



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – BACHARELADO

LUCAS MELQUIADES DE OMENA

**INFLUÊNCIA DA LOCOMOÇÃO SOBRE A POSIÇÃO DO FORAME MAGNO EM
MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS**

Recife
2025

LUCAS MELQUIADES DE OMENA

**INFLUÊNCIA DA LOCOMOÇÃO SOBRE A POSIÇÃO DO FORAME MAGNO EM
MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Ciências Biológicas - Bacharelado da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Diego Astúa de Moraes

Recife
2025

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Omena, Lucas Melquiades de.

Influência da locomoção sobre a posição do forame magno em marsupiais
didelfídeos / Lucas Melquiades de Omena. - Recife, 2025.

43p : il., tab.

Orientador(a): Diego Astúa

(Graduação) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências,
, 2025.

Inclui referências.

1. Forame magno. 2. Didelphidae. 3. Ecomorfologia. 4. Uso do estrato
vertical. I. Astúa, Diego. (Orientação). II. Título.

590 CDD (22.ed.)

LUCAS MELQUIADES DE OMENA

**INFLUÊNCIA DA LOCOMOÇÃO SOBRE A POSIÇÃO DO FORAME MAGNO EM
MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Ciências Biológicas - Bacharelado da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovado em: 31/07/2025

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Diego Astúa de Moraes (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Pedro Murilo Sales Nunes (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Me. Juann Aryell Francisco de Holanda Abreu (Examinador externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Dedico este trabalho aos meus pais, Maria Giselle Melquiades de Omena e Paulo Honório de Omena, por toda sua luta e dedicação, que me permitiu chegar aqui.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, Diego Astúa, por toda dedicação e paciência que teve comigo ao longo desses anos que estive sob sua orientação. Guardo uma grande admiração por você, como pesquisador e como professor, mas também como pessoa. Espero ter o privilégio de trabalhar com você novamente ao longo do meu caminho como pesquisador.

Agradeço aos meus colegas de laboratório, Milena, Chico, Juann, Herbert, Letícia, Beatriz, Alice e Aplysia e às técnicas da coleção, Ju, Hianna e Dani, pelas conversas, risadas, broncas (Milena), suporte e todo o tempo de qualidade que tivemos durante as atividades do laboratório e da coleção.

Aos meus amigos, mesmo que cada um de vocês tenha seguido seu caminho e, devido às circunstâncias da vida adulta, já não nos reunamos tanto como antes. E, embora a distância e o tempo nos separem, saibam que a amizade que temos se mantém intacta.

Agraço à minha namorada, Polianni Almeida, que está sempre ao meu lado, principalmente quando mais preciso.

Agradeço a toda a minha família, com uma menção especial aos meus tios Everson Melquíades e Acrimôri Júnior, minha vó Eliane Melquíades e meus padrinhos Elias e Adeilda. Vocês têm estado ao meu lado por toda a minha vida, apoiando-me, cada um à sua maneira.

Quero, por fim, expressar minha imensa gratidão aos meus pais, Maria Giselle Melquiades de Omena e Paulo Honório de Omena. Se cheguei até onde estou hoje, devo isso a vocês, que não apenas me deram a vida, mas dedicaram seu esforço, seu sangue e seu suor para garantir que eu crescesse com as oportunidades e o conforto que vocês mesmos não puderam ter. O que sou e o que conquistei é fruto do amor e sacrifício de vocês.

No começo,
pensei que estivesse lutando para salvar seringueiras,
depois pensei que estava lutando para salvar a Floresta Amazônica.
Agora, percebo que estou lutando pela humanidade.

(Chico Mendes)

RESUMO

Didelphimorphia e sua única família, Didelphidae, constituem a maior radiação de marsupiais fora da região australasiana, com 127 espécies distribuídas em 18 gêneros. Os didelfídeos são ecologicamente generalistas, com suas espécies sendo capazes de utilizar os diversos estratos florestais em diferentes proporções. Embora considerados morfologicamente conservados, uma série de trabalhos recentes tem revelado níveis sutis de especialização ecomorfológica em seu esqueleto. Em particular, trabalhos anteriores observaram que o gênero arborícola *Caluromys* apresenta um basicrânio mais arqueado ventralmente, sugerindo adaptações à locomoção vertical. Nesse sentido, o intuito deste trabalho foi investigar a relação entre hábitos locomotores e a posição do forame magno (FM) em 84 espécies de 16 gêneros de didelfídeos, utilizando como proxy a razão basioccipital (distância Basion-esfenoccipital/comprimento total do crânio). Os resultados revelaram que espécies arborícolas apresentaram FM mais caudal (razões maiores), contrariando estudos em outros mamíferos; a diferença entre gêneros não parece seguir padrões ecológicos e a alometria explicou 31% da variação, com crânios maiores, apresentando o FM relativamente mais ventral. Esses achados sugerem que: (i) a relação locomoção-FM em didelfídeos pode estar diferindo de outros grupos, possivelmente devido a particularidades evolutivas; (ii) fatores como encefalização, preferência alimentar e tamanho do aparelho bucal dos marsupiais podem estar influenciando a posição do FM; e (iii) embora nossos resultados demonstrem variações na posição do forame magno associadas aos hábitos locomotores, as inconsistências nos padrões podem indicar uma inadequabilidade da métrica utilizada.

Palavras-chave: Forame magno; Didelphidae; Ecomorfologia; Uso do estrato vertical.

ABSTRACT

The order Didelphimorphia, with its single family Didelphidae, represents the largest radiation of marsupials outside the Australasian region, comprising 127 species distributed across 18 genera. Didelphids are ecological generalists, with different species utilizing various forest strata in distinct proportions. Although traditionally considered morphologically conservative, recent studies have revealed subtle levels of ecomorphological specialization in their skeletal structure. Notably, past researches observed that the arboreal genus *Caluromys* exhibits a more ventrally arched basicranium, suggesting adaptations to vertical locomotion. This study investigated the relationship between locomotor habits and the position of the foramen magnum (FM) in 84 species from 16 didelphid genera, using the basioccipital ratio (basion-esfenoccipital distance/total skull length) as a proxy. The results showed that arboreal species displayed a more caudal FM position (higher ratios), contrasting with patterns observed in other mammals; differences among genera did not follow clear ecological patterns; and allometry explained 31% of the variation, with larger skulls exhibiting a relatively more ventral FM position. These findings suggest that: (i) the FM-locomotion relationship in didelphids may differ from other groups, possibly due to evolutionary particularities; (ii) factors such as encephalization, dietary preferences, and masticatory apparatus size may be driving FM position variation; and (iii) although our results demonstrate FM position variations associated with locomotor habits, the inconsistent patterns may indicate limitations in the metric employed.

Keywords: Foramen magnum; Didelphidae; Ecomorphology; Vertical habitat use.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	OBJETIVOS	13
3	REFERENCIAL TEÓRICO	14
3.1	Grupo de Estudo	14
3.2	Crânio e Forame Magno	17
4	METODOLOGIA	20
4.1	Levantamento bibliográfico - Uso do estrato, postura e locomoção em didelfídeos	20
4.2	Levantamento bibliográfico - Índices para estimar a posição do forame magno em Didelphidae	20
4.3	Quantificação da posição do forame magno	20
4.4	Análises	24
5	RESULTADOS	25
5.1	Resultado do levantamento - Categorias locomotoras dos didelfídeos	25
5.2	Resultado do levantamento – Variação da posição do forame magno em mamíferos	25
5.3	Resultados – quantificação da posição do FM	27
5.4	Resultados – análises	28
6	DISCUSSÃO	33
7	CONCLUSÃO	37
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38

1 INTRODUÇÃO

Os marsupiais (Metatheria: Marsupialia) representam um dos três principais clados de mamíferos, junto aos monotremados e placentários, destacando-se destes pelo seu desenvolvimento: os filhotes são altriciais, passando por um período gestacional muito breve e nascendo ainda prematuros, porém capazes de escalar a mãe em direção à teta, onde se fixam para obter os nutrientes necessários para completar seu desenvolvimento (Cáceres, 2012).

Dentre os marsupiais, a Ordem Didelphimorphia e sua única família, Didelphidae, destacam-se como a maior radiação de marsupiais fora da região australasiana, englobando 127 espécies agrupadas em 4 subfamílias e 18 gêneros (Astúa et al., 2023). Os didelfídeos não apenas estão entre os poucos clados de marsupiais que sobreviveram às pressões impostas pelo Grande Intercâmbio Biótico Americano, como também prosperaram, demonstrando capacidade de resistir à competição com espécies placentárias invasoras, como também de se dispersar, cruzando o Estreito do Panamá e colonizando regiões de latitudes mais elevadas, como as ilhas Caribenhas e a América do Norte (Woodburne, 2010).

A ampla diversidade taxonômica e a vasta distribuição biogeográfica dos didelfídeos vêm acompanhadas de uma notável diversidade ecológica. As espécies do grupo variam significativamente em tamanho corporal – desde pequenos indivíduos, com cerca de 10g, até espécies que podem alcançar 6kg (Astúa, 2015) e, embora sejam comumente generalistas quanto à dieta, a proporção entre os diferentes tipos de recursos alimentares consumidos – como frutas, invertebrados e vertebrados – varia entre as espécies (Astúa et al., 2003; Lessa et al., 2023). O mesmo ocorre quanto ao modo de vida, já que as várias espécies de didelfídeos utilizam os diferentes estratos do ambiente em intensidades diferentes, com espécies utilizando quase exclusivamente a copa das árvores – como *Glironia venusta* e *Caluromys lanatus* –, espécies que utilizam unicamente o solo – tais como *Metachirus nudicaudatus* – e com, até mesmo, uma espécie sendo o único marsupial vivente a ocupar o ambiente aquático – *Chironectes minimus* (Delcellos & Vieira, 2023).

O esqueleto craniano, que compreende todas as estruturas ósseas localizadas anteriormente às vertebra cervicais, é responsável por funções essenciais, participando da aquisição e do início da digestão do alimento, bem como da proteção do encéfalo e dos órgãos sensoriais, como olhos e ouvidos (Kardong, 2014). Neste sentido, por se relacionar com o meio, de forma funcional, sua morfologia está intimamente relacionada às demandas ecológicas e comportamentais das espécies, refletindo adaptações a diferentes modos de vida (Schwab,

2023). No caso dos didelfídeos, tradicionalmente considerados com morfologia conservada (Giannini et al., 2021), grande parte da variação observada na sua forma tem sido atribuída à variação de tamanho corporal (Shirai & Marroig, 2010; Chemisquy et al., 2021; Silva-Neto et al., 2023).

Astúa e colaboradores (2000), em sua análise morfométrica bidimensional do crânio e da mandíbula de 6 gêneros de didelfídeos, mostrou que essa variação está fortemente relacionada a padrões alométricos, reforçando o papel do tamanho como fator explicativo. Ainda assim, o trabalho de Astúa et al. (2000) sugeriu que, apesar de apresentarem um conservadorismo morfológico alto, os didelfídeos apresentam pequenas variações significativas relacionadas à sua grande diversidade ecológica. Além disso, outros estudos reforçam a ideia de que apesar de morfológicamente restritos no que diz respeito ao crânio, Didelphidae exibe pequenas especializações morfológicas que refletem adaptações funcionais ligadas aos diferentes padrões ecológicos apresentados pelo grupo (Silva-neto et al., 2023; Chemisquy et al., 2015; Astúa & Ghilhon, 2023).

O forame magno (FM) é uma abertura na base do crânio que permite a comunicação entre a cavidade craniana e o canal vertebral, sendo a passagem pela qual cruzam a medula espinhal, vasos sanguíneos e nervos que se conectam ao cérebro. Esta região é amplamente sugerida como uma área que sofre influência não só da postura e locomoção (Neux et al., 2017; Russo & Kirk, 2013; Russo & Kirk, 2017; Ahern et al., 2005; Dean & Wood, 1981; Landi et al., 2020; Lieberman et al., 2000; Lieberman et al., 2008; Luboga & Wood, 1990; Villamil, 2017), mas também de outros aspectos ecológicos em mamíferos – encefalização em primatas, roedores, marsupiais e morcegos (Lieberman et al., 2000; Lieberman et al., 2008; Ruth, 2010; Ruth et al., 2016; Weisbecker, 2021); o uso do estrato em roedores (Satoh & Iwaku, 2008; Hennekam, 2022); a locomoção saltatória em lagomorfos (DuBrul, 1950), alimentação (Demiraslan et al., 2023); e a postura de voo em morcegos (Pedersen, 1993).

Ainda em sua análise, Astúa e col. (2000) perceberam que o *Caluromys* apresentava um basicrânio mais arqueado, no sentido ventral do crânio, que os outros gêneros do grupo. Eles atribuíram esse deslocamento do forame magno em direção à região ventral do crânio como uma possível adaptação do *Caluromys*, um marsupial altamente arborícola (Astúa, 2015), aos estratos superiores da floresta, permitindo uma melhor posição do crânio quando o corpo está em escalada vertical. Esta observação leva ao questionamento se essa é uma característica única deste grupo ou uma adaptação morfológica que pode aparecer em outros didelfídeos arborícolas.

Com isso em mente, o intuito do presente trabalho é quantificar a posição do forame magno em marsupiais didelfídeos e analisar a hipótese de que os hábitos locomotores possam ou não afetar a sua posição nesse grupo.

2 OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é entender se os hábitos locomotores em Didelphidae estão influenciando a posição do forame magno.

Para isso, foram seguidos os seguintes objetivos específicos:

- (1) Realizar um levantamento bibliográfico sobre locomoção em Didelphidae e sobre a variação na posição do forame magno em mamíferos, bem como os índices utilizados para avaliar a variação;
- (2) Definir um índice e utilizá-lo para estimar a posição do forame magno na nossa amostra;
- (3) Analisar se a variação da posição sofre influência da locomoção e do tamanho dos didelfídeos.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 Grupo de Estudo

Os primeiros mamíferos (classe Mammalia) surgiram no triássico, como pequenos vertebrados invertívoros e noturnos, ocupando nichos mais discretos num mundo dominado por arcossauros (Luo, 2007). Com a extinção dos dinossauros não-avianos durante o evento de extinção Cretáceo-paleógeno (K-Pg), especialmente pelo fim dos grandes répteis, os diversos nichos ecológicos ocupados por estes se tornaram vagos, e os mamíferos passaram por uma notável radiação adaptativa, diversificando-se e ocupando esses espaços (Luo, 2007). Hoje, os mamíferos se destacam como um dos grupos de vertebrados terrestres mais bem-sucedidos, ocupando uma amplitude de nichos ecológicos em todos os continentes (Faurby et al., 2018), com algumas linhagens se adaptando secundariamente, inclusive, aos ambientes marinhos (Berta et al., 2015). Segundo o Mammal Diversity Database (American Society of Mammalogists, 2020), são reconhecidas 6.686 espécies viventes de mamíferos, distribuídas em três subclasses e 27 ordens.

Os mamíferos, como um grupo monofilético, compartilham uma série de sinapomorfias anatômicas, fisiológicas e comportamentais que os distinguem dos demais vertebrados. Entre essas características, destacam-se a presença de glândulas mamárias — responsáveis pela produção de leite para nutrir os filhotes —, pelos (permitem termorregulação e proteção), dentição heterodonte (dentes especializados para diferentes funções), ouvido médio composto por três ossículos (martelo, bigorna e estribo) e uma mandíbula formada exclusivamente pelo osso dentário (Pough, 2018).

A diversidade de Mammalia está organizada em três grandes Subclasses — Prototheria, Methateria e Eutheria. Esses grupos taxonômicos são diferenciados, principalmente, pelo seu modo de reprodução. Os Prototérios ou Monotremados são mamíferos ovíparos, de onde nascem filhotes altriciais, que, ao nascer, completam seu desenvolvimento nutrindo-se do leite materno, que é expelido por poros da pele (e não por uma teta) (Griffiths, 2012). Os Placentários ou Eutérios, por outro lado, são vivíparos, gestando e nutrindo o filhote durante todo seu desenvolvimento dentro do útero, através de uma placenta, derivada do que seria o córeon e o saco vitelínico dos amniotas, que garante a respiração e nutrição do feto (Wildman et al., 2006). Os Marsupiais ou Metatérios também gestam seus filhotes internamente, assim como os Eutérios. No entanto, esse filhote nasce prematuro, com o aparelho bucal e os membros

anteriores bem desenvolvidos, sendo capaz de escalar a mãe e se agarrar à teta, onde se nutrirá e completará seu desenvolvimento ao longo de um período de amamentação prolongado, sendo protegido por uma bolsa (dobra da pele da mãe), em algumas espécies (Tyndale-biscoe & Renfree, 1987).

A diversidade de espécies não é homogênea entre as três subclasses de mamíferos. Os Monotremados são compostos por apenas cinco espécies (American Society of Mammalogists, 2020) – as equidnas e o ornitorrinco – e representam menos de 1% da diversidade de mamíferos viventes, embora, outrora, tenham sido muito mais diversos, hoje se encontram como um grupo relictual (Griffiths, 2012).

Os Marsupiais representam uma quantia significativa da diversidade de mamíferos, com 396 espécies descritas (American Society of Mammalogists, 2020), dispostas entre sete ordens e totalizando cerca de 6% dos mamíferos viventes, enquanto os Placentários representam mais de 94% da diversidade de mamíferos, com 6298 espécies viventes, dispersos entre 19 ordens (American Society of Mammalogists, 2020).

A distribuição desses grupos é bastante desigual. Enquanto os eutérios (placentários) ocupam virtualmente todos os continentes (Burgin et al., 2018) e com espécies que passaram a ocupar secundariamente os oceanos (Berta et al., 2015), os monotremados restringem-se à Australásia (Griffiths, 2012). Já os marsupiais foram, historicamente, muito mais diversos na América do Sul. No entanto, sua diversidade foi drasticamente reduzida após o Grande Intercâmbio Biótico Americano (GIBA, há cerca de 3 Ma) (Woodburne, 2010), quando vários grupos de placentários atravessaram o recém-formado Istmo do Panamá e passaram a competir por nichos semelhantes.

Apesar desse declínio, os marsupiais sobrevivem em dois grandes núcleos geográficos (Beck, 2023). Estudos paleobiogeográficos indicam que, entre o Cretáceo final e o início do Eoceno, América do Sul, Antártica e Australásia ainda formavam um bloco terrestre, formando uma ponte que permitiu que os marsupiais sul-americanos cruzassem a Antártica e colonizassem a Australásia, onde encontraram uma região praticamente livre de placentários não voadores, onde puderam se diversificar (Mitchell et al., 2014).

Hoje reconhecemos sete ordens de marsupiais (Baker et al., 2023; Astúa et al., 2023): quatro ocorrem exclusivamente na Australásia (Dasyuromorphia, Diprotodontia, Peramelemorphia e Notoryctemorphia), enquanto as outras três estão restritas às Américas (Didelphimorphia, Paucituberculata e Microbiotheria).

A ordem Didelphimorphia e sua única família, Didelphidae, compreendem a maior

radiação de marsupiais das américas (Astúa, 2015), representando cerca de $\frac{1}{3}$ da diversidade atual de marsupiais, com 127 espécies distribuídas em 18 gêneros (Astúa et al., 2023). Popularmente conhecidos como gambás, saruês, timbus e cuícas, esse grupo apresenta uma notável amplitude biogeográfica, ocorrendo desde o sul do Canadá até a Patagônia argentina (Astúa, 2015). Além disso, exibem grande variação de tamanho, com espécies que variam de 10g até impressionantes 6kg (Astúa, 2015).

Evidências filogenéticas e paleontológicas sugerem que Didelphidae não apenas sobreviveu às competições impostas pelas diversas levas de placentários advindos da América do Norte durante o GIBA, mas prosperou, sendo capaz de, inclusive, cruzar o Istmo do Panamá na direção contrária e colonizar o Continente Norte-Americano (Goin et al., 2016; Jansa et al., 2014). Esse sucesso é atribuído à sua ecologia generalista, que lhe permite utilizar diversos recursos disponíveis e minimizar a competição com outros mamíferos, ao aproveitar a maioria dos tipos de recursos ao qual tivesse acesso (Woodburne, 2010).

Essa plasticidade ecológica dos marsupiais neotropicais é notável quanto aos seus hábitos alimentares. Embora apresentem preferências alimentares – como *Monodelphis* (invertebrados), *Lutreolina* (vertebrados) e *Caluromys* (frutos) (Lessa et al., 2023) –, todas as espécies demonstram capacidade de ajustar sua dieta conforme a disponibilidade de recursos (Lessa et al., 2023). No cerrado, por exemplo, estudos com *Thylamys macrurus* mostram uma transição sazonal entre frugivoria (períodos úmidos) e insetivoria (estações secas) (Melo et al., 2019).

Os didelfídeos são igualmente versáteis, no que diz respeito ao uso do habitat. Embora algumas espécies apresentem especializações para determinados modos de vida (como é o caso das adaptações dos membros de *Metachirus* para a cursorialidade ou a presença de características ligadas ao hábito semiaquático de *Chironectes*, como membranas interdigitais nos pés, pelo hidrofóbico e um esfíncter do marsúpio, que impede que os filhotes sufoquem; Voss & Jansa, 2021), e pelo fato de os táxons apresentarem preferências no uso do estrato (*Caluromys* é predominantemente capturado nas copas das árvores – $\geq 80\%$ dos registros – enquanto *Metachirus* mostra maior associação ao solo; Vieira & Monteiro-Filho, 2003), os didelfídeos são capazes de utilizar os diferentes estratos florestais (desde o solo, sub-bosque, às copas das árvores) em diferentes intensidades (Delcellos & Vieira, 2023), inclusive sendo capazes de utilizar estratos de menor preferência para evitar competição com outros didelfídeos (Vieira & Camargo, 2012).

Morfologicamente, os marsupiais didelfídeos são considerados conservados (Gianinni

et al., 2021), apresentando alta integridade no que diz respeito ao esqueleto – isto é: diferentes partes de seus sistemas variam de maneira coordenada e interdependente, com a maior parte da sua variação sendo explicada pelo tamanho (Shirai & Marroig, 2010; Astúa, 2009; Chemisquy, 2021). Ainda assim, os marsupiais apresentam pequenas especializações ecomorfológicas, ou seja, modificações morfológicas ligadas ao seu desempenho funcional em relação a um determinado contexto ecológico, refletindo adaptações à interação com o seu habitat (Astúa & Guilhon, 2023).

3.2 Crânio e Forame Magno

O crânio dos mamíferos constitui uma estrutura anatomicamente complexa, que integra diversas funções, incluindo alimentação, proteção do encéfalo e percepção sensorial (Liem, 2000). Sua morfologia é profundamente influenciada por fatores intrínsecos, como tamanho corporal e história evolutiva, e extrínsecos, como pressões ecológicas e hábitos alimentares, resultando em uma notável diversidade morfológica entre as diferentes ordens de mamíferos (Schwab, 2023).

As adaptações cranianas estão diretamente correlacionadas com os nichos ecológicos ocupados por cada grupo (Schwab, 2023). Nos mamíferos carnívoros, por exemplo, observa-se o desenvolvimento de cristas sagitais pronunciadas, estruturas que proporcionam maior área de inserção para os músculos relacionados à força de mordida – essenciais na carnivoría (Schwab, 2023). Em contrapartida, os roedores apresentam uma morfologia craniana caracterizada por incisivos de crescimento contínuo e uma disposição muscular especializada para movimentos mastigatórios de maceração do alimento – adaptações essenciais para o consumo de material vegetal de difícil acesso (Cox & Jeffery, 2011).

Neste sentido, a Ecomorfologia é uma abordagem científica que estuda como a forma dos organismos está relacionada com sua função e seu ambiente (Schwab, 2023), partindo do princípio de que a evolução molda a anatomia para melhor atender às necessidades ecológicas de cada espécie. Por exemplo, morcegos frugívoros têm crânios curtos e largos porque essa forma permite maior espaço para músculos mastigatórios, capazes de triturar frutas, enquanto espécies insetívoras desenvolvem focinhos alongados que facilitam a captura de insetos em voo (Monteiro & Nogueira, 2010).

O forame magno (FM) é uma abertura na base do crânio que permite a comunicação entre a cavidade craniana e o canal vertebral, sendo a passagem pela qual cruzam a medula

espinhal, vasos sanguíneos e nervos, que se conectam ao cérebro (Kardong, 2016). Esta importante estrutura anatômica tem sido amplamente estudada por ser sugerida como uma região que reflete pressões adaptativas em mamíferos, como postura e locomoção, encefalização e dieta (Russo & Kirk, 2013).

Tradicionalmente, a morfologia do FM tem sido associada, principalmente, à postura corporal, como evidenciado em primatas, onde a posição mais ventral do FM em hominínios bípedes contrasta marcadamente com sua localização mais posterior em espécies quadrúpedes (Dean & Wood, 1981; Lieberman et al., 2000). No entanto, estudos recentes vêm demonstrando que essa relação não é tão direta quanto se pensava, revelando a influência de outros fatores significativos (Ruth et al., 2016; Landi et al., 2021).

O aumento do volume encefálico em diversos grupos de mamíferos, incluindo primatas, roedores, marsupiais e morcegos, sugere levar a modificações significativas na base do crânio, com o deslocamento do FM para uma posição mais ventral, para melhor acomodar o encéfalo expandido (Lieberman et al., 2000, 2008; Ruth, 2016; Weisbecker, 2021). Além disso, o uso do espaço vertical também se mostra um fator importante, particularmente em roedores arborícolas, onde a posição mais ventralizada do FM parece estar adaptada para manter um amplo campo visual durante a locomoção tridimensional (Satoh & Iwaku, 2008; Hennekam, 2022).

Em mamíferos aquáticos, o FM também apresenta especializações, sendo mais caudalizado. Isso se dá pelo fato de que mamíferos aquáticos apresentam adaptações comportamentais que tem como função reduzir o arrasto da água (como manter o corpo ereto) e junto a essas adaptações, podemos encontrar adaptações morfológicas que reforçam essa capacidade de reduzir o arrasto, tais como a perda de flexibilidade das vertebra cervicais e a caudalização do FM.

Padrões específicos de locomoção também deixam suas marcas na morfologia do FM. Em lagomorfos saltadores, como lebres e coelhos, observam-se ventralização do FM, provavelmente relacionadas à estabilidade do crânio devido ao posicionamento mais ortogrado da coluna desse grupo e também da manutenção do campo de visão, permitindo uma maior capacidade de vigilância mesmo durante movimentos rápidos (DuBruL, 1950). Da mesma forma, os hábitos alimentares parecem exercer influência indireta, com estudos demonstrando diferenças na morfologia da região occipital entre carnívoros, com a presença de um FM mais estreito e alongado na direção dorsoventral, o que é associado à necessidade de movimentos rápidos e precisos da cabeça durante a caça, além de suportar a forte musculatura cervical

necessária para segurar e dilacerar presas. E em herbívoros, como bovinos e equinos, com a presença de um FM é mais largo e achatado lateralmente, uma adaptação para suportar cabeças pesadas e os movimentos repetitivos de mastigação característicos desses animais (Demiraslan et al., 2023). Entre os morcegos, a orientação do FM varia significativamente entre espécies com diferentes modos de emissão sonora, onde morcegos nasal-emissores possuem o FM mais ventral devido à rotação ventral do crânio, que alinha a nasofaringe com o voo. Já em morcegos oral-emissores, o FM é mais posterior, sendo mais alinhado de forma mais linear ao restante do crânio (Pedersen, 1993).

4 METODOLOGIA

4.1 Levantamento bibliográfico - Uso do estrato, postura e locomoção em didelfídeos

Para as categorias de uso do estrato e locomoção em didelfídeos, utilizei os principais trabalhos e compilações para o grupo, sendo estes Voss & Jansa, (2021), Vieira & Camargo, (2012) e Astúa (2009).

4.2 Levantamento bibliográfico - Índices para estimar a posição do forame magno em Didelphidae

O levantamento bibliográfico para variação e índices para estimar a posição do FM em Didelphidae foi feito nas bases de dados: ResearchGate, Scopus, Google Scholar, Web of Science e Periódicos Capes, utilizando combinações das palavras-chave com operadores booleanos: (*mammal**) AND (*variation*) AND ("*foramen magnum*" OR *basicranium*) AND (*orientation* OR *position* OR *angle*). A pesquisa foi repetida várias vezes com as mesmas palavras-chaves ao longo do tempo, para buscar por novos resultados.

4.3 Quantificação da posição do forame magno

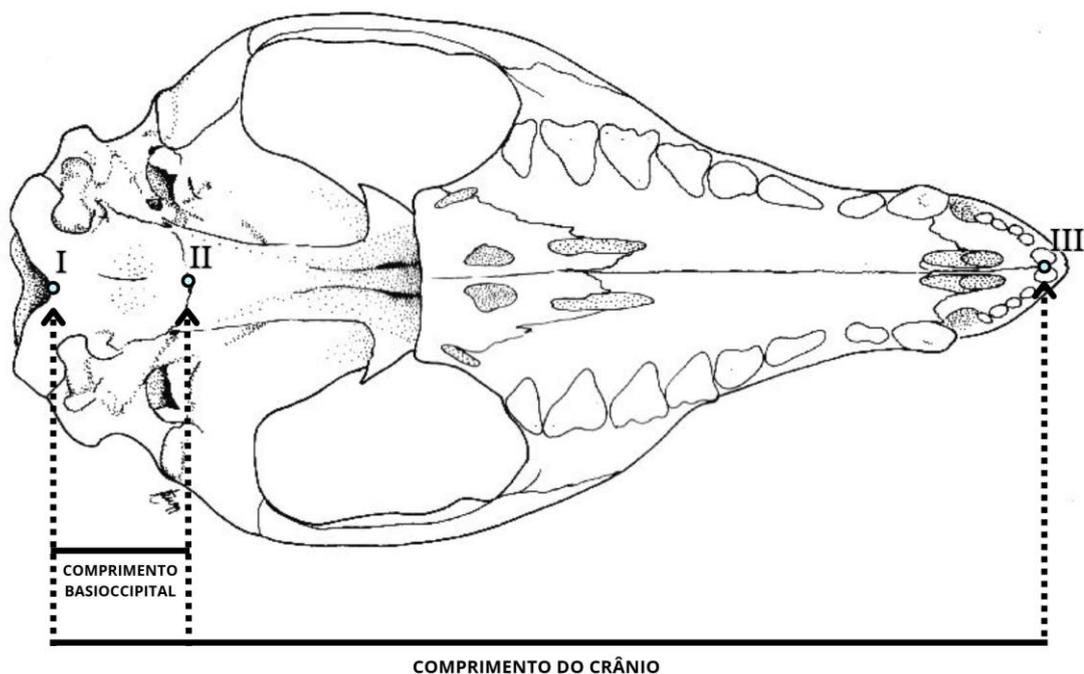
Para a quantificação da posição do forame magno, utilizei uma metodologia adaptada a partir da proposta de Russo & Kirk (2017), na qual a variação do FM é estimada pela distância do ponto mais anterior da margem do FM (*Basion*) em relação à sínfise esfenoccipital (*Basioccipital length* ou comprimento basioccipital), na vista ventral do crânio. Quanto menor o comprimento basioccipital, menor a distância da borda ventral do FM para o basicrânio, significando que o forame está em uma posição mais ventral. Para evitar interferência do tamanho dos táxons no comprimento basioccipital, visto que espécimes menores terão sempre um comprimento basioccipital menor, eu dividi o comprimento basioccipital pelo comprimento total do crânio (ao invés da média geométrica do crânio, como feito por Russo & Kirk, 2017), definido como a distância entre o *Basion* e o *Prostion* (o ponto mais anterior da borda alveolar da maxila, entre os dois incisivos centrais superiores), produzindo, assim, a razão basioccipital. Esta razão indica, portanto, o deslocamento do FM em direção à sutura esfenoccipital. Razões basioccipitais menores indicam um FM mais ventral (uma distância menor entre o FM e a

sutura), enquanto razões basioccipitais maiores indicam um forame mais caudal (um comprimento maior entre o FM e a sutura).

Os marcos definidos (figura 1), adaptados a partir de Russo e Kirk (2017), são:

- I. Região mais anterior da margem do forame magno, no osso basioccipital, na linha média do crânio;
- II. Região medial da sínfise esfenoccipital, localizada entre o osso esfenóide e o osso occipital;
- III. Região mais anterior na linha média do crânio, localizada entre o primeiro incisivo superior esquerdo e direito.

Figura 1 – Esquema do crânio de um didelfídeo, com representação dos marcos e comprimentos utilizados.



Fonte: O autor (2025).

Utilizei 2672 imagens da vista ventral dos crânios de 84 espécies, englobando 16 gêneros de didelfídeos. Estas imagens fazem parte do banco de imagens do Laboratório de Mastozoologia – UFPE e os espécimes a partir dos quais as imagens foram feitas estão depositados nas coleções listadas abaixo (tabela 1). Todos os crânios foram fotografadas de forma padronizada, com os crânios orientados ventralmente em direção a câmera e o palato orientado paralelamente à mesa, além de colocado uma escala para referência. Todos os exemplares foram adequadamente identificados e passaram por uma triagem para a remoção de

indivíduos juvenis (identificáveis pela presença de um terceiro pré-molar decíduo molariforme e ausência do quarto molar Astúa & Leiner, 2008; Nievelt & Smith, 2005; Tribe, 1990) e espécimes danificados ou cujos marcos não fossem identificáveis – seja por ossificação da região ou pela falta de qualidade da imagem. Sexos não foram tratados independentemente, já que meu foco não é entender se há diferença intraespecífica, mas sim se há diferença entre gêneros e entre hábitos locomotores.

Tabela 1 – Instituições cujas espécimes analisadas estão depositadas.

Coleção/Instituição	Sigla
American Museum of Natural History	AMNH
Bell Museum of Natural History, University of Minnesota	MMNH
Carnegie Museum	CM
Coleção de Mamíferos, Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais	UFMG
Coleção de Mamíferos, Universidade Federal da Paraíba	UFPB
Coleção de Mamíferos, Universidade Federal de Pernambuco	UFPE
Coleção de Mamíferos, Universidade Federal de Santa Catarina	UFSC
Colección de Mamíferos Lillo	CML
Colección Nacional Patagonica	CNP
Field Museum of Natural History	FMNH
Michigan State University Museum	MSU
Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos	MUSM
Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais	MCN
Museu de Ciências Naturais da Ulbra	MCNU
Museu de História Natural Capão da Imbuia	MHNCI
Museu Nacional, Rio de Janeiro	MN
Museu Paraense Emílio Goeldi	MPEG
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	MZUSP
Museum of Natural Science, Louisiana State University	LSUMZ
Museum of Southwestern Biology	MSB
Museum of Texas Tech University	TTU
Museum of Vertebrate Zoology	MVZ
National Museum of Natural History	USNM
Natural History Museum, University of Kansas	KU
Royal Ontario Museum	ROM
Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History	OMNH
University of Wisconsin Zoological Museum	UWZM

Fonte: O autor (2025)

Tabela 2 – Espécies analisadas e seus respectivos tamanhos amostrais.

Gênero/espécie	N° amostral	Gênero/espécie	N° amostral
<i>Caluromys</i>		<i>Marmosops</i>	
<i>Caluromys derbianus</i>	70	<i>Marmosops bishopi</i>	6
<i>Caluromys lanatus</i>	118	<i>Marmosops carri</i>	38

<i>Caluromys philander</i>	89	<i>Marmosops caucea</i>	3
Caluromysiops		<i>Marmosops chucha</i>	3
<i>Caluromysiops irrupta</i>	5	<i>Marmosops fuscatus</i>	2
Chironectes		<i>Marmosops incanus</i>	65
<i>Chironectes minimus</i>	92	<i>Marmosops invictus</i>	8
Didelphis		<i>Marmosops magdalenae</i>	1
<i>Didelphis albiventris</i>	63	<i>Marmosops noctivagus</i>	79
<i>Didelphis aurita</i>	69	<i>Marmosops ocellatus</i>	16
<i>Didelphis imperfecta</i>	16	<i>Marmosops parvidens</i>	13
<i>Didelphis marsupialis</i>	66	<i>Marmosops paulensis</i>	37
<i>Didelphis pernigra</i>	65	<i>Marmosops pinheiroi</i>	21
<i>Didelphis virginiana</i>	59	Metachirus	
Glironia		<i>Metachirus myosurus</i>	54
<i>Glironia venusta</i>	4	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	1
Gracilinanus		Monodelphis	
<i>Gracilinanus aceramarcae</i>	7	<i>Monodelphis adusta</i>	14
<i>Gracilinanus agilis</i>	70	<i>Monodelphis americana</i>	25
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	36	<i>Monodelphis arlindoi</i>	13
<i>Gracilinanus marica</i>	6	<i>Monodelphis brevicaudata</i>	29
Hyladelphys		<i>Monodelphis dimidiata</i>	12
<i>Hyladelphys kalinowskii</i>	5	<i>Monodelphis domestica</i>	60
Lestodelphys		<i>Monodelphis emiliae</i>	2
<i>Lestodelphys halli</i>	7	<i>Monodelphis glirina</i>	64
Lutreolina		<i>Monodelphis iheringi</i>	1
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	79	<i>Monodelphis kunki</i>	2
<i>Lutreolina massaia</i>	1	<i>Monodelphis palliolata</i>	8
Marmosa		<i>Monodelphis touan</i>	21
<i>Marmosa adleri</i>	5	Philander	
<i>Marmosa alstoni</i>	11	<i>Philander andersoni</i>	31
<i>Marmosa constantiae</i>	11	<i>Philander mcilhennyi</i>	13
<i>Marmosa demerarae</i>	83	<i>Philander melanurus</i>	61
<i>Marmosa germana</i>	4	<i>Philander opossum</i>	57
<i>Marmosa isthmica</i>	62	<i>Philander quica</i>	60
<i>Marmosa jansae</i>	3	Thylamys	
<i>Marmosa lepida</i>	6	<i>Thylamys elegans</i>	67
<i>Marmosa mexicana</i>	51	<i>Thylamys karimii</i>	16
<i>Marmosa murina</i>	67	<i>Thylamys macrurus</i>	4
<i>Marmosa parda</i>	4	<i>Thylamys pulchellus</i>	1
<i>Marmosa phaea</i>	11	<i>Thylamys pallidior</i>	80
<i>Marmosa paraguayana</i>	53	<i>Thylamys pusillus</i>	45
<i>Marmosa rapposa</i>	14	<i>Thylamys sponsorius</i>	22
<i>Marmosa rubra</i>	14	<i>Thylamys tatei</i>	10
<i>Marmosa rutteri</i>	59	<i>Thylamys venustus</i>	26
<i>Marmosa simonsi</i>	7	Tlacuatzin	
<i>Marmosa tyleriana</i>	8	<i>Tlacuatzin balsasensis</i>	6
<i>Marmosa xerophila</i>	58	<i>Tlacuatzin canescens</i>	7
<i>Marmosa zeledoni</i>	3	<i>Tlacuatzin sinaloae</i>	42

Utilizei o TPSutil v1.83 (Rohlf, 2015) para criar um arquivo de extensão *.tps* a partir das imagens e, em seguida, o acessei com o TPSdig v2.32 (Rohlf, 2015) para colocar os marcos anatômicos em cada imagem. A régua presente em cada uma das imagens foi utilizada para criar um fator de conversão, onde converti as distâncias de pixels para milímetros (mm).

Após a colocação dos marcos e escalas em todos os indivíduos, exportei a matriz contendo as coordenadas dos marcos de todos os indivíduos já convertidas para milímetro. Utilizando a fórmula para calcular a distância entre dois pontos, $\sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}$, recuperei a distância entre o marco I e II (distância Basion-esfenoccipital, referente à posição do FM em relação à sutura esfenoccipital) e II e III (distância *Basion-Prostion*, referente ao tamanho total do crânio) (tabela 2). Por último, dividi o comprimento basioccipital pelo tamanho total do crânio para obter a razão basioccipital ($\frac{\text{Distância I-II}}{\text{Distância I-III}} = \text{razão basioccipital}$) e calculei as médias das razões basioccipitais dos indivíduos agrupados por: 1) gênero; 2) espécie; e 3) categoria locomotiva.

4.4 Análises

Utilizei o PAST 4.13 (Hammer et al., 2021) para testar se existe diferença significativa na razão basioccipital dos grupos de didelfídeos, agrupadas em dois tratamentos: gênero e categorias locomotoras. Para isso, utilizei a One-way ANOVA para cada um dos tratamentos, juntamente de uma análise pos-hoc de Tukey's Q, para avaliar as diferenças entre cada um dos grupos isoladamente para cada tratamento; e testei se há influência do tamanho do crânio sobre a variação da razão basioccipital, através de uma regressão linear bivariada, utilizando as médias para cada espécie.

5 RESULTADOS

5.1 Resultado do levantamento - Categorias locomotoras dos didelfídeos

Compilei toda a informação do Voss & Jansa (2021), Vieira & Camargo (2012) e Astúa (2009) em uma tabela (Tabela 3). Decidi assumir as categorias de Voss & Jansa (2021), por se tratar da compilação mais atualizada e completa, com informação sobre a locomoção de todos os gêneros de Didelphidae presentes neste trabalho.

Tabela 3 – Uso de estrato e as diferentes categorias locomotoras atribuídas ao didelfídeos por diferentes autores.

Gênero	Locomoção (VOSS & JANSA, 2021)	Locomoção (ASTÚA, 2009)	Uso do estrato (VIEIRA & CAMARGO, 2012)
<i>Chironectes</i>	Semiaquático	Semiaquático	
<i>Lutreolina</i>	Terrestre	Terrestre	Grupo I Ocorrem principal ou exclusivamente no solo
<i>Metachirus</i>	Terrestre	Terrestre	
<i>Monodelphis</i>	Terrestre	Terrestre	
<i>Thylamys</i>	Escansorial	Terrestre	
<i>Marmosa</i>	Arborícola	Escansorial	Grupo II Utilizam principalmente o solo e o sub-bosque, ocorrendo eventualmente no sub-dossel ou dossel
<i>Marmosops</i>	Escansorial	Escansorial	
<i>Philander</i>	Escansorial	Escansorial	
<i>Didelphis</i>	Escansorial	Generalista	Grupo III Utilizam com razoável frequência tanto o solo quanto o sub-bosque e o sub-dossel/dossel
<i>Cryptonanus</i>	Escansorial	-	
<i>Gracilinanus</i>	Arborícola	Arborícola	
<i>Caluromys</i>	Arborícola	Arborícola	Grupo IV Espécies essencialmente arborícolas; ocorrem principalmente nas camadas superiores das florestas, embora eventualmente ocorram no sub-bosque ou até mesmo no solo.
<i>Caluromysiops</i>	Arborícola	Arborícola	
<i>Glironia</i>	Arborícola	Arborícola	
<i>Hyladelphys</i>	Arborícola	-	Grupo V Não presente neste trabalho (-)
<i>Tlacuatzin</i>	Escansorial?	Escansorial	
<i>Chacodelphys</i>	Terrestre?	-	
<i>Lestodelphys</i>	Terrestre	Terrestre	

Fonte: O autor (2025).

5.2 Resultado do levantamento – Variação da posição do forame magno em mamíferos

O levantamento bibliográfico resultou em vinte e seis publicações (tabela 4) sobre os

temas *bipedalismo em primatas e mamíferos, relação do FM com locomoção e uso do estrato e ecomorfologia do basicrânio*, potencialmente úteis por avaliarem de alguma forma a variação do FM dentro de Mammalia. Destas, destacam-se cinco publicações (Landi et al., 2020; Russo & Kirk, 2013; Russo & Kirk, 2017; Ruth et al., 2016; Satoh e Iwaku, 2008) por tratarem mais a fundo da relação da posição do forame magno com a locomoção dos mamíferos.

A grande maioria dos índices encontrados durante o levantamento apresentavam dois grandes problemas, que nos impossibilitou de utilizá-los:

- a. Os índices encontrados foram pensados para avaliar a posição do FM em hominínios e utilizam como referências marcos anatomicos que não são tão claros em Didelphidae como são nos primatas, como é o caso do índice *Opisthocranion–Glabella* (Landi, 2020) cuja um dos marcos anatomicos a região supraciliar do osso frontal (*Glabella*), muito proeminente em hominínios mas não tão clara em Didelphidae.
- b. Os índices utilizavam medições manuais do crânio físico – como a medição do ângulo do FM por Ruth et al. (2016) e Satoh e Iwaku (2008) – e por dependerem da manipulação direta do objeto, esses índices não poderiam ser expressos adequadamente em minha amostra, composta exclusivamente por imagens de crânios. Dessa forma, o índice selecionado precisaria ser passível de medição diretamente nas imagens.

Sendo assim, escolhemos adaptar para a nossa amostra a razão basioccipital, índice proposto por Russo e Kirk (2017). Neste trabalho, os autores buscam avaliar a posição do FM em diversas linhagens de mamíferos e portanto utilizam marcos anatômicos que são claros nas diversas linhagens estudadas por eles, assim como em Didelphidae. Os pontos anatômicos também são adequados para serem medidos na nossa amostra de imagens de crânios em posição ventral.

Tabela 4 – Artigos encontrados a partir do levantamento bibliográfico.

	Autor	Ano de publicação	Título do artigo
1	AHERN	2005	Foramen Magnum Position Variation in Pan troglodytes, Plio-Pleistocene Hominids, and Recent Homo sapiens: Implications for Recognizing the Earliest Hominids
2	ALEXANDER	2024	Bipedal animals, and their differences from humans
3	ASTÚA & GUILHON	2023	Morphology, Form, and function in didelphid marsupials
4	DEAN & WOOD	1981	Metric Analysis of the Basicranium of Extant Hominoids and Australopithecus

5	DEMİRSLAN et al.	2023	Could there be a relationship between feeding characteristics and the shape of condylus occipitalis and foramen magnum in mammals?
6	DeSILVA & McNUTT	2018	Bipedalism
7	DuBRUL	1950	Posture, locomotion and the skull in lagomorpha
8	HENNEKAM	2021	Comparative morphology of the dormouse skull
9	LANDI et al.	2020	Locomotion, posture, and the foramen magnum in primates: Reliability of indices and insights into hominin bipedalism
10	LIEBERMAN et al.	2000	The primate cranial base: Ontogeny, Function, and integration
11	LIEBERMAN et al.	2008	Spatial packing, cranial base angulation, and craniofacial shape variation in the mammalian skull: testing a new model using mice
12	LINDEN et al.	2019	Atlas morphology, scaling and locomotor behaviour in primates, rodents and relatives (Mammalia: Euarchontoglires)
13	LUBOGA & WOOD	1990	Position and Orientation of the Foramen Magnum in Higher Primates
14	NALLEY & GRIDER-POTTER	2019	Vertebral Morphology in Relation to Head Posture and Locomotion I: The Cervical Spine
15	NEUX et al.	2017	Relationship between foramen magnum position and locomotion in extant and extinct hominoids
16	NEUX et al.	2018	Basicranium and face: Assessing the impact of morphological integration on primate evolution
17	PEDERSEN	1993	Cephalometric Correlates of Echolocation in the Chiroptera
18	ROSENBERGER	2010	The Skull of Tarsius: Functional Morphology, Eyeballs, and the Nonpursuit Predatory Lifestyle
19	RUSSO & KIRK	2013	Foramen magnum position in bipedal mammals
20	RUSSO & KIRK	2017	Another look at the foramen magnum in bipedal mammals
21	RUTH	2010	The influence of posture and brain size on foramen magnum position in bats
22	RUTH et al.	2016	Locomotor pattern fails to predict foramen magnum angle in rodents, strepsirrhine primates, and marsupials
23	SATOH & IWAKU	2008	Foramen magnum angle and its effect on visual field in two Apodemus murids
24	USHERWOOD & BERTRAM	2016	Basic Mechanisms of Bipedal Locomotion: Head-Supported Loads and Strategies to Reduce the Cost of Walking
25	VILLAMIL	2017	Locomotion and basicranial anatomy in primates and marsupials
26	WEISBECKER et al.	2020	Global elongation and high shape flexibility as an evolutionary hypothesis of accommodating mammalian brains into skulls

Fonte: O autor (2025).

5.3 Resultados – quantificação da posição do FM

As maiores razões basioccipitais, quando comparadas no tratamento de categoria locomotora (Tabela 5 e Figura 2) são de táxons de locomoção arbórea, indicando que, na realidade, estes apresentam o forame magno mais caudal, seguido dos terrestres, escansoriais e os semiaquáticos com os menores valores, respectivamente, possuindo o forame magno mais ventral.

As médias para gênero (Tabela 6 e Figura 3) não seguem um padrão ecológico de uso de estrato, com gêneros Arborícolas com razões basioccipitais relativas maiores (como

Caluromys e *Caluromysiops*), ao mesmo tempo em que outros gêneros arborícolas (*Gracilinanus* e *Marmosa*) apresentam razões basioccipitais menores do que parte dos terrestres e escansoriais. Da mesma forma, os gêneros de locomoção terrestre e escansorial não parecem se agrupar. Gêneros como *Metachirus* e *Monodelphis*, além de apresentarem valores muito baixos, têm razões basioccipitais mais próximas das de *Tlacuatzin* e de *Philander*, gêneros escansoriais, do que de gêneros de mesma categoria locomotora, como *Lestodelphys* e *Lutreolina*, os quais têm valores mais altos e mais próximos dos arborícola.

Tabela 5 – Número amostral, média e desvio padrão da razão basioccipital para categoria locomotora.

Categoria locomotora	Nº amostral	Média	Desvio padrão
Arborícola	949	0.1246	0.0091
Terrestre	393	0.1327	0.0125
Escansorial	1235	0.1394	0.0092
Semi aquático	92	0.1463	0.0114

Fonte: O autor (2025).

Tabela 6 – Número amostral, média e desvio padrão da razão basioccipital para cada gênero amostrado.

Gênero	Nº amostral	Média	Desvio padrão
<i>Caluromysiops</i>	5	0.1653	0.0116
<i>Caluromys</i>	277	0.1593	0.0078
<i>Hyladelphys</i>	5	0.1574	0.0129
<i>Lutreolina</i>	80	0.1482	0.0089
<i>Glironia</i>	4	0.1462	0.0055
<i>Thylamys</i>	271	0.1456	0.0074
<i>Lestodelphys</i>	7	0.1451	0.0047
<i>Gracilinanus</i>	127	0.1429	0.0069
<i>Marmosa</i>	534	0.1402	0.0073
<i>Marmosops</i>	349	0.1374	0.0078
<i>Monodelphis</i>	251	0.1370	0.0072
<i>Metachirus</i>	55	0.1368	0.0104
<i>Tlacuatzin</i>	55	0.1321	0.0065
<i>Philander</i>	222	0.1301	0.0077
<i>Chironectes</i>	92	0.1246	0.0091
<i>Didelphis</i>	338	0.1193	0.0091

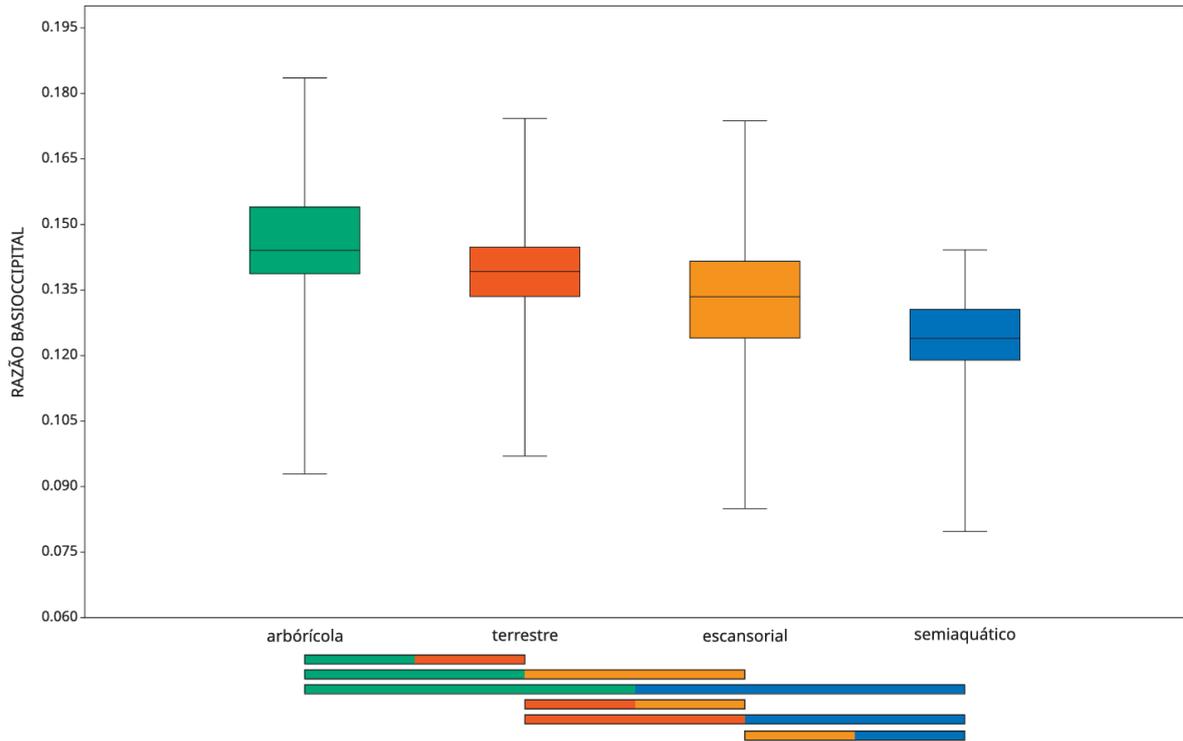
Fonte: O autor (2025).

5.4 Resultados – análises

Encontrei uma diferença significativa (ANOVA, $F=292.5$, G.L. 15, $p<0,001$) na razão

basioccipital no tratamento de hábitos locomotores. Quando comparamos entre hábitos locomotores, através do teste de Tukey, encontramos uma diferença significativa na razão basioccipital entre todas as categorias locomotoras (figura 2).

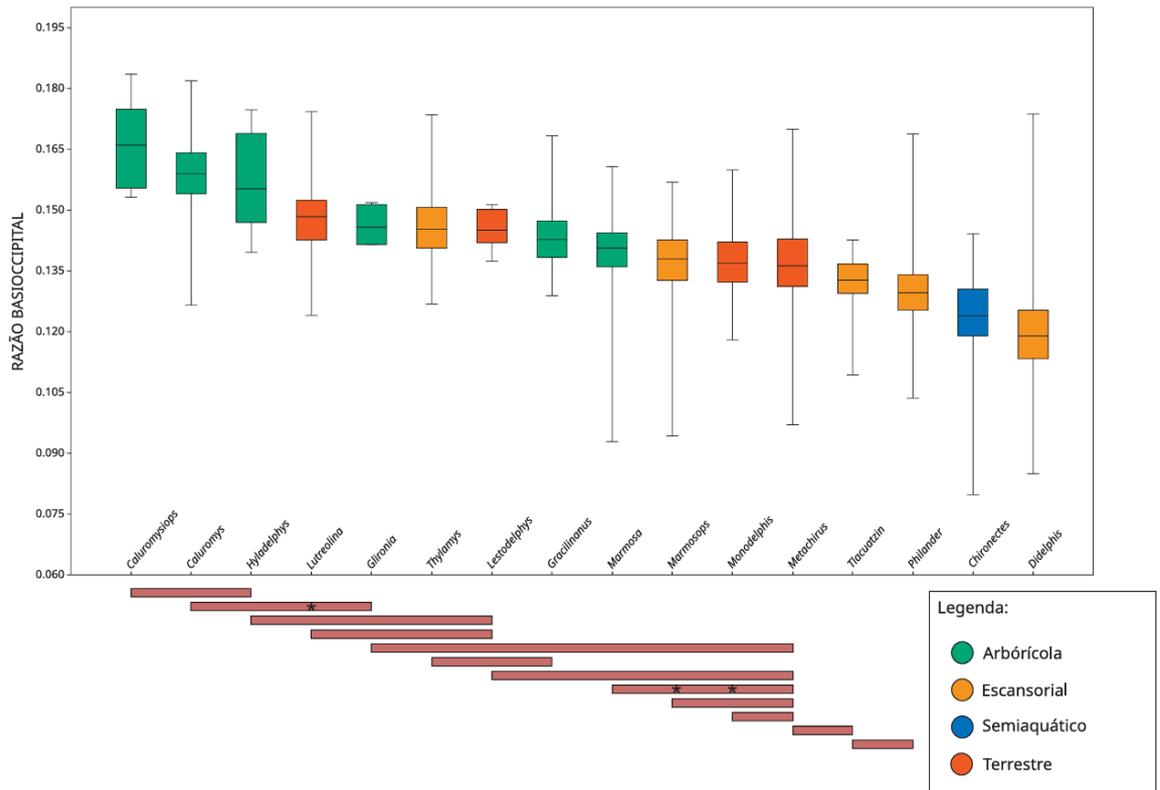
Figura 2 – Médias de razão basioccipital para cada uma das categorias locomotoras apresentadas pelos didelfídeos, juntamente com seus respectivos desvios padrão. As barras abaixo indicam diferença significativa entre as categorias presentes nas extremidades de cada uma.



Fonte: O autor (2025).

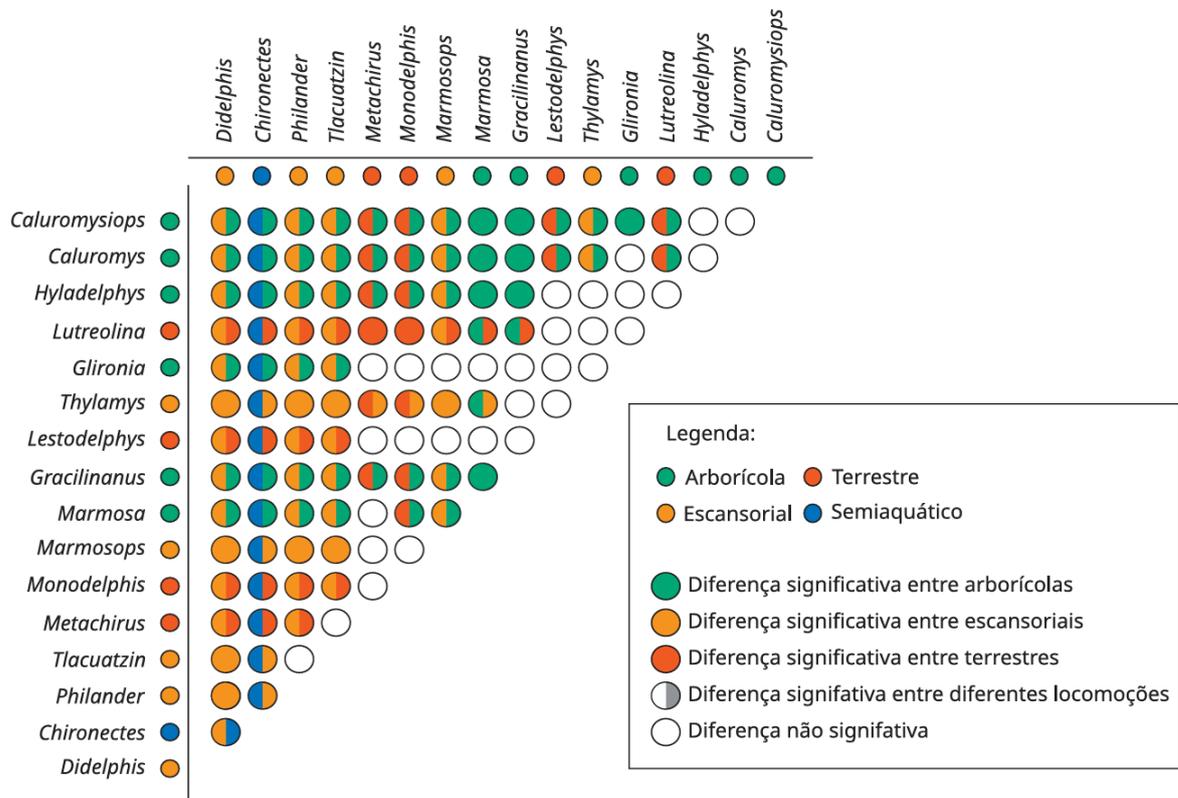
Ao analisar o tratamento entre gêneros (figura 3 e figura 4) encontrei uma diferença significativa (ANOVA, $F=355$, G.L. 3, $p<0.001$), no entanto, os resultados do teste de Tukey, comparando gênero a gênero independentemente, não seguiram um padrão ecológico claro. Alguns gêneros de mesma categoria locomotora apresentaram diferenças significativas, enquanto outros não. Da mesma forma, gêneros de categorias locomotoras diferentes, em alguns casos, não exibiram diferenças significativas, enquanto em outros, as diferenças foram estatisticamente significativas.

Figura 3 – Médias de razão basioccipital para cada um dos gêneros de didelfídeos, juntamente com seus respectivos desvios padrão. As barras abaixo indicam ausência de diferença significativa entre o táxon da extremidade esquerda com todos aqueles os quais a barra alcança. Asteriscos indicam diferença significativa entre o gênero mais à esquerda com aqueles cujo asterisco marca.



Fonte: O autor (2025).

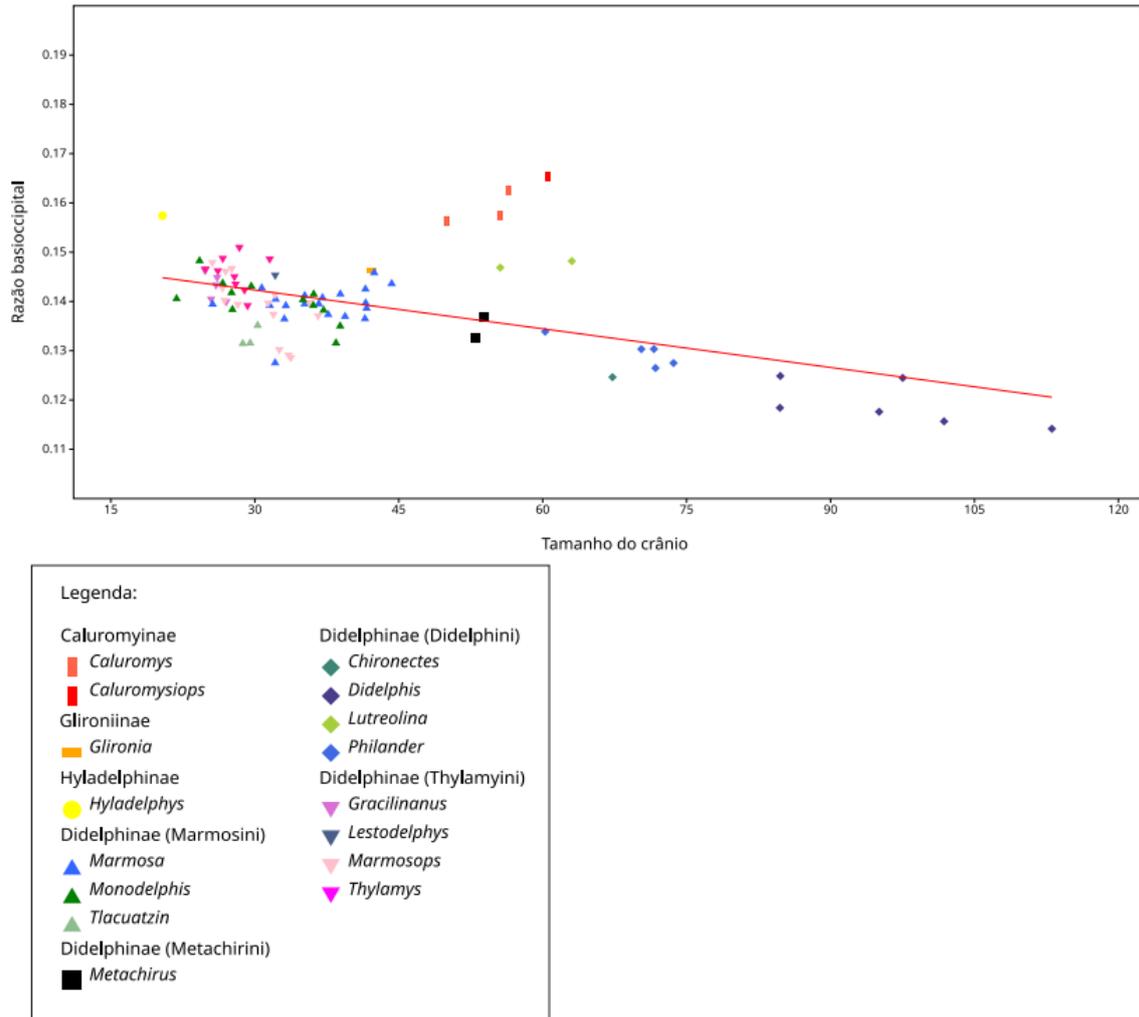
Figura 4 – Gráfico de barras indicando as diferenças significativas e não significativas entre os gêneros, levando em consideração suas categorias locomotoras.



Fonte: O autor (2025).

Encontrei uma relação significativa e negativa entre a razão basioccipital e o tamanho do crânio (REGRESSÃO, $p < 0.001$, inclinação = -0,00026162, $r = -0,55735$, $r^2 = 0,31063$), com o tamanho variando 31% da razão basioccipital. Sendo assim, à medida que o crânio cresce, a razão basioccipital diminui.

Figura 5 – Regressão linear bivariada entre as médias de razão basioccipital e tamanho do crânio para cada espécie amostrada.



Fonte: O autor (2025).

6 DISCUSSÃO

Os resultados indicam que a razão basioccipital, utilizada como proxy para a posição do forame magno, varia significativamente entre hábitos locomotores em Didelphidae, com gêneros terrestres, escansoriais, e semiaquáticas, respectivamente, apresentando valores mais baixos do que em espécies arborícolas, indicando, assim, que didelfídeos arborícolas possuem FM mais caudal entre todas as categorias, contradizendo os padrões observados em outros mamíferos. A ventralização do forame magno em espécies semiaquáticas também se mostrou contraintuitiva frente ao que se conhece sobre adaptações cranianas em mamíferos aquáticos. Considerei que outros fatores, como encefalização, postura da coluna, aparelho mastigatório e dieta também podem influenciar a posição do forame magno. A alometria teve um papel significativo, explicando 31% da variação observada, embora os padrões encontrados também contrariem hipóteses de estudos anteriores com didelfídeos. A análise por gênero não revelou padrões ecológicos consistentes, o que pode refletir limitações da métrica adotada neste estudo. Por fim, sugiro possíveis alternativas metodológicas para mensurar com maior precisão a posição e orientação do forame magno, e destaco a importância de incorporar fatores ecológicos, morfológicos e filogenéticos em análises futuras.

Os resultados obtidos para locomoção mostram que didelfídeos mais terrestres apresentam valores de razão basioccipital menores e, portanto, possuem o forame magno mais ventral do que suas contrapartes arbóreas, ao contrário do que propus, no qual era esperado que espécies arbóreas apresentassem um FM mais ventralizado.

Apesar dos resultados sugerirem que existe diferença significativa na posição do FM de didelfídeos de diferentes hábitos locomotores, eles não corroboram com outros trabalhos que avaliam a diferença na posição do FM e sua relação com o uso dos estratos florestais por pequenos mamíferos (Satoh & Iwaku, 2008; Hennekam, 2022), que sugerem que a posição do FM varia de acordo com o estrato utilizado, sendo mais caudal em mamíferos terrestres e mais ventral em mamíferos arborícolas.

Satoh & Iwaku (2008) atribuíram a ventralização da posição do FM em roedores arborícolas como uma adaptação para aumentar a verticalidade da visão. Em roedores, a musculatura mastigatória é robusta e ocupa espaço abaixo do olho, ofuscando a visão da região inferior. Em táxons terrestres, isso não representa um problema. No entanto, em um ambiente descontínuo, como os estratos superiores, a capacidade de enxergar o que está abaixo é crucial para evitar quedas. Nesse contexto, a ventralização do FM inclinaria a cabeça em direção ao

chão, melhorando a visão da parte inferior, sem comprometer a musculatura mastigatória. Dessa forma, é possível que a ventralização do FM em roedores arborícolas seja uma adaptação exclusiva de Rodentia, como uma solução para o trade-off entre visão e musculatura mastigatória e, portanto, não se reflita em outras linhagens, como Didelphidae.

A categoria semiaquática apresenta a menor razão basioccipital entre as categorias locomotoras (e a segunda menor quando comparada entre gêneros, com *Chironectes*, ficando atrás apenas de *Didelphis*), o que sugere que os semiaquáticos apresentam o forame magno mais ventralizado entre os didelfídeos. Esse resultado é, no entanto, contraintuitivo. Mamíferos aquáticos exibem adaptações para a natação, como a perda de mobilidade das vértebras cervicais e o posicionamento mais caudal do forame magno, em comparação com os mamíferos terrestres. Essas adaptações permitem uma maior estabilidade da cabeça e do pescoço durante a locomoção aquática, além de reduzir a resistência hidrodinâmica. *Chironectes*, assim como outros mamíferos aquáticos e semiaquáticos, apresenta adaptações comportamentais que aumentam a eficiência da natação, como a manutenção da cabeça alinhada ao eixo do corpo durante o nado (Fish, 1993). Dessa forma, seria esperado que essas adaptações comportamentais fossem acompanhadas por modificações morfológicas, como uma posição mais caudal do forame magno, tal como observado em outros mamíferos aquáticos.

É possível também que fatores não considerados neste trabalho estejam influenciando a posição do forame magno. A encefalização é muito discutida como uma característica que, em mamíferos, leva à migração do basicrânio para uma posição mais inferior, abrindo mais espaço para acomodar um encéfalo maior (Lieberman et al., 2000; Lieberman et al., 2008; Ruth, 2010; Ruth et al., 2016; Weisbecker, 2021). No entanto, nossos resultados não corroboram com essa hipótese também. *Caluromys*, no trabalho de Elsenberg & Wilson (1981) apresenta valores altos de encefalização. Seguindo essa hipótese, esperávamos que *Caluromys* apresentasse uma posição mais ventral do FM, permitindo a acomodação do seu encéfalo relativamente maior.

Russo & Kirk (2017) sugerem que a migração do FM para uma posição mais ventral do crânio está relacionada com a postura da coluna, com espécies mais ortógradas, que tendem a passar mais tempo com a coluna ereta, seja ela bípede ou não, apresentando FM mais ventral que espécies pronógradas - espécies cuja coluna passa a maior parte do tempo em posição horizontal. Alguns autores também sugerem que o tamanho do aparelho bucal (Ruth et al., 2016) e as preferências alimentares (Demiraslan, 2023) estariam influenciando a posição e a forma do FM.

A alometria explica 31% da variação na posição do forame magno, indicando uma

correlação moderada (negativa) do tamanho corporal sobre a razão basioccipital, na qual, à medida que o crânio cresce, o FM migra ventralmente. Astúa (2009) analisou a escápula de 15 gêneros de didelfídeos e sua relação com o uso do estrato dentro do grupo e encontrou que espécies menores apresentam menor variação na forma da escapula, enquanto as maiores apresentavam maiores variações. Segundo ele, isso se dava pelo fato de que, para as espécies terrestres pequenas, pequenas obstruções do terreno poderiam ser obstáculos relativamente grandes, e, por isso, o esforço para arborícolas e terrestres pequenos seria similar. Espécies maiores, por outro lado, ignorariam com maior facilidade esses obstáculos, e, por serem mais pesadas, precisariam de maiores adaptações na forma para correr, nadar e escalar.

Nesse sentido, mais uma vez, nossos resultados são contraintuitivos. Era esperado que, assim como encontrado para a escápula por Astúa (2000), encontrássemos espécies menores, apresentando um FM mais ventral (seguindo o mesmo princípio de que, para espécies pequenas, pequenos obstáculos podem ser grandes e, portanto, exigissem adaptações semelhantes ao de arborícolas) e espécies maiores apresentando um FM mais caudal.

Os resultados para gênero não parecem seguir um padrão ecológico, com táxons de categoria locomotora igual, diferindo de táxons da mesma categoria (ex.: *Caluromysios-Gracilinanus* e *Caluromys-Marmosa*) e táxons de categorias diferentes, não diferindo entre si (como é o caso de *Hyladelphys* e *Glironia*, ambos arborícolas, não diferirem de *Lutreolina*, espécie de hábito majoritariamente terrestre).

Acredito que a metodologia empregada neste trabalho, como proxy para quantificar a posição do forame magno, não reflete adequadamente sua posição real em marsupiais didelfídeos. Ao compararmos, qualitativamente, as imagens utilizadas para essa mensuração, é possível perceber que algumas espécies apresentam o forame magno mais “visível” ventralmente, enquanto em outras ele aparece orientado numa posição mais caudal e com somente sua margem ventral visível, sugerindo variações na orientação do forame entre os espécimes (vale destacar que todas as imagens foram padronizadas com o palato paralelo à mesa). No entanto, ao alinharmos essas imagens, com base na razão basioccipital, e compararmos com suas médias, não é possível observar um gradiente consistente entre elas (do forame mais “visível” para o menos “visível”). Esse resultado reforça a suspeita de que a métrica utilizada pode não estar capturando com precisão a posição do forame magno, possivelmente porque a sutura esfenoccipital — em direção à qual supus que o FM estaria se deslocando — também esteja se deslocando nas espécies, comprometendo os resultados.

Sugiro que estudos futuros busquem avaliar a posição do forame magno utilizando

outros índices, como, por exemplo, o ângulo do FM, formado entre o *Opistion* (ponto mais caudal do FM) e o *Basion* (ponto mais ventral do FM), em relação ao *Prostion* (ponto localizado entre os primeiros incisivos superiores). Esse ângulo pode oferecer uma medida mais precisa da orientação e inclinação do forame magno no crânio. Além disso, seria relevante investigar se há influência dos fatores, além da locomoção (preferência alimentar, tamanho do aparelho mastigatório e encefalização) sobre a posição do FM e o quanto cada um dos fatores explica a variação na posição do forame magno. Avaliar o grau de influência da filogenia sobre essa variação também é fundamental, pois permitiria distinguir se os padrões observados têm origem adaptativa ou são, em grande parte, reflexo de herança evolutiva.

7 CONCLUSÃO

A razão basioccipital, utilizada como proxy para estimar a posição do forame magno, varia significativamente entre categorias locomotoras em Didelphidae, com os menores valores sendo observados em espécies escansoriais e semiaquáticas, respectivamente, indicando um forame magno mais ventral nessas categorias, enquanto os maiores valores estão atribuídos aos arborícolas, indicando um forame magno mais caudal.

Esses resultados, no entanto, contrariam padrões descritos para outros grupos de mamíferos, nos quais a ventralização do forame magno está associada a hábitos arborícolas.

A análise entre gêneros não revelou um padrão ecológico consistente, sugerindo limitações da métrica utilizada para capturar a real orientação do forame magno. Além disso, foi observada uma correlação negativa significativa entre a razão basioccipital e o tamanho do crânio, com a alometria explicando 31% da variação, embora de forma contraintuitiva em relação ao que se esperava.

Considerando essas inconsistências, proponho que estudos futuros incorporem outras abordagens métricas para avaliar a posição do forame magno em Didelphidae e que considerem a influência de fatores, além do hábito locomotor, como encefalização, postura, tamanho do aparelho mastigatório, dieta e também da história evolutiva do grupo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHERN, J.C.M. Foramen Magnum Position Variation. In: *Pan troglodytes*, Plio- Pleistocene Hominids, and Recent *Homo sapiens*: Implications for Recognizing the Earliest Hominids. **American Journal of Physical Anthropology**, Vol. 127, p. 267–276. 2005. Disponível em: 10.1002/ajpa.20082.

AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. **Mammal Diversity Database (MDD)**, Version 1.11, 2020. Disponível em: <https://www.mammaldiversity.org>. Acesso em: 20 mar. 2025.

ASTÚA, D. & GUILHON, G. Morphology, Form, and Function in Didelphid Marsupials. In: Cáceres, N. C., Dickman, C. R. *American and Australasian Marsupials*. 1. ed. **Springer Nature**, C. 12. p. 483-514. 2023. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-030-88800-8_22-2.

ASTÚA, D. et al. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials. **Hystrix It. J. Mamm.**, v. 10, n. 2, p. 115-130, 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.4404/hystrix-11.1-4140>.

_____. Taxonomic Checklist of Living American Marsupials. In: CÁCERES, N. C.; DICKMAN, C. R. *American and Australasian Marsupials*. 1. ed. Cham: **Springer Nature**, 2023. p. 115–162. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-030-88800-8_31-1.

ASTÚA, D. Evolution of scapula size and shape in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). **Evolution**, v. 63, n. 9, p. 2438–2456, set/2009. Disponível em: doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00720.x.

_____. Family Didelphidae (Opossums). In: Wilson D. E. & Mittermeier R. A. **Handbook of the Mammals of the World**. v. 5: Monotremes and Marsupials. Barcelona: Lynx Editions/Conservation International/IUCN, p. 70–186, 2015.

ASTÚA, D.; LEINER, N. Tooth Eruption Sequence and Replacement Pattern in Woolly Opossums, Genus *Caluromys* (Didelphimorphia: Didelphidae). **Journal of Mammalogy**, v. 89, n. 1, p. 244-251, fev./2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-434.1>.

ASTÚA, D.; SANTORI, R. T.; FINOTTI, R. et al. Nutritional and fibre contents of laboratory established diets of neotropical opossums (Didelphidae). In: JONES, M.; ARCHER, M.; DICKMAN, C. (Eds.). **Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials**. Melbourne: CSIRO Publishing, 2003, p. 221–237.

BAKER, A. M. Taxonomy and Diversity of Living Australasian Marsupials. In: Cáceres, N. C., Dickman, C. R. *American and Australasian Marsupials*. 1. ed. **Springer Nature**, C. 5. p. 163-248, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-030-88800-8_32-1.

BECK, R. M. D. Diversity and Phylogeny of Marsupials and their Steem Relatives (Metatheria). In: Cáceres, N. C., Dickman, C.R. *American and Australasian Marsupials*. 1. ed. **Springer Nature**, C. 2. p. 23-88. 2023. Disponível em: DOI:10.1007/978-3-031-08419-5_35.

BERTA, A.; SUMICH, J. L.; KOVACS, K. M. **Marine Mammals: Evolutionary Biology**. 3. ed. San Diego: Academic Press, 2015.

BURGIN, C. J. et al. How many species of mammals are there? **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 1, p. 1–14, 2018.

CÁCERES, N. C. et al. Uso do espaço por marsupiais: Fatores influentes sobre área de vida, seleção de habitat e movimentos. In: Cáceres, N.C. **Os Marsupiais do Brasil: Biologia, ecologia e conservação**. 2. Ed. Campo Grande- MS: Editora UFMS, 2012. C. 15, p. 327-346.

CÁCERES, N. C. & DICKMAN, C. R. American and Australasian Marsupials. [s.l.]. **Springer Nature**, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-3-031-08419-5>.

CÁCERES, N. C. **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande-MS: Editora UFMS, 2012.

CHEMISQUY, M. A. et al. Form, function and evolution of the skull of didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). **Journal of Mammalian Evolution**, v. 28, p. 2333, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09495-4>.

COX, P. G.; JEFFERY, N. Reviewing the morphology of the jaw-closing musculature in squirrels, rats, and guinea pigs with contrast-enhanced microCT. **The Anatomical Record**, v. 294, n. 6, p. 915–928, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ar.21381>.

DEAN, M. C. & WOOD, B. A. Metrical Analysis of the Basicranium of Extant Hominoids and *Australopithecus*. **American journal of physical anthropology**, v. 54, p. 63-71, 1981. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330540109>.

DELICIELLOS C. A. & VIEIRA, 2023. Positional Behavior and Locomotor Performance of American Marsupials: Links with Habitat and Substrate Use. In: Cáceres, N.C., Dickman, C.R. American and Australasian Marsupials. 1. ed. **Springer Nature**, C. 31. p. 981-1003. 2023. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-031-08419-5_21.

DEMİRASLAN et al. Could there be a relationship between feeding characteristics and the shape of condylus occipitalis and foramen magnum in mammals? **Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences**, v. 47, n. 4, artigo 10, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.55730/1300-0128.4307>.

DuBRUL E. L. Posture, locomotion and the skull in Lagomorpha. **The American journal of anatomy**, v. 87, n. 2, p. 277–313, 1950. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/aja.1000870205>.

EISENBERG, J. F.; WILSON, D. E. Relative brain size and demographic strategies in didelphid marsupials. **The American Naturalist**, v. 118, n. 1, p. 1–15, jul. 1981. Disponível em: <https://doi.org/10.1086/283796>.

FAURBY, S. et al. PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology. **Ecology**, v. 99, n. 11, p. 2626, 2018. Disponível em: [10.1002/ecy.2443](https://doi.org/10.1002/ecy.2443).

FISH, F. E. Comparison of swimming kinematics between terrestrial and semiaquatic opossums. **Journal of Mammalogy**, v. 74, n. 2, p. 275–284, 21 maio 1993. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/1382382>.

GIANNINI, N. P. et al. The cranial morphospace of extant marsupials. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 28, p. 1145–1160, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10914-021-09589-y>.

GOIN, F. et al. **A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals**. Dordrecht: Springer, 2016. (Springer Earth System Sciences). Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7420-8>.

GRIFFITHS, M. **The Biology of the Monotremes**. New York: Academic Press, 2012.

HAMMER et al. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4. n. 1, p. 9, 2001.

HENNEKAM, J. J. Comparative morphology of the dormouse skull. **Journal of Anatomy**, v. 240, n. 5, p. 914-935, mai/2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/joa.13596>.

JANSA, S. A.; BARKER, F. K.; VOSS, R. S. The early diversification history of didelphid marsupials: a window into South America's "Splendid Isolation". **Evolution**, v. 68, n. 3, p. 684–695, 2014. Disponível em: [10.1111/evo.12290](https://doi.org/10.1111/evo.12290).

KARDONG, K. V. **Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution**. 7. ed. New York: McGraw-Hill Education, 2014.

LANDI et al. Locomotion, posture, and the foramen magnum in primates: Reliability of indices and insights into hominin bipedalism. **American Journal of primatology**, v. 82, n. 9. 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ajp.23170>.

LESSA et al. Food Habits of American Marsupials. In: Cáceres, N.C., Dickman, C. R. **American and Australasian Marsupials**. 1, ed. **Springer Nature**, C. 34. p. 1095-1122, 2023. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-030-88800-8_22-2.

LIEBERMAN et al. Spatial packing, cranial base angulation, and craniofacial shape variation in the mammalian skull: testing a new model using mice. **Journal of anatomy**, v. 212, n. 6, p. 720–735, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00900.x>.

_____. The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. **American journal of physical anthropology**, v. 31, p. 117–169, 2000. Disponível em: [https://doi.org/10.1002/1096-8644\(2000\)43:31+<117::aid-ajpa5>3.3.co;2-9](https://doi.org/10.1002/1096-8644(2000)43:31+<117::aid-ajpa5>3.3.co;2-9).

LIEM, Karel; BEMIS, William; WALKER, Warren F. **Functional Anatomy of the Vertebrates: An Evolutionary Perspective**. Boston: Cengage Learning, 2000.

LUBOGA, S.A. & WOOD, B.A. Position and orientation of the foramen magnum in higher primates. **American journal of physical anthropology**, v. 81, n. 1, p. 67–76, 1990. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330810108>.

LUO, Zhe-Xi. Transformation and diversification in early mammal evolution. **Nature**, v. 450, n. 7172, p. 1011–1019, 2007. Disponível em: [10.1038/nature06277](https://doi.org/10.1038/nature06277).

MELO, G. L. et al. Feeding ecology of the marsupial *Thylamys macrurus* (Olfers, 1818) (Mammalia, Didelphidae) in woodland patches of Cerrado, central-western Brazil. **Mammalia**, v. 83, n. 1, p. 41–48, 2019.

MITCHELL, K. J. et al. Molecular phylogeny, biogeography, and habitat preference evolution of marsupials. **Molecular Biology and Evolution**, v. 31, n. 9, p. 2322–2330, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/molbev/msu176>.

MONTEIRO, L. R.; NOGUEIRA, M. R. Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures. **Evolution**, v. 64, n. 3, p. 724–744, 1 mar. 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00857.x>.

NEAUX et al. Basicranium and face: Assessing the impact of morphological integration on primate evolution. **Journal of Human Evolution**, v. 118, p. 43-55, mai/2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.02.007>.

_____. Relationship between foramen magnum position and locomotion in extant and extinct hominoids. **Journal of human evolution**, v. 113, p. 1-9, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.07.009>.

NIEVELT, A. & SMITH, K. Tooth Eruption in *Monodelphis domestica* and Its Significance for Phylogeny and Natural History. **Journal of Mammalogy**, v. 86, n. 2, p. 333-341, abr./2005. Disponível em: 10.1644/BWG-224.1.

PEDERSEN, S. C. Cephalometric correlates of echolocation in the chiroptera. **Journal of Morphology**, v. 218, n. 1, p. 85–98, out. 1993. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/jmor.1052180107>.

PEVSNER, S. K.; GROSSNICKLE, D. M.; LUO, Z.-X. The functional diversity of marsupial limbs is influenced by both ecology and developmental constraint. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 135, n. 3, p. 569–585, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab168>.

POUGH, F. H. et al. **Vertebrate Life**. 10. ed. New York: Pearson, 2018.

ROHLF, F. J. The tps series of softwares. **Hystrix, The Italian Journal of Mammalogy**, v. 26, p. 1-14. 2015.

RUSSO, G. A. & KIRK, E. C. Another look at the foramen magnum in bipedal mammals. **Journal of human evolution**, v. 107, p. 24-40, 2017. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhev.2017.01.018>.

_____. Foramen magnum position in bipedal mammals. **Journal of human evolution**, v. 65, n. 5, p. 656–670. 2013. Disponível em: 10.1016/j.jhevol.2013.07.007.

RUTH, A. A. The influence of posture and brain size on foramen magnum position in bats. **OhioLINK Electronic Theses and Dissertations Center**, Kent State University, Master's thesis, 2010. Disponível em: http://rave.ohiolink.edu/etdc/view?acc_num=kent1270059009.

RUTH, et al. Locomotor pattern fails to predict foramen magnum angle in rodents, strepsirrhine primates, and marsupials. **Journal of human evolution**, v. 94, p. 45-52, 2016. Disponível em: [10.1016/j.jhev.2016.01.003](http://dx.doi.org/10.1016/j.jhev.2016.01.003).

SATOH, K. & IWAKU, F. Foramen magnum angle and its effect on visual field in two *Apodemus* murids. **Mammal Society of Japan**, v. 33, n. 4, p. 151-155, 2008. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.3106/1348-6160-33.4.151>.

SCHWAB, J. A. et al. Evolutionary ecomorphology for the twenty-first century: examples from mammalian carnivores. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 290, n. 20231400, 2023. Disponível em: <http://doi.org/10.1098/rspb.2023.1400>.

SHIRAI, L. T.; MARROIG, G. Skull modularity in neotropical marsupials and monkeys: size variation and evolutionary constraint and flexibility. **Journal of Experimental Zoology, Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 314B, n. 1, p. 63–83, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/jez.b.21367>.

SILVA, H. S. D. **Evolução morfológica em marsupiais (Mammalia, Didelphimorphia) do Novo Mundo**. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.11606/T.41.2010.tde-02022011-154408>.

SILVA-NETO, F. C. et al. Evolution, divergence, and convergence in the mandibles of opossums (Didelphidae, Didelphimorphia). **Current Zoology**, v. 70, n. 4, p. 448-504, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/cz/zoad027>.

TRIBE, C. J. Dental Age Classes in *Marmosa Incana* and Other Didelphoids. **Journal of Mammalogy**, v. 71, n. 4, p. 566–569, 1990. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/1381795>.

VIEIRA, E. M.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 5, p. 501–507, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/S0266467403003559>.

VIERA, E. M.; CAMARGO, N. F. Uso do espaço vertical por marsupiais brasileiros. In: CÁCERES, N. C. **Os Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Conservação**. 2. ed. Campo Grande: Editora UFMS, 2012. p. 347–364.

VIERA, E.M. & DELCIELLOS, A.C. Locomoção, morfologia e uso do habitat em marsupiais neotropicais: uma abordagem ecomorfológica. In: Cáceres, N.C. **Os Marsupiais do Brasil: Biologia, ecologia e conservação**. 2º Ed. Campo Grande- MS: Editora UFMS, 2012. C. 16, p. 347-364.

VILLAMIL, C. I. Locomotion and basicranial anatomy in primates and marsupials. **Journal of human evolution**, v. 111, p. 163–178, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jhev.2017.07.003>.

VOSS, R. S. & JANSA, S. A. Opossum classification and diversity. In: VOSS, R. S. & JANSA, S. A. **Opossums: an adaptive radiation of new world marsupials**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2021. C. II, p. 27-63.

WEISBECKER et al. Global elongation and high shape flexibility as an evolutionary hypothesis of accommodating mammalian brains into skulls. **Evolution**, v. 75, n. 3, p. 625–640, mar./2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/evo.14163>.

WILDMAN, D. E. et al. Evolution of the mammalian placenta revealed by phylogenetic analysis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 9, p. 3203–3208, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.0511344103>.

WOODBURNE, M. O. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, n. 4, p. 245–264, 2010. Disponível em: [10.1007/s10914-010-9144-8](https://doi.org/10.1007/s10914-010-9144-8).