentes também em diversas ordens de mamíferos (Caro, 2014; Caro, 2013; Caro; Mallarino, 2020). A camuflagem por correspondência de fundo é frequentemente apontada como mecanismo que mais confere valor adaptativo a esses padrões (Caro, 2014; Caro, 2013; Rios; Álvarez-Castañeda, 2012; Voss; Jansa, 2021). Ambientes igualmente uniformes em termos de coloração e luminosidade, por exemplo, corroboram essa ideia na família Felidae (Allen; Baddeley; Cuthill, et al., 2012) e em várias espécies de roedores (Belk; Smith, 1996; Hoekstra; Krenz; Nachman, 2005; Smith; Carmon; Gentry, 1972), cuja coloração dorsal coincide com a coloração e/ou reflectância dos substratos onde vivem.

Em Didelphidae, os padrões de coloração uniformes parecem ter coexistido desde o início de sua história evolutiva com ambientes de floresta densa (**Figuras 7 e 17**). Essa observação, a partir da reconstrução dos estados ancestrais dessas características, coincide com o tipo de vegetação que passou a predominar logo após o Cretáceo tardio, cerca de 70 Maa, quando se deu o início da diversificação dos marsupiais na América do Sul (Goin, 2023). Nesse período, começaram a se estabelecer as florestas neotropicais úmidas e as de vegetação latifoliada de baixa a alta altitudes (Graham, 2011), o que pode ter favorecido o escurecimento dorsal nos didelfídeos em meio a paisagens sombreadas, como uma ferramenta para a camuflagem. Particularmente, Glironiinae e Caluromyinae, os clados-irmãos mais antigos de Didelphidae, apresentam até hoje um hábito arborícola bastante pronunciado, ocupando principalmente o dossel e o subdossel das árvores (Voss; Jansa, 2021).

Somente poucas espécies de Didelphidae com dorso de coloração uniforme habitam hoje ambientes majoritariamente abertos (como *Monodelphis sanctaerosae*, *Marmosa xerophila*, *Chacodelphys formosa* e *Cryptonanus agricolai*), sendo seus ancestrais imediatos muito provavelmente habitantes de locais com vegetação mista (ver **Figura 17**). Nas épocas seguintes do Terciário, se estabeleceram ecossistemas como mangues, ambientes com praias e dunas, pântanos de água doce e florestas de coníferas, e por último, somente entre o Mioceno e o Plioceno, os ecossistemas de vegetação mais seca e aberta, como savanas e desertos (Goin, 2023; Graham, 2011). A dispersão para estas formações, incluindo as da “Diagonal Seca” da América do Sul, ocorreu independentemente e em diferentes momentos da evolução dos didelfídeos, algo entre o Mioceno tardio (ca. 8.8 Maa) e o início do Pleistoceno (ca. 1.8 Maa) (Carmignotto; Astúa, 2023; Jansa; Barker; Voss, 2014). Este período compreende também os eventos de diversificação da tribo Thylamyini e do gênero *Tlacuatzin* (Carmignotto; Astúa, 2023), associados a ambientes de vegetação mais seca e esparsa. Embora não tenhamos encontrado correlação estatística entre o tipo de habitat e os padrões de coloração, observa-se em Thylamyini uma prevalência de dorsos mais uniformes no clado formado por *Chacodelphys*, *Cryptonanus* e *Gracilinanus*, mais presentes em locais de vegetação mista, enquanto *Lestodelphys* e *Thylamys* apresentam um padrão dorsal um pouco mais complexo e taxonomicamente característico (Carmignotto; Monfort, 2006; Cavalcanti; Astúa, 2023; Giarla; Voss; Jansa, 2010).

Pavan e colaboradores (2014) também reconstruíram caracteres ancestrais da coloração dorsal e do tipo de habitat em *Monodelphis*, usando uma metodologia bastante similar à nossa. Esses autores identificaram que o ancestral comum do gênero habitava áreas de floresta úmida e que a ocupação de locais com vegetação mais seca e aberta, assim como na família Didelphidae como um todo, aconteceu mais de uma vez na história evolutiva do grupo. Nossa codificação dos estados de coloração dorsal e tipo de habitat das espécies viventes do gênero difere minimamente da feita por Pavan, Jansa e Voss (2014), mas os resultados de ambos os trabalhos são, no geral, consistentes. Pavan, Voss e Jansa (2016) sugerem que o ancestral comum mais recente de *Monodelphis* viveu no Mioceno tardio (entre 8.5 e 6 Maa) e que eventos de maior diversificação do gênero ocorreram entre o Plioceno e o Pleistoceno, quando uma diversidade de habitats abertos e fechados já tinha se estabelecido na América do Sul (Goin, 2023). A área mais provável de início desses eventos corresponde a florestas tropicais como a Amazônia ou a Mata Atlântica (Pavan; Jansa; Voss, 2016; Vilela; Oliveira; Russo, 2015), similar ao maior uso de habitats predominantemente fechados pelas espécies viventes. É interessante observar que a diversificação de Thylamyini em ambientes desérticos se sobrepõe ao período de diversificação de *Monodelphis* em ambientes de floresta densa e que os padrões de coloração de ambos os grupos são bastante distintos entre si. O mesmo pode ser dito entre *Monodelphis* e a maioria dos didelfídeos, sendo este o gênero com maior diversidade fenotípica de coloração em Didelphidae, como mostrado por Pavan e colaboradores em diversos trabalhos (Pavan; Jansa; Voss, 2016; Pavan; Jansa; Voss, 2014; Pavan; Voss, 2016).

Isso levanta hipóteses sobre como fatores outros, que não a cobertura vegetal, podem influenciar os fenótipos de coloração. Esses fatores vão desde características ambientais – como a influência do brilho e das cores do próprio ambiente na camuflagem – até características intrínsecas aos organismos e populações. Estas incluem a seleção de mutações e fenótipos que conferem vantagens adaptativas (e.g. Hoekstra; Nachman, 2006), a execução de comportamentos associados a esses fenótipos, como a agressividade junto a *displays* aposemáticos (Caro, 2009; Howell; Sheard; Koneru, et al., 2021) e o modo como os fenótipos de coloração, em particular, são percebidos por predadores, presas ou parentes (Caro, 2005). Nesse sentido, o conhecimento sobre os sistemas visuais em diferentes organismos ajuda a traçar hipóteses sobre como a percepção do meio circundante pode interferir em

comportamentos que vão desde o forrageamento até a comunicação intra e interespecífica, ambos bastante observados nos primatas, por exemplo, com visão de cores e padrão de atividade diurno comuns (Fernandez; Morris, 2007; Kamilar; Heesy; Bradley, 2013; Santana; Lynch Alfaro; Alfaro, 2012).

De modo geral, a reconstrução dos padrões ecológicos demonstrou que a maioria das espécies de Didelphidae utiliza habitats predominantemente fechados, fazendo uso de estratos arbóreos diversos além do solo e com padrão de movimentação majoritariamente noturno, como indicam estudos recentes (Astúa, 2015; Cáceres; Dickman, 2023; Voss; Jansa, 2021). Quanto aos sistemas visuais empregados nessas condições, é possível que em espécies de didelfídeos conhecidas pelo seu comportamento diurno, como *Monodelphis dimidiata*, *M. scalops*, *M. americana*, *M. emiliae*, *M. touan* e *M. kunsii*, ocorra o mesmo que em espécies de marsupiais australianos (como o *dunnart*, *Sminthopsis crassicaudatus*), em que a tricromacia não está relacionada somente a genes de opsina presentes nos cones (Jacobs; Williams, 2010).

3.4.3 Comentários sobre a diversidade fenotípica

Em seu trabalho de codificação de caracteres morfológicos e genéticos de Didelphidae, Voss e Jansa (2003) não codificam a coloração ou os padrões de coloração ventral, talvez pela maior incerteza quanto à definição dos estados discretos em comparação a caracteres de variação mais precisa, como o padrão de coloração dorsal. Os mesmos autores também utilizam um estado de coloração dorsal a mais, considerando o padrão “tricolor” de *Thylamys* e *Lestodelphys* como distinto do padrão de dorso-médio marcado em *Monodelphis*, além de não atribuírem um estado semelhante a espécies de *Metachirus* nem a *Philander andersoni*. Consideramos o estado do dorso nesses táxons um caso de convergência fenotípica, sendo interessante observar que, embora receba a mesma codificação (Estado 5, **Figura 1E**), ocorrem variações que distinguem os táxons entre si, sem que o estado deixe de se referir, no entanto, a um dorso com uma barra média delimitada. Outro caso de convergência na coloração dorsal, entre espécies filogeneticamente mais próximas, ocorre entre *M. (Pyrodelphys) emiliae* e *Monodelphis (Microdelphis) scalops*, que compartilham um dorso com cabeça e garupa de coloração marrom-avermelhada separados por um tronco dorsal e lateralmente acinzentado (Astúa, 2015; Pavan et al., 2016), embora em *M. scalops* esta seja uma característica sexualmente

dimórfica, presente somente nos machos adultos (Pavan; Jansa; Voss, 2014; Pavan; Voss, 2016). Nesse contexto, Manceau e colaboradores (2010) demonstram que genes distintos conduzem ao mesmo fenótipo em populações da mesma espécie e que a mesma mutação leva a fenótipos distintos em táxons filogeneticamente distantes. Logo, estudos genéticos comparativos podem evidenciar o nível em que essas variações ocorrem no DNA dos didelfídeos.

O padrão dorsal com listras longitudinais em *Monodelphis*, mencionado nos resultados como típico das espécies do subgênero *Microdelphys* (incluindo fêmeas e juvenis de *M. scalops*), também ocorre em *Monodelphis unistriata*, uma espécie não incluída na filogenia utilizada (Silva-Neto; Pavan; Astúa, 2023) que compartilha o subgênero *Monodelphiops* com *Monodelphis dimidiata* (Voss, 2022). Apesar desta possuir um padrão autapomórfico (Pavan; Voss, 2016), o incluímos na variação do estado 4 (**Figura 1D**), o que também pode ser visto como uma convergência de padrões similares entre espécies próximas. Experimentos com modelos de plasticina feitos por Leone e colaboradores (2019) demonstram que os dorsos com listras em *Monodelphis* diminuem a detecção por predadores em ambientes de floresta e são mais vantajosos em animais de menor tamanho corporal. Em *M. americana* esse fenótipo é sexualmente dimórfico, com machos adultos mais velhos apresentando perda das listras dorsais, que são mantidas em machos adultos de *M. iheringi* que ocorrem em simpatria (Duda; Costa, 2015). Machos adultos de *M. scalops* também perdem as listras, havendo deslocamento do caractere para um dorso de cabeça e garupa marcadas por uma pelagem avermelhada que contrasta com um tronco acinzentado (Pavan; Voss, 2016). Em ambos os táxons, essa substituição pode auxiliar no reconhecimento de machos por fêmeas da mesma espécie durante o período reprodutivo, sendo que a manutenção das listras pode ser ao mesmo tempo desvantajosa, em machos adultos de *M. americana* e *M. scalops*, devido ao seu maior tamanho corporal, e favorável à camuflagem em fêmeas e subadultos de ambas as espécies, que mantêm um fenótipo listrado (Duda; Costa, 2015; Leone; Loss; Rocha, et al., 2019; Pavan; Voss, 2016).

O padrão de dorso com marcas escapulares (**Figura 1B**) surge na linhagem de *Caluromysiops irrupta* e reaparece em *Caluromys derbianus*. Comparando sua morfologia externa, Izor e Pine (1987) afirmam não haver características no padrão de coloração das duas espécies que as apontem como variações de uma mesma tendência evolutiva. Nossos resultados corroboram essa ideia, visto que o padrão de

coloração dorsal do ancestral comum dos dois gêneros é reconstruído como um dorso uniforme. O valor de sinal filogenético (ver **Tabela 4**) para o padrão dorsal indica uma evolução lenta e com variações surgindo de forma aleatória, como descrito pelo movimento browniano. Visto que nenhum dos caracteres ecológicos testados apresentaram correlação estatística com o padrão do dorso, é possível que eventos de deriva genética tenham conduzido essa variação ao longo do tempo. Do ponto de vista ecológico, o padrão dorsal de *Caluromysiops* pode atuar na coloração disruptiva, assim como ocorre em primatas do gênero *Nycticebus*, que possuem padrões de coloração e de uso dos estratos arbóreos bastante similares aos desses marsupiais (ver Nekaris; Campera; Watkins, et al., 2021; Nekaris; Weldon; Imron, et al., 2019).

Já os padrões de coloração ventral apresentam maior variação entre gêneros e são filogeneticamente mais dispersos que os padrões dorsais (**Tabela 4**). Sua maior variação intraespecífica, com estados de menor frequência ocorrendo junto a estados modais dentro de um único táxon, pode indicar uma maior quantidade de polimorfismos genéticos (Hoekstra, 2006) e menor pressão de seleção, visto também que o ventre é uma área do corpo relativamente menos exposta a pressões ambientais do que as demais (Caro, 2005). Voss e Jansa (2021) sugerem que os padrões de coloração ventral poderiam estar sujeitos à seleção direcional, tendo em vista o uso do padrão ventral para identificar espécies morfologicamente similares. Porém, as referências citadas pelos autores (Patton; Silva; Malcolm, 2000; Voss; Díaz-Nieto; Jansa, 2018) se referem a gêneros que naturalmente apresentam pouca variação nos padrões ventrais (como *Philander* e *Gracilinanus*) ou cujas espécies amostradas não representam toda a variação contida no gênero (como *Marmosa* e *Marmosops*). Dentre os gêneros multiestado para a coloração ventral, *Caluromys*, *Monodelphis*, *Thylamys* e *Marmosops* apresentam estados homogêneos predominantes, assim como os demais gêneros em Didelphidae, enquanto *Marmosa* se destaca por um número praticamente igual de espécies com ventres mais e menos homogêneos.

A listra mediana rostral ocorre em somente 33 espécies da família, quase 80% delas associadas a um padrão de locomoção escansorial. Essa correlação é apontada por maior probabilidade de evolução dependente entre as duas variáveis, como mostrado na **Tabela 3**. Também observamos que a simplificação do caractere quanto à presença ou ausência encobre a variabilidade da listra rostral quanto ao formato, tamanho e contraste com a pelagem do entorno. Esse nível de variação é plausível se observarmos as diferentes origens do caractere ao longo da diversificação dos

didelfídeos, sobretudo, em gêneros filogeneticamente mais distantes e morfologicamente distintos como *Caluromys*, *Didelphis* e *Thylamys*, por exemplo.

A máscara ocular também parece bem ajustada a um modelo de evolução dependente do tipo de locomoção (**Tabela 3**). Sua reconstrução vai contra nossa hipótese de surgimento posterior de padrões mais complexos, apontando a presença de máscara tanto no ancestral de Didelphidae quanto na maioria das espécies viventes da família. Nigenda-Morales e colaboradores (2018) e Cerezer e colaboradores (2020) sugerem que ambientes de maior umidade e cobertura florestal estão positivamente associados ao escurecimento de marcas faciais (como máscaras e listras) em didelfídeos. Endler (1993) categoriza o ambiente de acordo com sua composição espectral em diferentes estratos, a qual varia segundo a incidência de luz solar direta e a quantidade de luz refletida pela quantidade de vegetação presente. Seguindo seu raciocínio, espécies que habitam o dossel estão expostas a mais luz solar direta do que aquelas que se mantêm no chão, havendo um gradiente de luminosidade influenciado pela altitude (Endler, 1993; Walther, 2002). Visto o histórico de ocupação de ambientes de floresta densa ao longo de sua evolução, é provável que as máscaras oculares em Didelphidae, assim como as listras rostrais que surgem independentemente em diferentes táxons, tenham se fixado como uma forma de aumentar a crípse na região facial, similar às listras de *Monodelphis* (Leone; Loss; Rocha, et al., 2019; Pavan; Jansa; Voss, 2014), e particularmente em estratos com maior variação de incidência de luz. No entanto, a presença ou ausência de máscaras e listras rostrais, segundo nossos resultados, também pode ser influenciada pela estrutura filogenética (**Tabela 4**), visto seu maior agrupamento entre espécies próximas.

As máscaras oculares, no entanto, não são exclusivas dos didelfídeos, podendo servir em alguns primatas e carnívoros para evitar o ofuscamento em ambientes muito iluminados (Caro, 2013). Esse pode ser um efeito secundário das máscaras em didelfídeos esporadicamente ativos durante o dia, como *Mamasa isthmica*, *M. murina*, *Marmosops soini*, *M. parvidens*, ou mesmo *Glironia venusta* (Astúa, 2015). No entanto, não parece primariamente associado redução do ofuscamento na família, visto que todas as espécies com evidência de comportamentos diurnos (em *Monodelphis*) e que, portanto, mais se beneficiariam desse efeito, não possuem máscara circum-ocular. A máscara em *Philander quica* e *P. canus* provavelmente é um caractere vestigial, enquanto em *Glironia venusta* as

máscaras faciais escuras e alongadas, separadas por uma linha branca chamativa, podem ser um caso de coloração disruptiva ou aposemática, dada a ocorrência de comportamentos agressivos associados a uma movimentação ágil na espécie (Alexandre; De Thoisy, 2023).

Por fim, o padrão de coloração da cauda, assim como as máscaras oculares, não corrobora nossa hipótese, com o padrão de divisão dorsoventral da cor sendo o mais provável no ancestral comum dos didelfídeos e presente na maioria das espécies atuais. Esse padrão segue a tendência dos didelfídeos e da maioria dos mamíferos de um corpo de coloração bicolor, com escurecimento do dorso e ventres de menor pigmentação (Astúa, 2015; Caro, 2005; 2014; Caro; Mallarino, 2020; Voss; Jansa, 2021). A reconstrução dos estados da cauda com caracteres binários (**Figura 16**) evidencia que o padrão uniformemente colorido possui uma distribuição mais aleatória (em concordância com a medida de sinal filogenético, **Tabela 4**) e ocorre em apenas 24 táxons da família. O padrão caudal com divisão anteroposterior, que ocorre principalmente em Didelphini e Caluromyinae, inclui fenótipos de caudas com pontas brancas em diferentes comprimentos, variação bastante usada para diferenciação taxonômica de espécies de *Philander* (Voss; Díaz-Nieto; Jansa, 2018).

3.4.4 Hipóteses sobre a função adaptativa dos padrões de coloração

Neste trabalho, a reconstrução dos estados da coloração da pelagem na filogenia de Didelphidae aponta para ancestrais com padrões de coloração uniformemente coloridos. Estudos com roedores sugerem que esse tipo de crípse é vantajoso para evitar a detecção por predadores aéreos (Belk; Smith, 1996; Kaufman, 1974; Vignieri; Larson; Hoekstra, 2010), o que é particularmente útil para espécies de menor tamanho corporal. O mesmo já foi reportado para didelfídeos do gênero *Monodelphis*, no entanto, referente aos fenótipos com listras, mais crípticos em ambientes de floresta densa se comparados com espécimes de dorso uniforme (Leone, Loss, Rocha, et al., 2019). Esses exemplos demonstram que padrões de coloração mais simples e mais complexos podem exercer funções adaptativas semelhantes em diferentes ambientes. Ainda, uma função adicional do escurecimento dorsal nos didelfídeos pode ter ligação com seu baixo metabolismo e capacidade termogênica. Estes fatores contribuem como possíveis limitações da expansão territorial e da diversificação dos marsupiais em períodos glaciais sendo que, de modo coordenado, a diversidade desse grupo na América do Sul atingiu picos nos momentos de maior temperatura

global (Goin, 2023). Nesse contexto, o escurecimento dorsal predominante em Didelphidae pode ter atuado como mecanismo termorregulatório, aumentando o ganho de temperatura corporal (ver Walsberg, 1991) e sendo crítico em períodos de menor temperatura global.

Quanto a outras marcas dorsais, o padrão dos gêneros *Thylamys* e *Lestodelphys* é similar a fenótipos associados à camuflagem por contrassombreamento (Rowland, 2009). Embora essa estratégia ofereça maior vantagem a animais pequenos, como as espécies desses gêneros (Astúa, 2015; Carmignotto; Monfort, 2006), sua maior eficácia depende de ambientes bem iluminados (Rowland; Cuthill; Harvey, et al., 2008; Rowland; Speed; Ruxton, et al., 2007). Tendo em vista o hábito predominantemente noturno desses didelfídeos, o contrassombreamento pode se aplicar a noites de lua cheia, quando ocorre também uma mudança nas dinâmicas de forrageamento a fim de evitar predadores (Hoffman; Holker; Eccard, 2022; Taylor; Swan; Sitters, et al., 2023). Essa estratégia parece menos provável, no entanto, nas demais espécies que apresentam esse estado de coloração dorsal, como no gênero *Metachirus* e em *Philander andersoni*, com maior tamanho corporal, e no gênero *Monodelphis* em que a diferença de coloração entre o centro e as laterais do dorso é bastante evidente e não gradativa, sendo mais provável sua aplicação como estratégia de sinalização ou coloração disruptiva (Caro, 2005; Howell; Sheard; Koneru, et al., 2021). O mesmo é possível para os machos adultos de *M. scalops* e *M. emiliae*, ambas espécies diurnas, com cabeça e garupa destacadas por uma coloração mais brilhante (Pavan; Jansa; Voss, 2014; Pavan; Voss, 2016).

Dentre os táxons de maior tamanho corporal, *Chironectes minimus* apresenta um padrão dorsal autapomórfico combinado com diferenças morfológicas marcantes associadas ao seu hábito semi-aquático (Astúa, 2015; Voss; Jansa, 2009). Seu dorso com barras transversais escuras, embora bastante destacadas das incursões laterais acinzentadas, pode atuar como um tipo de coloração disruptiva nos momentos em que os indivíduos se locomovem pela água e pelo solo (Caro, 2005; Voss; Jansa, 2021). Outra possibilidade, mas carente de estudos experimentais, é que este padrão pode ser críptico nos corpos d'água utilizados pela espécie, se misturando aos padrões e sombras formados por pedras e outros elementos abaixo da linha d'água.

Em *Metachirus* e *Philander*, as manchas supraoculares são fortemente agrupadas na filogenia (**Tabela 4**) e não ocorrem em nenhum outro gênero de

Didelphidae. Evoluindo de modo independente quanto aos caracteres ecológicos testados (**Tabela 3**), outros mecanismos devem ter atuado no surgimento e manutenção desse padrão, como a pressão de predação. Voss e Jansa (2021) comentam que um comportamento comum em serpentes arborícolas constritoras que predam didelfídeos terrestres, como *Metachirus*, é o de se enrolarem em troncos próximos ao solo com a cabeça posicionada para baixo, aumentando as chances de emboscar a presa. No entanto, o predador pode ser intimidado a não atacar ou a postergar o ataque se tiver sido detectado pela presa potencial, dado o risco de ataques mal sucedidos (Stevens, 2007). Nesse sentido, as manchas supraoculares deslocadas para o topo da cabeça em *Metachirus*, um gênero estritamente terrestre, e *Philander*, que usa estratos arbóreos baixos e o solo (Voss; Jansa, 2021), poderiam servir como mecanismo mimético (Ruxton, 2009), se assemelhando a olhos quando vistas sob pouca luz, como nos ambientes mais sombreados e de vegetação predominantemente densa em que esses gêneros ocorrem (Miranda; Nunes; Arielli, et al., 2023; Voss; Díaz-Nieto; Jansa, 2018). Além disso, esse efeito pode ser potencializado pela ausência de máscaras oculares conspícuas, que costumam destacar a área ocular em outros táxons (como em *Didelphis*, gênero-irmão de *Philander*). Assim, ambos os padrões (de presença de mancha supraocular e ausência de máscara circum-ocular) podem conferir a vantagem de retardo do ataque do predador, dando a falsa impressão de que este foi percebido e aumentando as chances de percepção real de sua presença pelo didelfídeo, que poderia fugir antes de ser emboscado. Já a ausência de manchas em gêneros filogeneticamente próximos, como *Didelphis*, cujas espécies também utilizam bastante o solo e são atacadas por serpentes constritoras (Voss; Jansa, 2021), poderia ser explicada pelo maior tamanho corporal e habilidade de escalada dessas espécies, tornando-as presas mais desafiadoras, embora faltem abordagens experimentais que comprovem esse tipo de hipótese. Seguindo o raciocínio de Allen (1887) e a esquematização da musculatura da face em *Didelphis* no trabalho de Minkoff e colaboradores (1979), observamos que as manchas supraoculares parecem coincidir, em sua borda mais larga, com a região de sobreposição dos músculos *supraciliaris* e *frontalis pars palpebralis*. Juann Abreu (comunicação pessoal) comenta que a posição e o sentido das fibras nesses dois músculos indicam um movimento no sentido ascendente-descendente, provavelmente ligado às pálpebras. A observação em vídeo de espécimes de *Philander* e *Metachirus* em ambiente natural, atentando à

movimentação e ao piscar dos olhos, mostram uma deformação que parece insuficiente para gerar qualquer sinal claro de sinalização através dessas manchas.

Nas caudas, as pontas brancas presentes em alguns didelfídeos podem estar relacionadas com um mecanismo descrito por Poulton (1890) como “deflexão do predador”, em que um padrão de coloração chama atenção para partes extremas e menos vitais do corpo, facilitando a fuga caso o animal seja agarrado. Um exemplo prático vem de indivíduos de *Didelphis albiventris* recolhidos em centros de triagem de fauna silvestre após serem atacados por cães domésticos. Em alguns desses casos, a parte branca da cauda havia sido arrancada e os indivíduos geralmente não apresentavam maiores injúrias, escapando do ataque com vida (observação pessoal). A depender do comportamento de movimentação da cauda, também é possível que essas marcas sejam utilizadas para sinalização.

3.4.5 Lacunas de conhecimento e estudos futuros

Em nosso levantamento de dados, observamos escassez de detalhamento morfológico e/ou ecológico para algumas espécies. É uma prática pouco recorrente, por exemplo, o depósito de fotografias dos espécimes vivos (pré-coleta) junto às informações associadas aos materiais-testemunho mantidos em museus e coleções científicas. Esses registros podem ser decisivos para a compreensão de como a coloração pode mudar sob diferentes condições, a exemplo das diferenças apontadas por Cavalcanti e Astúa (2023) na coloração do dorso entre espécimes vivos e taxidermizados de *Thylamys karimii* e do tom de cor chamativo nos ventres de *Monodelphis emiliae* que desaparece após a morte dos indivíduos (Pavan; Voss, 2016). Quanto aos padrões de cores, principalmente quando visitas a museus não são viáveis, registros fotográficos de diferentes planos corporais de espécimes (coletados ou não) são uma informação valiosa que evita vieses de interpretação sobre a distribuição das cores na pelagem.

Análises histoquímicas, genéticas e comportamentais sobre os sistemas visuais em didelfídeos ainda são escassas e demonstradas para somente poucas espécies (Gutierrez; Pegoraro; Magalhães-Castro, et al., 2011). A coloração nos primatas é um exemplo de diversidade e complexidade entre os mamíferos, associada ao hábito diurno e à visão de cores presentes na maioria das espécies (Caro, 2013). No entanto, as únicas espécies de didelfídeos com sistemas visuais relativamente

bem estudados ou testados experimentalmente são noturnas, como as de *Didelphis* (Gutierrez; Pegoraro; Magalhães-Castro, et al., 2011; Hunt; Chan; Carvalho, et al., 2009; Jacobs; Williams, 2010), *Thylamys elegans* (Palacios; Bozinovic; Vielma, et al., 2010) e *Monodelphis domestica* (Hunt; Chan; Carvalho, et al., 2009), evidenciando a necessidade de análises mais abrangentes que considerem particularidades ecológicas de cada táxon. Isso se aplica, sobretudo, às espécies diurnas de *Monodelphis* que, caso apresentem fenótipos tricromatas, poderiam ajudar na compreensão do uso e significado adaptativo de padrões de coloração mais complexos – se para comunicação intraespecífica ou, como já demonstrado (Leone; Loss; Rocha, et al., 2019), para camuflagem.

Estudos comportamentais comparativos também são necessários para avaliar a função adaptativa sugerida para as manchas supraoculares em *Philander* e *Metachirus*, além da análise da velocidade de resposta entre estes e outros gêneros (como *Didelphis*) na presença de um possível predador, visto que o tamanho corporal e o uso de diferentes estratos podem favorecer fugas bem sucedidas. Estudos anatômicos associados aos padrões de coloração facial também são desejáveis à obtenção de ilustrações da sobreposição entre marcos musculares e de coloração nesses dois gêneros, incluindo análises sobre o possível papel de uso dessas marcas na comunicação ou sinalização, intra ou interespecífica.

Novas análises dos padrões aqui apresentados, utilizando diferentes métodos filogenéticos comparativos e interpretações dos caracteres, como caracteres contínuos ou índices que permitam uma inclusão mais representativa da diversidade morfológica e ecológica nas análises, são desejáveis. Estas poderiam evidenciar aspectos evolutivos e de correlação não observados devido a limitações impostas pelo uso de caracteres discretos (como a exigência de matrizes de dados binárias para algumas análises), que podem levar a falsos-negativos – visto a diferença entre os testes de correlação feitos por nós e outros autores (e.g. Pavan; Jansa; Voss, 2014). A coevolução entre padrões de coloração de diferentes áreas do corpo (e.g. cabeça e corpo, dorso e ventre, topo da cabeça e região circum-ocular) também carece de investigações aprofundadas no grupo. As possíveis explicações evolutivas para a presença de alguns padrões de coloração em marsupiais didelfídeos devem ser testadas experimentalmente (como feito por Leone et al., 2019) ou através de modelos estatísticos, cujo desenvolvimento e aplicação são facilitados por programas de análise como o R. Por fim, o interesse pela evolução e expressão fenotípica da

coloração e de seus padrões em mamíferos tem sido crescente nos últimos anos e deve continuar avançando com o desenvolvimento de novas técnicas e estudos comparativos filogenéticos.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os padrões de coloração em Didelphidae, de modo similar aos demais mamíferos, são majoritariamente uniformes em diferentes regiões do corpo. Padrões mais complexos de coloração surgiram várias vezes e de modo independente em diferentes táxons da família, havendo também casos de convergência fenotípica, sendo exceções os padrões de coloração da máscara ocular e da cauda, que ocorrem em seus estados mais complexos no ancestral comum de Didelphidae. Nossos achados para os padrões de coloração dorsal e do tipo de habitat apresentam pequenas diferenças, mas são no geral similares aos de Pavan et al. (2014) para o gênero *Monodelphis*. Em ambos os casos, é possível traçar relações entre o uso ancestral de ambientes de floresta densa e os padrões de coloração e ecológicos observados nas espécies atuais. Diferentes funções adaptativas relacionadas à crípse, comunicação e fisiologia podem ser inferidas a partir da observação dos padrões de cores em Didelphidae, em comparação a grupos de mamíferos com padrões de cores mais estudados. A crípse por correspondência de fundo parece a explicação mais adequada à prevalência de padrões uniformes, e um aumento da aparência críptica da face em ambientes fechados (através de marcas evidentes, como as máscaras oculares e listras rostrais) parece relacionada ao uso de estratos arbóreos. Tivemos algumas limitações quanto ao uso dos métodos de reconstrução e modelagem da evolução dos padrões, mas estas podem ser trabalhadas com outros métodos filogenéticos comparativos que utilizem caracteres contendo maior variação (e.g. caracteres contínuos). Ainda não conhecemos em detalhes os sistemas visuais da maioria dos táxons de Didelphidae, e em especial das espécies diurnas do gênero *Monodelphis*. Estudos com novos métodos comparativos, de quantificação e de análise da coloração e dos sistemas evolutivamente relacionados a ela em marsupiais didelfídeos podem ajudar a responder perguntas sobre a evolução e adaptabilidade de fenótipos de coloração em mamíferos.

REFERÊNCIAS

- ABREU, E.; CASALI, D.; GARBINO, G.; LIBARDI, G.; LORETTO, D.; LOSS, A.; MARMONTEL, M.; NASCIMENTO, M.; OLIVEIRA, M.; PAVAN, S.; TIRELLI, F. **Lista de Mamíferos do Brasil**. Comitê de Taxonomia da Sociedade Brasileira de Mastozoologia (CT-SBMz), Versão 2021-1 (Abril), 2021. 10/10/2021. www.sbmz.org/mamiferos-do-brasil/.
- ABREU, M.; MACHADO, R.; BARBIERI, F.; FREITAS, N.; OLIVEIRA, L. Anomalous colour in Neotropical mammals: a review with new records for *Didelphis* sp. (Didelphidae, Didelphimorphia) and *Arctocephalus australis* (Otariidae, Carnivora). **Brazilian Journal of Biology**, v. 73, n. 1, p. 185, 2013.
- ADAMS, D. **The Hitchhiker's Guide to the Galaxy**. 1. ed. Reino Unido: Editora Pan Books, 1979.
- AHNELT, P.; KOLB, H. The mammalian photoreceptor mosaic-adaptive design. **Progress in Retinal and Eye Research**, v. 19, n. 6, p. 711-777, 2000.
- AHNELT, P. K.; RÖHLICH, P.; HOKOÇ, J. N. **Four cone subtypes in a primitive mammal, the South American opossum - immunocytochemical characterization**. Colour Vision Deficiencies XIII, Chapter 11, p. 47, 1997.
- ALEXANDRE, P.; DE THOISY, B. *Glironia venusta* (Thomas, 1912) (Didelphidae) reaches the Atlantic! New records in French Guiana, with notes on behaviour. **Check List**, v. 19, n. 5, p. 753-756, 2023.
- ALLEN, H. On the Coloration of Mammals. **Science**, v. 9, n. 206, p. 36, 1887.
- ALLEN, J. A. Descriptions of new american marsupials. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 13, n. 16, p. 191-199, 1900.
- ALLEN, J. A. Descriptions of two new opossums of the genus *Metachirus*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 14, n. 15, p. 213-218, 1901.
- ALLEN, S.; STEPHENSON, M.; RISEBROUGH, R.; FANCHER, L.; SHILLER, A.; SMITH, D. Red-Pelaged Harbor Seals of the San Francisco Bay Region. **Journal of Mammalogy**, v. 74, n. 3, p. 588-593, 1993.
- ALLEN, W.; BADDELEY, R. J.; CUTHILL, I. C.; SCOTT-SAMUEL, N. A Quantitative Test of the Predicted Relationship between Countershading and Lighting Environment. **The American Naturalist**, v. 180, n. 6, p. 762-776, 2012.
- ALLEN, W. L.; CUTHILL, I. C.; SCOTT-SAMUEL, N. E.; BADDELEY, R. Why the leopard got its spots: relating pattern development to ecology in felids. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 278, n. 1710, p. 2010.
- AMADOR, L. I.; GIANNINI, N. P. Phylogeny and evolution of body mass in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphimorphia: Didelphidae). **Organisms Diversity & Evolution**, v. 16, n. 3, p. 641-657, 2016.
- ANALYTIK. **Light Visible Spectrum Wavelength**. Online: Analytik, 2024.
- ANDERSSON, M. *Lemmus lemmus*: A Possible Case of Aposematic Coloration and Behavior. **Journal of Mammalogy**, v. 57, n. 3, p. 461-469, 1976.
- ARCANGELI, J.; LIGHT, J. E.; CERVANTES, F. A. Molecular and morphological evidence of the diversification in the gray mouse opossum, *Tlacuatzin canescens* (Didelphimorphia), with description of a new species. **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 1, p. 138-158, 2018.
- ARRESE, C. A.; BEAZLEY, L.; NEUMEYER, C. Behavioural evidence of marsupial trichromacy. **Current Biology**, v. 16, n. 6, p. 193-194, 2006.

- ARRESE, C. A.; HART, N. S.; THOMAS, N.; BEAZLEY, L. D.; SHAND, J. Trichromacy in Australian marsupials. **Current Biology**, v. 12, n. 8, p. 657-660, 2002.
- ARRESE, C. A.; ODDY, A.; HART, N.; RUNHAM, P. Cone topography and spectral sensitivity in two potentially trichromatic marsupials, the quokka (*Setonix brachyurus*) and quenda (*Isodon obesulus*). **Proceedings of the Royal Society B**, v. 272, n. 1565, p. 791-796, 2005.
- ASTÚA, D. Evolution of scapula size and shape in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). **Evolution**, v. 63, n. 9, p. 2438-2456, 2009.
- ASTÚA, D. Order Didelphimorphia. In: WILSON, D. E. e MITTERMEIER, R. A. **Handbook of the Mammals of the World Volume 5: Monotremes and Marsupials**: LYNX EDICIONS, 2015. 1. ed., p. 69-186.
- ASTÚA, D.; CHEREM, J. J.; TETA, P. Taxonomic Checklist of Living American Marsupials. In: CÁCERES, N. C. e DICKMAN, C. R. **American and Australasian Marsupials**: Springer, 2023. 1. ed., p. 115-162.
- ASTÚA, D.; GUILHON, G. Morphology, Form, and Function in Didelphid Marsupials. In: CÁCERES, N. C. e DICKMAN, C. R. **American and Australasian Marsupials: An Evolutionary, Biogeographical, and Ecological Approach**: Springer, 2023. 1. ed., p. 483-514.
- AXIMOFF, I.; NETO, P.; HOFMANN, G.; DE PAULA, W. Sticking out in a herd? Records of anomalous pigmentation in a social herd-forming ungulate (*Tayassu pecari*). **North-Western Journal of Zoology**, v. 17, n. 2, p. 288-293, 2021.
- AZEVEDO, N. A. D.; OLIVEIRA, M. L. D.; DUARTE, J. M. B. **Guia Ilustrado dos Cervídeos Brasileiros**. 1. ed. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Mastozoologia, 2021.
- BADOSA, E.; GRAU, E.; APARICIO, F.; LAYNA, J.; CEDENILLA, M. Individual variation and sexual dimorphism of coloration in Mediterranean monk seal pups (*Monachus monachus*). **Marine Mammal Science**, v. 14, n. 2, p. 390-393, 1998.
- BARRETO, H.; MENESES, Y.; GALINA, A.; FERRARI, S.; BELTRÃO-MENDES, R. Leucism in rodents: the first record for the mocó (*Kerodon rupestris* Wied-Neuwied, 1820), a rodent endemic to Brazil. **Notas sobre Mamíferos Sudamericanos**, v. 5, n. 1, p. 1-12, 2023.
- BATEMAN, G. Abnormal Coloration in The Pocket Mouse, *Perognathus baileyi* **Journal of Mammalogy**, v. 48, n. 3, p. 493, 1967.
- BEAULIEU, J.; O'MEARA, B.; OLIVER, J.; BOYKO, J. **corHMM: Hidden Markov Models of Character Evolution**. CRAN package repository, 2022.
- BEAULIEU, J. M.; O'MEARA, B. C.; DONOGHUE, M. J. Identifying hidden rate changes in the evolution of a binary morphological character: the evolution of plant habit in campanulid angiosperms. **Systematic Biology**, v. 62, n. 5, p. 725-737, 2013.
- BEDDARD, F. Observations upon the carpal vibrissae in mammals. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 72, n. 1, p. 127-136, 1902.
- BEHR, B.; FERRARI, F.; CARTURANI, D.; CORTUAH, J. **Nada vale o preço: A vida é boa com você**: Universal Music, 2022.
- BELK, M.; SMITH, M. Pelage Coloration in Oldfield Mice (*Peromyscus polionotus*): Antipredator Adaptation? **Journal of Mammalogy**, v. 77, n. p. 882-890, 1996.
- BEZERRA, A. C.; GEISE, L. O estado da arte de *Marmosops incanus* (Lund, 1840) (Didelphimorphia, Didelphidae): uma síntese. **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, v. 73, n. x, p. 65-86, 2015.
- BEZERRA, A. M. R.; CARAMASCHI, F. P.; BONVICINO, C. R.; CASTIGLIA, R. Integrative taxonomy of the Amazonian red-sided opossum *Monodelphis glirina* (J.A.

- Wagner, 1842) (Didelphimorphia: Didelphidae). **Zootaxa**, v. 4508, n. 1, p. 28-46, 2018.
- BORATYŃSKI, Z.; BRITO, J.; CAMPOS, J.; KARALA, M.; MAPPES, T. Large Spatial Scale of the Phenotype-Environment Color Matching in Two Cryptic Species of African Desert Jerboas (Dipodidae: *Jaculus*). **Plos One**, v. 9, n. 4, p. e94342, 2014.
- BORATYNSKI, Z.; BRITO, J. C.; CAMPOS, J. C.; CUNHA, J. L.; GRANJON, L.; MAPPES, T.; NDIAYE, A.; RZEBIK-KOWALSKA, B.; SEREN, N. Repeated evolution of camouflage in speciose desert rodents. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 3522, 2017.
- BRUSTENGA, L. First record for a partial Isabelline colouration in a European mole, *Talpa europaea*, from Central Italy. **Mammalia**, v. 86, n. 3, p. 243-246, 2021.
- BURGIN, C. J.; COLELLA, J. P.; KAHN, P. L.; UPHAM, N. S. How many species of mammals are there? **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 1, p. 1-14, 2018.
- BURGIN, C. J.; WILSON, D. E.; MITTERMEIER, R. A.; RYLANDS, A. B.; LACHER, T. E.; SECHREST, W. **Illustrated Checklist of the Mammals of the World**. 1. ed. Barcelona, Spain: Lynx Edicions, 2020.
- CÁCERES, N. C.; CARMIGNOTTO, A. P. *Caluromys lanatus*. **Mammalian Species**, v. 803, n. p. 1-6, 2006.
- CÁCERES, N. C.; DELCIELLOS, A. C.; PREVEDELLO, J. A.; BRUM, M. N.; ALBANESE, M. S. Movement, Habitat Selection, and Home Range of American Marsupials. In: CÁCERES, N. C. e DICKMAN, C. R. **American and Australasian Marsupials: an evolutionary, biogeographical, and ecological approach**: Springer, 2023. 1. ed., p. 1005-1032.
- CÁCERES, N. C.; DICKMAN, C. **American and Australasian Marsupials: an evolutionary, biogeographical and ecological approach**. ed. Switzerland, AG: Springer, 2023.
- CAMARGO, C. R.; COLARES, E.; CASTRUCCI, A. M. L. Seasonal pelage color change: news based on a South American Rodent. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 78, n. 1, p. 77-86, 2006.
- CAMARGO, I.; RIOS, E.; CORNEJO-LATORRE, C.; ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. First Record of Leucism in the Genus *Peromyscus* (Mammalia: Rodentia). **Western North American Naturalist**, v. 74, n. 3, p. 366-368, 2014.
- CANADY, A. First record of a flavistic black-striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in Slovakia **Turkish Journal of Zoology**, v. 40, n. 637-640, p. 2016.
- CARMIGNOTTO, A. P.; ASTÚA, D. Marsupials from the South American “Dry Diagonal”: Diversity, Endemism, and Biogeographic History. In: CÁCERES, N. C. e DICKMAN, C. **American and Australasian Marsupials: an evolutionary, biogeographical and ecological approach**: Springer, 2023. 1. ed., p. 693-721.
- CARMIGNOTTO, A. P.; MONFORT, T. Taxonomy and distribution of the Brazilian species of *Thylamys* (Didelphimorphia: Didelphidae). **Mammalia**, v. 70, n. 1-2, p. 2006.
- CARO, T. The adaptative significance of coloration in mammals. **BioScience**, v. 55, n. 2, p. 125-136, 2005.
- CARO, T. Antipredation deception in terrestrial vertebrates. **Current Zoology**, v. 60, n. 1, p. 16-25, 2014.
- CARO, T. The colours of extant mammals. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, v. 24, n. 6-7, p. 542-552, 2013.
- CARO, T. Contrasting coloration in terrestrial mammals. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 364, n. 1516, p. 537-548, 2009.

- CARO, T. Wallace on coloration: contemporary perspective and unresolved insights. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 32, n. 1, p. 23-30, 2017.
- CARO, T.; ARGUETA, Y.; BRIOLAT, E. S.; BRUGGINK, J.; KASPROWSKY, M.; LAKE, J.; MITCHELL, M. J.; RICHARDSON, S.; HOW, M. Benefits of zebra stripes: Behaviour of tabanid flies around zebras and horses. **Plos One**, v. 14, n. 2, p. e0210831, 2019.
- CARO, T.; KONERU, M. Towards an ecology of protective coloration. **Biological Reviews**, v. 96, n. 2, p. 611-641, 2021.
- CARO, T.; MALLARINO, R. Coloration in Mammals. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 35, n. 4, p. 357-366, 2020.
- CARO, T.; MELVILLE, C. Investigating colouration in large and rare mammals: The case of the giant anteater. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 24, n. 1, p. 104-115, 2012.
- CARO, T.; NEWELL, C.; STANKOWICH, T. Ecocorrelates of pelage coloration in pigs and peccaries. **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 5, p. 1093-1100, 2018.
- CARO, T.; STANKOWICH, T. The function of contrasting pelage markings in artiodactyls. **Behavioral Biology**, v. 21, n. p. 78-84, 2010.
- CARO, T.; STANKOWICH, T.; KIFFNER, C.; HUNTER, J. Are spotted skunks conspicuous or cryptic? **Ethology Ecology & Evolution**, v. 25, n. 2, p. 144-160, 2012.
- CARO, T.; STANKOWICH, T.; MESNICK, S. L.; COSTA, D. P.; BEEMAN, K. Pelage coloration in pinnipeds: functional considerations. **Behavioral Biology**, v. 23, n. 4, p. 765-774, 2012.
- CARO, T.; WALKER, H.; SANTANA, S. E.; STANKOWICH, T. The evolution of anterior coloration in carnivorans. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 71, n. 177, p. 2017.
- CARRAWAY, L.; VERTS, B. Geographic variation in pelage color of piñon mice (*Peromyscus truei*) in the northern Great Basin and environs. **Western North American Naturalist**, v. 62, n. 4, p. 458-465, 2002.
- CARVALHO, L.; PESSOA, D.; MOUNTFORD, J.; DAVIES, W.; HUNT, D. The Genetic and Evolutionary Drives behind Primate Color Vision. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 34, p. 2017.
- CASTLE, W.; ALLEN, G. The heredity of albinism. **Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences**, v. 38, n. 21, p. 603-622, 1903.
- CASTRO-ARELLANO, I.; ZARZA, H.; MEDELLÍN, R. A. *Philander opossum*. **Mammalian Species**, v. 638, n. 638, p. 1-8, 2000.
- CAVALCANTI, M.; ASTÚA, D. Coat color in *Thylamys karimii* (Petter, 1968) (Didelphimorphia, Didelphidae) in northeastern Brazil: intraspecific variation and geographic distribution. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. xx, n. xx, p. 1-16, 2023.
- CEREZER, F. O.; CAMPOS, A. B.; DAMBROS, C. S.; MAESTRI, R.; BUBADUÉ, J. M.; CÁCERES, N. C. Rodents show darker and redder coloration in warm and rainy environments. **Global Ecology and Biogeography**, v. xx, n. (Early View), p. 2024.
- CEREZER, F. O.; RIBEIRO, J. R. I.; GRAIPEL, M.; CACERES, N. C. The dark side of coloration: Ecogeographical evidence supports Gloger's rule in American marsupials. **Evolution**, v. 74, n. 9, p. 2046-2058, 2020.
- CHEN, B.; JEFFERSON, T.; WANG, L.; GAO, H.; ZHANG, H.; ZHOU, Y.; XU, X.; YANG, G. Geographic variation in pigmentation patterns of Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in Chinese waters. **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 4, p. 915-922, 2018.

- CHEN, S.; LIU, Y.; SUN, Z.; TU, F.; FU, C.; WANG, Q.; LIU, S. Morphometric and pelage color variation of two sibling species of shrew (Mammalia: Soricomorpha). **Acta Theriologica**, v. 59, n. xx, p. 407-413, 2014.
- CIFUENTES-RINCÓN, A.; MORALES-DONOSO, J.; SANDOVAL, E.; TOMAZELLA, I.; MANTELLATTO, A.; DE THOISY, B.; DUARTE, J. Designation of a neotype for *Mazama americana* (Artiodactyla, Cervidae) reveals a cryptic new complex of brocket deer species. **Zookeys**, v. 958, n. xx, p. 143-164, 2020.
- COSTA, L. P.; LEITE, Y. L. R.; PATTON, J. L. Phylogeography and systematic notes on two species of gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* (Marsupialia: Didelphidae) from Brazil. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 116, n. 2, p. 275-292, 2003.
- COTTS, L.; PRESTES, S.; PIRES, J.; MATHIAS, M. The first record of partial xanthochromism in big-eared opossum, *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). **Mammalia**, v. 87, n. 6, p. 583-586, 2023.
- COWING, J.; ARRESE, C. A.; DAVIES, W.; BEAZLEY, L. D.; HUNT, D. M. Cone visual pigments in two marsupial species: the fat-tailed dunnart (*Sminthopsis crassicaudata*) and the honey possum (*Tarsipes rostratus*). **Proceedings of the Royal Society B**, v. 257, n. 1642, p. 2008.
- COWING, J. A.; POOPALASUNDARAM, S.; WILKIE, S. E.; ROBINSON, P. R.; BOWMAKER, J. K.; HUNT, D. M. The molecular mechanism for the spectral shifts between vertebrate ultraviolet- and violet-sensitive cone visual pigments. **Biochemical Journal**, v. 367, n. 1, p. 129-135, 2002.
- CRESCITELLI, F. The natural history of visual pigments. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 74, n. 230-255, p. 1958.
- CSEKÉSZ, T.; RUSIN, M.; SRAMKÓ, G. An integrative systematic revision of the European southern birch mice (Rodentia: Sminthidae, *Sicista subtilis* group). **Mammal Review**, v. 46, n. 2, p. 114-130, 2016.
- CSORBA, G.; CHOU, C.-H.; RUEDI, M.; GÖRFÖL, T.; MOTOKAWA, M.; AL., E. The reds and the yellows: a review of Asian *Chrysopteron* Jentink, 1910 (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*). **Journal of Mammalogy**, v. 95, n. 4, p. 663-678, 2014.
- CUÉNOT, L. L'hérédité de la pigmentation chez les souris. **Archives de zoologie expérimentale et générale**, v. n. 2, p. 45-56, 1904.
- CUXIM-KOYOC, A.; ESCALANTE-AVILÉS, I.; ARAGÓN-PECH, R.; PINTO-ESCALANTE, D.; REYES-NOVELO, E.; RUIZ-PIÑA, H. Albinism in *Didelphis virginiana* (Kerr, 1792): the first reported case in Mexico. **Mammalia**, v. 84, n. 2, p. 144-149, 2019.
- DA SILVA, V.; CÂNDIDO, J.; CAMPANHA, J.; OLIVEIRA, D.; AL., E. A stranger in the family? On the social behavior of a leucistic collared peccary (*Pecari tajacu*) with pigmented conspecifics. **Tropical Ecology**, v. 60, n. xx, p. 303-305, 2019.
- DADALTO, L. F. A.; CALDARA JR., V. Variação morfológica em *Marmosa murina* (Mammalia: Didelphidae) no Espírito Santo e Sul da Bahia, Brasil. **Natureza on line**, v. 11, n. 1, p. 35-46, 2013.
- DE LA PEÑA, E.; PÉREZ-GONZÁLEZ, J.; MARTÍN, J.; VEDEL, G.; CARRANZA, J. The dark-ventral-patch of male red deer, a sexual signal that conveys the degree of involvement in rutting behavior. **BMC Zoology**, v. 6, n. 18, p. 2021.
- DE LANUZA, G.; FONT, E.; MONTERDE, J. Using visual modelling to study the evolution of lizard coloration: sexual selection drives the evolution of sexual dichromatism in lacertids. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 26, n. 8, p. 1826-1835, 2013.

- DEEB, S. S.; WAKEFIELD, M. J.; TADA, T.; MAROTTE, L.; YOKOYAMA, S.; GRAVES, J. A. The cone visual pigments of an Australian marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*): sequence, spectral tuning, and evolution. **Molecular Biology and Evolution**, v. 10, n. 1642, p. e1649, 2003.
- DELHEY, K. A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence. **Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society**, v. 94, n. 4, p. 1294-1316, 2019.
- DÍAZ-N., J. F.; GÓMEZ-LAVERDE, M.; SÁNCHEZ-GIRALDO, C. Rediscovery and redescription of *Marmosops handleyi* (Pine, 1981) (Didelphimorphia: Didelphidae), the least known Andean slender mouse opossum **Mastozoologia Neotropical**, v. 18, n. 1, p. 45-61, 2011.
- DÍAZ-NIETO, J.; JANSÁ, S.; R.S. VOSS, R. DNA sequencing reveals unexpected Recent diversity and an ancient dichotomy in the American marsupial genus *Marmosops* (Didelphidae: Thylamyini). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 176, n. p. 914–940, 2016.
- DÍAZ-NIETO, J.; JANSÁ, S.; VOSS, R. Phylogenetic relationships of *Chacodelphys* (Marsupialia: Didelphidae) based on “ancient” DNA sequences. **Journal of Mammalogy**, v. 97, n. 2, p. 394-404, 2016.
- DÍAZ-NIETO, J. F.; VOSS, R. S. A Revision of the Didelphid Marsupial Genus *Marmosops*, Part 1. Species of the Subgenus *Sciophanes*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 402, n. 402, p. 1-70, 2016.
- DICE, L. R. Effectiveness of selection by owls of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). **Contributions from the Laboratory of Vertebrate Zoology University of Michigan**, v. 34, n. p. 1-20, 1947.
- DOMINY, N. J.; SVENNING, J. C.; LI, W. H. Historical contingency in the evolution of primate color vision. **Journal of Human Evolution**, v. 44, n. 1, p. 25-45, 2003.
- DRAČKOVÁ, T.; SMOLINSKÝ, R.; HIADLOVSKÁ, Z.; DOLINAY, M.; MARTÍNKOVÁ, N. Quantifying colour difference in animals with variable patterning. **Journal of Vertebrate Biology**, v. 69, n. 4, p. 20029.20021-20029, 2020.
- DU TOIT, K.; MOLE, M.; WEGE, M.; REISINGER, R.; OOSTHUIZEN, C.; SHIHLOMULE, Y.; JORDAAN, R.; VAN TONDER, A.; DE BRUYN, P. Anomalous lanugo coat colourations in sub-Antarctic fur seal (*Arctocephalus tropicalis*) pups born on Marion Island. **Polar Biology**, v. 42, n. xx, p. 1053-1057, 2019.
- DUBUC, C.; ALLEN, W. L.; MAESTRIPIERI, D.; HIGHAM, J. Is male rhesus macaque red color ornamentation attractive to females? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 68, n. 7, p. 1215-1224, 2014.
- DUCHÊNE, D.; BRAGG, J.; DUCHÊNE, S.; NEAVES, L.; POTTER, S.; MORITZ, C.; JOHNSON, R.; HO, S.; ELDRIDGE, M. Analysis of phylogenomic tree space resolves relationships among marsupial families. **Systematic Biology**, v. 67, n. xx, p. 400-412, 2018.
- DUDA, R.; COSTA, L. P. Morphological, morphometric and genetic variation among cryptic and sympatric species of southeastern South American three-striped opossums (*Monodelphis*: Mammalia: Didelphidae). **Zootaxa**, v. 3936, n. 4, p. 485-506, 2015.
- EINSTEIN, A. Educação em vista de um pensamento livre. In: SENNA, J. **Como vejo o mundo**: Editora Nova Fronteira, 1981. 1. ed., p. 26-27.
- EL-FARHATI, H.; NOUIRA, S. First records of albinism and leucism in *Ctenodactylus gundi* (Rodentia: Ctenodactylidae). **Mammalia**, v. 87, n. 1, p. 61-65, 2023.
- ENDLER, J. The Color of Light in Forests and Its Implications. **Ecological Monographs**, v. 63, n. 1, p. 1-27, 1993.

- ENDLER, J.; MAPPES, J. The current and future state of animal coloration research. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 372, n. 1724, p. 2017.
- FARIA, M. B.; LANES, R. O.; BONVICINO, C. R. **Marsupiais do Brasil: guia de identificação com base em caracteres morfológicos externos e cranianos**. 1. ed. São Caetano do Sul: Sociedade Brasileira de Mastozoologia, 2019.
- FERNANDEZ, A.; MORRIS, M. Sexual selection and trichromatic color vision in primates: statistical support for the preexisting-bias hypothesis. **The American Naturalist**, v. 170, n. 1, p. 10-20, 2007.
- FERREIRA, C. D. E.; OLIVEIRA, A. C. M.; LIMA-SILVA, L. G.; ROSSI, R. V. Taxonomic review of the slender mouse opossums of the "Parvidens" group from Brazil (Didelphimorphia: Didelphidae: *Marmosops*), with description of a new species. **Zootaxa**, v. 4890, n. 2, p. zootaxa 4890 4892 4893, 2020.
- FREIRE-FILHO, R.; LOPES, A. M. C.; CÂMARA, T.; DAMASCENO, C.; CORDEIRO, J. L. P.; VILELA, J. F. First albino white-eared opossums in the Caatinga, Northeastern Brazil: records of albinism in *Didelphis albiventris* (Lund, 1840). **Mammalia**, v. 88, n. 2, p. 106-110, 2024.
- FRIEDMAN, H. Color vision in the Virginia opossum. **Nature**, v. 213, n. Feb 25, p. 835-836, 1967.
- FRITZ, S. A.; PURVIS, A. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. **Conservation Biology**, v. 24, n. 4, p. 1042-1051, 2010.
- FUNAKOSHI, K.; NAGASATO, A.; TAKENOUCHI, S.; KANNONJI, R.; KIKUSUI, M.; UCHIHARA, A.; TAMAI, K. Annual Molting Cycle and Photoperiods That Affect Seasonal Coat Color Changes in the Japanese Marten (*Martes melampus*). **Mammal Study**, v. 42, n. 4, p. 1-10, 2017.
- FUNASAKA, N.; HOSONO, M.; OHSUMI, S.; KIRIHARA, T.; KATO, H. Three Cases of Anomalously White Risso's Dolphins *Grampus griseus* in Japan. **Mammal Study**, v. 42, n. 3, p. 173-178, 2017.
- GALLUS, S.; JANKE, A.; KUMAR, V.; NILSSON, M. Disentangling the relationship of the Australian marsupial orders using retrotransposon and evolutionary network analyses. **Genome Biology and Evolution**, v. 7, n. 4, p. 985-992, 2015.
- GALVÁN, I.; GARRIDO-FERNÁNDEZ, J.; RÍOS, J.; PÉREZ-GÁLVEZ, A.; RODRÍGUEZ-HERRERA, B.; NEGRO, J. Tropical bat as mammalian model for skin carotenoid metabolism. **PNAS**, v. 113, n. 39, p. 10932-10937, 2016.
- GALVÁN, I.; JORGE, A.; SÁNCHEZ-MURILLO, F.; GUTIÉRREZ-ESPELETA, G. A recent shift in the pigmentation phenotype of a wild Neotropical primate. **Mammalian Biology**, v. 94, n. xx, p. 66-68, 2019.
- GALVÁN, I.; VARGAS-MENA, J. C.; RODRÍGUEZ-HERRERA, B. Tent-roosting may have driven the evolution of yellow skin coloration in Stenodermatinae bats. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 58, n. 1, p. 519-527, 2019.
- GARCÍA, F. J.; SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J.; SEMEDO, T. B. F. Descripción de una nueva especie de comadreja ratona del género *Marmosops* Matschie, 1916 (Didelphimorphia, Didelphidae). **Therya**, v. 5, n. 3, p. 701-723, 2014.
- GARDNER, A. L. **Mammals of South America, volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats**. 1. ed. Chicago: University of Chicago Press, 2008 ("2007").
- GARDNER, A. L. Order Didelphimorphia. In: WILSON, D. e REEDER, D. **Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference**: Johns Hopkins University Press, 2005. 3rd. ed., p. 3-18.

- GENELHÚ, S.; SIMÕES, M.; ASSIS, M.; RIBEIRO, M.; PROUS, X. First report of albinism in a lactating female of the chestnut long-tongued bat *Lionycteris spurrelli* Thomas, 1913 (Chiroptera, Phyllostomidae). **Mammalia**, v. 86, n. 3, p. 257-260, 2022.
- GIARLA, T. C.; VOSS, R. S.; JANSÁ, S. A. Species limits and phylogenetic relationships in the didelphid marsupial genus *Thylamys* based on mitochondrial DNA sequences and morphology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 346, n. 346, p. 67, 2010.
- GOIN, F. J. Cenozoic Metatherian Evolution in the Americas. In: CÁCERES, N. C. e DICKMAN, C. **American and Australasian Marsupials: an evolutionary, biogeographical and ecological approach**: Springer, 2023. 1. ed., p. 249-268.
- GÓMEZ-COREA, W.; HERNÁNDEZ, J.; ANTÚNEZ-FONSECA, C.; MEJÍA-QUINTANILLA, D.; VEGA, H. Leucism and updated geographic distribution of *Molossus nigricans* Miller, 1902 (Chiroptera: Molossidae) in Honduras. **Mammalia**, v. 85, n. 1, p. 64-70, 2020.
- GONÇALVES, G. L.; FREITAS, T. Intraspecific Variation and Genetic Differentiation of the Collared Tuco-tuco (*Ctenomys torquatus*) in Southern Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 90, n. 4, p. 2009.
- GONÇALVES, G. L.; PAIXÃO-CORTÊS, V.; FREITAS, T. Molecular evolution of the melanocortin 1-receptor pigmentation gene in rodents. **Genetics and Molecular Research**, v. 12, n. 3, p. 3230-3245, 2013.
- GORTA, S.; CLARIDGE, A.; HENDERSON, T.; ALTING, B. Apparent piebald variants in quolls (*Dasyurus*): examples of three recent cases in the spotted-tailed quoll *Dasyurus maculatus*. **Australian Mammalogy**, v. 43, n. 3, p. 2021.
- GRAHAM, A. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 3, p. 336-351, 2011.
- GREGORIN, R. Taxonomy and geographic variation of species of the genus *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) in Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 1, p. 64-144, 2006.
- GRUETER, C.; ZHU, P.; ALLEN, W.; HIGHAM, J.; REN, B.; LI, M. Sexually selected lip colour indicates male group-holding status in the mating season in a multi-level primate society. **Royal Society Open Science**, v. 2, n. 12, p. 2015.
- GUASTALLA, M.; DE AZEVEDO, F.; VOGLIOTTI, A.; LACERDA, W.; MAGINA, G.; AL., E. The mysterious white deer: anomalous coloring in different Neotropical deer. **Mammalian Biology**, v. 101, n. 5, p. 665-673, 2021.
- GUEVARA, L.; RAMIREZ-CHAVES, H.; CERVANTES, F. A. Leucism in Mexican small-eared shrew *Cryptotis mexicana* (Mammalia: Soricomorpha), endemic to Mexico. **Revista Mexicana de Biodiversidade (online)**, v. 82, n. 2, p. 731-733, 2011.
- GUEVARA, L.; SÁNCHEZ-CORDERO, V.; LEÓN-PANIAGUA, L.; WOODMAN, N. A new species of small-eared shrew (Mammalia, Eulipotyphla, *Cryptotis*) from the Lacandona rain forest, Mexico. **Journal of Mammalogy**, v. 95, n. 4, p. 739-753, 2014.
- GUILHON, G. N.; BRAGA, C.; DE OLIVEIRA, J. A. Pelage variation and reproduction in the gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia: Didelphidae). **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 4, p. 1364-1373, 2019.
- GUIMARÃES, R. R.; LOSS, A. C.; COSTA, L. P. New records of the rare little rufous mouse opossum, *Marmosa lepida* (Thomas, 1888) (Mammalia, Didelphidae) in southeastern Amazonia, Brazil. **Check List**, v. 14, n. 1, p. 113-119, 2018.

- GUTIERREZ, E. D. A.; PEGORARO, B. M.; MAGALHÃES-CASTRO, B.; PESSOA, V. F. Behavioural evidence of dichromacy in a species of South American marsupial. **Animal Behaviour**, v. 81, n. 5, p. 1049-1054, 2011.
- GUTIÉRREZ, E. E.; SORIANO, P. J.; ROSSI, R. V.; MURILLO, J. J.; OCHOA-G, J.; AGUILERA, M. Occurrence of *Marmosa waterhousei* in the Venezuelan Andes, with comments on its biogeographic significance. **Mammalia**, v. 75, n. 4, p. 2011.
- HAFNER, D. J.; SMITH, A. T. Revision of the subspecies of the American pika, *Ochotona princeps* (Lagomorpha: Ochotonidae). **Journal of Mammalogy**, v. 91, n. 2, p. 401-417, 2010.
- HAGEY, L.; FRY, B.; FITCH-SNYDER, H. Talking Defensively, a Dual Use for the Brachial Gland Exudate of Slow and Pygmy Lorises. In: GURSKY, S. L. e NEKARIS, K. A. I. **Primate Anti-Predator Strategies**: Springer, 2007. 1. ed., p. 253-272.
- HANDLEY, C. J. Abnormal Coloration in the Pine Mouse (*Pitymys pinetorum*) **Journal of Mammalogy**, v. 34, n. 2, p. 262-263, 1953.
- HARMON, L.; PENNELL, M.; BROCK, C.; BROWN, J.; CHALLENGER, W.; EASTMAN, J.; FITZJOHN, R.; GLOR, R.; HUNT, G.; REVELL, L.; SLATER, G.; UYEDA, J.; WEIR, J.; CRAN TEAM, C. I. **geiger: Analysis of Evolutionary Diversification**. CRAN package repository, 2023.
- HEMMI, J. M. Dichromatic colour vision in an Australian marsupial, the tammar wallaby. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 185, n. 509, p. e515, 1999.
- HIGHAM, J.; MACLARNON, A.; ROSS, C.; HEISTERMANN, M.; SEMPLE, S. Baboon sexual swellings: information content of size and color. **Hormones and Behavior**, v. 53, n. 3, p. 452-462, 2008.
- HO, L.; ANE, C. A linear-time algorithm for Gaussian and non-Gaussian trait evolution models. **Syst Biol**, v. 63, n. 3, p. 397-408, 2014.
- HOEKSTRA, H. E. Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. **Heredity (Edinb)**, v. 97, n. 3, p. 222-234, 2006.
- HOEKSTRA, H. E.; DRUMM, K. E.; NACHMAN, M. W. Ecological genetics of adaptative color polymorphism in pocket mice: geographic variation in selected and neutral genes **Evolution**, v. 58, n. 6, p. 1329-1341, 2007.
- HOEKSTRA, H. E.; KRENZ, J. G.; NACHMAN, M. W. Local adaptation in the rock pocket mouse (*Chaetodipus intermedius*): natural selection and phylogenetic history of populations. **Heredity**, v. 94, n. 2, p. 217-228, 2005.
- HOEKSTRA, H. E.; NACHMAN, M. W. Coat Color Variation in Rock Pocket Mice (*Chaetodipus intermedius*): From Genotype to Phenotype. In: LACEY, E. **Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography** California Scholarship Online, 2006. Online Edition. ed., p. 79-99.
- HOFFMAN, J.; HOLKER, F.; ECCARD, J. A. Welcome to the Dark Side: Partial Nighttime Illumination Affects Night-and Daytime Foraging Behavior of a Small Mammal. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, n. xx, p. 2022.
- HOLCOVÁ-GAZÁRKOVÁ, A.; KRYŠTUFK, B.; ADAMÍK, P. Anomalous coat colour in the fat dormouse (*Glis glis*): a review with new records. **Mammalia**, v. 81, n. 6, p. 595-560, 2016.
- HOWELL, N.; SHEARD, C.; KONERU, M.; BROCKELSBY, K.; ONO, K.; CARO, T. Aposematism in mammals. **Evolution**, v. 75, n. 10, p. 2480-2493, 2021.
- HUBBARD, J. K.; UY, J. A. C.; HAUBER, M. E.; HOEKSTRA, H. E.; SAFRAN, R. J. Vertebrate pigmentation: from underlying genes to adaptive function. **Trends in Genetics**, v. 26, n. 5, p. 231-239, 2010.

- HUNT, D. M.; CHAN, J.; CARVALHO, L. S.; HOKOC, J. N.; FERGUSON, M. C.; ARRESE, C. A.; BEAZLEY, L. D. Cone visual pigments in two species of South American marsupials. **Gene**, v. 433, n. 1-2, p. 50-55, 2009.
- IZOR, R. J.; PINE, R. H. Notes on the Black-Shouldered Opossum, *Caluromyslops irrupta*. In: PATTERSON, B. D. e TIMM, R. M. **Studies on Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Hershkovits**: Fieldiana: Zoology, 1987. 1. ed., p. 117-124.
- JACOBS, G. H. The distribution and nature of colour vision among the mammals. **Biological Reviews**, v. 68, n. 413, p. e471, 1993.
- JACOBS, G. H. Evolution of colour vision in mammals. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 364, n. 1531, p. 2957e2967, 2009.
- JACOBS, G. H. Primate color vision: A comparative perspective. **Visual Neuroscience**, v. 25, n. 5-6, p. 619-633, 2008.
- JACOBS, G. H.; DEEGAN, J. F. Cone photopigments in nocturnal and diurnal procyonids. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 171, n. 3, p. 351e358, 1992.
- JACOBS, G. H.; WILLIAMS, G. A. Cone pigments in a North American marsupial, the opossum (*Didelphis virginiana*). **J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol**, v. 196, n. 5, p. 379-384, 2010.
- JANSA, S.; BARKER, F.; VOSS, R. The early diversification history of didelphid marsupials: a window into South America's "splendid isolation". **Evolution**, v. 68, n. 3, p. 684-695, 2014.
- JONES, C.; RISI, M.; OSBORNE, A.; BESTER, M. First record of a leucistic sub-Antarctic fur seal. **Polar Biology**, v. 42, n. xx, p. 1217-1220, 2019.
- KAMILAR, J.; BRADLEY, B. Interspecific variation in primate coat color supports Gloger's rule. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 12, p. 2270-2277, 2011.
- KAMILAR, J.; HEESY, C.; BRADLEY, B. Did trichromatic color vision and red hair color coevolve in primates? **American Journal of Primatology**, v. 75, n. 7, p. 740-751, 2013.
- KAUFMAN, D. W. Adaptive coloration in *Peromyscus polionotus*: experimental selection by owls. **Journal of Mammalogy**, v. 55, n. 2, p. 271-283, 1974.
- KILTIE, R. Camouflage Comparisons among Fox Squirrels from the Mississippi River Delta. **Journal of Mammalogy**, v. 73, n. 4, p. 906-913, 1992.
- KINGDON, J.; AGWANDA, B.; KINNAIRD, M.; O'BRIEN, T.; HOLLAND, C.; GHEYSENS, T.; BOULET-AUDET, M.; VOLLRATH, F. A poisonous surprise under the coat of the African crested rat. **Proceedings of Biological Science**, v. 279, n. 1729, p. 675-680, 2012.
- KRUPA, J.; GELUSO, K. Matching the Color of Excavated Soil: Cryptic Coloration in the Plains Pocket Gopher (*Geomys bursarius*). **Journal of Mammalogy**, v. 81, n. 1, p. 86-96, 2000.
- LAI, Y.-C.; SHIROISHI, T.; MORIWAKI, K.; MOTOKAWA, M.; YU, H.-T. Variation of coat color in house mice throughout Asia. **Journal of Zoology**, v. 274, n. 3, p. 270-276, 2007.
- LANDIS, M.; CANDISANI, L.; MUNHOES, L.; GEBIN, J.; AL., E. First record of albino lowland tapirs (*Tapirus terrestris* Linnaeus 1758) in an important Brazilian Atlantic Forest hotspot. **Mammalia**, v. 84, n. 6, p. 601-604, 2020.
- LEONE, M.; LOSS, A.; ROCHA, R.; PAES, R.; COSTA, L. To stripe or not to stripe? Natural selection and disruptive coloration in two sympatric species of Neotropical marsupials from the genus *Monodelphis* (Mammalia, Didelphidae). **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, v. 85, n. xx, p. 86-94, 2019.

- LIM, B. K.; ENGSTROM, M. D.; PATTON, J. C.; BICKHAM, J. W. Molecular phylogenetics of Reig's short-tailed opossum (*Monodelphis reigi*) and its distributional range extension into Guyana. **Mammalian Biology**, v. 75, n. 4, p. 287-293, 2010.
- LIMA-SILVA, L. G.; FERREIRA, D. C.; ROSSI, R. V. Species diversity of *Marmosa* subgenus *Micoureus* (Didelphimorphia, Didelphidae) and taxonomic evaluation of the white-bellied woolly mouse opossum, *Marmosa constantiae*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 187, n. 1, p. 240-277, 2019.
- LINNÉ, C. V. **Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus differentiis, synonymis, locis**. 1758.
- LOPES, A.; JUNIOR, E.; DE FREITAS, M.; MOLINA, K. Primeiro registro de leucismo em *Bradypus variegatus* (Schinz 1825, Xenarthra: Bradypodidae), município de Maceió, Alagoas, Brasil. **Edentata**, v. 20, n. xx, p. 39-43, 2019.
- LÓSS, S.; COSTA, L.; LEITE, Y. Geographic variation, phylogeny and systematic status of *Gracilinanus microtarsus* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae). **Zootaxa**, v. 2761, n. 1, p. 1-33, 2011.
- LYDERSEN, C.; KOVACS, K.; LYDERSEN, E. Rust-Colored Bearded (*Erignathus barbatus*) and Ringed (*Phoca hispida*) Seals from Svalbard, Norway. **Journal of Mammalogy**, v. 82, n. 1, p. 225-230, 2001.
- LYNDERSEN, C.; OIEN, N.; MIKKELSEN, B.; BOBER, S.; FISHER, D.; KOVACS, K. A white humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the Atlantic Ocean, Svalbard, Norway, August 2012. **Polar Research**, v. 32, n. 1, p. 2013.
- LYNE, A. The systematic and adaptative significance of the vibrissae in the Marsupialia. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 133, n. 1, p. 79-133, 1958.
- LYONS, L.; FOE, I.; RAH, H.; GRAHN, R. Chocolate coated cats: TYRP1 mutations for brown color in domestic cats. **Mammalian Genome**, v. 16, n. 5, p. 356-366, 2005.
- MACRINI, T. E. *Monodelphis domestica*. **Mammalian Species**, v. 760, n. 760, p. 1-8, 2004.
- MALLARINO, R.; LINDEN, T. A.; LINNEN, C. R.; HOEKSTRA, H. E. The role of isoforms in the evolution of cryptic coloration in *Peromyscus mice*. **Molecular Ecology**, v. 26, n. 1, p. 245-258, 2016.
- MANCEAU, M.; DOMINGUES, V. S.; LINNEN, C. R.; ROSENBLUM, E. B.; HOEKSTRA, H. E. Convergence in pigmentation at multiple levels: mutations, genes and function. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 365, n. 1552, p. 2010.
- MANCEAU, M.; DOMINGUES, V. S.; MALLARINO, R.; HOEKSTRA, H. E. The Developmental Role of Agouti in Color Pattern Evolution. **Science**, v. 331, n. 6020, p. 1062-1065, 2011.
- MANZO, E.; BARTOLOMMEI, P.; DELL'AGNELLO, F.; COZZOLINO, R. Anomalous coloration in European pine marten *Martes martes* in Elba Island, Central Italy. **Ecology and Evolution**, v. 12, n. 6, p. e8980, 2022.
- MAO, H.; REN, J.; DING, N.; XIAO, S.; HUANG, L. Genetic variation within coat color genes of MC1R and ASIP in Chinese brownish red Tibetan pigs. **Animal Science Journal**, v. 81, n. 6, p. 630-634, 2010.
- MARSH, C. J.; SICA, Y. V.; BURGIN, C. J.; DORMAN, W. A.; ANDERSON, R. C.; DEL TORO MIJARES, I.; VIGNERON, J. G.; BARVE, V.; DOMBROWIK, V. L.; DUONG, M.; AL., E. Expert range maps of global mammal distributions harmonised to three taxonomic authorities. **Journal of Biogeography**, v. 49, n. 5, p. 979-992, 2022.

- MARSHALL, J.; JOHNSEN, S. Fluorescence as a means of colour signal enhancement. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 372, n. 1724, p. 2017.
- MARSHALL, L. G. *Glironia venusta*. **Mammalian Species**, v. 107, n. 107, p. 1-3, 1978.
- MARSHALL, L. G. *Lestodelphys halli*. **Mammalian Species**, v. 81, n. 81, p. 1-3, 1977.
- MARTÍNEZ-LANFRANCO, J. A.; FLORES, D.; JAYAT, J. P.; D'ELÍA, G. A new species of lutrine opossum, genus *Lutreolina* Thomas (Didelphidae), from the South American Yungas. **Journal of Mammalogy**, v. 95, n. 2, p. 225-240, 2014.
- MDD. **ASM Mammal Diversity Database**. Version 1.9.1. Zenodo, 2022
- MEDINA, J. J.; MALEY, J. M.; SANNAPAREDDY, S.; MEDINA, N. N.; GILMAN, C. M.; MCCORMACK, J. E. A rapid and cost-effective pipeline for digitization of museum specimens with 3D photogrammetry. **Plos One**, v. 15, n. 8, p. e0236417, 2020.
- MEIERHOFER, M.; DEMERE, K. Leucism in Two Tri-colored Bats (*Perimyotis subflavus*) in Texas. **Southeastern Naturalist**, v. 16, n. 4, p. N43-N45, 2017.
- MELIN, A. D.; HIRAMATSU, C.; FEDIGAN, L. M.; SCHAFFNER, C. M.; AURELI, F.; KAWAMURA, S. Polymorphism and Adaptation of Primate Colour Vision. In: PONTAROTTI, P. **Evolutionary Biology: Mechanisms and Trends** Springer, 2012. 1. ed., p. 225-241.
- MENDONÇA, L. R.; SOUZA, U. F.; CUNHA, M. E. B.; WATANABE, L. K.; SILVA-SOARES, T.; MÔNICO, A. T. Aposematic polyphenism: Antipredator mechanism of juveniles of *Phasmahyla exilis* (Cruz, 1980) (Amphibia, Anura, Phyllomedusidae), in southeastern Brazil. **Herpetology Notes**, v. 13, n. xx, p. 813-816, 2020.
- MEREDITH, R.; CRAJEWSKI, C.; WESTERMAN, M.; SPRINGER, M. Relationships and divergence times among the orders and families of Marsupialia. **Museum of Northern Arizona Bulletin**, v. 65, n. xx, p. 383-406, 2009.
- MEREDITH, R.; JANECKA, J.; GATESY, J.; RYDER, O.; FISHER, C.; TEELING, E.; GOODBLA, A.; AL., E. Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammalian diversification. **Science**, v. 334, n. 6055, p. 521-524, 2011.
- MEREDITH, R.; WESTERMAN, M.; CASE, J.; SPRINGER, M. A phylogeny and timescale for marsupial evolution based on sequences for five nuclear genes. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 15, n. xx, p. 1-36, 2008.
- METHION, S.; LÓPEZ, B. First record of atypical pigmentation pattern in fin whale *Balaenoptera physalus* in the Atlantic Ocean. **Diseases of Aquatic Organisms**, v. 135, n. 2, p. 121-125, 2019.
- MINKOFF, E. C.; MIKKELSEN, P.; CUNNINGHAM, W. A.; TAYL, K. W. The Facial Musculature of the Opossum (*Didelphis virginiana*). **Journal of Mammalogy**, v. 60, n. 1, p. 46-57, 1979.
- MIRANDA, C. L.; NUNES, M. D. S.; ARIELLI, F. M.; FARIAS, I. P.; MENEZES, F. H.; ARDENTE, N. C.; DOS SANTOS-FILHO, M.; BREDIN, Y. K.; DA SILVA, M. N. F. A new species of jupati, genus *Metachirus* Burmeister 1854 (Didelphimorphia, Didelphidae) for the Brazilian Amazon. **Mammalia**, v. 87, n. 2, p. 172-189, 2023.
- MITCHELL, K.; PRATT, R.; WATSON, L.; GIBB, G.; LLAMAS, B.; KASPER, M.; EDSON, J.; AL., E. Molecular phylogeny, biogeography, and habitat preference evolution of marsupials. **Molecular Biology and Evolution**, v. 31, n. 2322-2330, p. 2014.

- MITSUZUKA, W.; KATO, M.; OSHIDA, T. Seasonal pelage color change of two sympatric arboreal squirrel species in the subarctic region. **The European Zoological Journal**, v. 86, n. 1, p. 451, 2019.
- MONAKHOV, V. G. On comparative morphology of sable (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) in Kazakhstan. **Zoological Journal**, v. 94, n. 4, p. 466-477, 2015.
- MONTANI, M. E.; TOMASCO, I. H.; BARBERIS, I. M.; ROMANO, M. C.; BARQUEZ, R. M.; DÍAZ, M. M. A new species of *Molossus* (Chiroptera: Molossidae) from Argentina. **Journal of Mammalogy**, v. 102, n. 5, p. 1426-1442, 2021.
- MOORING, M. S.; EPPERT, A. A.; BOTTIS, R. T. Natural Selection of Melanism in Costa Rican Jaguar and Oncilla: A Test of Gloger's Rule and the Temporal Segregation Hypothesis. **Tropical Conservation Science**, v. n. p. 2020.
- MOREJOHN, G.; LOEB, V.; BALTZ, D. Coloration and Sexual Dimorphism in the Dall Porpoise. **Journal of Mammalogy**, v. 54, n. 4, p. 977-982, 1973.
- MULLEN, L. M.; HOEKSTRA, H. E. Natural selection along an environmental gradient: a classic cline in mouse pigmentation. **Evolution**, v. 62, n. 7, p. 1555-1570, 2008.
- MUNDY, N.; KELLY, J. Investigation of the role of the agouti signaling protein gene (ASIP) in coat color evolution in primates. **Mammalian Genome**, v. 17, n. Dec 2006, p. 1205-1213, 2006.
- NACHMAN, M. W.; HOEKSTRA, H. E.; D'AGOSTINO, S. L. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. **PNAS**, v. 100, n. 9, p. 5268-5273, 2003.
- NEKARIS, K.; CAMPERA, M.; WATKINS, A.; WELDON, A.; HEDGER, K.; MORCATTY, T. Aposematic signaling and seasonal variation in dorsal pelage in a venomous mammal. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 16, p. 11387-11397, 2021.
- NEKARIS, K.; WELDON, A.; IMRON, M.; MAYNARD, K.; NIJMAN, V.; POINDEXTER, S.; MORCATTY, T. Venom in Furs: Facial Masks as Aposematic Signals in a Venomous Mammal. **Toxins (Basel)**, v. 11, n. 2, p. 93, 2019.
- NEWELL, C.; WALKER, H.; CARO, T. Pig pigmentation: testing Gloger's rule. **Journal of Mammalogy**, v. 102, n. 6, p. 1525-1535, 2021.
- NIGENDA-MORALES, S. F.; HARRIGAN, R. J.; WAYNE, R. K. Playing by the rules? Phenotypic adaptation to temperate environments in an American marsupial. **PeerJ**, v. 6, n. p. e4512, 2018.
- NILSSON, M.; CHURAKOV, G.; SOMMER, M.; TRAN, N.; ZEMANN, A.; BROSIUS, J.; SCHMITZ, J. Tracking marsupial evolution using archaic genomic retrotransposon insertions. **Plos Biology**, v. 8, n. 7, p. e1000436, 2010.
- NOWAK, R. M. **Walker's Mammals of the World**. ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2018.
- OKUMURA, T.; NEMOTO, K.; CHAPMAN, C.; MATSUDA, I. Infant Pelage Color Change and Infant Handling in Captive Black-and-White Colobus. **Mammal Study**, v. 45, n. 4, p. 347-352, 2020.
- OLSON, E. R.; CARLSON, M. R.; RAMANUJAM, V. M. S.; SEARS, L.; ANTHONY, S. E.; ANICH, P. S.; RAMON, L.; HULSTRAND, A.; JUREWICZ, M.; GUNNELSON, A. S.; KOHLER, A. M.; MARTIN, J. G. Vivid biofluorescence discovered in the nocturnal Springhare (Pedetidae). **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 4125, 2021.
- ORME, D. **The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R**. CRAN package repository, 2023. <https://cran.r-project.org/web/packages/caper/vignettes/caper.pdf>.

- ORME, D.; FRECKLETON, R.; THOMAS, G.; PETZOLDT, T.; FRITZ, S.; ISAAC, N.; PEARSE, W. **caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R**. CRAN package repository, 2023.
- ORTEGA, J.; MITRE-RAMOS, C.; GEIPEL, I.; PONCE, M.; GONZÁLEZ, P.; VARGAS-GONZÁLEZ, J. D. J.; BERMÚDEZ, S. Central American woolly opossum (*Caluromys derbianus*): distribution, ecology and conservation threats in Panamá. **Therya notes**, v. 2, n. 1, p. 15-19, 2021.
- ORTOLANI, A. Spots, stripes, tail tips and dark eyes: Predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, n. 4, p. 433-476, 1999.
- ORTOLANI, A.; CARO, T. M. The adaptative significance of collar patterns in carnivores: phylogenetic tests of classic hypotheses. In: GITTLEMAN, J. L. **Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution**: Cornell University Press, 1996. 1. ed., p. 132-188.
- ORTONNE, J.-P.; PROTA, G. Hair Melanins and Hair Color: Ultrastructural and Biochemical Aspects **The Society for Investigative Dermatology**, v. 101, n. 1, p. 1993.
- PALACIOS, A. G.; BOZINOVIC, F.; VIELMA, A.; ARRESE, C. A.; HUNT, D. M.; PEICHL, L. Retinal photoreceptor arrangement, SWS1 and LWS opsin sequence, and electroretinography in the South American marsupial *Thylamys elegans* (Waterhouse, 1839). **Journal of Comparative Neurology**, v. 518, n. 9, p. 1589-1602, 2010.
- PARADIS, E.; BLOMBERG, S.; BOLKER, B.; BROWN, J.; CLARAMUNT, S.; CLAUDE, J.; CUONG, H. S.; DESPER, R.; DIDIER, G.; DURAND, B.; DUTHEIL, J.; EWING, R.; GASCUEL, O.; GUILLERME, T.; HEIBL, C.; IVES, A.; JONES, B.; KRAH, F.; LAWSON, D.; LEFORT, V.; LEGENDRE, P.; LEMON, J.; LOUVEL, G.; MARCON, E.; MCCLOSKEY, R.; NYLANDER, J.; OPGEN-RHEIN, R.; POPESCU, A.-A.; ROYER-CARENZI, M.; SCHLIEP, K.; STRIMMER, K.; DE VIENNE, D. **ape: Analyses of Phylogenetics and Evolution**. CRAN package repository, 2023.
- PARADIS, E.; SCHLIEP, K. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. **Bioinformatics**, v. 35, n. 3, p. 526-528, 2019.
- PATTON, J. L.; DA SILVA, M. N. F. Definition of species of pouched four-eyed opossums (Didelphidae, *Philander*). **Journal of Mammalogy**, v. 78, n. 1, p. 90-102, 1997.
- PATTON, J. L.; SILVA, M. N. F. D.; MALCOLM, J. R. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 244, n. 244, p. 1-306, 2000.
- PAVAN, S. Short-Tailed Opossums Genus *Monodelphis*: Patterns of Phenotypic Evolution and Diversification. In: CÁCERES, N. C. e DICKMAN, C. **American and Australasian Marsupials: an evolutionary, biogeographical and ecological approach**: Springer, 2023. 1. ed., p. 537-558.
- PAVAN, S.; JANSA, S.; VOSS, R. Spatiotemporal diversification of a low-vagility Neotropical vertebrate clade (shorttailed opossums, Didelphidae: *Monodelphis*) **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 7, p. 1299-1309, 2016.
- PAVAN, S. E. A new species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from the Brazilian Atlantic Forest. **American Museum Novitates**, v. 3832, n. 3832, p. 1-15, 2015.
- PAVAN, S. E. A revision of the *Monodelphis glirina* group (Didelphidae: Marmosini), with a description of a new species from Roraima, Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 1, p. 103-117, 2019.

- PAVAN, S. E.; JANSÁ, S. A.; VOSS, R. S. Molecular phylogeny of short-tailed opossums (Didelphidae: *Monodelphis*): taxonomic implications and tests of evolutionary hypotheses. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 79, n. xx, p. 199-214, 2014.
- PAVAN, S. E.; MENDES-OLIVEIRA, A. C.; VOSS, R. S. A New Species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from the Brazilian Amazon. **American Museum Novitates**, v. 3872, n. 3872, p. 1-20, 2017.
- PAVAN, S. E.; ROSSI, R. V.; SCHNEIDER, H. Species diversity in the *Monodelphis brevicaudata* complex (Didelphimorphia: Didelphidae) inferred from molecular and morphological data, with the description of a new species. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 165, n. 1, p. 190-223, 2012.
- PAVAN, S. E.; VOSS, R. S. A Revised Subgeneric Classification of Short-Tailed Opossums (Didelphidae: *Monodelphis*). **American Museum Novitates**, v. 3868, n. 3868, p. 1-44, 2016.
- PEÇANHA, W. T.; QUINTELA, F. M.; RIBAS, L. E. J.; ALTHOFF, S. L.; MAESTRI, R.; GONÇALVES, G. L.; DE FREITAS, T. R. O. A new species of *Oxymycterus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) from a transitional area of Cerrado – Atlantic Forest in southeastern Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 2, p. 578-598, 2019.
- PEICHL, L. Diversity of mammalian photoreceptor properties: Adaptations to habitat and lifestyle? **The Anatomical Record**, v. 287A, n. 1, p. 1001-1012, 2005.
- PEICHL, L.; BEHRMANN, G.; KRÖGER, R. H. H. For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals. **European Journal of Neuroscience**, v. 13, n. 8, p. 1520e1528, 2001.
- PEICHL, L.; POHL, B. Cone types and cone/rod ratios in the crab-eating raccoon and coati. **Investigative Ophthalmology and Visual Science**, v. 41, n. xx, p. S494, 2000.
- PENNELL, M. W.; EASTMAN, J. M.; SLATER, G. J.; BROWN, J. W.; UYEDA, J. C.; FITZJOHN, R. G.; ALFARO, M. E.; HARMON, L. J. geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. **Bioinformatics**, v. 30, n. 15, p. 2216-2218, 2014.
- PENTERIANI, V.; WONG, S.; MAY, C.; WAH, S.; AL., E. Characteristics of sun bear chest marks and their patterns of individual variation. **BioOne**, v. 31e19, n. p. 1-8, 2020.
- PEREIRA, J.; WOLFENSON, L.; ARTERO, D.; ARGERICH, E.; VARELA, D.; FRACASSI, N. First records of pigmentation anomalies in the marsh deer at its southernmost stronghold: a warning message? **European Journal of Wildlife Research**, v. 69, n. 59, p. 2023.
- PEREZ, T.; HAMMER, S. Evolution of the melanocortin-1 receptor gene (MC1R) in chamois (*Rupicapra* spp.). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 67, n. 3, p. 2013.
- PETERS, L.; HUMBLE, E.; KROCKER, N.; FUCHS, B.; FORCADA, J.; HOFFMAN, J. I. Born blonde: a recessive loss-of-function mutation in the melanocortin 1 receptor is associated with cream coat coloration in Antarctic fur seals. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 16, p. 5705-5717, 2016.
- PINE, R.; RICE, J.; BUCHER, J.; TANK, D.; GREENHALL, A. Labile pigments and fluorescent pelage in didelphid marsupials. **Mammalia**, v. 49, n. 2, p. 249-256, 1985.
- PINE, R. H. A New Subgenus and Species of Murine Opossum (Genus *Marmosa*) from Peru. **Journal of Mammalogy**, v. 53, n. 2, p. 279-282, 1972.

- PLANCK, M. In: BAKER, J. **50 ideias de física quântica que você precisa conhecer**: Editora Planeta do Brasil LTDA., 1959. 2. ed., p. 13.
- POCOCK, R. On the facial vibrissae of Mammalia. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 84, n. 3, p. 889-912, 1914.
- PONTES, A.; JÚNIOR, A.; CHIVERS, D. The occurrence of leucism in groups of tayras *Eira barbara* Linnaeus 1758 on the Guyana shield. **Ecoscience**, v. 27, n. 5, p. 1-7, 2020.
- POULTON, E. B. **The Colours of Animals: their Meaning and Use especially considered in the case of Insects**. 1. ed. Londres: Kegan Paul, Trench, Trübner, and Co., 1890.
- POWELL, A.; TREE, L.; ROEDER, B.; MOSS, M. Characterization of the effect of Melanocortin 1 Receptor, a member of the hair color genetic locus, in alpaca (*Lama pacos*) fleece color differentiation. **Small Ruminant Research**, v. 79, n. 2, p. 183-187, 2008.
- RALPH, C. The control of color in birds. **American Zoologist**, v. 9, n. 2, p. 521-530, 1969.
- RAMÍREZ-PULIDO, J.; GARDNER, A. L. **Type Localities of Mexican Land Mammals, with Comments on Taxonomy and Nomenclature**. 1. ed. Lubbock, TX, USA: Museum of Texas Tech University, 2020.
- RAMOS-LUNA, J.; ALVAREZ-VELAZQUEZ, M.; CHAPMAN, C.; SERIO-SILVA, J. Anomalous pigmentation in American primates: review and first record of a leucistic black howler monkey in southeast Mexico. **Folia Primatologica**, v. 93, n. 1, p. 87-95, 2022.
- REINHOLD, L. Widespread Fluorescence in the Fur of Mammals of the Australian Wet Tropics. **Proceedings of the Royal Society of Queensland**, v. 132, n. xx, p. 2023.
- REVELL, L. J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217-223, 2011.
- REVELL, L. J. **phytools: Phylogenetic Tools for Comparative Biology (and Other Things)**. CRAN package repository, 2023.
- RIGAILL, L.; HIGHAM, J.; WINTERS, S.; GARCIA, C. The redder the better? Information content of red skin coloration in female Japanese macaques. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 73, n. 103, p. 2019.
- RIOS, E.; ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. Pelage color variation in pocket gophers (Rodentia: Geomyidae) in relation to sex, age and differences in habitat. **Mammalian Biology**, v. 77, n. 3, p. 160-165, 2012.
- RODRÍGUEZ-HERRERA, B.; RODRÍGUEZ, P.; WATSON, W.; MCCracken, G.; MEDELLÍN, R. A.; GALVÁN, I. Sexual dichromatism and condition-dependence in the skin of a bat. **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 2, p. 299-307, 2019.
- ROMERO, V.; RACINES-MÁRQUEZ, C. E.; BRITO, J. A short review and worldwide list of wild albino rodents with the first report of albinism in *Coendou rufescens* (Rodentia: Erethizontidae). **Mammalia**, v. 82, n. 5, p. 509-515, 2018.
- ROMERO, V.; TIRIRA, D. G. Leucistic Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*) at Robert Island, South Shetland Islands, Antarctica, with a note on colour morph nomenclature. **Polar Biology**, v. 40, n. xx, p. 1893-1897, 2017.
- ROSSI, R. V.; VOSS, R. S.; LUNDE, D. P. A Revision of the Didelphid Marsupial Genus *Marmosa* Part 1. The Species in Tate's 'Mexicana' and 'Mitis' Sections and Other Closely Related Forms. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 334, n. 334, p. 1-83, 2010.

- ROSSO, M.; LIN, M.; CARUSO, F.; LIU, M.; DONG, L.; BORRONI, A.; LIN, W.; TANG, X.; BOCCONCELLI, A.; LI, S. First live sighting of Deraniyagala's beaked whale (*Mesoplodon hotaula*) or ginkgo-toothed beaked whale (*Mesoplodon ginkgodens*) in the western Pacific (South China Sea) with preliminary data on coloration, natural markings, and surfacing patterns. **Integrative Zoology**, v. 16, n. 4, p. 451-461, 2021.
- ROWLAND, H.; CUTHILL, I.; HARVEY, I.; SPEED, M.; RUXTON, G. Can't tell the caterpillars from the trees: countershading enhances survival in a woodland. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 257, n. 1651, p. 2539-2546, 2008.
- ROWLAND, H.; SPEED, M.; RUXTON, G.; EDMUNDS, M.; STEVENS, M.; HARVEY, I. Countershading enhances cryptic protection: an experiment with wild birds and artificial prey. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 5, p. 1249-1258, 2007.
- ROWLAND, H. M. From Abbott Thayer to the present day: what have we learned about the function of countershading? **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 364, n. 1516, p. 519-527, 2009.
- RSTUDIO TEAM, R. **RStudio: Integrated Development Environment for R**. 2022.7.2.576. Boston, MA: RStudio, PBC, 2022.
- RUELAS, D.; PACHECO, V. New morphological data and phylogenetic position of the rare short-tailed opossum *Monodelphis ronaldi* (Didelphimorphia: Didelphidae) with new records. **Mammalian Biology**, v. 102, n. 1, p. 189-204, 2022.
- RUXTON, G. Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 364, n. 1516, p. 549-557, 2009.
- RYDELL, J.; FENTON, M. B.; SEAMARK, E.; WEBALA, P. W.; MICHAELSEN, T. C. White and clear wings in bats (Chiroptera). **Canadian Journal of Zoology**, v. 98, n. 2, p. 2019.
- SAIKIA, U.; RUEDI, M.; CSORBA, G. Out of Southeast Asia: A new species of thick-thumbed bat (Chiroptera: Vespertilionidae: *Glischropus*) from Meghalaya, north-eastern India. **Zootaxa**, v. 5154, n. 3, p. 355-364, 2022.
- SALINAS, M.; ELISA, C.; SANDOVAL, J.; BARQUEZ, R. M. Intra-specific pelage color variation in a South American small rodent species. **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, n. 1, p. 1-11, 2017.
- SAMPAIO, R.; RÖHE, F.; PINHO, G.; SILVA-JÚNIOR, J. D. S. E.; FARIAS, I. P.; RYLANDS, A. B. Re-description and assessment of the taxonomic status of *Saguinus fuscicollis cruzlimai* Hershkovitz, 1966 (Primates, Callitrichinae). **Primates**, v. 56, n. xx, p. 131-144, 2015.
- SÁNCHEZ, R. T.; MONTANI, M. E.; TOMASCO, I. H.; DÍAZ, M. M.; BARQUEZ, R. M. A new species of *Eptesicus* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Argentina. **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 1, p. 118-129, 2019.
- SANTANA, S. E.; LYNCH ALFARO, J.; ALFARO, M. E. Adaptive evolution of facial colour patterns in Neotropical primates. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 279, n. 1736, p. 2204-2211, 2012.
- SCHAEFER, H.; VENCES, H.; VEITH, M. Molecular phylogeny of Malagasy poison frogs, genus *Mantella* (Anura: Mantellidae): homoplastic evolution of colour pattern in aposematic amphibians. **Organisms, Diversity and Evolution**, v. 2, n. p. 97-105, 2002.
- SCRICH, V.; PÔNZIO, M.; PASQUALOTTO, N.; RODRIGUES, T.; AL., E. Occurrence of tayras (*Eira barbara* Linnaeus, 1758) with anomalous coloration in Cerrado remnants in the state of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 19, n. 3, p. 2019.

SEMEDO, T. *Monodelphis emiliae*. 2024.

SEMEDO, T. B. F.; BRANDÃO, M. V.; CARMIGNOTTO, A. P.; DA SILVA NUNES, M.; FARIAS, I. P.; DA SILVA, M. N. F.; ROSSI, R. V. Taxonomic status and phylogenetic relationships of *Marmosa agilis peruana* Tate, 1931 (Didelphimorphia: Didelphidae), with comments on the morphological variation of *Gracilinanus* from central-western Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 173, n. 1, p. 190-216, 2015.

SERRANO-VILLAVICENCIO, J. E.; HURTADO, C. M.; VENDRAMEL, R. L.; NASCIMENTO, F. O. D. Reconsidering the taxonomy of the *Pithecia irrorata* species group (Primates: Pitheciidae). **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 1, p. 130-141, 2019.

SILVA-NETO, F. D. C.; PAVAN, S. E.; ASTÚA, D. Evolution, divergence, and convergence in the mandibles of opossums (Didelphidae, Didelphimorphia). **Current Zoology**, v. zoad027, n. xx, p. 2023.

SILVA, L. G. D.; KAWANISHI, K.; HENSCHER, P.; KITTLE, A.; SANEI, A.; REEBIN, A.; AL., E. Mapping black panthers: Macroecological modeling of melanism in leopards (*Panthera pardus*). **Plos One**, v. 12, n. 4, p. e017378, 2017.

SILVA, L. G. D.; OLIVEIRA, T. G. D.; KASPER, C. B.; CHEREM, J. J.; MORAES JR, E. A.; PAVIOLO, A.; EIZIRIK, E. Biogeography of polymorphic phenotypes: Mapping and ecological modelling of coat colour variants in an elusive Neotropical cat, the jaguarundi (*Puma yagouaroundi*). **Journal of Zoology**, v. 299, n. 4, p. 2016.

SINGARAVELAN, N.; PAVLICEK, T.; BEHARAV, A.; WAKAMATSU, K.; ITO, S.; NEVO, E. Spiny Mice Modulate Eumelanin to Pheomelanin Ratio to Achieve Cryptic Coloration in "Evolution Canyon," Israel. **Plos One**, v. 5, n. 1, p. e8708, 2010.

SLAVNEY, A. J.; KAWAKAMI, T.; JENSEN, M. K.; NELSON, T. C.; SAMS, A. J.; BOYKO, A. R. Five genetic variants explain over 70% of hair coat pheomelanin intensity variation in purebred and mixed breed domestic dogs. **Plos One**, v. 16, n. 5, p. e0250579, 2021.

SMITH, M.; CARMON, J.; GENTRY, J. Pelage Color Polymorphism in *Peromyscus polionotus*. **Journal of Mammalogy**, v. 53, n. 4, p. 824-833, 1972.

SOBRAL, G.; SOUZA-GUDINHO, F. Fluorescence and UV-visible reflectance in the fur of several Rodentia genera. **Scientific Reports**, v. 12, n. 1, p. 12293, 2022.

SOBROZA, T.; GONÇALVES, A.; SANTOS, L. Predation attempt and abnormal coat coloration of the tayra (*Eira barbara*) in the Brazilian Central Amazon. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 51, n. 3, p. 2016.

SOLARI, S. New species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from Peru, with notes on *M. adusta* (Thomas, 1897). **Journal of Mammalogy**, v. 88, n. 2, p. 319-329, 2007.

SOLARI, S. A new species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from southeastern Peru. **Mammalian Biology**, v. 69, n. 3, p. 145-152, 2004.

SOLARI, S.; PACHECO, V.; VIVAR, E.; EMMONS, L. H. A new species of *Monodelphis* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae) from the montane forests of central Perú. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 125, n. 3, p. 295-307, 2012.

SOLARI, S.; PINE, R. H. Rediscovery and redescription of *Marmosa* (*Stegomarmosa*) *andersoni* Pine (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae), an endemic Peruvian mouse opossum, with a reassessment of its affinities. **Zootaxa**, v. 1756, n. xx, p. 49-61, 2008.

- SOLICK, D. I.; BARCLAY, R. M. Coat color of western long-eared bats (*Myotis evotis*) living in different environments: a test of Glogler's rule. **BioOne**, v. 103, n. 2, p. 183-189, 2022.
- SPIX, J. V.; MARTIUS, K. V. **Travels in Brazil, in the years 1817-1820: undertaken by command of His Majesty the King of Bavaria**. 1824.
- STANKOWICH, T.; CARO, T.; COX, M. Bold coloration and the evolution of aposematism in terrestrial carnivores. **Evolution**, v. 65, n. 11, p. 3090-3099, 2011.
- STANKOWICH, T.; STENSRUD, C. Small but spiny: the evolution of antipredator defenses in Madagascar tenrecs. **Journal of Mammalogy**, v. 100, n. 1, p. 13-20, 2019.
- STEINER, C.; WEBER, J.; HOEKSTRA, H. E. Adaptive Variation in Beach Mice Produced by Two Interacting Pigmentation Genes. **Plos Biology**, v. 5, n. 9, p. e219, 2007.
- STEVENS, M. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 274, n. 1617, p. 1454-1464, 2007.
- STONER, C. J.; CARO, T. M.; GRAHAM, C. M. Ecological and behavioral correlates of coloration in artiodactyls: systematic analyses of conventional hypotheses **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 6, p. 823-840, 2003.
- STRACHAN, J.; CHANG, L. Y.; WAKEFIELD, M. J.; GRAVES, J. A.; DEEB, S. S. Cone visual pigments of the stripe-faced and fat-tailed dunnarts: sequence and inferred spectral properties. **Visual Neuroscience**, v. 21, n. 223, p. e229, 2004.
- STREETING, L.; DAUGHERTY, R.; BOWER, D.; BURROWS, S.; AL., E. A leucistic platypus observed on the New England Tablelands of New South Wales. **Australian Mammalogy**, v. 46, n. 1, p. 2023.
- STUART-FOX, D. M.; MOUSSALLI, A.; MARSHALL, N. J.; OWENS, I. P. F. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. **Animal Behaviour**, v. 66, n. 3, p. 541-550, 2003.
- STÜBEL, H. Die Fluoreszenz tierischer Gewebe in ultravioletterm Licht. . **Pflüger's Arch**, v. 142, n. p. 1-14, 1911.
- SUMNER, P.; ARRESE, C. A.; PARTRIDGE, J. C. The ecology of visual pigment tuning in an Australian marsupial: the honey possum *Tarsipes rostratus*. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, n. 10, p. 1803-1815, 2005.
- SUZUKI, H.; KINOSHITA, G.; TSUNOI, T.; NOJU, K.; ARAKI, K. Mouse Hair Significantly Lightened Through Replacement of the Cysteine Residue in the N-Terminal Domain of Mc1r Using the CRISPR/Cas9 System. **Journal of Heredity**, v. 111, n. 7, p. 640-645, 2020.
- SWIFT, T. **I Can Do It With a Broken Heart: THE TORTURED POETS DEPARTMENT**: Taylor Swift, 2024.
- TALAMONI, S.; VIANA, P.; COSTA, C.; PALÚ, L.; OLIVEIRA, R.; PESSÔA, L. Occurrence of leucism in *Eira barbara* (Carnivora, Mustelidae) in Brazil. **Biota Neotropica**, v. 17, n. 3, p. e20170328, 2017.
- TAYLOR, P.; SWAN, M.; SITTERS, H.; SMITH, A.; DI STEFANO, J. Small mammals reduce activity during high moon illumination under risk of predation by introduced predators. **Scientific Reports**, v. 13, n. 10532, p. 2023.
- TELLO, C.; STREICKER, D.; GOMEZ, J.; VELAZCO, P. New records of pigmentation disorders in molossid and phyllostomid (Chiroptera) bats from Peru. **Mammalia**, v. 78, n. 2, p. 191-197, 2013.

- TETA, P.; ABBA, A. M.; CASSINI, G. H.; FLORES, D. A.; GALLIARI, C. A.; LUCERO, S. O.; RAMÍREZ, M. Lista revisada de los mamíferos de Argentina. **Mastozoologia Neotropical**, v. 25, n. 1, p. 163-198, 2018.
- TETA, P.; D'ELÍA, G.; FLORES, D.; DE LA SANCHA, N. Diversity and distribution of the mouse opossums of the genus *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in northeastern and central Argentina. **Gayana**, v. 73, n. 2, p. 180-199, 2009.
- TETA, P.; PARDIÑAS, U. F. J.; D'ELÍA, G. Rediscovery of *Chacodelphys*: A South American marsupial genus previously known from a single specimen. **Mammalian Biology**, v. 71, n. 5, p. 309-314, 2006.
- TRAVOUILLON, K. J.; COOPER, C.; BOUZIN, J. T.; UMBRELLO, L. S.; LEWIS, S. W. All-a-glow: spectral characteristics confirm widespread fluorescence for mammals. **Royal Society Open Science**, v. 10, n. 10, p. 230325, 2023.
- TSUCHIHASHI, A.; TAMATE, H.; YOKOHATA, Y. Frequent Occurrence of Partial Albinism in Lesser Japanese Moles (*Mogera imaizumii*) on Kinkazan Island, Miyagi Prefecture, Northeastern Japan. **Mammal Study**, v. 36, n. 3, p. 141-146, 2011.
- TUNG HO, L. S.; ANE, C.; LACHLAN, R.; TARPINIAN, K.; FELDMAN, R.; YU, Q.; VAN DER BIJL, W.; MASPONS, J.; VOS, R. **phylolm: Phylogenetic Linear Regression**. CRAN package repository, 2022.
- VANSTREELS, R.; ARAÚJO, C.; HURTADO, R.; BHERING, R. Albinism in Brazilian common opossums (*Didelphis aurita*). **Mammalia**, v. 85, n. 5, p. 452-454, 2021.
- VENCES, M.; KOSUCH, J.; BOISTEL, R.; HADDAD, C.; LA MARCA, E.; LÖTTERS, S.; VEITH, M. Convergent evolution of aposematic coloration in Neotropical poison frogs: a molecular phylogenetic perspective. **Organisms, Diversity and Evolution**, v. 3, n. 3, p. 215-226, 2003.
- VERON, G.; LAIDLAW, R.; ROSENTHAL, S. H.; STREICHER, U.; ROBERTON, S. Coat colour variation in the banded palm civet *Hemigalus derbyanus* and in Owston's civet *Chrotogale owstoni*. **Mammal Review**, v. 34, n. 4, p. 307-310, 2004.
- VIEIRA, E. M.; CAMARGO, N. F. Uso do estrato vertical por marsupiais brasileiros. In: CÁCERES, N. C. **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**: Editora da UFMS, 2012. 2ª Edição. ed., p. 347-363.
- VIGNIERI, S.; LARSON, J.; HOEKSTRA, H. The selective advantage of crypsis in mice. **Evolution**, v. 64, n. 7, p. 2153-2158, 2010.
- VILELA, J.; OLIVEIRA, J.; RUSSO, C. The diversification of the genus *Monodelphis* and the chronology of Didelphidae (Didelphimorphia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 174, n. 2, p. 414-427, 2015.
- VILELA, J. F.; RUSSO, C. A. D. M.; DE OLIVEIRA, J. A. An assessment of morphometric and molecular variation in *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847) (Didelphimorphia: Didelphidae). **Zootaxa**, v. 2646, n. 1, p. 2010.
- VLAHOS, L. M.; KNOTT, B.; VALTER, K.; HEMMI, J. M. Photoreceptor topography and spectral sensitivity in the common brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*). **Journal of Comparative Neurology**, v. 522, n. 15, p. 3423-3436, 2014.
- VOSS, R.; GUTIÉRREZ, E.; SOLARI, S.; ROSSI, R.; JANSÁ, S. Phylogenetic relationships of mouse opossums (Didelphidae: *Marmosa*) with a revised subgeneric classification and notes on sympatric diversity. **American Museum Novitates**, v. 3891, n. 3891, p. 1-70, 2014.
- VOSS, R. S. An annotated checklist of recent opossums (Mammalia: Didelphidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 455, n. 455, p. 74, 2022.
- VOSS, R. S.; DÍAZ-NIETO, J. F.; JANSÁ, S. A. A Revision of *Philander* (Marsupialia: Didelphidae), Part 1: *P. quica*, *P. canus*, and a New Species from Amazonia. **American Museum Novitates**, v. 3891, n. 3891, p. 1-70, 2018.

- VOSS, R. S.; FLECK, D. W.; JANSÁ, S. A. Mammalian Diversity and Matses Ethnomammalogy in Amazonian Peru, Part 3: Marsupials. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 432, n. 432, p. 87, 2019.
- VOSS, R. S.; FLECK, D. W.; JANSÁ, S. A. On the diagnostic characters, ecogeographic distribution, and phylogenetic relationships of *Gracilinanus emiliae* (Didelphimorphia: Didelphidae: Thylamyini). **Mastozoologia Neotropical**, v. 16, n. 2, p. 433-443, 2009.
- VOSS, R. S.; GARDNER, A. L.; JANSÁ, S. A. On the Relationships of “*Marmosa*” *formosa* Shamel, 1930 (Marsupialia: Didelphidae), a Phylogenetic Puzzle from the Chaco of Northern Argentina. **American Museum Novitates**, v. 3442, n. 3442, p. 18, 2004.
- VOSS, R. S.; GIARLA, T. A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa* Part 3. A new species from western Amazonia, with redescrptions of *M. perplexa* Anthony, 1922, and *M. germana* Thomas, 1904 **American Museum Novitates**, v. 3969, n. 3969, p. 22, 2021.
- VOSS, R. S.; GIARLA, T.; DÍAZ-NIETO, J. F.; JANSÁ, S. A. A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa* Part 2. Species of the Rapposa Group (subgenus *Micoureus*). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 439, n. 439, p. 60, 2020.
- VOSS, R. S.; GIARLA, T.; JANSÁ, S. A. A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa* Part 4. Species of the Alstoni group (Subgenus *Micoureus*) **American Museum Novitates**, v. 3983, n. 3983, p. 31, 2021.
- VOSS, R. S.; GIARLA, T. C. A Revision of *Philander* (Marsupialia: Didelphidae), Part 2: Phylogenetic Relationships and Morphological Diagnosis of *P. nigratus* Thomas, 1923. **American Museum Novitates**, v. 2020, n. 3955, p. 2020.
- VOSS, R. S.; JANSÁ, S. A. **Opossums: an adaptive radiation of New World marsupials**. 1. ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2021.
- VOSS, R. S.; JANSÁ, S. A. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 322, n. 322, p. 1-177, 2009.
- VOSS, R. S.; JANSÁ, S. A. Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of Didelphine relationships with denser taxon sampling. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 276, n. 276, p. 82, 2003.
- VOSS, R. S.; LUNDE, D. P.; JANSÁ, S. A. On the Contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989, with the Description of a Previously Unrecognized Clade of Small Didelphid Marsupials. **American Museum Novitates**, v. 3482, n. 3482, p. 1-36, 2005.
- VOSS, R. S.; PINE, R. H.; SOLARI, S. A New Species of the Didelphid Marsupial Genus *Monodelphis* from Eastern Bolivia. **American Museum Novitates**, v. 3740, n. 3740, p. 1-14, 2012.
- VOSS, R. S.; TARIFA, T.; YENSEN, E. An Introduction to *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae), with the Description of a New Species from Bolivia and Notes on the Taxonomy and Distribution of Other Bolivian Forms. **American Museum Novitates**, v. 3466, n. 3466, p. 1-40, 2004.
- VU, D. T.; NGUYEN, S. T.; MOTOKAWA, M.; LY, T. N.; DANG, P. H.; BUI, H. T.; LE, M. D.; ENDO, H.; OSHIDA, T. A new subspecies of Finlayson’s squirrel from an isolated island offshore of the Indochina Peninsula in southern Vietnam. **Mammalia**, v. 86, n. 1, p. 66-76, 2021.

- WAITT, C.; LITTLE, A.; WOLFENSOHN, S.; HONESS, P.; BROWN, A.; BUCHANAN-SMITH, H.; PERRETT, D. Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice. **Proceedings of Biological Science**, v. 270, n. 2, p. S144-146, 2003.
- WALLS, G. **The Vertebrate Eye and Its Adaptive Ratiation**. ed. Bloomfield Hills, Michigan: The Cranbook Institute of Science, 1942.
- WALSBERG, G. Thermal effects of seasonal coat change in 3 sub-arctic mammals. **Journal of Thermal Biology**, v. 16, n. 5, p. 291-296, 1991.
- WALSBERG, G.; WEAVER, T.; WOLF, B. Seasonal adjustment of solar heat gain independent of coat coloration in a desert mammal. **Physiological Zoology**, v. 70, n. 2, p. 150-157, 1997.
- WALSBERG, G.; WOLF, B. Effects of solar radiation and wind speed on metabolic heat production by two mammals with contrasting coat colours. **The Journal of Experimental Biology**, v. 198, n. 7, p. 1499-1507, 1995.
- WALTHER, B. Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds. **Journal of Ornithology**, v. 143, n. xx, p. 64-81, 2002.
- WAN, Q.-H.; WU, H.; FANG, S.-G. A New Subspecies of Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*) from Shaanxi, China. **Journal of Mammalogy**, v. 86, n. 2, p. 397-402, 2005.
- WATCHORN, D.; DICKMAN, C.; DUNLOP, J.; SANDERS, E.; WATCHORN, M.; BURNS, P. Ghost rodents: Albinism in Australian rodent species. **Ecology and Evolution**, v. 13, n. 3, p. e9942, 2023.
- WLASIUK, G.; NACHMAN, M. W. The Genetics of Adaptive Coat Color in Gophers: Coding Variation at Mc1r Is Not Responsible for Dorsal Color Differences. **Journal of Heredity**, v. 98, n. 6, p. 567-574, 2007.
- WOOLDRIDGE, T. B.; KAUTT, A. F.; LASSANCE, J.-M.; MCFADDEN, S.; DOMINGUES, V. S.; MALLARINO, R.; HOEKSTRA, H. E. An enhancer of Agouti contributes to parallel evolution of cryptically colored beach mice. **PNAS**, v. 119, n. 2, p. e2202862119, 2022.
- YOUNG, M.; WINTERS, S.; YOUNG, C.; WEIB, B. Male characteristics as predictors of genital color and display variation in vervet monkeys. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 74, n. 2, p. 2020.
- ZIZDA, J. The colour phases of the European red squirrel in Ukraine: Similarities and differences by craniometric characters. **Biosystems Diversity**, v. 26, n. 3, p. 2018.

ANEXO A – RESULTADOS DO TESTE DE MODELOS EVOLUTIVOS PARA MATRIZES MULTIESTADO

A **Tabela A1** apresenta os valores de AIC, AICw, logaritmo de verossimilhança e σ^2 das matrizes multiestado dos padrões de coloração dorsal, ventral, caudal e da máscara ocular em Didelphidae.

Tabela A1. Comparação entre os modelos de evolução dependente e independente dos padrões de coloração em Didelphidae associados a características ecológicas. PD = Padrão Dorsal; PV = Padrão Ventral; MO = Máscara Ocular; PC = Padrão Caudal; TH = Tipo de Habitat; PL = Padrão de Locomoção; PA = Padrão de Atividade; **AIC (em negrito)** = indica modelo de melhor ajuste.

Variáveis	Modelo Dependente				Modelo Independente			
	AIC	AICw	LogLik	σ^2	AIC	AICw	LogLik	σ^2
PD + TH	366.663	0.286	-180.3	0.187	364.832	0.714	-180.4	0.187
PD + PL	365.484	0.419	-179.7	0.185	364.832	0.581	-180.4	0.187
PD + PA	363.798	0.626	-178.9	0.183	364.832	0.373	-180.4	0.187
PV + TH	545.976	0.522	-270.0	0.785	546.151	0.478	-271.1	0.799
PV + PL	547.551	0.332	-270.8	0.795	546.151	0.668	-271.1	0.799
PV + PA	546.814	0.418	-270.4	0.790	546.151	0.582	-271.1	0.799
MO + TH	75.878	0.275	-34.94	0.018	73.936	0.725	-34.97	0.018
MO + PL	62.485	0.997	-28.24	0.016	73.936	0.003	-34.97	0.018
MO + PA	75.705	0.292	-34.86	0.018	73.936	0.708	-34.97	0.018
PC + TH	277.230	0.269	-135.6	0.091	275.232	0.731	-135.6	0.091
PC + PL	277.214	0.271	-135.6	0.091	275.232	0.729	-135.6	0.091
PC + PA	273.852	0.666	-133.9	0.089	275.232	0.334	-135.6	0.091

Fonte: A autora (2024).

ANEXO B – DADOS ALTERNATIVOS PARA PADRÕES DE COLORAÇÃO VENTRAL

1. Padrão Ventral

1.1 Estados da Matriz Alternativa 1

Estado 1* = Uniforme (estado 1**)

Estados 2 a 6* = Com marcas acinzentadas (estado 2**)

* Estados 1 a 6 seguem a descrição presente em **4.2.2 (Resultados)**.

** Ver **Figura B1**.

1.1.1 Reconstrução de Estados Ancestrais

Ver **Figura B1**.

1.1.2 Modelos Evolutivos

A **Tabela B1** apresenta os dados de *AIC*, *AICw*, *log-likelihood* e σ^2 para os modelos de evolução dependente e independente entre o padrão de coloração ventral (**matriz alternativa 1**) e as variáveis ecológicas.

Tabela B1. Estimativas dos modelos de evolução testados com o padrão de coloração ventral (matriz alternativa 1) e variáveis ecológicas de Didelphidae. PV = Padrão Ventral; TH = Tipo de Habitat; PL = Padrão de Locomoção; PA = Padrão de Atividade; **AIC** = valores de melhor ajuste.

Variáveis	Modelo Dependente				Modelo Independente			
	AIC	AICw	LogLik	σ^2	AIC	AICw	LogLik	σ^2
PV + TH	148.50	0.270	-71.25	0.033	146.51	0.730	-71.25	0.033
PV + PL	147.77	0.347	-70.89	0.032	146.51	0.653	-71.25	0.033
PV + PA	147.46	0.383	-70.73	0.032	146.51	0.617	-71.25	0.033

Fonte: A autora (2024).

1.1.3 Sinal Filogenético

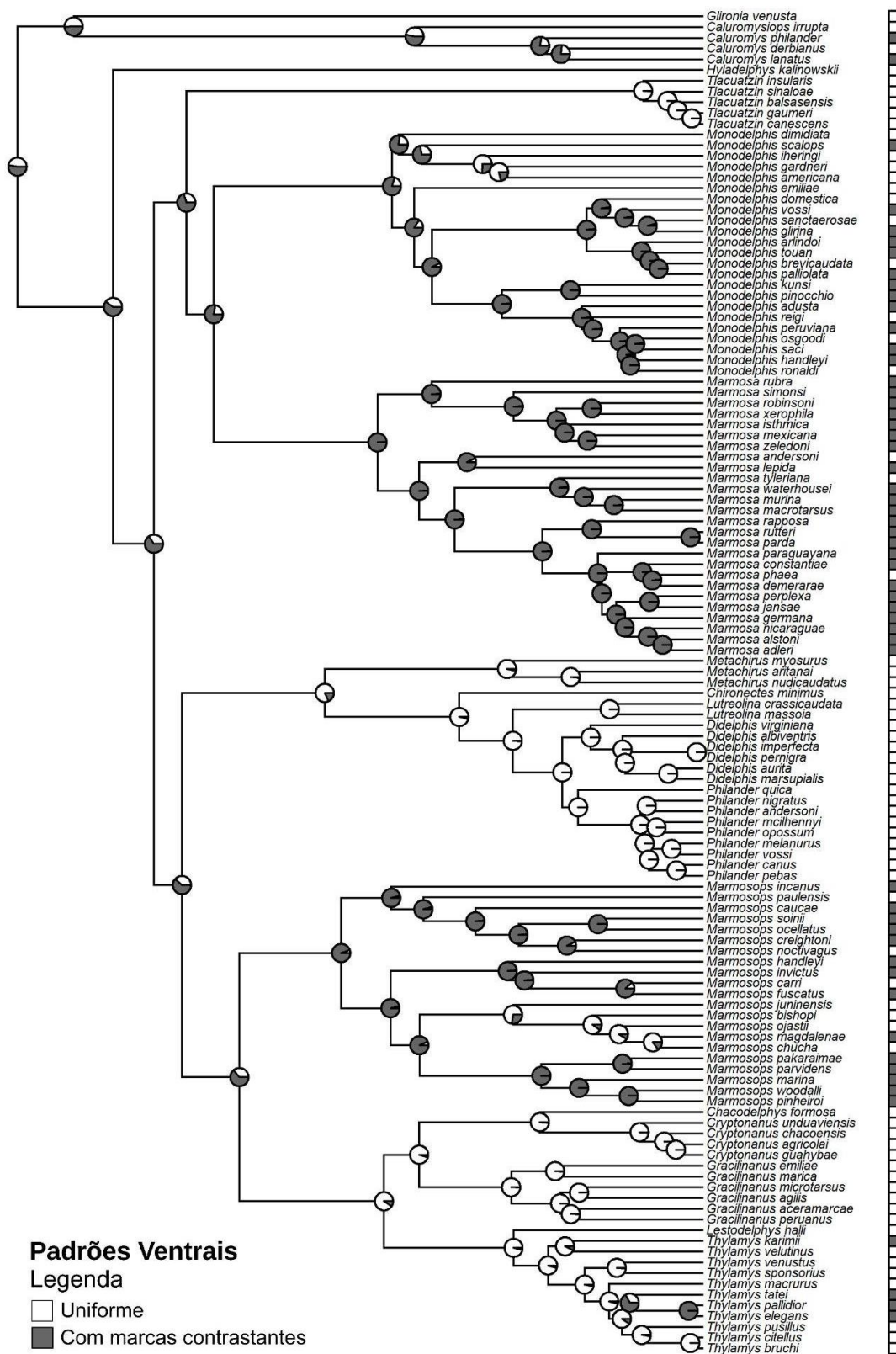
A **Tabela B2** mostra os dados da estatística D (Fritz e Purvis, 2010) para os dados do padrão de coloração ventral da **matriz alternativa 1**.

Tabela B2. Estatística D para o padrão ventral segundo a matriz alternativa 1. D = medida D de sinal filogenético; P (aleatória) = probabilidade de padrão aleatório de distribuição dos estados; P (BM) = probabilidade de padrão de distribuição ter evoluído por movimento Browniano.

D	P (aleatória)	P (BM)
0.1877715	0	0.211

Fonte: A autora (2024).

Figura B1. Reconstrução de estados ancestrais conforme a matriz alternativa 1 dos padrões de coloração ventral.



Fonte: A autora (2024).

1.2 Estados da Matriz Alternativa 2

Estados 1, 2 e 3* = Uniforme ou menos acinzentado (estado 1**)

Estados 4, 5 e 6* = Com barras laterais contínuas ou mais acinzentado (estado 2**)

* Estados 1 a 6 seguem a descrição presente em **4.2.2 (Resultados)**.

** Ver **Figura B2**.

1.2.1 Reconstrução de Estados Ancestrais

Ver **Figura B2**.

1.2.2 Modelos Evolutivos

A **Tabela B3** apresenta os dados de *AIC*, *AICw*, *log-likelihood* e σ^2 para os modelos de evolução dependente e independente entre o padrão de coloração ventral (**matriz alternativa 2**) e as variáveis ecológicas.

Tabela B3. Estimativas dos modelos de evolução testados com o padrão de coloração ventral (matriz alternativa 2) e variáveis ecológicas de Didelphidae. PV = Padrão Ventral; TH = Tipo de Habitat; PL = Padrão de Locomoção; PA = Padrão de Atividade; **AIC** = valores de melhor ajuste.

Modelo Dependente					Modelo Independente			
Variáveis	AIC	AICw	LogLik	σ^2	AIC	AICw	LogLik	σ^2
PV + TH	211.45	0.578	-102.7	0.054	212.08	0.422	-104.0	0.055
PV + PL	213.8	0.300	-103.9	0.055	212.1	0.700	-104.0	0.055
PV + PA	213.40	0.340	-103.7	0.055	212.08	0.659	-104.0	0.055

Fonte: A autora (2024).

1.2.3 Sinal Filogenético

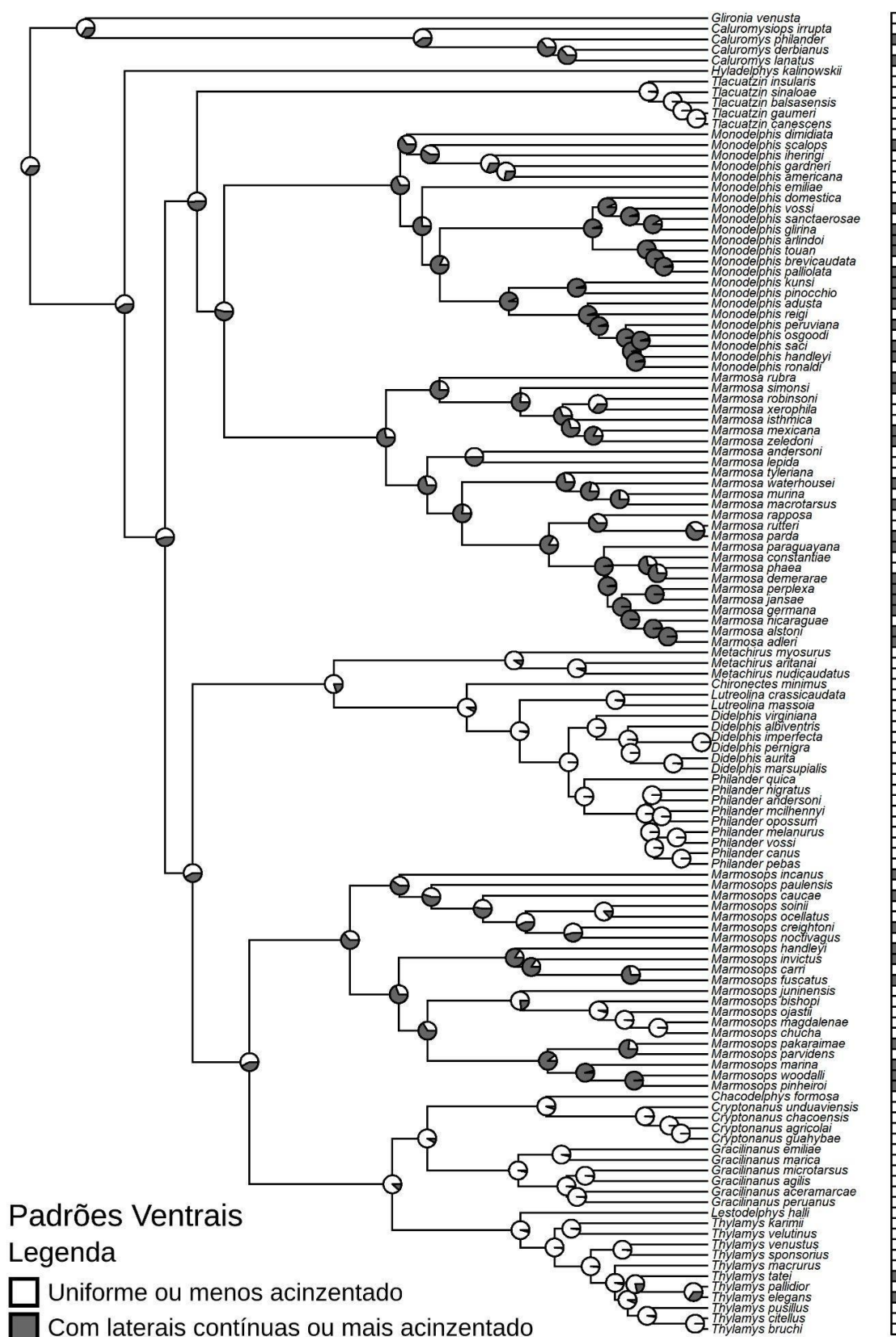
A **Tabela B4** mostra os dados da estatística *D* (Fritz e Purvis, 2010) para os dados do padrão de coloração ventral da **matriz alternativa 2**.

Tabela B4. Estatística *D* para o padrão ventral segundo a matriz alternativa 2. *D* = medida *D* de sinal filogenético; P (aleatória) = probabilidade de padrão aleatório de distribuição dos estados; P (BM) = probabilidade de padrão de distribuição ter evoluído por movimento Browniano.

<i>D</i>	P (aleatória)	P (BM)
0.5652826	0	0.006

Fonte: A autora (2024).

Figura B2. Reconstrução de estados ancestrais conforme a matriz alternativa 2 dos padrões de coloração ventral.



Fonte: A autora (2024).

ANEXO C – TESTE DE CORRELAÇÃO DE PAGEL ENTRE CARACTERES DE COLORAÇÃO

Além dos testes de correlação para a escolha dos modelos evolutivos de melhor ajuste entre caracteres de coloração e caracteres ecológicos, realizamos o teste de correlação de Pagel entre os diferentes padrões de coloração, dividindo-os por regiões do corpo.

1. Padrões de coloração de corpo e cauda

Tabela C1. Teste de correlação de Pagel entre padrões de coloração do corpo e da cauda. **AIC** = menor valor de AIC; **p** = $\alpha \leq 0,05$.

	Modelo Dependente		Modelo Independente		ΔAIC	$\Delta LogLik$	<i>p</i>
	<i>AIC</i>	<i>LogLik</i>	<i>AIC</i>	<i>LogLik</i>			
Dorso-Ventre	189.99	-86.99	192.83	-92.41	2.84	10.84	0.028
Dorso-Cauda	217.23	-100.62	211.46	-101.73	5.77	2.22	0.694
Ventre-Cauda	243.26	-113.63	244.21	-118.11	0.95	8.95	0.062

Fonte: A autora (2024).

2. Padrões de coloração da cabeça

Tabela C2. Teste de correlação de Pagel entre padrões de coloração da cabeça. **AIC** = menor valor de AIC; **p** = $\alpha \leq 0,05$.

	Modelo Dependente		Modelo Independente		ΔAIC	$\Delta LogLik$	<i>p</i>
	<i>AIC</i>	<i>LogLik</i>	<i>AIC</i>	<i>LogLik</i>			
Máscara-Listra	126.09	-55.04	144.76	-68.38	18.67	26.67	2.31435e-05
Máscara-Mancha	85.05	-34.52	88.61	-40.30	3.56	11.56	0.029
Mancha-Listra	2e+50	-1e+50	2e+50	-1e+50	0	0	1

Fonte: A autora (2024).