



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

FRANCISCO DAS CHAGAS SILVA NETO

**EVOLUÇÃO E DIVERSIFICAÇÃO MORFOLÓGICA NA MANDÍBULA DE
MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)**

Recife
2022

FRANCISCO DAS CHAGAS SILVA NETO

**EVOLUÇÃO E DIVERSIFICAÇÃO MORFOLÓGICA NA MANDÍBULA DE
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 mestre em Biologia Animal. Área de concentração: Biologia Animal

Orientador: Diego Astúa de Moraes

Recife
2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Silva Neto, Francisco das Chagas

Evolução e diversificação morfológica na mandíbula de marsupiais didelfídeos (Didelphimorphia: Didelphidae) / Francisco das chagas Silva Neto. - 2022.

91 f. : il.

Orientador: Diego Astúa de Moraes

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Recife, 2022.

Inclui referências e apêndices.

1. Didelphis marsupialis. 2. Mamíferos. 3. Nutrição animal. I. Moraes, Astúa (orientador). II. Título.

599

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-073-2022

FRANCISCO DAS CHAGAS SILVA NETO

**EVOLUÇÃO E DIVERSIFICAÇÃO MORFOLÓGICA NA MANDÍBULA DE
MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS (DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)**

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

Aprovada em: 23/02/2022.

BANCA EXAMINADORA

Prof^o. Dr. Diego Astúa de Moraes (Orientador e Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr^a. Rafaela Velloso Missagia (Examinadora Externa)
Universidade Federal de Minas Gerais

Prof^o. Dr. Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto (Examinador Externo)
Universidade Federal da Paraíba

Prof^o. Dr. João Pedro de Souza Alves (Examinador Interno Suplente)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^o. Dr. Rodrigo Fornel (Examinador Externo Suplente)
**Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – Campus
Erechim**

Aos meus pais,
Maria Lúcia e Tomaz Edson.

AGRADECIMENTOS

Ao Diego, meu orientador, por ter me dado a oportunidade de trabalhar em seu laboratório e realizar este trabalho. Por toda paciência e seu jeito cuidadoso de falar. Por todas as vezes que me ajudou a resolver os problemas com os *softwares* que pareciam sempre engasgar nas minhas análises. Por compreender minhas dificuldades e me ajudar a superá-las.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório de Mastozoologia da UFPE, por terem me acolhido e me ajudado nas atividades do laboratório, em especial à Milena e à Patricia que me ensinaram e apoiaram desde o primeiro dia.

À minha família, em especial aos meus pais, Maria Lúcia e Tomaz Edson, por todo carinho e confiança em mim, por sempre apoiarem meus estudos e decisões. Por todas as orações, paciência e tanto tempo dedicado a mim. E ao meu primo Tiago, que me ajudou durante a fase de elaboração do projeto, por todo apoio e palavras de conforto durante esses anos.

À Marília, por sempre ter me apoiado em todos esses anos e por ter me acompanhado desde a escola até agora. Pelo carinho, amor, cuidado e preocupação comigo. Por ter me ajudado na edição da dissertação e na revisão do texto.

À CAPES, pela concessão da bolsa de Mestrado e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UFPE. À todos os curadores e gestores de coleções científicas de onde foram tiradas as fotos dos espécimes utilizados neste trabalho. E à Dra. Silvia Pavan que nos ajudou disponibilizando mais fotos de espécies de *Monodelphis* para complementar nossa análise.

Aos membros da banca que avaliaram minha dissertação, Diego Astúa, Rafaela Missagia, Pedro Estrela, João Pedro de Souza Alves e Rodrigo Fornel, por terem lido e colaborado com sugestões e críticas construtivas. Foram de grande importância para a finalização deste trabalho e para o meu crescimento como pesquisador.

E por fim, À Deus, que é meu refúgio e que me ilumina nos momentos que mais preciso.

“So carry on, there's a meaning to life” (MATOS, 1993).

RESUMO

Os marsupiais didelfídeos são considerados um grupo morfológicamente não especializado com uma dieta generalista, que inclui vertebrados, invertebrados e matéria vegetal. Enquanto a variação da forma do crânio e da escápula na família já foi analisada em estudos anteriores, a variação da forma da mandíbula, por vezes associada à dieta ou filogenia em outros grupos de mamíferos, não foi devidamente avaliada em Didelphidae. Nós avaliamos a variação da forma e tamanho da mandíbula dos didelfídeos (2429 espécimes pertencentes a 79 espécies) utilizando morfometria geométrica 2D. Classificamos a dieta dos didelfídeos em quatro categorias: (1) majoritariamente carnívoro, (2) majoritariamente frugívoro, (3) majoritariamente insetívoro e (4) onívoro, para avaliar se a ordenação do morfoespaço tem influência dos hábitos alimentares. O tamanho e a forma da mandíbula foram mapeados numa filogenia para 69 táxons selecionados e o tamanho e formas ancestrais foram reconstruídos por parcimônia. Encontramos variações na morfologia da mandíbula entre os grupos de didelfídeos e nossos resultados apontam que estas variações apresentam um sinal filogenético significativo. Não foram encontrados efeitos importantes de tamanho nos dois primeiros PCs, indicando que a alometria não desempenha um papel importante na formação da diversidade morfológica sobre a mandíbula dos didelfídeos. Nossos resultados indicam que a forma e o tamanho da mandíbula ancestral dos didelfídeos seria similar a dos atuais espécimes do gênero *Marmosa*, isso indica que muito possivelmente a preferência alimentar o ancestral dos didelfídeos seria majoritariamente insetívora.

Palavras-chave: dieta; evolução fenotípica; mamíferos; morfometria geométrica.

ABSTRACT

Didelphid marsupials are considered a morphologically unspecialized group with a generalist diet that includes vertebrates, invertebrates, and plant matter. While variation in skull and scapula shape in the family has been examined in previous studies, variation in mandible shape, sometimes associated with diet or phylogeny in other mammalian groups, has not been properly assessed in Didelphidae. We evaluated the variation in mandible shape and size of didelphids (2429 specimens belonging to 79 species) using 2D geometric morphometrics. We classified the diet of the didelphids into four categories: (1) mostly carnivorous, (2) mostly frugivorous, (3) mostly insectivorous, and (4) omnivorous, to assess whether morphospace ordination has an influence on dietary habits. Mandible size and shape were mapped onto a phylogeny for 69 selected taxa and ancestral size and shapes were reconstructed by parsimony. We found variations in mandible morphology between didelphid groups and our results indicate that these variations present a significant phylogenetic signal. No important size effects were found in the first two PCs, indicating that allometry does not play an important role in shaping morphological diversity on the mandible of didelphids. Our results indicate that the shape and size of the ancestral mandible of didelphids would be similar to that of current specimens of the genus *Marmosa*, this indicates that quite possibly the feeding preference of the ancestral didelphids was mostly insectivorous.

Keywords: diet; geometric morphometrics; mammals; phenotypic evolution.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	14
2.1	FILOGENIA E SISTEMÁTICA DOS MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS.....	14
2.2	DIETA.....	18
2.2.1	<i>Caluromys</i>	21
2.2.2	<i>Caluromysiops</i>	22
2.2.3	<i>Chacodelphys</i>	22
2.2.4	<i>Chironectes</i>	23
2.2.5	<i>Cryptonanus</i>	23
2.2.6	<i>Didelphis</i>	23
2.2.7	<i>Glironia</i>	25
2.2.8	<i>Gracilinanus</i>	25
2.2.9	<i>Hyladelphys</i>	26
2.2.10	<i>Lestodelphys</i>	26
2.2.11	<i>Lutreolina</i>	27
2.2.12	<i>Marmosa</i>	27
2.2.13	<i>Marmosops</i>	28
2.2.14	<i>Metachirus</i>	29
2.2.15	<i>Monodelphis</i>	30
2.2.16	<i>Philander</i>	30
2.2.17	<i>Thylamys</i>	31
2.2.18	<i>Tlacuatzin</i>	31
2.3	MORFOMETRIA.....	32
2.3.1	Morfometria linear e morfometria geométrica	33

2.3.2	<i>Marcos e semi-marcos anatômicos</i>	35
2.2.3	<i>Thin-plate Splines</i>	36
3	METODOLOGIA	38
3.1	AMOSTRA	38
3.2	IMAGENS E MARCOS ANATÔMICOS	40
3.3	MORFOMETRIA GEOMÉTRICA E ANÁLISES	42
3.4	FILOGENIA	43
3.5	DIETA	46
3.6	RECONSTRUÇÃO DA FORMA E TAMANHO ANCESTRAL	47
4	RESULTADOS	48
4.1	VARIAÇÃO DA FORMA E TAMANHO	48
4.2	DIETA	51
4.3	RECONSTRUÇÃO DO TAMANHO E FORMA ANCESTRAIS	52
5	DISCUSSÃO	55
5.1	TAMANHO E FORMA DA MANDÍBULA	55
5.2	EVOLUÇÃO DA MANDÍBULA DOS DIDELFÍDEOS	57
5.3	DIETA	58
6	CONCLUSÕES	62
	REFERÊNCIAS	63
	APÊNDICE A – NÚMEROS DE TOMBO DOS ESPÉCIMES UTILIZADOS ..	75

1 INTRODUÇÃO

A ordem Didelphimorphia é atualmente constituída por apenas uma família, Didelphidae, com 18 gêneros e 127 espécies (VOSS; JANSÁ, 2021), sendo 90% das espécies e 50% dos gêneros endêmicos da América do Sul (JANSÁ; BARKER; VOSS, 2014; VOSS; JANSÁ, 2009). Eles são, de longe, o maior grupo de marsupiais vivos das Américas (GOIN; WOODBURNÉ; ZIMICZ; MARTIN *et al.*, 2016). Distribuem-se por toda a América do Sul e Central, e pela parte sul e leste da América do Norte até à fronteira entre os EUA e o Canadá (ASTÚA, 2015). Estão classificados em quatro subfamílias: Gliriniinae (*Glirinia*), Caluromyinae (*Caluromys* e *Caluromysiops*), Hyladelphinae (*Hyladelphys*), e Didelphinae, que é composta por quatro tribos (Marmosini, Metachirini, Didelphini e Thylamyini) (VOSS; JANSÁ, 2009).

Apesar de terem uma morfologia e dieta conservadora, os didelfídeos apresentam uma variação considerável em seus tamanhos corporais e preferências alimentares (AMADOR; GIANNINI, 2020; ASTÚA, 2015; VOSS; JANSÁ, 2021). Espécimes adultos variam de 10g nas menores espécies até 5kg em *Didelphis virginiana* (VOSS; JANSÁ, 2021). A maioria das espécies apresentam uma dieta generalista, consumindo uma ampla gama de itens como invertebrados, flores, néctar, vertebrados e frutos, em diferentes proporções (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Entretanto, algumas espécies apresentam preferências alimentares bem definidas, como é o caso das espécies de *Caluromys*, que chegaram a apresentar 75% da sua dieta composta por restos de frutos. As espécies dos gêneros *Chironectes* e *Lutreolina* são conhecidas por seus hábitos predominantemente carnívoros. E entre as espécies de menor tamanho corporal (Hyladelphinae, Marmosini e Thylamyini), predomina a alimentação insetívora (ASTÚA, 2015; ATRAMENTOWICZ, 1988; LESSA; DA COSTA, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012; VOSS; JANSÁ, 2021).

Em vertebrados em geral, a forma da mandíbula está relacionada com a dieta e comportamentos alimentares e tem função primordial na captura e processamento de alimentos (PREVOSTI; TURAZZINI; ERCOLI; HINGST-

ZAHER, 2012). A variação no tamanho e forma da mandíbula tem sido estudada em diversos grupos de mamíferos, como nos primatas (MELORO; CACERES; CAROTENUTO; SPONCHIADO *et al.*, 2015), nos roedores (ÁLVAREZ; PEREZ; VERZI, 2011), nos ungulados (RAIA; CAROTENUTO; MELORO; PIRAS *et al.*, 2010) e em carnívoros (CHRISTIANSEN, 2008). Enquanto a variação da forma do crânio (CHEMISQUY; TARQUINI; ROMANO MUÑOZ; PREVOSTI, 2020) e da escápula (ASTÚA, 2009) na família já foi analisada, a variação da forma da mandíbula, por vezes associada à dieta ou filogenia em outros grupos de mamíferos, não foi devidamente avaliada em Didelphidae.

Os marsupiais apresentam necessidades funcionais nos recém-nascidos altriciais, que rastejam para o marsúpio da mãe e se prendem ao mamilo, antes de mamar durante um longo período de lactação (BENNETT; GOSWAMI, 2013; GEMMELL; VEITCH; NELSON, 2002). Para cumprir esta função, os crânios dos marsupiais recém-nascidos são precocemente ossificados na região oral (incluindo a porção anterior da mandíbula, premaxilas, maxilas, palatinas e pterigóides) para a alimentação (CLARK; SMITH, 1993). Estas necessidades são consideradas restrições, e são levantadas como hipóteses que resultam em uma menor disparidade morfológica e maior integração (menor flexibilidade evolutiva) em relação aos mamíferos placentários em termos do aparelho oral (GOSWAMI; POLLY; MOCK; SANCHEZ-VILLAGRA, 2012; PREVOSTI; TURAZZINI; ERCOLI; HINGST-ZAHER, 2012).

Entretanto, os marsupiais didelfídeos exibem uma variação morfológica inesperada e frequentemente subestimada (AMADOR; GIANNINI, 2020). Estudos relacionados ao tamanho e forma de estruturas como o crânio, a escápula ou dos molares apontam uma grande variação entre os principais clados de Didelphidae (ASTÚA, 2009; CHEMISQUY; PREVOSTI; MARTIN; FLORES, 2015; CHEMISQUY; TARQUINI; ROMANO MUÑOZ; PREVOSTI, 2020; MAGNUS; CÁCERES, 2017). Portanto, didelfídeos constituem um grupo interessante para avaliar os efeitos do tamanho e da proximidade filogenética na morfologia da mandíbula. Neste estudo, nós avaliamos a variação morfométrica e a diferenciação (em tamanho e forma) das mandíbulas das espécies vivas da família Didelphidae. Examinamos o papel da filogenia e da

dieta na forma e tamanho das mandíbulas dos didelfídeos. E por fim, utilizamos esses dados para reconstruir a forma e o tamanho da mandíbula ancestral dos didelfídeos, para assim inferir a evolução do tamanho e da forma desta estrutura.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 FILOGENIA E SISTEMÁTICA DOS MARSUPIAIS DIDELFÍDEOS

Os mamíferos atuais são divididos em dois grandes grupos, os Prototheria, que atualmente são representados por poucos táxons (Monotremata) e o grupo Theria, que é representado pelos placentários e pelos marsupiais (VOSS; JANSÁ, 2021). Desde as últimas décadas do século XX, o termo Marsupialia adquiriu um sentido mais restrito do que em interpretações anteriores. Hoje em dia é considerado um grupo coroa, incluindo todos os marsupiais existentes, o seu ancestral em comum, e todos os seus descendentes (GOIN; WOODBURN; ZIMICZ; MARTIN *et al.*, 2016). Metatheria é o nome apropriado para os mamíferos que estão mais estreitamente relacionados com marsupiais do que com placentários (GOIN; WOODBURN; ZIMICZ; MARTIN *et al.*, 2016; VOSS; JANSÁ, 2021) portanto, todos os marsupiais são metatérios, mas nem todos os metatérios são marsupiais (VOSS; JANSÁ, 2021). Assim, por definição, todos os metatérios não-marsupiais estão extintos, assim como muitos marsupiais da Era Cenozóica (GOIN; WOODBURN; ZIMICZ; MARTIN *et al.*, 2016).

Os Metatheria apresentam várias sinapomorfias que os diferenciam dos Eutheria, principalmente caracteres relacionados ao sistema reprodutor, como a supressão da placenta cório-alantóidea, corpo lúteo presente durante um único ciclo estral, período de gestação menor que o período de lactação, ureteres mediais aos ovidutos, vagina dupla, pseudovagina, membrana transiente da casca do ovo e formação acelerada dos membros anteriores (FELDHAMER; DRICKAMER; VESSEY; MERRITT *et al.*, 2007; ROSSI; CARMIGNOTTO; OLIVEIRA; MIRANDA *et al.*, 2012).

Os metatérios formaram um grupo diverso na Laurásia durante o final do Cretáceo, onde se encontram em abundância, especialmente em assembleias fósseis da América do Norte (CASTRO; DAHUR; FERREIRA, 2021). Atualmente, existe um único grupo vivo de Metatheria, o grupo Marsupialia, que é taxonomicamente e morfológicamente diverso na Austrália, América do Sul e

América Central (CASTRO; DAHUR; FERREIRA, 2021; GOIN; WOODBURN; ZIMICZ; MARTIN *et al.*, 2016).

Segundo Mammal Diversity Database (2022), existem 139 espécies de marsupiais nas Américas, e o grupo corresponde a cerca de 10% da diversidade de mamíferos terrestres na América do Sul. Os marsupiais americanos são classificados em três ordens: Didelphimorphia, Paucituberculata e Microbiotheria. O primeiro é o mais diversificado, amplamente distribuído em regiões tropicais e subtropicais da América do Sul e apenas uma espécie (*Didelphis virginiana*) estende sua ocorrência até o sul do Canadá (ASTÚA, 2015; GOIN; WOODBURN; ZIMICZ; MARTIN *et al.*, 2016). As outras duas ordens do Novo Mundo eram diversas no Terciário Sul-Americano, mas agora incluem apenas alguns táxons vivos (VOSS; JANSÁ, 2021). Microbiotheria inclui apenas um gênero (*Dromiciops*), que habita as florestas úmidas do Chile e do sul da Argentina (SUÁREZ-VILLOTA; QUERCIA; NUÑEZ; GALLARDO *et al.*, 2018). D'Elía *et al.* (2016) propôs duas espécies adicionais para o gênero (D'ELÍA; HURTADO; D'ANATRO, 2016), porém, estudos mais recentes suportam a condição monotípica de *Dromiciops* (MARTIN, 2018; SUÁREZ-VILLOTA; QUERCIA; NUÑEZ; GALLARDO *et al.*, 2018; VALLADARES-GÓMEZ; CELIS-DIEZ; PALMA; MANRÍQUEZ, 2017). Este grupo tem sido objeto de intensa investigação nas últimas décadas desde que Szalay (1982) propôs que Microbiotheria faz parte do clado Australidelphia, indicando que está mais próximo filogeneticamente com os marsupiais australianos do que com os sul-americanos (SZALAY, 1982). A ordem Paucituberculata (também conhecidos como "shrew-opossums"), inclui sete espécies atualmente reconhecidas em três gêneros, que ocorrem nas florestas patagônicas de clima úmido e em vegetação montana dos Andes tropicais (OJALA-BARBOUR; PINTO; BRITO M; ALBUJA V *et al.*, 2013; VOSS; JANSÁ, 2021).

Os marsupiais didelfídeos são animais únicos da fauna do Novo Mundo, e foram reconhecidos como um grupo intrigante de mamíferos logo após a descoberta do continente Americano (ASTÚA, 2015). Durante mais de um século após a sua descoberta por Vicente Yáñez Pinzón, o explorador espanhol que desembarcou na costa do Brasil em 1500 e capturou uma fêmea

jovem com marsúpio, foram os únicos marsupiais amplamente conhecidos pelos europeus (VOSS; JANSA, 2021). Entretanto, o interesse zoológico nos gambás foi rapidamente sobrepujado pela descoberta dos marsupiais australasianos, por serem considerados animais mais carismáticos, como os cangurus, coalas e vombates (ASTÚA, 2015; VOSS; JANSA, 2009). Os didelfídeos permaneceram durante muitos anos como um grupo obscuro, de interesse principalmente para taxonomistas e estudantes de reprodução de mamíferos (VOSS; JANSA, 2021). No entanto, ao longo dos séculos XIX e XX, foram feitos avanços constantes na taxonomia dos didelfídeos, na sua maioria envolvendo a descrição de novas espécies (VOSS; JANSA, 2009).

As primeiras cinco espécies de didelfídeos descritas (*Didelphis marsupialis*, *Caluromys philander*, *Philander opossum*, *Marmosa murina* e uma espécie adicional agora considerada como sinônimo de *Marmosa murina*) foram todas inicialmente incluídas no gênero *Didelphis* (ASTÚA, 2015). O nome *Didelphis* significa “dois úteros”, foi cunhado desta forma porque na época acreditava-se que os didelfídeos apresentavam dois úteros, um interno (o útero real) e um externo, onde os recém-nascidos completavam o seu desenvolvimento, representado pelo marsúpio (ASTÚA, 2015).

Didelphis foi agrupado por Linnaeus na ordem Bestiae, juntamente com os gêneros *Sus* (porcos e catetos), *Dasypus* (tatus), *Erinaceus* (ouriços), *Talpa* (toupeiras) e *Sorex* (musaranhos) (CÁCERES, 2012). Apesar de terem sido os primeiros metatérios a serem descritos cientificamente, o interesse zoológico nos didelfídeos foi rapidamente ofuscado pela descoberta de marsupiais australasianos (VOSS; JANSA, 2009). Apesar disso, avanços foram feitos principalmente na área taxonômica, com a descrição de novas espécies durante os séculos XIX e XX (VOSS; JANSA, 2009).

Tate (1933) apresentou a primeira hipótese de filogenia dos didelfídeos para incluir a maioria das formas atualmente tratadas como gêneros válidos (TATE, 1933). Embora agrupasse os taxa por critérios desconhecidos (presumivelmente subjetivos), as conjecturas de Tate eram o resultado de uma grande familiaridade com a maioria dos taxa em questão e serviram efetivamente como base para todas as investigações subsequentes sobre as relações dos didelfídeos (JANSA; VOSS, 2000). Tate apontou caracteres

diagnósticos qualitativos e quantitativos de morfologia externa e crânio-dentária e separou as várias espécies até então conhecidas para o gênero *Marmosa* em cinco grupos informais de espécies, que foram posteriormente elevados à categoria de gênero por vários autores, com arranjos um pouco distintos (GARDNER; CREIGHTON, 1989; MARSHALL, 1981; ROSSI; CARMIGNOTTO; OLIVEIRA; MIRANDA *et al.*, 2012). O arranjo mais persistente foi o de Gardner & Creighton (1989) que restringiram *Marmosa*, revalidaram os gêneros *Marmosops*, *Micoureus* e *Thylamys* e descreveram o gênero *Gracilinanus* para conter a maioria das espécies do “grupo microtarsus” de Tate (1933). Os gêneros *Chacodelphys*, *Cryptonanus* e *Hyladelphys* foram descritos para espécies até então estavam incluídas no gênero *Gracilinanus* (GARDNER; CREIGHTON, 1989; MARSHALL, 1981; ROSSI; CARMIGNOTTO; OLIVEIRA; MIRANDA *et al.*, 2012; VOSS; GARDNER; JANSÁ, 2004; VOSS; LUNDE; JANSÁ, 2005; VOSS; LUNDE; SIMMONS, 2001) e o gênero *Tlacuatzin*, para uma espécie antes contida em *Marmosa* (ASTÚA, 2015; ROSSI; CARMIGNOTTO; OLIVEIRA; MIRANDA *et al.*, 2012; ROSSI; VOSS; LUNDE, 2010; VOSS; JANSÁ, 2003). Posteriormente, o gênero *Marmosa* incluiu *Micoureus* como um sub-gênero, e atualmente é dividido em cinco sub-gêneros: *Eomarmosa*, *Exulomarmosa*, *Marmosa*, *Micoureus* e *Stegomarmosa* (VOSS; GUTIÉRREZ; SOLARI; ROSSI *et al.*, 2014; VOSS; JANSÁ, 2009).

A partir do século XXI, a compreensão a respeito da evolução e classificação dos didelfídeos aumentou, relacionada ao aumento de espécimes depositados em coleções científicas através da realização de inventários faunísticos, ao aumento do número de estudos taxonômicos com gêneros e espécies desse grupo e ao uso de vários marcadores moleculares, culminando na descrição de novos gêneros e espécies, bem como na melhor delimitação dos táxons (ROSSI; CARMIGNOTTO; OLIVEIRA; MIRANDA *et al.*, 2012).

Atualmente, existem 127 espécies que estão distribuídas em 18 gêneros na família Didelphidae. Estes gêneros estão classificados em quatro sub-famílias: Glironiinae, Caluromyinae, Hyladelphinae e Didelphinae, e em quatro tribos pertencentes à sub-família Didelphinae: Marmosini, Metachirini, Didelphini e Thylamyini (VOSS; JANSÁ, 2009). Esta classificação é baseada em análises filogenéticas de dados morfológicos e moleculares, e foca em

estabelecer agrupamentos monofiléticos para todos estes níveis (ASTÚA, 2015).

Dos 18 gêneros de didelfídeos existentes, seis são monotípicos (*Caluromysiops*, *Chacodelphys*, *Chironectes*, *Glironia*, *Hyladelphys* e *Lestodelphys*). *Caluromysiops*, *Chacodelphys*, *Glironia*, *Hyladelphys* e *Lestodelphys* são conhecidos apenas a partir de alguns espécimes. Existem fortes evidências de que estes gêneros podem incluir mais de uma espécie (ASTÚA, 2015). Alguns anos atrás, os gêneros *Metachirus* e *Tlacuatzin* também eram considerados monotípicos, porém, estudos recentes revelaram que existem duas espécies no gênero *Metachirus* (*Metachirus nudicaudatus* e *Metachirus myosurus*) e cinco espécies no gênero *Tlacuatzin* (*Tlacuatzin balsasensis*, *Tlacuatzin canescens*, *Tlacuatzin gaumeri*, *Tlacuatzin insularis* e *Tlacuatzin sinaloae*) (ARCANGELI; LIGHT; CERVANTES, 2018; VOSS; FLECK; JANSÁ, 2019).

2.2 DIETA

Os estudos da dieta dos mamíferos são de grande importância para a compreensão da biologia de qualquer espécie no nível individual e populacional, apresentando importantes implicações ecológicas, evolutivas e conservacionistas (LESSA; GEISE, 2010; MARTINS; BONATO; PINHEIRO; DOS REIS, 2006). Além disso, a dieta dos mamíferos está potencialmente relacionada com peculiaridades de reprodução e longevidade das espécies (AMADOR; GIANNINI, 2020; WILDER; LE COUTEUR; SIMPSON, 2013). Em mamíferos placentários, a dieta está relacionada com a taxa metabólica basal (TMB), as espécies que consomem grama ou vertebrados apresentam a TMB mais elevada (AMADOR; GIANNINI, 2020), entretanto isso não se aplica aos marsupiais, que independente de sua alimentação, apresentam a TMB relativamente baixa (AMADOR; GIANNINI, 2020; MACNAB, 2005).

Os hábitos alimentares dos mamíferos comumente são divididos em três categorias: (1) os animais carnívoros, cuja alimentação se baseia na ingestão de outros animais; (2) os herbívoros, que se alimentam de todo tipo de matéria vegetal; e (3) os onívoros, que apresentam uma dieta mais diversificada,

unindo fontes animais e vegetais em sua dieta. Apesar de amplamente conhecida, é uma classificação muito geral, que agrupa espécies com especializações alimentares claramente diferentes (PINEDA-MUNOZ; ALROY, 2014). Por este motivo, Pineda-Munoz e Alroy (2014) propuseram um esquema de classificação com base estatística que enfatiza os principais recursos alimentares. As categorias são: herbivoria, carnivoria, frugivoria, granivoria, insetivoria, fungivoria, gomivoria e generalista (PINEDA-MUNOZ; ALROY, 2014; PINEDA-MUNOZ; EVANS; ALROY, 2016). Segundo estes autores, uma espécie só pode ser classificada como especialista em um tipo de alimentação se 50% ou mais da sua dieta é composta por apenas um tipo de alimento. Os generalistas são classificados deste modo quando nenhum dos recursos alimentares consegue chegar aos 50% da dieta.

Os marsupiais ocupam um amplo espectro de habitats, apresentam comportamento diurno, crepuscular ou noturno, realizam uma variedade de modos de locomoção e exploram uma ampla gama de recursos alimentares (AMADOR; GIANNINI, 2020; WILSON; MITTERMEIER, 2015). A vasta lista de itens alimentares dos marsupiais incluem insetos, vertebrados, frutas, folhas, grama, sementes, néctar, exsudados de plantas e insetos, e fungos (AMADOR; GIANNINI, 2020; WILSON; MITTERMEIER, 2015).

Amador e Giannini (2020) propuseram uma hipótese e reconstruíram o hábito alimentar do marsupial ancestral como animalívoro, ou, mais especificamente, insetívoro. Este tipo de alimentação era esperado por motivos morfológicos e funcionais: tamanho pequeno e o molar tribosfênico básico ocorrem como plesiomorfias em todas as linhagens de mamíferos do Mesozóico (AMADOR; GIANNINI, 2020). Esta condição persistiu até o presente em muitas linhagens, mudando pela primeira vez no Paleoceno, quando ocorreu uma transição para a folivoria ocorreu no grupo de marsupiais mais diversos atualmente, os Diprotodontia, representados principalmente pelos cangurus, coalas e vombates (AMADOR; GIANNINI, 2020).

Uma dieta baseada em vertebrados evoluiu várias vezes a partir do ancestral marsupial insetívoro, em contraste com a evolução para uma dieta folívora que ocorreu apenas uma vez (AMADOR; GIANNINI, 2020). Pequenas alterações anatômicas parecem ser necessárias em uma transição de

insetivoria para carnivoría em marsupiais, enquanto que a transição para herbivoria requer numerosas adaptações anatômicas, fisiológicas, etológicas e moleculares (AMADOR; GIANNINI, 2020).

A ordem Sparassodonta é um grupo conhecido pelo hábito carnívoro, incluindo mais de 50 espécies de marsupiais predadores extintos, que habitaram a América do Sul durante grande parte do Cenozóico (ECHARRI; ERCOLI; AMELIA C.; TURAZZINI *et al.*, 2017; PREVOSTI; FORASIEPI; ZIMICZ, 2013). Os Sparassodonta tinham uma grande variedade de tamanhos corporais, apresentavam espécies escansoriais com cerca de 1kg, como o *Pseudonotictis pusillus* até espécies terrestres que pesavam aproximadamente 100kg, como o *Thylacosmilus atrox* (ECHARRI; ERCOLI; AMELIA C.; TURAZZINI *et al.*, 2017), e uma variedade de adaptações a carnivoría, apresentando até morfotipos de dentes de sabre (ECHARRI; ERCOLI; AMELIA C.; TURAZZINI *et al.*, 2017). A carnivoría também aconteceu no grupo dos Vombatiformes, que hoje é representado apenas pelos coalas e vombates, mas que no passado incluía o leão marsupial, do grupo Thylacoleonidae (AMADOR; GIANNINI, 2020). Nos marsupiais atuais, a carnivoría é observada principalmente na ordem Dasyuromorphia (AMADOR; GIANNINI, 2020).

A maioria das ordens de marsupiais atuais demonstram uma grande afinidade com a insetivoria, apesar de alguns gêneros apresentarem exceções (AMADOR; GIANNINI, 2020). Um grupo dentro dos Diprotodontia, a família Potoroidae apresenta uma dieta micófaga (AMADOR; GIANNINI, 2020; ZOSKY; WAYNE; BRYANT; CALVER *et al.*, 2017), mas todos os outros grupos dentro de Diprotodontia se alimentam de matéria vegetal, principalmente folhas e grama (AMADOR; GIANNINI, 2020).

Nos marsupiais neotrópicos (Paucituberculata, Microbiotheria e Didelphimorphia) predomina a insetivoria, porém os marsupiais didelphídeos são comumente considerados como onívoros, ou espécies de hábitos alimentares altamente generalistas, porque todos eles incluem animais invertebrados, vertebrados e matéria vegetal em suas dietas (ASTÚA, 2015; LESSA; GEISE, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). A proporção e a importância de cada um destes itens na dieta das espécies podem variar em função da disponibilidade de recursos no ambiente, dos custos de forrageamento, da

palatabilidade e do retorno energético obtido com o alimento (LESSA; GEISE, 2010). A dieta dos didelfídeos é bem conhecida apenas para algumas espécies, principalmente dos gêneros de maior tamanho corporal e com poucas espécies (ASTÚA, 2015; LESSA; GEISE, 2010). Os gêneros de menor tamanho corporal e maior diversidade de espécies apresentam uma lacuna de conhecimento, e seus hábitos alimentares muitas vezes são deduzidos por comparação com espécies filogeneticamente próximas (LESSA; GEISE, 2010).

Nenhum didelfídeo é conhecido por ingerir apenas um tipo de alimento, mas algumas espécies são conhecidas por se alimentarem principalmente de frutas, como as espécies do gênero *Caluromys*, que demonstram ser mais frugívoras devido a grande quantidade de sementes encontradas em suas fezes (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Outras, como é o caso das espécies do gênero *Lutreolina* e a Cuíca-d'água (*Chironectes minimus*) são consideradas altamente carnívoras (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Uma tendência à insetivoria foi sugerida para as espécies de menor porte, mas não se aplica em todos os casos, visto que dietas predominantemente frugívoras já foram observadas em espécies dos gêneros *Marmosa*, *Marmosops* e *Gracilinanus* (ASTÚA; SANTORI; FINOTTI; CERQUEIRA, 2003; LEINER; SILVA, 2007; LESSA; GEISE, 2010; SANTORI; ASTÚA DE MORAES; CERQUEIRA, 1995).

Embora existam dados sobre praticamente todos os gêneros, apenas poucas das espécies têm sua dieta descrita por estudos específicos (LESSA; GEISE, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

2.2.1 *Caluromys*

As espécies do gênero *Caluromys* são conhecidas pelo seu hábito alimentar altamente frugívoro, podendo alcançar entre 75% e 90% do volume fecal composto por restos de frutos (ATRAMENTOWICZ, 1988; LESSA; GEISE, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Ainda não existem estudos dedicados a avaliar o hábito alimentar de uma das espécies, *Caluromys*

derbianus (ASTÚA, 2015). Entretanto, assume-se que se alimenta de insetos e frutos, com uma dieta semelhante a das outras duas espécies (ASTÚA, 2015).

Por outro lado, *Caluromys philander* é uma das poucas espécies de didelfídeos cuja dieta é bem estudada, alimenta-se de uma grande variedade de frutos e complementa sua alimentação com invertebrados, flores, néctar e goma de árvores (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). No Cerrado as populações de *C. lanatus* demonstram uma dieta mais variável devido a disponibilidade de recursos, com um maior consumo de invertebrados na estação seca, e maior consumo de frutas na estação chuvosa (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

A dieta de *C. lanatus* é provavelmente semelhante à de *C. philander*, incluindo frutos, invertebrados e néctar, mas já foram encontrados vertebrados (aves e mamíferos) em amostras estomacais de *C. lanatus* (ASTÚA, 2015; CASELLA; CÁCERES, 2006; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). São muito oportunistas no consumo de frutos, alimentam-se de uma grande variedade de espécies, independentemente do tamanho do fruto, sua posição na árvore ou valor nutricional (ASTÚA, 2015).

2.2.2 *Caluromysiops*

Não existem informações concretas de dieta para este gênero, apenas evidências anedóticas. Alguns indivíduos foram observados se alimentando do néctar de flores da família Malvaceae na Amazônia (JANSON; TERBORGH; EMMONS, 1981). Indivíduos em cativeiro se alimentam de frutos, e alguns dizem que também comem grilos, pintos recém-nascidos e ratos (VOSS; JANSÁ, 2021).

2.2.3 *Chacodelphys*

Não existem informações concretas de dieta para este gênero. Entretanto, a dentição de *Chacodelphys formosa* indica uma alimentação baseada em artrópodes (ASTÚA, 2015).

2.2.4 *Chironectes*

Conhecida popularmente como cuíca-d'água, *Chironectes minimus* é uma das espécies de hábito mais carnívoro entre os didelfídeos, incluindo em sua alimentação principalmente vertebrados aquáticos (peixes), semi-aquáticos (anuros) e invertebrados aquáticos (insetos e crustáceos) (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Também já foram registrados predando oportunisticamente morcegos que ficaram presos a redes de neblina que estavam próximas a um riacho (BREVIGLIERI; PEDRO, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Em cativeiro já foram observados alimentando-se de ratos, lagostas e pedaços de peixe (ASTÚA, 2015).

2.2.5 *Cryptonanus*

Existem poucas informações de dieta para espécies deste gênero. Indivíduos da espécie *Cryptonanus chacoensis* já foram alimentados com carne crua e uvas, mas não existe informação a respeito de sua dieta na natureza (ASTÚA, 2015).

2.2.6 *Didelphis*

As espécies do gênero *Didelphis* são as mais generalistas e oportunistas entre os didelfídeos, sendo consideradas frugívoras/onívoras (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Das seis espécies viventes, apenas duas (*D. imperfecta* e *D. pernigra*) não tiveram suas dietas descritas (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Consomem essencialmente qualquer tipo de alimento, desde grãos até serpentes peçonhentas e carniça (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

A espécie *Didelphis virginiana* é bastante conhecida por atacar latas de lixo em busca de alimento (ASTÚA, 2015). Os itens alimentares que consomem são baseados muito mais na sua disponibilidade do que em palatibilidade e os itens mais abundantes são mais consumidos (ASTÚA, 2015). Alimentam-se de

animais invertebrados (lagartas e outros insetos, caracóis, lesmas e minhocas), animais vertebrados (caçam cangambás, coelhos, toupeiras, ovos, aves, galinhas, anuros, salamandras e serpentes) e matéria vegetal (grama, milho, castanhas, bolotas e variados tipos de frutos) (ASTÚA, 2015). Algumas famílias tratam indivíduos dessa espécie como animais de estimação, porque apresentam um comportamento responsivos e rapidamente se habitua com o contato humano (MCRUER; JONES, 2009). Porém, estes frequentemente desenvolvem problemas associados à má nutrição (MCRUER; JONES, 2009).

Didelphis aurita inclui em sua dieta pequenos roedores, aves, lagartos, serpentes, anfíbios, anuros e uma grande diversidade de invertebrados, como Diplopoda e Chilopoda, e insetos das ordens Blattodea, Formicidae e Orthoptera, além de frutos das famílias Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Sapindaceae e Passifloraceae (ASTÚA, 2015; SANTORI; ASTÚA DE MORAES; CERQUEIRA, 1995; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). É uma espécie com possível importância na dispersão de sementes de Araceae, Cactaceae, Moraceae, Myrtaceae, Rosaceae e Solanaceae (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Um estudo recente aponta que esta espécie também age como principal polinizador de *Scybalium fungiforme* (Balanophoraceae) (AMORIM; BALLARIN; MARIANO; LACERDA-BARBOSA *et al.*, 2020).

A dieta de *Didelphis albiventris* é composta principalmente por invertebrados, mas pequenos vertebrados e várias espécies de frutas também são consumidas (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Consome frutas oportunisticamente, porque em estações secas depende mais da alimentação baseada em animais, tanto vertebrados quanto invertebrados (ASTÚA, 2015). São imunes ao veneno e atacam serpentes da família Viperidae, sendo o consumo de jararacas considerado relativamente comum nesta espécie (ASTÚA, 2015; OLIVEIRA; SANTORI, 1999; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Também preda oportunisticamente morcegos presos em redes de neblina (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

Didelphis marsupialis também apresenta uma dieta variada, alimentando-se de roedores, aves, anuros e uma grande variedade de invertebrados e frutos, consumindo até 40 espécies de frutos diferentes

(ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Conseguem predar até animais de maior porte, como indivíduos do gênero *Philander* (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012; WILSON, 1970), e também se alimentam de carniça (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

2.2.7 *Glironia*

Não existem informações concretas de dieta para este gênero, apenas evidências anedóticas. Um indivíduo foi visto lambendo a superfície de um galho, o que sugere que podem se alimentar de goma de árvore (ASTÚA, 2015). Emmons (1997) relatou um indivíduo que parecia estar caçando insetos, e após isso passou um tempo lambendo algo de um ramo (EMMONS; FEER, 1997). Silveira et al. (2014) observaram um grupo de três juvenis lambendo o líquido proveniente das fendas de um tronco de árvore (SILVEIRA; DE MELO; LIMA, 2014). Apesar de tal evidência de alimentação com exsudado, *Glironia* não apresenta quaisquer adaptações dentárias para o descasque da casca, por isso parece improvável que os exsudados sejam um recurso alimentar importante (VOSS; JANSA, 2021). Apesar disso, a espécie *Didelphis albiventris* já foi observada se alimentando de exsudados de árvores que tiveram seus troncos raspados por uma espécie de primata, o *Callithrix jacchus* (ALÉSSIO; PONTES; SILVA, 2005). Então é possível que espécimes de *Glironia*, mesmo sem adaptações para o descasque de troncos, consigam se alimentar oportunisticamente de exsudados da mesma forma que *Didelphis albiventris*.

2.2.8 *Gracilinanus*

Não existem informações sobre a dieta para todas as espécies do gênero *Gracilinanus*, mas as que são conhecidas são majoritariamente insetívoras (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

Gracilinanus agilis consome altas proporções de insetos (principalmente Blattodea, Coleoptera, Hymenoptera, Isoptera e Orthoptera), frutos (principalmente Melastomataceae) e flores (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

Pode ser considerado um importante dispersor de sementes no Cerrado (ASTÚA, 2015). O consumo de frutos está atrelado as estações secas, possivelmente devido a grande quantidade de água presente nos frutos (ASTÚA, 2015). Também foram encontrados restos de aves, penas e cascas de ovos indica que *G. agilis* alimenta-se de ovos ou filhotes (ASTÚA, 2015).

Análises estomacais de indivíduos da espécie *G. microtarsus* indicam o consumo de insetos das ordens Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isoptera, Lepidoptera, Orthoptera, além de aracnídeos e caracóis (ASTÚA, 2015; MARTINS; BONATO; PINHEIRO; DOS REIS, 2006; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Sementes de *Anthurium* (Araceae) já foram encontradas nas fezes de *G. microtarsus* na Mata Atlântica, e de Melastomataceae, Myrtaceae, Santalaceae e Smilacaceae no cerrado, podendo ser importantes dispersores de sementes (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

2.2.9 *Hyladelphys*

Não existem informações concretas de dieta para este gênero, apenas evidências anedóticas. Um indivíduo foi mantido vivo por alguns dias e se alimentou de frutas e ortópteros (CATZEFLIS; LIM; DA SILVA, 2018), mas nada além disso é conhecido sobre a dieta desta espécie (VOSS; JANSÁ, 2021).

2.2.10 *Lestodelphys*

A única espécie do gênero, *Lestodelphys halli*, se alimenta principalmente de invertebrados, principalmente coleópteros das famílias Tenebrionidae, Carabidae e Chrysomelidae (ZAPATA; PROCOPIO; TRAVAINI; RODRÍGUEZ, 2013). Nos dados coletados por Zapata (2013), houve uma frequência de 87.2% de invertebrados, 10.6% de vertebrados (pequenos lagartos e aves Passeriformes) e 2.1% de frutas eventualmente consumidas.

Em cativeiro, exibe hábito alimentar voltado a carnivorismo, preferindo carne crua ao invés de qualquer outro vegetal ou animal invertebrado

(MARTIN; SAUTHIER, 2011; ZAPATA; PROCOPIO; TRAVAINI; RODRÍGUEZ, 2013). Apesar da preferência por carne, também foram encontrados muitos restos de invertebrados em seus tratos digestivos, principalmente coleópteros (MARTIN; SAUTHIER, 2011). Foram capazes de predação roedores, utilizando um ataque rápido no pescoço para matar e depois se alimentar primeiro da cabeça, e depois do corpo do roedor (BIRNEY; MONJEAU; PHILLIPS; SIKES *et al.*, 1996; MARTIN; SAUTHIER, 2011).

São capazes de armazenar gordura em suas caudas e indivíduos em cativeiro conseguiram aumentar a grossura de suas caudas diariamente, conseguindo alcançar até 25 milímetros de diâmetro (MARTIN; SAUTHIER, 2011).

2.2.11 *Lutreolina*

As espécies do gênero *Lutreolina* estão entre as mais carnívoras dos didelfídeos. Santori *et al* (2012) classificam *Lutreolina crassicaudata* como a espécie mais carnívora do grupo. Por ser muito ágil e agressiva, pode até ser comparada com carnívoros da família Mustelidae (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Seu crânio também apresenta uma morfologia que demonstra isso, com um rosto curto e músculos de mastigação bem desenvolvidos (ASTÚA, 2015). Se alimentam de uma grande variedade de vertebrados, incluindo roedores, pequenos didelfídeos, leporídeos, aves, anuros, serpentes e peixes (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Também se alimentam de vários grupos de invertebrados, e ocasionalmente consomem frutos (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Existem relatos de consumo de carniça e de restos de comida humana (ASTÚA, 2015).

2.2.12 *Marmosa*

Não existem informações sobre a dieta para todas as espécies do gênero *Marmosa*, mas as que são conhecidas são essencialmente insetívoras-onívoras (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

As espécies *M. alstoni*, *M. constantiae*, *M. demerarae*, *M. isthmica*, *M. mexicana*, *M. murina*, *M. robinsoni*, *M. xerophila* e *M. zeledoni* alimentam-se principalmente de artrópodes, com destaque para os insetos das ordens Coleoptera e Hymenoptera (principalmente formigas) e complementam sua dieta com frutos, flores, néctar e pequenos vertebrados (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

A dieta de *Marmosa paraguayana* é bem estudada quando comparada com a de outras espécies de didelfídeos (ASTÚA, 2015). Na Mata Atlântica, mais de 80% das amostras fecais continham restos de artrópodes, e 40% das amostras continham restos de frutos (ASTÚA, 2015). Os artrópodes mais frequentemente consumidos incluem Coleoptera, Hymenoptera, larvas de Lepidoptera, Orthoptera, Arachnida, Hemiptera, Blattodea e Isopoda (ASTÚA, 2015). Sementes de cinco espécies de Araceae (*Philodendron corcovadense*, *P. appendiculatum*, *P. exymium*, *P. crassinervium* e *Anthurium harrisii*) foram encontradas em fezes de *M. paraguayana*, na Mata Atlântica do estado de São Paulo (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). O consumo de flores e pequenos vertebrados (aves) também foram reportados para *M. paraguayana* (CÁCERES; GHIZONI-JR; GRAIPEL, 2002; CASELLA; CÁCERES, 2006; LESSA; GEISE, 2010). São importantes dispersores de sementes no Cerrado e apresentaram mudanças sazonais em sua dieta, onde as preferências alimentares mudam entre as estações secas e chuvosas (ASTÚA, 2015).

2.2.13 *Marmosops*

Não existem informações sobre a dieta para todas as espécies do gênero *Marmosops*, mas as que são conhecidas são essencialmente insetívoras-onívoras (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

É possível encontrar restos de artrópodes em praticamente todas as fezes de *Marmosops incanus* encontradas, principalmente das ordens Coleoptera e Hymenoptera, e o consumo de frutos é muito proeminente principalmente nas estações secas (ASTÚA, 2015; LESSA; DA COSTA, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Plantas das famílias Melastomataceae,

Rubiaceae, Meliaceae e Lauraceae foram identificadas em sua dieta, sendo um importante dispersor de sementes dessas espécies (ASTÚA, 2015).

Um padrão similar foi descrito para a espécie *Marmosops paulensis*, reforçando a importância de frutos como fonte de água e energia na dieta de alguns didelfídeos (ASTÚA; SANTORI; FINOTTI; CERQUEIRA, 2003; JULIEN-LAFERRIERE; ATRAMENTOWICZ, 1990; LEINER; SILVA, 2007). Sua dieta varia de acordo com a estação (ASTÚA, 2015). Invertebrados (Coleoptera, Orthoptera, Hymenoptera, Blattodea, Araneae, Opiliones e caracóis) e partes de flores foram encontrados com mais frequência durante estações secas (ASTÚA, 2015).

A classificação dos hábitos alimentares das demais espécies é deduzida pela semelhança com outras espécies de *Marmosops*, já que não existem descrições disponíveis sobre a sua dieta natural (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

2.2.14 *Metachirus*

A Cuíca-de-quatro-olhos é considerada altamente insetívora. Na restinga, sua dieta é composta de formigas, baratas, cupins e besouros (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Em suas fezes, também é possível encontrar sementes de plantas das famílias Cactaceae e Solanaceae (Astúa, 2015). Na Mata Atlântica, sua dieta também inclui frutos de Arecaceae e Bromeliaceae (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). A variação na disponibilidade de recursos pode determinar variações na dieta dessa espécie (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Estudos realizados em áreas de restinga e Mata Atlântica registraram um baixo consumo de frutos (CÁCERES, 2004; SANTORI; ASTÚA DE MORAES; CERQUEIRA, 1995; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012), enquanto um alto consumo foi observado no Cerrado em Minas Gerais (LESSA; DA COSTA, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). O consumo de vertebrados, como pequenos mamíferos, aves e lagartos, além de ovos também foram relatados (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

2.2.15 *Monodelphis*

Não existem informações sobre a dieta para todas as espécies do gênero *Monodelphis*, mas as que são conhecidas são essencialmente insetívoras-onívoras (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

As espécies *M. adusta*, *M. dimidiata*, *M. domestica* e *M. glirina* apresentam um padrão semelhante em sua alimentação, consumindo principalmente insetos das ordens Coleoptera, Hymenoptera e Hemiptera (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Complementam sua dieta com a ingestão de pequenos vertebrados (anuros, lagartos e pequenos roedores), outros animais invertebrados como caramujos, lesmas e minhocas, e frutos (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

A espécie *Monodelphis touan* alimenta-se principalmente de pequenos vertebrados e insetos, mas sua dieta também pode incluir frutos (ASTÚA, 2015). Dados sobre a dieta das demais espécies são raros ou inexistentes, mas acredita-se que todas as espécies tenham dietas semelhantes, sendo essencialmente insetívoras (EMMONS; FEER, 1997; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

2.2.16 *Philander*

Não existem informações sobre a dieta para todas as espécies do gênero *Philander*, mas as que são conhecidas são essencialmente insetívoras-onívoras (ASTÚA, 2015; EMMONS; FEER, 1997; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

Entretanto, a dieta da espécie *P. quica* é bem conhecida, principalmente no sudeste do Brasil, alimenta-se principalmente de artrópodes e pequenos vertebrados, suplementando sua dieta com frutos (ASTÚA, 2015). Dentre os grupos de artrópodes que se alimenta, inclui principalmente Coleoptera, Hymenoptera e Arachnida, além de outros como Diplopoda, Diptera, Isoptera, Orthoptera, Blattodea e Hemiptera (ASTÚA, 2015; CROUZEILLES; BARROS; FERNANDEZ, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Táxons de

vertebrados que consomem incluem espécies de roedores, lagartos, aves e oportunamente já foram vistos se alimentando de morcegos enroscados em redes de neblina (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Nos meses mais secos, o consumo de plantas das famílias Araceae, Bromeliaceae, Erythroxylaceae, Passifloraceae, Sapindaceae e Cactaceae atua suplementando suas necessidades hídricas (ASTÚA, 2015; CEOTTO; FINOTTI; SANTORI; CERQUEIRA, 2009; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). No conteúdo estomacal de uma fêmea da espécie *P. mcilhennyi*, já foram encontrados restos de anuros, formigas e besouros (ASTÚA, 2015).

2.2.17 *Thylamys*

Não existem informações sobre a dieta para todas as espécies do gênero *Thylamys*, mas as que são conhecidas são essencialmente insetívoras-onívoras (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

Em cativeiro, algumas espécies já foram observadas se alimentando de frutos (banana e mamão) e até caçando ratos jovens (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Além destes itens, pequenas aves, pequenos lagartos, carne fatiada, vermes e biscoitos doces também foram ingeridos por espécies do gênero (ASTÚA, 2015). Os indivíduos da espécie *Thylamys pallidior* presentes no Deserto de Monte, alimentam-se principalmente de artrópodes e folhas de *Prosopis flexuosa*, e também não dependem tanto do consumo de água (ALBANESE; DACAR; OJEDA, 2011; ASTÚA, 2015).

2.2.18 *Tlacuatzin*

As espécies do gênero *Tlacuatzin* são fundamentalmente insetívoras, alimentam-se de insetos das ordens Hemiptera, Orthoptera, Lepidoptera e Coleoptera (ASTÚA, 2015; ZARZA; CEBALLOS; STEELE, 2003). Também se alimentam de vertebrados, como lagartos e ovos de aves, além de frutos como

banana, coco, figo e laranja (ASTÚA, 2015; ZARZA; CEBALLOS; STEELE, 2003).

2.3 MORFOMETRIA

A morfometria é a descrição estatística quantitativa da variação biológica do tamanho e da forma (CARDINI, 2012). Constitui uma ferramenta para entender a relação destas com diversas outras variáveis, como, por exemplo, a idade, o sexo, ou as relações históricas entre os organismos estudados (ZELDITCH; SWIDERSKI; SHEETS, 2012). Os seus métodos variam de acordo com o estilo dos dados de tamanho ou forma sob investigação (BOOKSTEIN, 2000).

O tamanho é uma medida da magnitude ou escala de um objeto, o quão grande ou pequeno é algo (CARDINI, 2012). Várias distâncias podem ser combinadas como soma ou média, e muitas outras opções (áreas, volumes, etc.) podem fornecer alternativas válidas, dependendo dos objetivos do estudo (CARDINI, 2012).

A forma é toda a informação geométrica que permanece quando a localização, escala e efeitos rotacionais são filtrados de um objeto (KENDALL, 1977). Esta é uma operação que o nosso cérebro realiza rotineiramente, uma vez que reconhecemos prontamente a forma de um objeto independentemente de ser grande ou pequeno, à direita (ou esquerda) da sua posição original ou rodado (CARDINI, 2012).

A análise da forma desempenha um papel importante em muitos tipos de estudos biológicos (ZELDITCH; SWIDERSKI; SHEETS, 2012). As diferenças de forma podem sinalizar diferenças nos processos de crescimento, diferentes papéis funcionais desempenhados pelas mesmas partes, diferentes respostas às mesmas pressões seletivas, ou diferenças nas próprias pressões seletivas (ZELDITCH; SWIDERSKI; SHEETS, 2012).

Os métodos morfométricos são utilizados sempre que for necessário descrever e comparar formas de organismos ou de estruturas particulares. As amostras podem representar localidades geográficas, fases de

desenvolvimento, efeitos genéticos, efeitos ambientais, entre outros (ROHLF; MARCUS, 1993).

2.3.1 Morfometria linear e morfometria geométrica

A abordagem referida como morfometria linear ou morfometria multivariada é caracterizada pela aplicação de métodos estatísticos multivariados a conjuntos de variáveis (ROHLF; MARCUS, 1993). As variáveis correspondem geralmente um conjunto de distâncias medidas sobre um organismo. As medidas são geralmente comprimentos e larguras de estruturas e distâncias entre certos pontos de referência (ROHLF; MARCUS, 1993). As aplicações têm-se preocupado frequentemente com a alometria (mudança de forma em função do tamanho) e a correção do tamanho (ROHLF; MARCUS, 1993). Os resultados são, na sua maioria, expressos numericamente e graficamente em termos de combinações lineares das variáveis medidas (ROHLF; MARCUS, 1993). A morfometria linear ofereceu e ainda oferece uma vasta gama de técnicas úteis para abordar uma variedade de questões científicas em biologia e outros campos. Contudo, a morfometria tradicional tem limitações que são difíceis de ultrapassar (CARDINI, 2012). As principais limitações da morfometria linear são: (1) os dados consistem tipicamente de medidas de tamanho, como comprimentos. Existem vários métodos em morfometria geométrica para separar tamanho e forma, mas é difícil dizer qual, se algum, funciona melhor; (2) Utiliza medições entre pontos, mas não preserva as suas relações espaciais; (3) Produz resultados em forma de tabelas de medições ou coeficientes que não são facilmente relacionados com as morfologias originais e tornam a interpretação dos resultados mais complicada (CARDINI, 2012).

Thompson (1917), um dos pais da biologia matemática, mostrou em seu livro "*On Growth and Form*" (THOMPSON, 1917) que as grades de deformação poderiam ser empregadas para comparar a diferença na forma em estruturas biológicas (CARDINI, 2012). As comparações morfológicas por grades de deformação datam ao menos de 1528, do livro de Albrecht Dürer "*Vier Bücher von menschlicher Proportion*" (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). As abordagens de Dürer e Thompson são visualmente atraentes, mas os seus desenhos foram

feitos à mão sem qualquer referência a uma análise quantitativa (MITTEROECKER; GUNZ, 2009).

Um método quantitativo rigoroso para prever como as grades de deformação se dobram, expandem e contraem na transformação de uma forma em outra só foi desenvolvido no final dos anos 60 (SNEATH, 1967) e teve a sua formalização matemática bem sucedida apenas na segunda metade dos anos 80 (BOOKSTEIN, 1989).

Nas décadas de 1980 e 1990, a morfometria sofreu uma grande revolução através da invenção de métodos baseados em coordenadas, da descoberta da teoria estatística da forma e da realização computacional de grades de deformação (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Esta nova abordagem morfométrica foi denominada de morfometria geométrica, que abrange uma série de técnicas que visam descrever e representar a geometria das formas estudadas, e permite assim representar resultados estatísticos da variação da forma (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Esta nova forma da morfometria era caracterizada pelos seguintes pontos: (1) Os dados são obtidos para capturar a geometria da estrutura a ser estudada (na forma de coordenadas bi ou tridimensionais de marcos anatômicos); (2) As relações geométricas entre os marcos anatômicos são inerentes às próprias coordenadas; (3) Em vez de ter de decidir antecipadamente quais variáveis devem ser medidas, as análises são concebidas para indicar direções de variação máxima e, portanto, podem sugerir quais as variáveis convencionais que se deve enfatizar nas descrições dos resultados; (4) A apresentação dos resultados das análises são enfatizados, usando diferenças ou mudanças que podem ser mostradas em representações de imagens dos organismos estudados, sendo mais fácil de visualizar e interpretar os resultados dessa forma, do que de uma tabela de coeficientes numéricos (ROHLF; MARCUS, 1993).

Entre várias abordagens geométricas à morfometria, o método de sobreposição de Procrustes é o mais difundido e melhor compreendido nas suas propriedades matemáticas e estatísticas (MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Este método foi desenvolvido nos anos 90 e é conhecido como análise generalizada de Procrustes ou simplesmente sobreposição de Procrustes (ROHLF; SLICE, 1990). No entanto, em termos de interpretações biológicas

das diferenças, a análise generalizada de Procrustes é tão arbitrária como outros métodos de sobreposição. É por isso que as visualizações de formas sobrepostas devem ser examinadas com maior cautela (CARDINI, 2012).

A análise começa com a distância de Procrustes, uma modificação da distância euclidiana comum para se adequar a este conceito de forma. Para quaisquer duas configurações de pontos de referência, colocar os seus dois centroides no mesmo local, e depois anular, um de cada vez, de modo a que cada tamanho de centroide (soma de todas as distâncias quadradas de todos os pontos de referência a partir deste local fixo) se torne 1,0. Agora rotacionar uma das configurações sobre a outra, de modo a que a soma das distâncias quadradas entre os pontos de referência correspondentes seja um mínimo. A raiz quadrada desta soma de quadrados é chamada a distância de Procrustes entre as duas formas (BOOKSTEIN, 2000; MITTEROECKER; GUNZ, 2009).

2.3.2 Marcos e semi-marcos anatômicos

A análise da forma usando morfometria geométrica baseia-se na análise estatística de coordenadas de marcos anatômicos (BOOKSTEIN, 1991; GUNZ; MITTEROECKER, 2012; MITTEROECKER; GUNZ, 2009). Marcos anatômicos são pontos que são biologicamente homólogos entre os espécimes (GUNZ; MITTEROECKER, 2012). Fora do domínio científico, os marcos anatômicos são familiares desde o início da pintura, como os pontos faciais (ponte do nariz, ponta do queixo) que estão na base das artes do retrato e da caricatura (BOOKSTEIN, 2000). Para estudos focados na forma, separadamente do tamanho, e/ou para testar hipóteses sobre diferenças de forma, as abordagens tradicionais não são adequadas; os métodos baseados em marcos anatômicos são claramente superiores, especialmente quando os marcos representam pontos bem definidos e biologicamente homólogos (JENSEN, 2003).

Os semi-marcos anatômicos permitem quantificar curvas e superfícies homólogas bidimensionais ou tridimensionais, e analisá-las em conjunto com marcos tradicionais (GUNZ; MITTEROECKER, 2012). O conceito de semi-marcos anatômicos foi introduzido pela primeira vez em Bookstein (1991) e publicado em detalhe para curvas bidimensionais em Bookstein (1997)

(BOOKSTEIN, 1991; 1997). O método foi posteriormente estendido a curvas e superfícies tridimensionais (GUNZ; MITTEROECKER; BOOKSTEIN, 2005). Os semi-marcos anatômicos são utilizados para representar curvas e superfícies homólogas por conjuntos de pontos, estabelecendo uma homologia geométrica entre os semi-marcos anatômicos correspondentes em toda a amostra (GUNZ; MITTEROECKER, 2012). O número de semi-marcos depende da complexidade da curva ou superfície e da escala espacial de variação da forma que é de interesse (GUNZ; MITTEROECKER, 2012).

Quando o conjunto de dados de marcos anatômicos ou curvas correspondentes está completo, seguem-se três passos morfométricos: construção de coordenadas de forma, análise estatística multivariada dessas coordenadas juntamente com quantidades correlacionadas tais como tamanho ou função, e visualização dos resultados (BOOKSTEIN, 2000).

2.2.3 *Thin-plate Splines*

A Flexão de Placas Finas (Thin-plate Splines - TPS) é um algoritmo de interpolação que serve como suporte matemático de visualizações intuitivas de diferenças de forma, seja como grades de transformação ou como imagens ou superfícies deformadas (GUNZ; MITTEROECKER, 2012). D'Arcy Thompson (1917) mostrou como os diagramas de deformações podiam por vezes levar o biólogo a ter conhecimentos sobre a forma, mas não deixou instruções sobre como tais diagramas poderiam ser objetivamente produzidos (BOOKSTEIN, 1978). O interpolante de flexão de placas finas que é utilizado para formas foi originalmente desenvolvido por matemáticos aplicados como interpolante para superfícies sobre pontos dispersos em que a sua altura foi de alguma forma fixada por dados ou por animações (BOOKSTEIN, 2018).

Na morfometria geométrica, a flexão de placas finas serve três funções: (1) é utilizada como uma ferramenta para visualizar as mudanças de forma; (2) fornece um sistema de coordenadas para o espaço tangente, um sistema particularmente conveniente para marcos anatômicos; (3) A métrica subjacente a flexão de placas finas também é utilizada para fazer a sobreposição de semi-marcos anatômicos (ZELDITCH; SWIDERSKI; SHEETS, 2012). As grades de

transformação TPS e as deformações de superfície TPS são as maneiras visuais mais interessantes para apresentar diferenças de forma entre duas formas com deformações na grade (GUNZ; MITTEROECKER, 2012).

3 METODOLOGIA

3.1 AMOSTRA

Incluimos nesta análise um total de 2429 espécimes, pertencentes a 16 gêneros e 79 espécies da família Didelphidae. O número de espécies que utilizamos corresponde a 62,2% de toda a diversidade da família. Uma lista completa das espécies incluídas neste estudo, com o tamanho da amostra, está disponível na Tabela 1. Estão incluídos representantes de todos os gêneros de marsupiais didelfídeos atuais, com exceção dos gêneros *Chacodelphys* (não existe nenhuma mandíbula inteira de *Chacodelphys* disponível nas coleções) e *Cryptonanus*. Analisamos espécimes das seguintes coleções de mamíferos: American Museum of Natural History (AMNH), Bell Museum of Natural History, University of Minnesota (MMNH), Carnegie Museum (CM) Coleção de Mamíferos, Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Field Museum of Natural History (FMNH), Mammal Collection, Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN), Michigan State University Museum (MSU), Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MN), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), 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).

Utilizamos apenas indivíduos adultos para evitar a influência da variação ontogenética. Espécimes de didelfídeos são considerados adultos quando apresentam terceiros pré-molares superiores e inferiores e quartos molares completamente eclodidos (ASTÚA; LEINER, 2008; TRIBE, 1990). Foram incluídos números iguais de machos e fêmeas quando possível, visando atingir

30 machos e 30 fêmeas quando disponível, com o objetivo de obter espécimes de localidades próximas, para evitar influência de variação geográfica. Para os táxons mais raros, todos os espécimes disponíveis foram incluídos na análise.

Tabela 1. Espécimes examinados e respectivos tamanhos das amostras. Os asteriscos indicam as espécies que também foram utilizadas na reconstrução do tamanho e forma ancestral.

Gênero/Espécie	n	Gênero/Espécie	n
Caluromys		Marmosops (cont.)	
<i>Caluromys derbianus</i> *	68	<i>Marmosops invictus</i> *	8
<i>Caluromys lanatus</i> *	61	<i>Marmosops noctivagus</i> *	75
<i>Caluromys philander</i> *	104	<i>Marmosops ocellatus</i>	17
Caluromysiops		<i>Marmosops parvidens</i> *	18
<i>Caluromysiops irrupta</i> *	5	<i>Marmosops paulensis</i> *	32
Chironectes		<i>Marmosops pinheiroi</i> *	19
<i>Chironectes minimus</i> *	54	Metachirus	
Didelphis		<i>Metachirus nudicaudatus</i> *	56
<i>Didelphis albiventris</i> *	60	Monodelphis	
<i>Didelphis aurita</i> *	57	<i>Monodelphis adusta</i> *	19
<i>Didelphis imperfecta</i> *	16	<i>Monodelphis americana</i> *	51
<i>Didelphis marsupialis</i> *	65	<i>Monodelphis arlindi</i> *	9
<i>Didelphis pernigra</i> *	66	<i>Monodelphis brevicaudata</i> *	69
<i>Didelphis virginiana</i> *	19	<i>Monodelphis dimidiata</i> *	23
Glironia		<i>Monodelphis domestica</i> *	73
<i>Glironia venusta</i> *	4	<i>Monodelphis emiliae</i> *	12
Gracilinanus		<i>Monodelphis gardneri</i> *	1
<i>Gracilinanus aceramarcae</i> *	7	<i>Monodelphis glirina</i> *	74
<i>Gracilinanus agilis</i> *	67	<i>Monodelphis handleyi</i> *	3
<i>Gracilinanus dryas</i>	8	<i>Monodelphis iheringi</i> *	16
<i>Gracilinanus marica</i>	9	<i>Monodelphis kuni</i> *	2
<i>Gracilinanus microtarsus</i> *	33	<i>Monodelphis osgoodi</i> *	1
Hyladelphys		<i>Monodelphis palliolata</i> *	8
<i>Hyladelphys kalinowskii</i> *	3	<i>Monodelphis peruviana</i> *	6
Lestodelphys		<i>Monodelphis pinocchio</i>	2
<i>Lestodelphys halli</i> *	12	<i>Monodelphis reigi</i> *	1
Lutreolina		<i>Monodelphis saci</i>	13
<i>Lutreolina crassicaudata</i> *	54	<i>Monodelphis sanctaerosae</i> *	1
Marmosa		<i>Monodelphis scalops</i> *	8
<i>Marmosa alstoni</i> *	11	<i>Monodelphis touan</i> *	8
<i>Marmosa constantiae</i> *	18	<i>Monodelphis vossi</i>	3
<i>Marmosa demerarae</i> *	53	Philander	
<i>Marmosa isthmica</i> *	63	<i>Philander andersoni</i> *	39
<i>Marmosa lepida</i> *	6	<i>Philander mcilhennyi</i> *	15
<i>Marmosa mexicana</i> *	47	<i>Philander opossum</i> *	108
<i>Marmosa murina</i> *	57	<i>Philander quica</i> *	62
<i>Marmosa paraguayana</i> *	48	Thylamys	
<i>Marmosa phaea</i>	15	<i>Thylamys elegans</i> *	46
<i>Marmosa robinsoni</i> *	57	<i>Thylamys karimii</i> *	16

<i>Marmosa rubra</i> *	17	<i>Thylamys macrurus</i> *	4
<i>Marmosa tyleriana</i> *	8	<i>Thylamys pallidior</i> *	74
<i>Marmosa xerophila</i> *	60	<i>Thylamys pusillus</i> *	10
Marmosops		<i>Thylamys sponsorius</i> *	21
<i>Marmosops bishopi</i>	2	<i>Thylamys tatei</i> *	13
<i>Marmosops cauae</i>	2	<i>Thylamys venustus</i> *	7
<i>Marmosops fuscatus</i>	39	Tlacuatzin	
<i>Marmosops incanus</i> *	64	<i>Tlacuatzin canescens</i> *	47
Total			2429

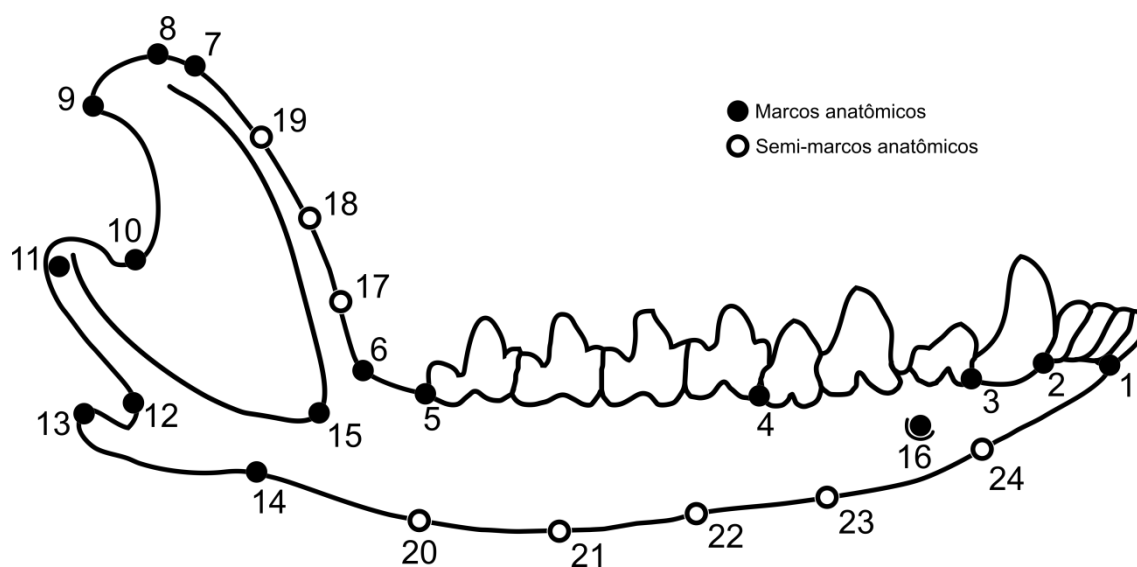
Fonte: O autor (2022).

3.2 IMAGENS E MARCOS ANATÔMICOS

Todas as imagens utilizadas nas análises incluem uma régua para a determinação da escala correta. As mandíbulas foram posicionadas alinhando o plano do processo coronoide paralelo à base e à lente da câmera (lado labial direcionado para a lente). A maioria das fotos foram feitas com o lado direito do exemplar examinado. Quando o lado direito estava danificado a ponto de impedir a colocação dos marcos anatômicos, foi usado o lado esquerdo, invertido digitalmente para corresponder ao alinhamento usado para os demais exemplares.

Para descrever a forma da mandíbula, 24 marcos anatômicos (16 marcos e 8 semi-marcos) foram colocados nas fotos, como definidos na Figura 2. Os marcos foram digitalizados utilizando o programa tpsDig2, versão 2.31 (ROHLF, 2015). Uma lista completa com a posição de cada marco está disponível na Tabela 2.

Figura 1. Configuração dos marcos anatômicos (círculos preenchidos) e semi-marcos anatômicos (círculos vazios) usados. Figura feita com base em um espécime do gênero *Tlacuatzin* (KU 89200).



Fonte: O autor (2022).

Todas as coordenadas dos marcos anatômicos tiveram suas repetibilidades testadas. Trinta indivíduos de uma espécie foram selecionados randomicamente e todos os marcos foram digitalizados duas vezes, em dias diferentes. Estimamos a repetibilidade como o coeficiente de correlação intraclasse (CCI), derivado de uma análise de variância nas coordenadas x e y de cada ponto de referência, utilizando os indivíduos como fator. Todas as coordenadas apresentaram repetibilidades entre 0,98 e 0,99 e foram consideradas satisfatórias para análises subsequentes.

Tabela 2. Posição de cada marco e semi-marco anatômico na mandíbula.

Marcos anatômicos	Posição na mandíbula
Marco 1	Base do primeiro incisivo inferior
Marco 2	Base do quarto incisivo inferior
Marco 3	Extremidade posterior do alvéolo do canino inferior
Marco 4	Base do terceiro pré-molar e do primeiro molar inferior direito
Marco 5	Base posterior do quarto molar inferior direito
Marco 6	Ponto de encontro entre o ramo horizontal da mandíbula e o início do processo coronoide

Marco 7	Ponto de maior inflexão da borda anterior do processo coronoide
Marco 8	Ponto mais alto do processo coronoide
Marco 9	Extremidade posterior do processo coronoide
Marco 10	Ponto de maior inflexão da curvatura entre o processo articular e a borda posterior do processo coronoide
Marco 11	Extremidade lateral ou labial do côndilo articular
Marco 12	Base posterior do processo angular
Marco 13	Extremidade do processo angular
Marco 14	Base anterior do processo angular
Marco 15	Extremidade antero-ventral da fossa massetérica
Marco 16	Forame mentoniano anterior
Semi-marcos 17-19	Referentes a curva do processo coronoide
Semi-marcos 20-24	Referentes a borda ventral da mandíbula.

Fonte: O autor (2022).

3.3 MORFOMETRIA GEOMÉTRICA E ANÁLISES

O deslizamento dos semi-marcos, bem como a sobreposição de configurações de marcos foi realizado utilizando o software tpsRelw 1.75 (ROHLF, 2015). Os semi-marcos foram permitidos a deslizar ao longo de suas direções tangentes, a fim de minimizar a distância de Procrustes entre os espécimes (BOOKSTEIN, 1997). Exportamos as coordenadas de Boas, que são as coordenadas de Procrustes para cada espécime multiplicadas por seu tamanho do centroide original do TpsRelw para posteriormente importá-las no software MorphoJ versão 1.07a (KLINGENBERG, 2011). As coordenadas de Boas são utilizadas porque estão alinhadas (sem informação de posição ou orientação) mas retêm a informação de tamanho, essa informação é necessária para o MorphoJ recalculer o tamanho de centroide (BOOKSTEIN, 2018; 2021).

Alinhamos as configurações dos marcos anatômicos realizando uma Análise Generalizada de Procrustes (GPA), removendo toda a informação nas coordenadas dos marcos anatômicos relacionadas com a posição e orientação das mandíbulas quando os pontos de referência foram digitalizados, e ao tamanho isométrico (ROHLF; SLICE, 1990). A variação da forma na mandíbula dos didelfídeos e a distribuição dos espécimes no morfoespaço foi avaliada a

partir de uma Análise de Componentes Principais (PCA) das coordenadas de Procrustes e os PCs resultantes correspondem aos principais eixos de variação de forma nas amostras estudadas.

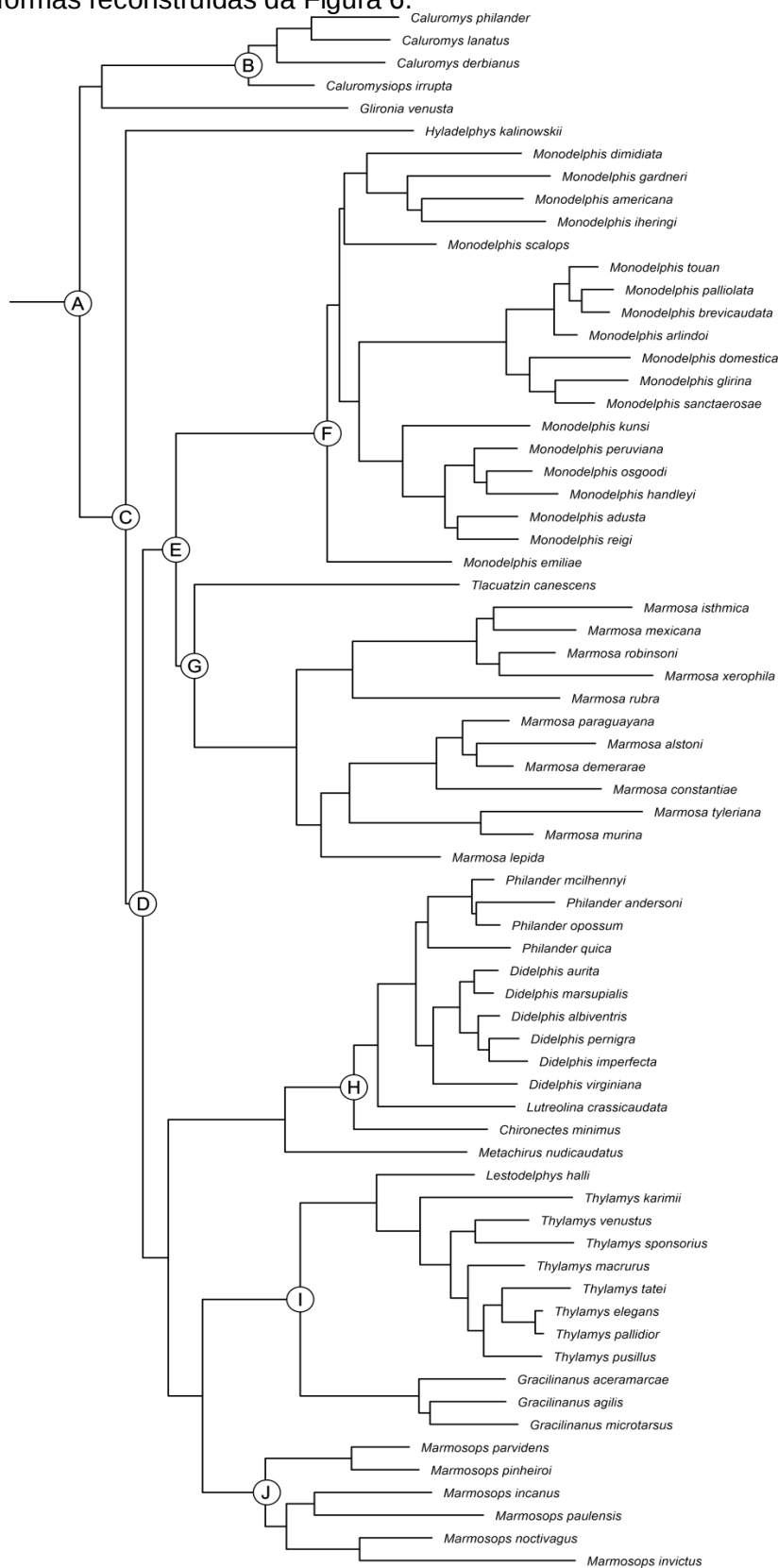
As coordenadas alinhadas dos marcos anatômicos foram usadas para realizar uma regressão multivariada do tamanho sobre a forma, utilizando as coordenadas de Procrustes como a variável dependente, e o tamanho do centroide como a variável independente, para detectar possíveis eixos sob influência de alometria (KLINGENBERG, 2016). A significância desta relação foi analisada realizando um teste de permutações com 10,000 réplicas. Realizamos testes de correlação lineares entre o tamanho do centroide e as coordenadas dos cinco primeiros PCs utilizando o software PAST, versão 4.02 (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001). A GPA, a PCA e as análises de regressão foram realizadas utilizando o software MorphoJ, versão 1.07a (KLINGENBERG, 2011).

3.4 FILOGENIA

A relação entre a morfologia da mandíbula e a filogenia foi avaliada construindo um filomorfoespaço através do mapeamento de uma filogenia no morfoespaço (SIDLAUSKAS, 2008). A árvore filogenética utilizada nesta análise foi baseada na árvore construída por Amador & Giannini (2016), excluindo 10 espécies que estavam originalmente na análise, mas não estão presentes na filogenia e também os terminais da filogenia que não estavam presentes na análise (Figura 2) (AMADOR; GIANNINI, 2016). Para a criação do filomorfoespaço, utilizamos 2319 espécimes. Foram excluídos desta análise os espécimes das seguintes espécies: *Gracilinanus dryas*, *Gracilinanus marica*, *Marmosa phaea*, *Marmosops bishopi*, *Marmosops cauae*, *Marmosops fuscatus*, *Marmosops ocellatus*, *Monodelphis pinocchio*, *Monodelphis saci* e *Monodelphis vossi*. Além disso, também fizemos um teste de permutação para estabelecer se um conjunto de dados morfométricos contém um sinal filogenético. A significância foi testada por 10,000 permutações aleatórias dos dados da forma entre os nós da filogenia.

Existe um forte sinal filogenético se os táxons mais relacionados forem fenotípicamente mais semelhantes do que os táxons que são filogeneticamente mais distantes (KLINGENBERG; GIDASZEWSKI, 2010).

Figura 2. Filogenia modificada de Amador & Giannini, 2016 utilizada nas análises. Táxons terminais que estavam presentes na filogenia original, mas que não estavam presentes nos nossos dados foram removidos. Os nós ancestrais indicados (A–J) se referem as formas reconstruídas da Figura 6.



Fonte: O autor (2022).

3.5 DIETA

Os agrupamentos da dieta baseiam-se em revisões e estudos recentes sobre a dieta de marsupiais Neotropicais (AMORIM; BALLARIN; MARIANO; LACERDA-BARBOSA *et al.*, 2020; ASTÚA, 2015; CEOTTO; FINOTTI; SANTORI; CERQUEIRA, 2009; LESSA; GEISE, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012; VOSS; JANSÁ, 2021; ZAPATA; PROCOPIO; TRAVAINI; RODRÍGUEZ, 2013). Com base nesses estudos, classificamos a dieta dos didelfídeos em quatro tipos: majoritariamente carnívoro, majoritariamente frugívoro, majoritariamente insetívoro e onívoro. O uso da palavra majoritariamente se deve ao fato de que a maioria didelfídeos apresentam hábitos alimentares generalistas. Mesmo os que possuem uma preferência alimentar bem definida (ex: *Caluromys* - frutos) também usam de muitos outros alimentos como fonte energética.

Muitas espécies não possuem estudos específicos focados em sua dieta, para estes nós utilizamos espécies filogeneticamente próximas para definir seu hábito alimentar. As preferências alimentares para cada gênero estão definidas na Tabela 3. Para avaliar se a ordenação resultante da PCA tem influência das dietas, os táxons foram marcados por dieta na PCA sobre a forma no software MorphoJ, versão 1.07a (KLINGENBERG, 2011). Para o tamanho corporal, os gêneros foram classificados como grandes (acima de 300g), médios (aproximadamente 100-300g), e pequenos (abaixo de 100g).

Tabela 3. Gêneros utilizados nas análises e suas classificações em dieta.

Gênero	Dieta
<i>Caluromys</i>	Majoritariamente frugívoro
<i>Caluromysiops</i>	Majoritariamente frugívoro
<i>Chironectes</i>	Majoritariamente carnívoro
<i>Didelphis</i>	Onívoro
<i>Glironia</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Gracilinanus</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Hyladelphys</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Lestodelphys</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Lutreolina</i>	Majoritariamente carnívoro
<i>Marmosa</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Marmosops</i>	Majoritariamente insetívoro

<i>Metachirus</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Monodelphis</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Philander</i>	Onívoro
<i>Thylamys</i>	Majoritariamente insetívoro
<i>Tlacuatzin</i>	Majoritariamente insetívoro

Fonte: O autor (2022).

3.6 RECONSTRUÇÃO DA FORMA E TAMANHO ANCESTRAL

Para a reconstrução das formas hipotéticas das mandíbulas dos didelfídeos, utilizamos o software TpsTree versão 1.24 (ROHLF, 2015) adicionando a filogenia e as médias das coordenadas alinhadas. Desta forma, pudemos observar a forma hipotética dos nós ancestrais dos didelfídeos e comparar com as formas dos nós terminais.

Para a reconstrução do tamanho hipotético ancestral, utilizamos o software Mesquite versão 3.70 (MADDISON; MADDISON, 2021), adicionando a filogenia e os tamanhos médios dos centroides para cada espécie em uma matriz de caracteres contínuos, assim podendo visualizar graficamente a evolução deste caráter na árvore. Os tamanhos e formas ancestrais foram reconstruídos utilizando o método de parcimônia de mudanças quadráticas.

Espécies atuais foram utilizadas como referência para interpretação das morfologias ancestrais inferidas. Para estimativas de tamanho de alguns nós selecionados, foram utilizadas as espécies de tamanho mais próximo como referência. Todas as formas (formas médias para todas as espécies atuais e formas de todos os nós reconstruídos) foram incluídas numa única matriz, e todas as distâncias tangentes par a par foram calculadas com o software TpsSmall, versão 1.36 (ROHLF, 2015).

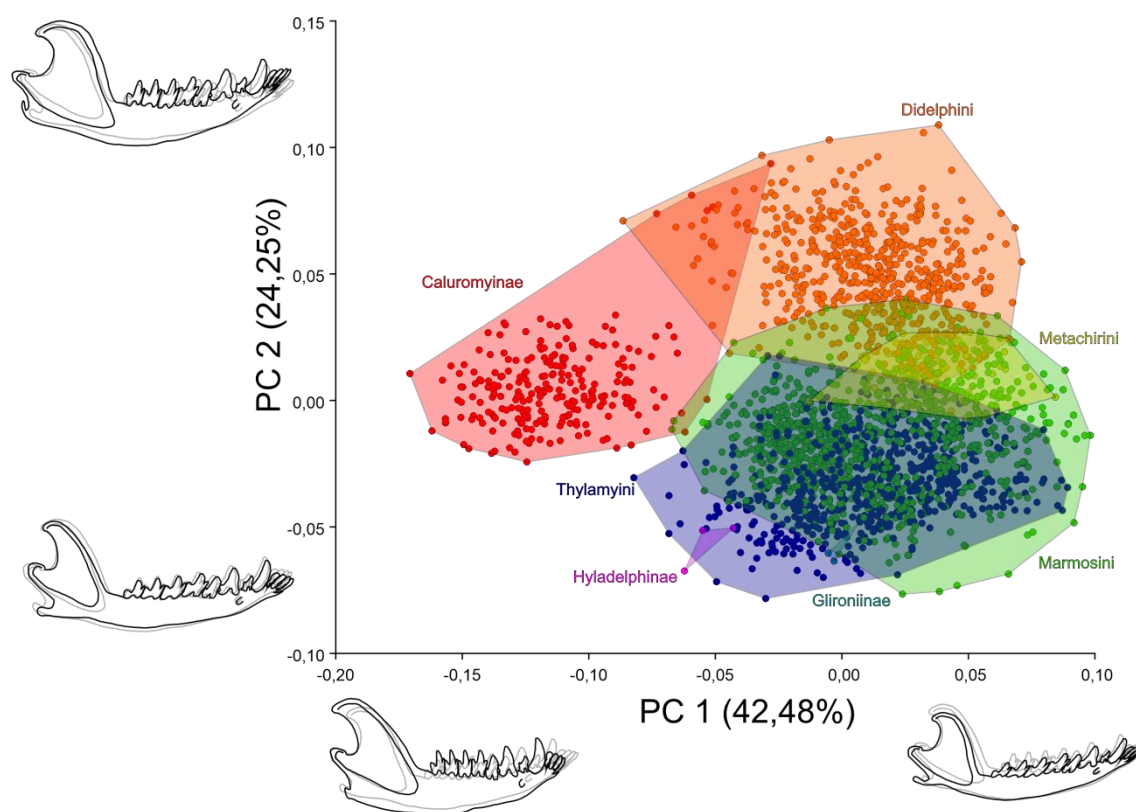
4 RESULTADOS

4.1 VARIAÇÃO DA FORMA E TAMANHO

O resultado da PCA sobre as variáveis de forma é apresentado na Figura 3. O PC1 explicou 42,48% da variação total de forma. Nos escores negativos do PC1, podemos observar espécimes com mandíbulas relativamente mais curtas, porém com o ramo horizontal mais alto e com processos coronoides relativamente mais elevados dorsalmente e processos angulares relativamente curtos (representados principalmente por espécies do gênero *Caluromys*). Nos escores positivos do PC1 ocorre uma sobreposição de todas as outras espécies com mandíbulas mais delgadas, porém mais longas e com o processo angular mais bem definido.

O PC2 explicou 24,25% da variação total. Ao longo do PC2, os espécimes de maior tamanho corporal (*Caluromyinae* e *Didelphini*) se destacam no morfoespaço por terem mandíbulas mais robustas, apesar de ainda existir sobreposição com o morfoespaço dos táxons de menor tamanho corporal. Espécimes com escores positivos mostraram mandíbulas com o processo coronoide e o processo condilar mais largos, também ocorre um deslocamento dorsal da extremidade anterior da mandíbula. No extremo deste eixo podemos encontrar espécies dos gêneros *Caluromysiops*, *Didelphis*, *Lutreolina* e *Philander*. Nos escores negativos encontramos espécies com o padrão oposto, apresentando um processo coronoide e condilar estreitos e a ocorrência do deslocamento ventral da extremidade anterior da mandíbula. No extremo deste eixo podemos encontrar uma sobreposição entre a tribo Marmosini e a tribo Thylamyini.

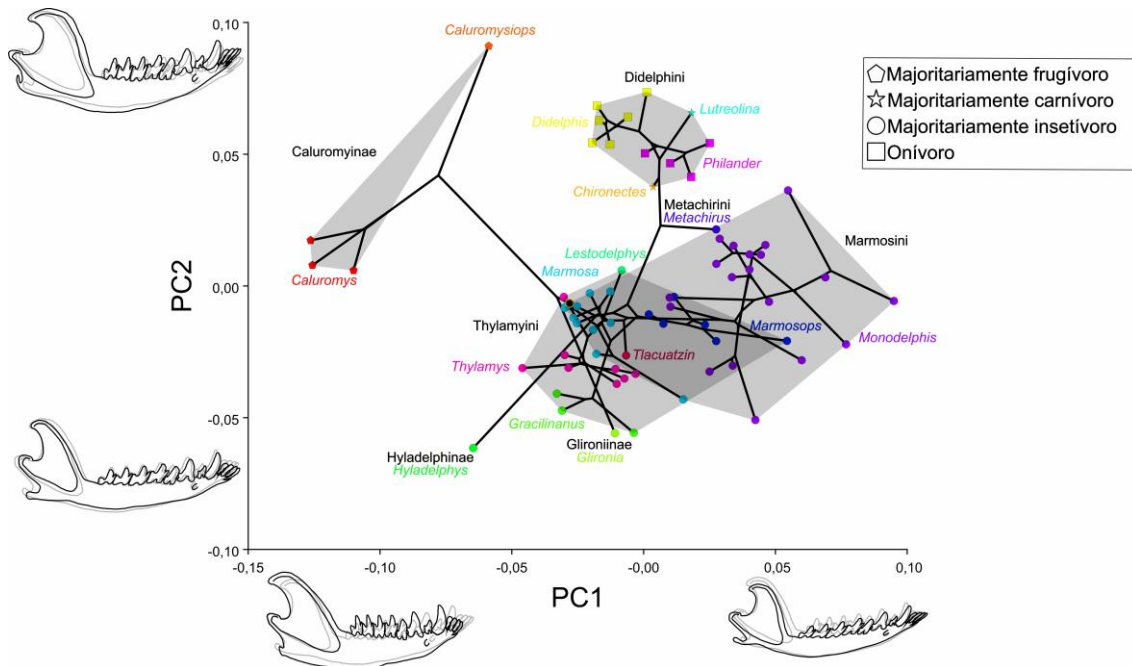
Figura 3. Análise de componentes principais (PCs) das variáveis de forma da mandíbula das espécies vivas de Didelphidae, e percentagem de variância explicada pelos dois primeiros PCs. Os espécimes estão rotulados de acordo com os principais clados dentro de Didelphidae (subfamílias, ou tribos dentro de Didelphinae), segundo Voss & Jansa (2009). Formas mandibulares em cada extremidade de cada eixo mostradas em preto, formas consensuais em cinza.



Fonte: O autor (2022).

O filomorfoespaço, apresentado na Figura 4, mostra claramente a distinção dos grupos Caluromyinae e Didelphini dos outros gêneros. Dentro de Caluromyinae existe uma grande diferenciação entre os gêneros *Caluromys* e *Caluromysiops*, que apesar de pertencerem a mesma sub-família, estão distantes no morfoespaço definido pelos dois primeiros PCs. Os espécimes de *Caluromysiops* também estão próximos do morfoespaço dos espécimes da tribo Didelphini.

Figura 4. Filomorfoespaço definido pelos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) da PCA da mandíbula. A variação no filomorfoespaço tem sinal filogenético significativo ($p < 0.0001$). A classificação por dieta é representada pelos símbolos: pentágono para os majoritariamente frugívoros; estrela para os majoritariamente carnívoros; círculo para os majoritariamente insetívoros e quadrado para os onívoros. Formas mandibulares em cada extremidade de cada eixo mostradas em preto, formas consensuais em cinza. A filogenia utilizada para a construção do filomorfoespaço foi baseada na construída por Amador & Giannini, 2016, disponível na Figura 3.



Fonte: O autor (2022).

A mandíbula dos espécimes do gênero *Metachirus* é esguia e a sua forma aproxima-se do morfoespaço dos pequenos didelfídeos, apesar do seu maior tamanho corporal e de estar filogeneticamente mais próximo dos Didelphini. Existe uma sobreposição entre todas as formas de mandíbula dos pequenos didelfídeos na projeção entre os dois primeiros PCs, com exceção do gênero *Hyladelphys*, que está bem separado dos outros, apoiando a sua diferenciação filogenética de todos os outros táxons de menor tamanho corporal. Existe outra sobreposição importante, entre os espécimes dos gêneros *Glironia* e *Gracilinanus*, embora *Glironia* seja geralmente reconhecida por estar mais próxima da sub-família Caluromyinae. Os resultados do filomorfoespaço mostram variação com um sinal filogenético significativo ($p < 0,0001$).

Tabela 4. Correlações dos escores dos componentes principais com o tamanho, calculado como tamanho centroide.

Variável	r	p
PC1	-0.33	<0.001
PC2	0.45	<0.001
PC3	-0.34	<0.001
PC4	0.23	<0.001
PC5	-0.45	<0.001

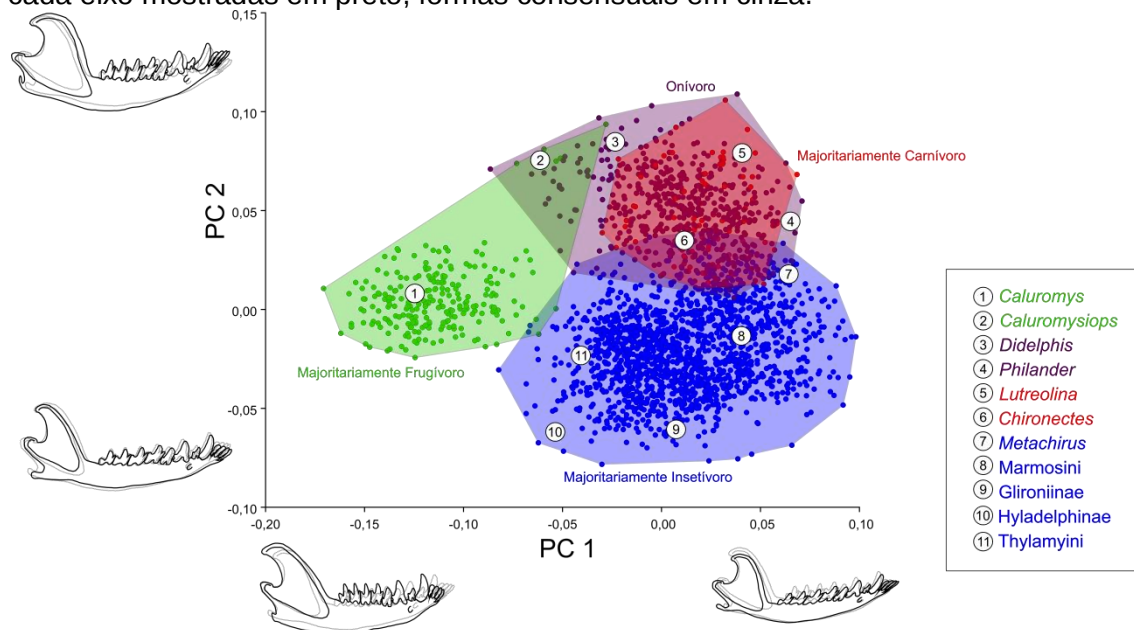
Fonte: O autor (2022).

A regressão da forma sobre o tamanho indica que somente 16% ($R^2 = 0.16$) da variação geral da forma é devida à variação alométrica. Os coeficientes de correlação entre os tamanhos de centroide e os escores dos 5 primeiros PCs mostram que nenhum dos PCs é fortemente influenciado pelo tamanho (Tabela 4). O componente com maior correlação com o tamanho é o PC2, que parece representar um gradiente de tamanho.

4.2 DIETA

O resultado da PCA sobre a forma utilizando os hábitos alimentares como classificadores é apresentado na Figura 5. Existe uma separação entre os grupos, principalmente entre os majoritariamente insetívoros e os majoritariamente frugívoros, mas todos eles se sobrepõem com os outros grupos de alguma forma. Entre os majoritariamente frugívoros, os espécimes do gênero *Caluromys* são os que mais se distanciam dos outros grupos de dietas diferentes, enquanto que todos os *Caluromysiops* se sobrepõem com os onívoros, com uma clara distância de *Caluromys*, apesar de fazerem parte da mesma sub-família. Espécimes do gênero *Chironectes* também se sobrepõem em parte com espécimes majoritariamente insetívoros. Os espécimes majoritariamente insetívoros são os mais bem definidos no gráfico, com a maioria dos espécimes não se sobrepondo a nenhum outro grupo. Ocorre sobreposição apenas entre espécimes dos grupos Metachirini e Marmosini com os onívoros e majoritariamente carnívoros.

Figura 5. PCA feita utilizando as preferências alimentares dos espécimes como classificadores. As numerações indicam as posições aproximadas dos espécimes de cada gênero ou grupo no morfoespaço. As cores dos nomes dos grupos indicam a preferência alimentar de cada um. Formas mandibulares em cada extremidade de cada eixo mostradas em preto, formas consensuais em cinza.



Fonte: O autor (2022).

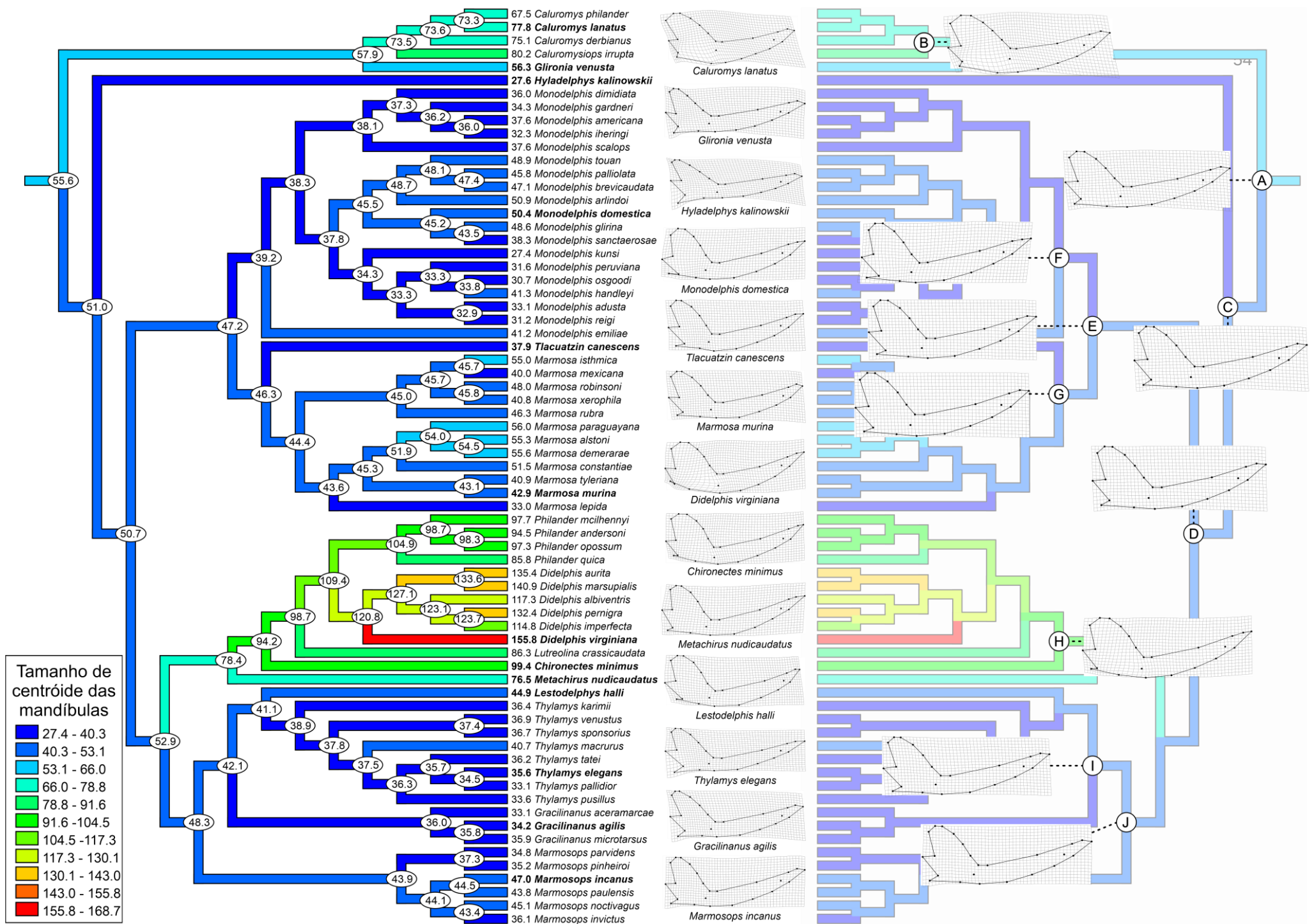
4.3 RECONSTRUÇÃO DO TAMANHO E FORMA ANCESTRAIS

Os resultados da reconstrução da forma hipotética ancestral da mandíbula dos didelfídeos, assim como a de alguns nós ancestrais internos e do tamanho ancestral estão disponíveis na Figura 6. O tamanho ancestral da mandíbula de todos os didelfídeos tinha um tamanho de centroide de 55.68, que corresponde aproximadamente aos tamanhos do centroide da mandíbula de cinco espécies atuais, sendo quatro do gênero *Marmosa* (*M. isthmica*, *M. paraguayana*, *M. alstoni* e *M. demerarae*) e *Glironia venusta*. Do tamanho ancestral, a mandíbula dos didelfídeos aumentou de tamanho nos grupos Caluromyinae, Didelphini e Metachirini, e diminuiu de tamanho nos outros grupos. A forma da mandíbula ancestral reconstruída é muito similar as mandíbulas atuais dos gêneros *Marmosa* (principalmente) e *Thylamys*.

As mandíbulas ancestrais na maioria dos outros nós permanecem com uma forma similar a mandíbula ancestral de todos os didelfídeos, com exceção

dos nós ancestrais B, referente aos Caluromyinae e H, referente aos Didelphini (Figura 6). Nestes, podemos observar um aumento na robustez principalmente na região dos processos coronoide e condilar e uma diminuição no processo angular. Existe outra diferença, desta vez entre a base do primeiro incisivo inferior (marco anatômico 1) e a base do quarto incisivo inferior (marco anatômico 2). Na mandíbula ancestral e na maioria dos nós ancestrais, com exceção do nó F e do nó H, o marco 2 está posicionado levemente superior em relação ao marco 1. Enquanto que nos nós F e H, e nos táxons atuais dos grupos Didelphini, Metachirini e no gênero *Monodelphis*, estes dois marcos estão paralelos um ao outro, ou em uma posição relativamente inferior, deixando a parte anterior da mandíbula mais pontiaguda.

Figura 6. Reconstrução do tamanho (a esquerda) e formas ancestrais da mandíbula (a direita), usando o método de parcimônia de mudanças quadráticas e mapeada na filogenia modificada de Amador & Giannini, 2016, apresentada na Figura 2. Os valores nos nós terminais representam o tamanho médio do centroide da mandíbula para cada espécie, e os valores nos nós internos representam tamanhos ancestrais estimados. A coloração dos ramos corresponde ao aumento de tamanho. As grades de deformação correspondem a nós internos estimados selecionados (grades A-J) ou a forma média da mandíbula dos táxons atuais (nós terminais em negrito, grades de deformação nomeadas). Apenas alguns nós internos e terminais selecionados são apresentados para maior clareza, e foram escolhidos por serem representantes de formas mandibulares distintas encontradas nos didelfídeos. Embora as estimativas tenham sido usadas utilizando comprimentos de ramos, os ramos não estão desenhados nos seus comprimentos proporcionais para uma melhor visualização (consultar a Figura 2 para comprimentos relativos reais dos ramos).



Fonte: O autor (2022).

5 DISCUSSÃO

5.1 TAMANHO E FORMA DA MANDÍBULA

Os marsupiais didelfídeos são geralmente considerados como um grupo de morfologia conservada e de hábitos alimentares generalistas. Embora os didelfídeos sejam conhecidos por estas características, nossos resultados apontam que suas mandíbulas apresentaram uma variação considerável em sua forma (Figura 3). Apesar da grande sobreposição principalmente entre Thylamyini e Marmosini, alguns grupos estão bem separados no morfoespaço, como os Caluromyinae e os Didelphini.

Existe uma grande variação morfológica na mandíbula dos didelfídeos, e a diferenciação entre os principais clados é bem marcada. Com exceção de *Caluromysiops irrupta* e *Glironia venusta*, todas as demais espécies agruparam-se nos clados esperados pela filogenia conhecida e ocuparam locais esperados no morfoespaço, revelando um sinal filogenético importante na determinação da forma da mandíbula.

Os tamanhos corporais em Didelphidae variam de cerca de 10g em *Hyladelphys* e *Gracilinanus* adultos até 5kg em *Didelphis virginiana* (VOSS; JANSÁ, 2021). Do mesmo modo, os tamanhos calculados para as mandíbulas variaram de 27.44mm num espécime de *Monodelphis kunsii* a 155.81mm num espécime de *D. virginiana*. Entretanto, nossos resultados apontam que apesar desta grande disparidade nos tamanhos das mandíbulas (consequente do aumento do tamanho corporal em Caluromyinae, Didelphini e Metachirini), e de análises anteriores que indicam que o tamanho é importante na variação da forma de algumas estruturas (ASTÚA, 2009; CHEMISQUY; TARQUINI; ROMANO MUÑOZ; PREVOSTI, 2020), o papel da alometria na formação da diversidade morfológica das mandíbulas dos didelfídeos foi menor do que o esperado.

A morfologia de *Caluromys* é demarcadamente divergente dos demais Didelphidae. Tanto na PCA quanto no filomorfoespaço, os espécimes de *Caluromys* aparecem como um grupo muito diferenciado na forma da mandíbula. Existe uma grande diferença entre os gêneros de Caluromyinae no morfoespaço, onde as

formas das mandíbulas de *Caluromysiops* são mais próximas do morfoespaço dos Didelphini. De fato, as mandíbulas de *Caluromys* apresentam características singulares dentro da família, como o processo coronoide muito desenvolvido e o processo angular muito curto e, portanto, não estão tão sobrepostos com os outros táxons quanto os outros gêneros de didelfídeos. Estes resultados eram esperados, Caluromyinae é um grupo altamente divergente morfológicamente e antigo dentro dos didelfídeos (KIRSCH; SPRINGER; LAPOINTE, 1997). Para alguns primatólogos, os Caluromyinae assemelham-se muito aos lêmures da família Cheirogaleidae, e foi sugerido que são modelos apropriados para testar hipóteses adaptativas sobre a evolução precoce dos primatas (RASMUSSEN, 1990). Este padrão também está de acordo com as análises morfométricas da forma de outras estruturas, como a escápula (ASTÚA, 2009), e a o crânio (CHEMISQUY; TARQUINI; ROMANO MUÑOZ; PREVOSTI, 2020).

Glironia venusta exibe traços morfológicos incomuns, não vistos ou raramente vistos em outros didelfídeos (VOSS; JANSA, 2021). Não se sabe ao certo a posição correta de *G. venusta* na filogenia dos didelfídeos, podendo ser grupo irmão de todos os outros didelfídeos atuais, o grupo irmão de Hyladelphinae + Didelphinae, ou o grupo irmão de Caluromyinae (MITCHELL; PRATT; WATSON; GIBB *et al.*, 2014; VOSS; JANSA, 2009). No entanto, a forma da mandíbula em *Glironia* é muito diferente de *Caluromys* e *Caluromysiops*. Apresenta uma mandíbula mais esguia, processo angular mais desenvolvido e com ramo horizontal alto e curto. O tamanho também é outro fator que separa esses grupos, enquanto Caluromyinae teve aumento em seu tamanho, apresentando tamanhos de centroide entre 67-80mm, *Glironia* manteve o tamanho da mandíbula próximo ao do ancestral de todos os didelfídeos e do ancestral entre Caluromyinae e Glironiinae.

Os Didelphini também estão bem definidos, no morfoespaço ocorre uma pequena sobreposição com *Caluromysiops*, *Metachirus* e com alguns gêneros de Marmosini. Este grupo reúne as espécies atuais de marsupiais de maior tamanho corporal, podendo variar de aproximadamente 300g até aproximadamente 3kg em indivíduos adultos (VOSS; JANSA, 2021). Embora *Metachirus* seja filogeneticamente próximo dos Didelphini, sua posição no morfoespaço é muito mais próxima dos Marmosini, mais especificamente dos espécimes de *Monodelphis*. Apesar do aumento no tamanho corporal, a mandíbula de *Metachirus* não sofreu tantas alterações em sua forma, mantendo caracteres plesiomórficos. Possivelmente por

apresentar uma dieta majoritariamente insetívora, não tenha sido necessário aumentar a robustez de sua mandíbula como aconteceu em Didelphini por conta de seus hábitos alimentares onívoros e oportunistas. Os grupos Marmosini, Thylamyini e Hyladelphinae apresentam uma série de semelhanças nas formas de suas mandíbulas, sendo delicadas e com processos angulares bem definidos. Os gêneros que mais se distinguem nessa sobreposição são *Hyladelphys* e *Lestodelphys*.

5.2 EVOLUÇÃO DA MANDÍBULA DOS DIDELFÍDEOS

A reconstrução do tamanho e forma da mandíbula ancestral a partir da filogenia (Figura 2) e amostras morfométricas indica que os atuais didelfídeos evoluíram de um ancestral com uma mandíbula aproximadamente do tamanho de *Marmosa* (principalmente do sub-gênero *Micoureus*) e *Glironia* e com uma forma semelhante à das espécies dos gêneros *Marmosa* e *Thylamys* recentes (Figura 6). Quanto ao tamanho, nossos resultados estão de acordo com o que foi observado na reconstrução do tamanho ancestral da escápula dos didelfídeos, em que o tamanho da escápula ancestral se mostrou correspondente aos gêneros *Glironia* e *Marmosa* (*Micoureus*) (ASTÚA, 2009). Entretanto, os resultados encontrados na reconstrução da forma divergiram em parte. A reconstrução da forma da escápula indicou que os grupos com a forma mais próxima a do ancestral são *Marmosa* (*Micoureus*) e *Gracilinanus* (ASTÚA, 2009). A forma da mandíbula em *Gracilinanus* também é similar a forma da mandíbula ancestral, porém, espécies do gênero *Thylamys*, principalmente *T. sponsorius* e *T. elegans* se aproximaram mais.

Análises dos conteúdos estomacais e das fezes indicam que a dieta das espécies de *Marmosa* é majoritariamente insetívora (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). São animais de pequeno porte, e seu peso varia entre 20 a 170 gramas (VOSS; JANSÁ, 2021). Portanto, podemos inferir que muito possivelmente a preferência alimentar o ancestral hipotético dos didelfídeos seria insetívora, assim como a do ancestral de todos os marsupiais (AMADOR; GIANNINI, 2020).

O tamanho da mandíbula aumentou em alguns clados (Caluromyinae, Didelphini e Metachirini), enquanto que a maioria das outras espécies sofreu uma redução no tamanho. A forma, no entanto, permaneceu muito semelhante às

mandíbulas dos táxons de menor tamanho corporal, e divergiu mais nos clados em que o tamanho aumentou. Este padrão também pode ser observado para outras estruturas nos didelfídeos, como no crânio (CHEMISQUY; TARQUINI; ROMANO MUÑOZ; PREVOSTI, 2020) e na escápula (ASTÚA, 2009). Em sua análise, Chemisquy et al. (2020) observaram que o morfoespaço das formas dos crânios foi organizado mais de acordo com o tamanho e relações filogenéticas do que com a dieta, ou uso de hábitat. Estes autores propõem que os didelfídeos estão respondendo com alterações de tamanho às pressões de seleção impostas pelas características ecológicas.

5.3 DIETA

As informações sobre a dieta dos didelfídeos vem do exame das fezes ou do conteúdo estomacal, da observação de animais em liberdade nos seus habitats nativos, e de experimentos com espécimes em cativeiro (VOSS; JANSÁ, 2021). Apenas algumas espécies de didelfídeos tem sua dieta bem conhecida, mas nenhum didelfídeo se alimenta apenas de uma categoria alimentar (ASTÚA, 2015). A definição de categorias alimentares sempre foi uma questão controversa. Com exceção das espécies com uma dieta muito restrita, normalmente existe uma sobreposição de categorias, dependendo da composição precisa da dieta da espécie (ASTÚA; SANTORI; FINOTTI; CERQUEIRA, 2003).

Pineda-Munoz e Alroy (2014) propuseram um esquema de classificação de dieta para mamíferos baseado no recurso alimentar mais frequentemente consumido. Sugeriram classificar uma espécie em especialista caso um único recurso alimentar faça parte de 50% ou mais da dieta. Entretanto, maioria das espécies de didelfídeos não tem sua dieta descrita por estudos especificamente voltados para este fim (LESSA; GEISE, 2010). As categorias que utilizamos para classificar as espécies de Didelphidae quanto a dieta são muito abrangentes, porque, em geral, uma dieta mista de invertebrados (principalmente insetos) e frutos parece caracterizar a maioria dos didelfídeos (VOSS; JANSÁ, 2021), e também varia de acordo com a disponibilidade e sazonalidade dos recursos alimentares (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012).

Quanto a dieta, os espécimes de *Caluromysiops irrupta*, apesar de serem considerados frugívoros neste estudo, se sobrepõem ao morfoespaço dos espécimes de Didelphini onívoros. Não existem muitas informações a respeito da dieta deste gênero, porém já foram observados se alimentando do néctar de flores (JANSON; TERBORGH; EMMONS, 1981). Pode ser que estejamos estimando erroneamente sua dieta, e ele não seja um frugívoro como *Caluromys*, visto que estão distantes no morfoespaço, e *Caluromys* está bem definido e se afasta do morfoespaço de táxons de hábitos alimentares diferentes (Figura 5).

A preferência alimentar do ancestral dos marsupiais era predominantemente insetívora, e a evolução para uma dieta herbívora ocorreu apenas uma vez no grupo Diprotodontia, enquanto que a evolução para uma alimentação baseada em vertebrados ocorreu diversas vezes (AMADOR; GIANNINI, 2020). *Caluromys* é gênero mais conhecido por sua dieta baseada em frutos na família, em amostras fecais esse tipo de alimentação chega a ser 90% do total consumido por essas espécies (LESSA; DA COSTA, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Múltiplas adaptações anatômicas, fisiológicas, etológicas e moleculares são necessárias para a transição entre a insetivoria e a herbivoria (AMADOR; GIANNINI, 2020). A forma da mandíbula em *Caluromys* não compartilha características com nenhum outro grupo dentro de Didelphidae, ocupando grande parte do extremo negativo do PC1 sozinho.

As mudanças evolutivas relacionadas com a carnivoría aparecem em muitas formas, desde adaptações morfológicas a fisiológicas e inclui até mudanças de comportamento (VIEIRA; ASTÚA, 2003). Marsupiais extintos da América do Sul, do grupo Sparassodonta, apresentavam diversas modificações morfológicas para a carnivoría, chegando até morfotipos de dente-de-sabre (ARGOT, 2004; ECHARRI; ERCOLI; AMELIA C.; TURAZZINI *et al.*, 2017). Entretanto, os Didelphimorphia são mais homogêneos na forma geral e corporal do que as formas extintas (VIEIRA; ASTÚA, 2003).

Entre os táxons majoritariamente carnívoros, espécimes do gênero *Lutreolina* estão sobrepostos com os táxons onívoros e os de *Chironectes* estão sobrepostos tanto com os onívoros quanto com os majoritariamente insetívoros, o que pode ser devido ao grande consumo de invertebrados aquáticos por espécimes de *Chironectes* (MARSHALL, 1978). Isto indica que para estas espécies majoritariamente carnívoras, não são necessárias grandes modificações

morfológicas na mandíbula. Entretanto, o processo coronoide nos espécimes de *Lutreolina* são mais largos do que nos outros gêneros de Didelphini. O alargamento do processo coronoide está relacionado com o aumento do volume do temporal, uma vez que representa uma área aumentada de inserção do músculo temporal (VIEIRA; ASTÚA, 2003). Estudos indicam diferenças entre a forma do crânio de *Lutreolina* e dos outros gêneros de grande tamanho corporal. *Lutreolina* tem um focinho nitidamente mais curto, com um osso nasal mais curto (ASTÚA DE MORAES; HINGST-ZAHER; MARCUS; CERQUEIRA, 2000).

Apesar de serem espécies com mais estudos sobre dieta do que a maioria das outras espécies da família (LESSA; GEISE, 2010), os espécimes de Didelphini parecem ser todos oportunistas em suas dietas. Não é incomum observar espécies desse grupo, com exceção de *Chironectes* se alimentando de restos de alimentos encontrados em lixos em áreas urbanizadas (FACURE; DO NASCIMENTO RAMOS, 2011; WHITAKER; JONES; GOFF, 1976). Uma morfologia funcionalmente versátil pode explorar diversos recursos (ZELDITCH; YE; MITCHELL; SWIDERSKI, 2017). Esse hábito alimentar onívoro e oportunista pode ter sido parte do motivo do sucesso adaptativo dessas espécies em regiões urbanas. E mesmo *Chironectes*, que aproveita de seu hábito de vida semi-aquático para se alimentar de peixes, anuros, moluscos e crustáceos, também já foi registrado predando oportunisticamente morcegos que ficaram presos a redes de neblina que estavam próximas a um riacho (ASTÚA, 2015; BREVIGLIERI; PEDRO, 2010; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Isso indica que, apesar do seu hábito semi-aquático, a cuíca d'água é tão generalista e oportunista quanto os outros gêneros da tribo Didelphini. Entretanto, a morfologia da mandíbula tem mais relação com a história filogenética do que com os hábitos alimentares em Didelphidae.

Os espécimes majoritariamente insetívoros são representados em sua maioria por espécies de menor tamanho corporal, com exceção de *Metachirus* que compartilha seu morfoespaço com espécies onívoras e carnívoras. As espécies deste gênero são filogeneticamente próximas dos Didelphini (Figura 2), embora se alimentem primordialmente de insetos como formigas, baratas, cupins e besouros (ASTÚA, 2015; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Apesar da sua proximidade com Didelphini na filogenia, o filomorfoespaço demonstra que *Metachirus nudicaudatus* se posiciona numa região intermediária entre o morfoespaço dos Didelphini e dos Marmosini (gênero *Monodelphis*), que apresentam o mesmo tipo de preferência

alimentar. A forma da mandíbula de *Metachirus* apresenta o processo coronoide mais estreito e o processo angular bem definido, que é uma característica da mandíbula das espécies de menor tamanho corporal em Didelphidae. O nó ancestral H apresenta um aumento considerável no tamanho da mandíbula (94.2mm) com relação ao nó que torna *Metachirus* grupo irmão de Didelphini (78.4mm). As maiores mudanças no tamanho e na forma da mandíbula dos didelfídeos ocorreram no ancestral dos Didelphini, isto indica que *Metachirus* reteve a forma da mandíbula similar a do ancestral dos didelfídeos, apesar do aumento no tamanho corporal.

Não existem diferenças notáveis na forma da mandíbula entre os outros grupos majoritariamente insetívoros, representados pelos gêneros de menor tamanho corporal (Thylamyini, Marmosini, Hyladelphinae e Glironiinae), embora *Glironia* seja filogeneticamente próxima ao grupo majoritariamente frugívoro. Sua posição no morfoespaço é muito distante dos espécimes de *Caluromys* e se sobrepõem principalmente com os espécimes de *Gracilinanus*. A sobreposição entre todos os táxons majoritariamente insetívoros também foi observada no morfoespaço da forma do crânio (CHEMISQUY; TARQUINI; ROMANO MUÑOZ; PREVOSTI, 2020), os autores sugerem que o tamanho do corpo limita os itens animais que podem consumir, tornando difícil tornar-se mais especializado na caça de vertebrados.

6 CONCLUSÕES

Os marsupiais didelfídeos evoluíram de um ancestral com uma mandíbula do tamanho e forma semelhante as espécies dos gêneros *Marmosa* e *Glironia*. Portanto é razoável inferir que o ancestral dos didelfídeos se alimentasse majoritariamente de insetos.

Durante a evolução da família Didelphidae, apenas os espécimes das sub-famílias Caluromyinae, Metachirini e da tribo Didelphini alcançaram aumento do tamanho de suas mandíbulas. Entretanto, o papel da alometria na formação da diversidade morfológica das mandíbulas dos didelfídeos foi menor do que o esperado.

A forma da mandíbula dos didelfídeos é fortemente influenciada pela inércia filogenética, e grande parte dos táxons mantém características plesiomórficas. Entretanto, os táxons de maior tamanho corporal apresentam formas mandibulares mais robustas e uma diminuição no processo angular em comparação as outras espécies.

REFERÊNCIAS

- ALBANESE, S.; DACAR, M. A.; OJEDA, R. A. Unvarying diet of a Neotropical desert marsupial inhabiting a variable environment: the case of *Thylamys pallidior*. **Acta Theriologica**, Białowieża, v. 57, n. 2, p. 185-188, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0057-6>.
- ALÉSSIO, F. M.; PONTES, A. R. M.; SILVA, V. L. Feeding by *Didelphis albiventris* on tree gum in the Northeastern Atlantic Forest of Brazil. **Mastozoología Neotropical**, Mendoza, v. 12, n. 1, p. 53-56, 2005.
- ÁLVAREZ, A.; PEREZ, S. I.; VERZI, D. H. Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 102, n. 4, p. 828-837, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01622.x>.
- 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. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13127-015-0259-x>.
- AMADOR, L. I.; GIANNINI, N. P. Evolution of diet in extant marsupials: emergent patterns from a broad phylogenetic perspective. **Mammal Review**, v. 51, n. 2, p. 178-192, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/mam.12223>.
- AMORIM, F. W.; BALLARIN, C. S.; MARIANO, G.; LACERDA-BARBOSA, P. A. *et al.* Good heavens what animal can pollinate it? A fungus-like holoparasitic plant potentially pollinated by opossums. **Ecology**, v. 101, n. 5, p. 1-4, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.3001>.
- 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. DOI: <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx173>.
- ARGOT, C. Functional-adaptive features and palaeobiologic implications of the postcranial skeleton of the late Miocene sabretooth borhyaenoid *Thylacosmilus atrox* (Metatheria). **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 28, n. 1, p. 229-266, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1080/03115510408619283>.
- ASTÚA, D. Evolution of scapula size and shape in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). **Evolution**, v. 63, n. 9, p. 2438-2456, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00720.x>.

ASTÚA, D. Family Didelphidae (Opossums). *In: Handbook of the Mammals of the World*. 1 ed.: Lynx, 2015. v. 5, p. 70-186.

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

ASTÚA, D.; SANTORI, R. T.; FINOTTI, R.; CERQUEIRA, R. Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of neotropical opossums (Didelphidae). *In: JONES, M.; DICKMAN, C., et al (Ed.). Pretadors with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*: CSIRO Publishing, 2003. cap. 15, p. 229-237.

ASTÚA DE MORAES, D.; HINGST-ZAHER, E.; MARCUS, L. E.; CERQUEIRA, R. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, v. 11, n. 2, p. 115-130, 2000. DOI: <https://doi.org/10.4404/hystrix-11.1-4140>.

ATRAMENTOWICZ, M. La frugivorie opportuniste de trois marsupiaux didelphidés de Guyane. **Revue d' Ecologie (Terre Vie)**, v. 43, p. 47-57, 1988.

BENNETT, C. V.; GOSWAMI, A. Statistical support for the hypothesis of developmental constraint in marsupial skull evolution. **BMC Biol**, v. 11, p. 52, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1186/1741-7007-11-52>.

BIRNEY, E. C.; MONJEAU, J. A.; PHILLIPS, C. J.; SIKES, R. S. *et al.* *Lestodelphys halli*: New Information on a Poorly Known Argentine Marsupial. **Mastozoología Neotropical**, v. 3, n. 2, p. 171-181, 1996.

BOOKSTEIN, F. L. **The Measurement of Biological Shape and Shape Change**. 1 ed. Springer, Berlin, Heidelberg, 1978. 191 p. Lecture Notes in Biomathematics. 9783540089124.

BOOKSTEIN, F. L. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. **IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence**, v. 11, n. 6, p. 567-585, 1989. DOI: <https://doi.org/10.1109/34.24792>

BOOKSTEIN, F. L. **Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 435 p. 9780521383851.

BOOKSTEIN, F. L. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. **Medical Image Analysis**, v. 1, n. 3, p. 225-243, 1997. DOI: [https://doi.org/10.1016/s1361-8415\(97\)85012-8](https://doi.org/10.1016/s1361-8415(97)85012-8).

BOOKSTEIN, F. L. Creases as local features of deformation grids. **Medical Image Analysis**, v. 4, n. 2, p. 93-110, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/s1361-8415\(00\)00015-3](https://doi.org/10.1016/s1361-8415(00)00015-3).

BOOKSTEIN, F. L. **A Course in Morphometrics for Biologists: Geometry and Statistics for Studies of Organismal Form**. Cambridge: Cambridge University Press, 2018. 527 p. 9781107190948.

BOOKSTEIN, F. L. Centric Allometry: Studying Growth Using Landmark Data. **Evolutionary Biology**, v. 48, n. 2, p. 129-159, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11692-020-09530-w>.

BREVIGLIERI, C. P. B.; PEDRO, W. A. Predação de morcegos (Phyllostomidae) pela cuíca d'água *Chironectes minimus* (Zimmermann, 1780) (Didelphimorphia, Didelphidae) e uma breve revisão de predação em Chiroptera. **Chiroptera Neotropical**, v. 16, n. 2, p. 732-739, 2010.

CÁCERES, N. C. Diet of three didelphid marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) in southern Brazil. **Mammalian Biology**, v. 69, n. 6, p. 430-433, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00165>.

CÁCERES, N. C. **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. 2 ed. Campo Grande: Editora UFMS, 2012. 498 p. 9788576134107.

CÁCERES, N. C.; GHIZONI-JR, I. R.; GRAIPEL, M. E. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. **Mammalia**, v. 66, n. 3, p. 331-340, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1515/mamm.2002.66.3.331>.

CARDINI, A. Geometric morphometrics. **Biological Science Fundamental And Systematics**, 2012.

CASELLA, J.; CÁCERES, N. C. Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 1, n. 1, p. 5-11, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.4013/6192>.

CASTRO, M. C.; DAHUR, M. J.; FERREIRA, G. S. Amazonia as the Origin and Diversification Area of Didelphidae (Mammalia: Metatheria), and a Review of the

Fossil Record of the Clade. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 28, n. 3, p. 583-598, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10914-021-09548-7>.

CATZEFLIS, F. M.; LIM, B. K.; DA SILVA, C. R. Litter size and seasonality in reproduction for Guianan rodents and opossums. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 54, n. 1, p. 31-39, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/01650521.2018.1528655>.

CEOTTO, P.; FINOTTI, R.; SANTORI, R. T.; CERQUEIRA, R. Diet variation of the marsupials *Didelphis aurita* and *Philander frenatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a rural area of Rio De Janeiro State, Brazil. **Mastozoología Neotropical**, v. 16, n. 1, p. 49-58, 2009.

CHEMISQUY, M. A.; PREVOSTI, F. J.; MARTIN, G. M.; FLORES, D. A. Evolution of molar shape in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphidae): analysis of the influence of ecological factors and phylogenetic legacy. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 173, n. 1, p. 217-235, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/zoj.12205>.

CHEMISQUY, M. A.; TARQUINI, S. D.; ROMANO MUÑOZ, C. O.; PREVOSTI, F. J. Form, Function and Evolution of the Skull of Didelphid Marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). **Journal of Mammalian Evolution**, v. 28, n. 1, p. 23-33, 2020. DOI: <http://doi.org/10.1007/s10914-019-09495-4>.

CHRISTIANSEN, P. Evolution of skull and mandible shape in cats (Carnivora: Felidae). **PLoS One**, v. 3, n. 7, p. e2807, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002807>.

CLARK, C. T.; SMITH, K. K. Cranial osteogenesis in *Monodelphis domestica* (Didelphidae) and *Macropus eugenii* (Macropodidae). **J Morphol**, v. 215, n. 2, p. 119-149, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1002/jmor.1052150203>.

CROUZEILLES, R.; BARROS, C. S.; FERNANDEZ, F. A. S. *Philander frenatus* e *Metachirus nudicaudatus*, Competição ou Necessidades Ecológicas Diferentes na Floresta Atlântica. **Mastozoología Neotropical**, v. 17, n. 1, p. 135-140, 2010.

D'ELÍA, G.; HURTADO, N.; D'ANATRO, A. Alpha taxonomy of *Dromiciops* (Microbiotheriidae) with the description of 2 new species of monito del monte. **Journal of Mammalogy**, v. 97, n. 4, p. 1136-1152, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw068>.

ECHARRI, S.; ERCOLI, M. D.; AMELIA C., M.; TURAZZINI, G. *et al.* Mandible morphology and diet of the South American extinct metatherian predators (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta). **Earth and Environmental Science**

Transactions of the Royal Society of Edinburgh, v. 106, n. 4, p. 277-288, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1017/s1755691016000190>.

EMMONS, L.; FEER, F. **Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide**. 2 ed. Chicago: University of Chicago Press, 1997. 396 p. 9780226207216.

FACURE, K. G.; DO NASCIMENTO RAMOS, V. Food habits of the thick-tailed opossum *Lutreolina crassicaudata* (Didelphimorphia, Didelphidae) in two urban areas of southeastern Brazil. **Mammalian Biology**, v. 76, n. 2, p. 234-236, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.06.005>.

FELDHAMER, G. A.; DRICKAMER, L. C.; VESSEY, S. H.; MERRITT, J. F. *et al.* **Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology**. 3 ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2007. 643 p. 9780801886959.

GARDNER, A.; CREIGHTON, K. A new generic name for Tate's (1933) *Microtarsus* group Of South-American mouse opossums (Marsupialia, Didelphidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 102, n. 1, p. 3-7, 1989.

GEMMELL, R. T.; VEITCH, C.; NELSON, J. Birth in marsupials. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology**, v. 131, n. 4, p. 621-630, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(02\)00016-7](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(02)00016-7).

GOIN, F.; WOODBURN, M.; ZIMICZ, A. N.; MARTIN, G. M. *et al.* **A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals**. 1 ed. Dordrecht: Springer, Dordrecht, 2016. 398 p. 9789401774208.

GOSWAMI, A.; POLLY, P. D.; MOCK, O. B.; SANCHEZ-VILLAGRA, M. R. Shape, variance and integration during craniogenesis: contrasting marsupial and placental mammals. **J Evol Biol**, v. 25, n. 5, p. 862-872, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02477.x>.

GUNZ, P.; MITTEROECKER, P. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, v. 24, n. 1, p. 103-109, 2012. DOI: <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6292>.

GUNZ, P.; MITTEROECKER, P.; BOOKSTEIN, F. L. Semilandmarks in Three Dimensions. *In*: **Modern Morphometrics in Physical Anthropology**, 2005. cap. 3, p. 73-98. (Developments in Primatology: Progress and Prospects).

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package For Education And Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 1-9, 2001.

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. DOI: <https://doi.org/10.1111/evo.12290>.

JANSA, S. A.; VOSS, R. S. Phylogenetic Studies on Didelphid marsupials I. Introduction and Preliminary Results from Nuclear IRBP Gene Sequences. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 7, n. 1, p. 43-77, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1023/a:1009465716811>.

JANSON, C. H.; TERBORGH, J.; EMMONS, L. H. Non-Flying Mammals as Pollinating Agents in the Amazonian Forest. **Biotropica**, v. 13, n. 2, p. 1-6, 1981.

JENSEN, R. J. The Conundrum of Morphometrics. **Taxon**, v. 52, n. 4, p. 663–671, 2003.

JULIEN-LAFERRIERE, D.; ATRAMENTOWICZ, M. Feeding and Reproduction of Three Didelphid Marsupials in Two Neotropical Forests (French Guiana). **Biotropica**, v. 22, n. 4, p. 404-415, 1990.

KENDALL, D. G. The diffusion of shape. **Advances in Applied Probability**, v. 9, n. 3, p. 428-430, 1977.

KIRSCH, J. A. W.; SPRINGER, M. S.; LAPOINTE, F.-J. DNA-hybridisation Studies of Marsupials and their Implications for Metatherian Classification. **Australian Journal of Zoology**, v. 45, n. 3, p. 211–280, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1071/zo96030>.

KLINGENBERG, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Mol Ecol Resour**, v. 11, n. 2, p. 353-357, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>.

KLINGENBERG, C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. **Dev Genes Evol**, v. 226, n. 3, p. 113-137, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00427-016-0539-2>.

KLINGENBERG, C. P.; GIDASZEWSKI, N. A. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. **Syst Biol**, v. 59, n. 3, p. 245-261, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp106>.

LEINER, N. O.; SILVA, W. R. Seasonal Variation in the Diet of the Brazilian Slender Opossum (*Marmosops paulensis*) in a Montane Atlantic Forest Area, Southeastern Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 88, n. 1, p. 158-164, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1644/06-mamm-a-088r2.1>.

- LESSA, L. G.; DA COSTA, F. N. Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. **Mammalian Biology**, v. 75, n. 1, p. 10-16, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.11.002>.
- LESSA, L. G.; GEISE, L. Hábitos Alimentares de Masupiais Didelfídeos Brasileiros: Análise do Estado de Conhecimento Atual. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 04, p. 901-910, 2010. DOI: <https://doi.org/10.4257/oeco.2010.1404.07>.
- MACNAB, B. K. Uniformity in the Basal Metabolic Rate of Marsupials: Its Causes and Consequences. **Revista chilena de historia natural**, v. 78, n. 2, p. 183-198, 2005. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2005000200002>.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. Versão 3.70. 2021. Software de análise.
- MAGNUS, L. Z.; CÁCERES, N. Phylogeny explains better than ecology or body size the variation of the first lower molar in didelphid marsupials. **Mammalia**, v. 81, n. 2, p. 119-133, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0070>.
- MARSHALL, L. G. *Chironectes minimus*. **Mammalian Species**, v. 109, p. 1-6, 1978.
- MARSHALL, L. G. **The families and genera of Marsupialia**. Chicago: Chicago, Ill. : Field Museum of Natural History, 1981. 80 p. 0096-2651.
- MARTIN, G. M. Variability and variation in *Dromiciops* Thomas, 1894 (Marsupialia, Microbiotheria, Microbiotheriidae). **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 1, p. 159-173, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx175>.
- MARTIN, G. M.; SAUTHIER, D. E. U. Observations on the captive behavior of the rare Patagonian opossum *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921) (Marsupialia, Didelphimorphia, Didelphidae). **Mammalia**, v. 75, n. 3, p. 281–286, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1515/mamm.2011.032>.
- MARTINS, E. G.; BONATO, V.; PINHEIRO, H. P.; DOS REIS, S. F. Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. **Journal of Zoology**, v. 269, n. 1, p. 21-28, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00052.x>.
- MATOS, A. Carry on. In: **Angels Cry**. Japão: Kai Hansen Studios 1993. CD, faixa 2.

MCRUER, D. L.; JONES, K. D. Behavioral and nutritional aspects of the Virginian opossum (*Didelphis virginiana*). **Vet Clin North Am Exot Anim Pract**, v. 12, n. 2, p. 217-236, viii, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cvex.2009.01.007>.

MELORO, C.; CACERES, N. C.; CAROTENUTO, F.; SPONCHIADO, J. *et al.* Chewing on the trees: Constraints and adaptation in the evolution of the primate mandible. **Evolution**, v. 69, n. 7, p. 1690-1700, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/evo.12694>.

MITCHELL, K. J.; PRATT, R. C.; WATSON, L. N.; GIBB, G. C. *et al.* Molecular phylogeny, biogeography, and habitat preference evolution of marsupials. **Mol Biol Evol**, v. 31, n. 9, p. 2322-2330, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msu176>.

MITTEROECKER, P.; GUNZ, P. Advances in Geometric Morphometrics. **Evolutionary Biology**, v. 36, n. 2, p. 235-247, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11692-009-9055-x>.

OJALA-BARBOUR, R.; PINTO, C. M.; BRITO M, J.; ALBUJA V, L. *et al.* A new species of shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) with a phylogeny of extant caenolestids. **Journal of Mammalogy**, v. 94, n. 5, p. 967-982, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1644/13-mamm-a-018.1>.

OLIVEIRA, M. E.; SANTORI, R. T. Predatory Behavior of the Opossum *Didelphis albiventris* on the Pitviper *Bothrops jararaca*. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 34, n. 2, p. 72-75, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1076/snfe.34.2.72.2105>.

PINEDA-MUNOZ, S.; ALROY, J. Dietary characterization of terrestrial mammals. **Proc Biol Sci**, v. 281, n. 1789, p. 20141173, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1173>.

PINEDA-MUNOZ, S.; EVANS, A. R.; ALROY, J. The relationship between diet and body mass in terrestrial mammals. **Paleobiology**, v. 42, n. 4, p. 659-669, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1017/pab.2016.6>.

PREVOSTI, F. J.; FORASIEPI, A.; ZIMICZ, N. The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement? **Journal of Mammalian Evolution**, v. 20, n. 1, p. 3-21, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9175-9>.

PREVOSTI, F. J.; TURAZZINI, G. F.; ERCOLI, M. D.; HINGST-ZAHER, E. Mandible shape in marsupial and placental carnivorous mammals: a morphological comparative study using geometric morphometrics. **Zoological Journal of the**

Linnean Society, v. 164, n. 4, p. 836-855, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00785.x>.

RAIA, P.; CAROTENUTO, F.; MELORO, C.; PIRAS, P. *et al.* The shape of contention: adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. **Evolution**, v. 64, n. 5, p. 1489-1503, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00921.x>.

RASMUSSEN, D. T. Primate origins: Lessons from a neotropical marsupial. **Am J Primatol**, v. 22, n. 4, p. 263-277, 1990. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajp.1350220406>.

ROHLF, F. J. The tps series of software. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, v. 26, n. 1, p. 1-4, 2015. DOI: <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.1-11264>.

ROHLF, F. J.; MARCUS, L. F. A revolution morphometrics. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90024-j](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-j).

ROHLF, F. J.; SLICE, D. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. **Systematic Zoology**, v. 39, n. 1, 1990. DOI: <https://doi.org/10.2307/2992207>.

ROSSI, R.; CARMIGNOTTO, A. P.; OLIVEIRA, M. V. B. d.; MIRANDA, C. L. *et al.* Diversidade e diagnose de espécies de marsupiais brasileiros. *In: Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação*. 2 ed.: Editora UFMS, 2012. cap. 1, p. 498.

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, p. 1-83, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1206/334.1>.

SANTORI, R. T.; ASTÚA DE MORAES, D.; CERQUEIRA, R. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southeastern Brazil. **Mammalia**, v. 59, n. 4, p. 511-516, 1995. DOI: <https://doi.org/10.1515/mamm.1995.59.4.511>.

SANTORI, R. T.; LESSA, L. G.; ASTÚA, D. Alimentação, Nutrição e Adaptações Alimentares de Marsupiais Brasileiros. *In: Os Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Conservação*. 2 ed.: Editora UFMS, 2012. p. 498.

SIDLAUSKAS, B. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach. **Evolution**, v. 62, n. 12, p. 3135-3156, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00519.x>.

SILVEIRA, T. B.; DE MELO, F. R.; LIMA, J. E. P. New field data on reproduction, diet, and activity of *Glironia venusta* Thomas, 1912 (Didelphimorphia, Didelphidae) in northern Brazil. **Mammalia**, v. 78, n. 2, p. 217-222, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1515/mammalia-2013-0013>.

SNEATH, P. H. A. Trend-surface analysis of transformation grids. **Journal of Zoology**, v. 151, n. 1, p. 65-122, 1967. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1967.tb02866.x>.

SUÁREZ-VILLOTA, E. Y.; QUERCIA, C. A.; NUÑEZ, J. J.; GALLARDO, M. H. *et al.* Monotypic status of the South American relictual marsupial *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria). **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 4, p. 803-812, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy073>.

SZALAY, F. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. *In*: ARCHER, M. (Ed.). **Carnivorous Marsupials**: Australian National University Press, 1982. v. 2, p. 804.

TATE, G. H. H. **A Systematic Revision of the Marsupial Genus *Marmosa*: With a Discussion of the Adaptive Radiation of the Murine Opossums (*Marmosa*)**. Nova Iorque: American Museum of Natural History, 1933. 250 p.

THOMPSON, D. A. W. **On Growth and Form**. Cambridge: Cambridge University Press, 1917. 793 p.

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

VALLADARES-GÓMEZ, A.; CELIS-DIEZ, J. L.; PALMA, R. E.; MANRÍQUEZ, G. S. Cranial morphological variation of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria) along its geographical distribution in south-central Chile: A three-dimensional analysis. **Mammalian Biology**, v. 87, p. 107-117, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.07.003>.

VIEIRA, E. M.; ASTÚA, D. Carnivory and Insectivory in Neotropical Marsupials. *In*: **Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials**: CSIRO Publishing, 2003. cap. 18, p. 505.

VOSS, R. S.; FLECK, D. W.; JANSÁ, S. A. Mammalian Diversity and Matses Ethnomammalogy in Amazonian Peru Part 3: Marsupials (Didelphimorphia). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2019, n. 432, p. 1-90, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1206/0003-0090.432.1.1>.

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. 1, p. 1-18, 2004. DOI: [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2004\)442<0001:Otromf>2.0.Co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2004)442<0001:Otromf>2.0.Co;2).

VOSS, R. S.; GUTIÉRREZ, E. E.; SOLARI, S.; ROSSI, R. V. *et al.* Phylogenetic Relationships of Mouse Opossums (Didelphidae, *Marmosa*) with a Revised Subgeneric Classification and Notes on Sympatric Diversity. **American Museum Novitates**, v. 3817, n. 3817, p. 1-27, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1206/3817.1>.

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, p. 1-82, 2003.

VOSS, R. S.; JANSÁ, S. A. Phylogenetic relationships and Classification of didelphid marsupials. **Bulletin Of The American Museum Of Natural History**, v. 322, p. 1-177, 2009. DOI: [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2003\)276<0001:PSODMI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2003)276<0001:PSODMI>2.0.CO;2).

VOSS, R. S.; JANSÁ, S. A. **Opossums: An Adaptive Radiation of New World Marsupials**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2021. 328 p. 9781421439792.

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, p. 1-36, 2005. DOI: [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2005\)482\[0001:Otcogg\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2005)482[0001:Otcogg]2.0.Co;2).

VOSS, R. S.; LUNDE, D. P.; SIMMONS, N. B. The Mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical Lowland Rainforest Fauna Part 2. Nonvolant Species. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 263, p. 3-236, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2001\)263<0003:Tmopfg>2.0.Co;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2001)263<0003:Tmopfg>2.0.Co;2).

WHITAKER, J. O.; JONES, G. S.; GOFF, R. J. Ectoparasites and Food Habits of the Opossum *Didelphis virginiana* in Indiana. **Indiana Academy of Science**, v. 86, p. 501-507, 1976.

WILDER, S. M.; LE COUTEUR, D. G.; SIMPSON, S. J. Diet mediates the relationship between longevity and reproduction in mammals. **Age (Dordr)**, v. 35, n. 3, p. 921-927, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11357-011-9380-8>.

WILSON, D. E. Opossum predation: *Didelphis* on *Philander*. **Journal of Mammalogy**, v. 51, n. 2, p. 386-387, 1970.

WILSON, D. E.; MITTERMEIER, R. A. **Handbook of the Mammals of the World: Monotremes and Marsupials**. Barcelona: Lynx, 2015. 799 p. 9788496553996.

ZAPATA, S. C.; PROCOPIO, D.; TRAVAINI, A.; RODRÍGUEZ, A. Summer food habits of the Patagonian opossum, *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921), in southern arid Patagonian shrub-steppes. **Gayana (Concepción)**, v. 77, n. 1, p. 64-67, 2013. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0717-65382013000100009>.

ZARZA, H.; CEBALLOS, G.; STEELE, M. A. *Marmosa canescens*. **Mammalian Species**, v. 725, p. 1-4, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1644/0.725.1/2600500/Marmosa-canescens>.

ZELDITCH, M. L.; SWIDERSKI, D. L.; SHEETS, H. D. Introduction. In: **Geometric Morphometrics for Biologists**. 2 ed.: Academic Press, 2012. p. 488.

ZELDITCH, M. L.; YE, J.; MITCHELL, J. S.; SWIDERSKI, D. L. Rare ecomorphological convergence on a complex adaptive landscape: Body size and diet mediate evolution of jaw shape in squirrels (Sciuridae). **Evolution**, v. 71, n. 3, p. 633-649, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/evo.13168>.

ZOSKY, K. L.; WAYNE, A. F.; BRYANT, K. A.; CALVER, M. C. *et al.* Diet of the critically endangered woylie (*Bettongia penicillata ogilbyi*) in south-western Australia. **Australian Journal of Zoology**, v. 65, n. 5, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1071/zo17080>.

APÊNDICE A – NÚMEROS DE TOMBO DOS ESPÉCIMES UTILIZADOS

Caluromys derbianus

AMNH 18909, AMNH 18910, AMNH 18911, AMNH 18913, AMNH 266976, MVZ 135233, MVZ 183319, MVZ 183320, MVZ 183321, USNM 171033, USNM 243413, USNM 257328, USNM 266873, USNM 296188, USNM 297876, USNM 301131, USNM 302329, USNM 303233, USNM 306379, USNM 309256, USNM 309257, USNM 309258, USNM 315012, USNM 322944, USNM 331068, USNM 335001, USNM 335003, USNM 335004, USNM 335005, USNM 335009, USNM 335012, USNM 335013, USNM 335014, USNM 335017, USNM 335019, USNM 335020, USNM 335021, USNM 335024, USNM 337951, USNM 337952, USNM 337953, USNM 360134, USNM 360135, USNM 360137, USNM 362315, USNM 362316, USNM 449560, USNM 449562, USNM 456809, USNM 464247, USNM 503420, USNM 578118, USNM 578119, USNM 578934, USNM 578939, USNM 578940, USNM 578942, USNM 578944, USNM 578945, USNM 578946, USNM 578948, USNM 578950, USNM 578951, USNM 578953, USNM 578954, USNM 578955, USNM 578956, USNM 578957.

Caluromys lanatus

AMNH 133208, AMNH 215001, AMNH 230001, AMNH 273038, AMNH 273059, AMNH 68282, AMNH 71979, AMNH 71983, AMNH 71984, AMNH 75911, AMNH 75912, AMNH 78951, AMNH 92760, AMNH 92882, AMNH 92883, AMNH 92884, AMNH 93967, FMNH 122749, FMNH 124595, FMNH 20787, FMNH 41444, FMNH 55502, FMNH 62069, FMNH 62070, FMNH 68333, FMNH 68334, FMNH 75087, FMNH 75088, FMNH 75089, FMNH 84246, FMNH 87130, FMNH 87132, FMNH 87133, FMNH 87134, LSUMZ 14024, LSUMZ 21880, LSUMZ 28420, MSB 56998, MUSM 11024, MUSM 1303, MUSM 13407, MUSM 79, MUSM 89, MVZ 140041, MVZ 157608, MVZ 157611, MVZ 157612, MVZ 168852, MVZ 190247, MVZ 190250, MVZ 190251, MVZ 190249, MZUSP 27389, MZUSP 27390, MZUSP 4531, MZUSP 4532, MZUSP 4533, MZUSP 4534, MZUSP 4883, USNM 364160, USNM 546177.

Caluromys philander

AMNH 94894, AMNH 94895, AMNH 94896, AMNH 94897, AMNH 94898, AMNH 94899, AMNH 95524, AMNH 95525, AMNH 95529, AMNH 95531, AMNH 95532, AMNH 95533, AMNH 95535, AMNH 95537, AMNH 95974, AMNH 95975, AMNH 96623, AMNH 96624, AMNH 96628, AMNH 96630, AMNH 96631, AMNH 96632,

AMNH 96633, AMNH 96634, AMNH 96638, AMNH 96640, AMNH 96641, AMNH 96642, AMNH 96643, AMNH 96644, AMNH 96646, AMNH 96647, AMNH 96648, AMNH 96649, AMNH 96650, AMNH 96651, FMNH 92023, FMNH 92024, FMNH 92025, FMNH 92026, FMNH 92027, FMNH 92030, FMNH 92032, FMNH 92033, FMNH 92034, FMNH 92035, FMNH 92037, FMNH 92038, FMNH 92039, MN 1225, MN 1233, MN 20000, MN 20964, MN 20966, MN 29084, MN 5970, MN 5971, MZUSP 10107, MZUSP 10108, MZUSP 10113, MZUSP 10120, MZUSP 11576, MZUSP 11577, MZUSP 11578, MZUSP 11579, MZUSP 11587, MZUSP 11592, MZUSP 11594, MZUSP 11595, MZUSP 11596, MZUSP 11597, MZUSP 11599, MZUSP 11608, MZUSP 11609, MZUSP 11677, MZUSP 21283, MZUSP 4516, MZUSP 4518, MZUSP 4521, MZUSP 4522, MZUSP 4663, MZUSP 4751, USNM 393448, USNM 393449, USNM 393450, USNM 393451, USNM 543392, USNM 543394, USNM 543395, USNM 545388, USNM 545389, USNM 545390, USNM 545391, USNM 545396, USNM 545397, USNM 545398, USNM 545400, USNM 545402, USNM 545404, USNM 545405, USNM 545406, USNM 545407, USNM 549277, USNM 549278.

Caluromysiops irrupta

FMNH 244364, FMNH 60698, OMNH 2838, USNM 396061, USNM 397626.

Chironectes minimus

AMNH 123288, AMNH 129704, AMNH 148720, AMNH 47190, AMNH 72020, FMNH 44047, FMNH 53527, FMNH 69224, FMNH 69329, FMNH 75093, FMNH 89360, FMNH 90066, FMNH 90088, FMNH 90089, FMNH 90094, KU 110652, KU 110653, KU 110656, KU 114474, KU 114475, KU 26928, KU 29302, KU 70194, MVZ 130323, MVZ 130324, MVZ 130325, MVZ 130326, MVZ 130327, USNM 280910, USNM 280912, USNM 280914, USNM 280916, USNM 280917, USNM 305167, USNM 306465, USNM 306466, USNM 309335, USNM 309348, USNM 315093, USNM 322989, USNM 322991, USNM 335050, USNM 335057, USNM 337965, USNM 360139, USNM 362361, USNM 362371, USNM 396513, USNM 385097, USNM 396418, USNM 516614, USNM 517239, USNM 583002, UWZM 31293.

Didelphis albiventris

MN 20957, MN 22248, MN 22250, MN 22961, MN 22962, MN 25646, MN 4691, MN 4725, MN 4740, MN 4741, MN 4742, MN 4748, MN 4751, MN 4756, MN 4761, MZUSP 10123, MZUSP 10130, MZUSP 13742, MZUSP 13751, MZUSP 13753,

MZUSP 16521, MZUSP 16543, MZUSP 17379, MZUSP 17381, MZUSP 17382, MZUSP 17383, MZUSP 17921, MZUSP 17922, MZUSP 17923, MZUSP 17926, MZUSP 19368, MZUSP 19375, MZUSP 19376, MZUSP 19377, MZUSP 19378, MZUSP 24814, MZUSP 24815, MZUSP 27814, MZUSP 2993, MZUSP 3719, MZUSP 4098, MZUSP 6171, MZUSP 6172, MZUSP 7130, MZUSP 9705, UFMG 1566, UFMG 2553, UFMG 316, UFMG 438, UFMG 463, UFMG 466, UFMG 533, UFMG 589, UFMG 647, UFMG 673, UFMG 707, UFMG 708, UFMG 846, UFMG 850, UFMG 905.

Didelphis aurita

FMNH 141581, FMNH 94278, MN 10485, MN 10493, MN 11323, MN 11324, MN 11424, MN 11426, MN 11435, MN 11438, MN 11448, MN 11450, MN 11671, MN 1179, MN 20938, MN 20940, MN 20941, MN 20950, MN 23721, MN 23732, MN 23758, MN 24443, MN 28896, MN 28925, MN 30276, MN 33425, MN 3850, MN 3851, MN 3859, MN 3860, MN 3862, MN 3865, MN 43966, MN 46503, MN 46910, MN 5614, MN 5615, MN 5616, MN 5641, MN 5700, MN 5718, MN 5732, MN 5744, MN 5795, MN 5862, MN 7153, MN 7160, MN 7166, MN 7722, MN 8297, MZUSP 10359, MZUSP 12857, MZUSP 16572, MZUSP 6204, MZUSP 9649, MZUSP 9650, MZUSP 9651.

Didelphis imperfecta

AMNH 130552, AMNH 130558, AMNH 130599, AMNH 176370, AMNH 75551, AMNH 75643, AMNH 76931, AMNH 77340, AMNH 77342, AMNH 77343, AMNH 77344, AMNH 77346, AMNH 77348, AMNH 77349, AMNH 77350, USNM 560730.

Didelphis marsupialis

FMNH 20006, FMNH 20008, FMNH 20009, FMNH 20788, FMNH 20789, FMNH 20792, MN 1167, MN 20053, MN 20072, MN 20074, MN 20086, MN 20087, MN 20088, MN 20089, MN 20090, MN 20091, MN 20092, MN 20093, MN 20098, MN 20106, MN 20110, MN 20111, MN 20124, MN 20128, MN 20133, MN 20138, MN 20139, MN 20140, MN 20144, MN 20148, MN 20153, MN 20159, MN 20165, MN 20166, MN 20264, MN 20267, MN 20274, MN 20924, MN 20953, MN 20955, MN 4502, MN 4503, MN 4504, MN 4505, MN 4510, MN 4512, MN 4514, MN 4532, MN 4535, MN 4578, MN 5711, MZUSP 10587, MZUSP 10589, MZUSP 10593, MZUSP

12871, MZUSP 13475, MZUSP 16558, MZUSP 17390, MZUSP 19101, MZUSP 19111, MZUSP 3653, MZUSP 4779, MZUSP 4784, MZUSP 8558, MZUSP 8560.

Didelphis pernigra

AMNH 139222, AMNH 181412, AMNH 181416, AMNH 18994, AMNH 19000, AMNH 32610, AMNH 32612, AMNH 32613, AMNH 46554, AMNH 46561, AMNH 62821, AMNH 62891, AMNH 62892, AMNH 62893, AMNH 62895, AMNH 62896, AMNH 66756, AMNH 67720, FMNH 124600, FMNH 124603, FMNH 19678, FMNH 19679, FMNH 24150, FMNH 24157, FMNH 24159, FMNH 24161, FMNH 24165, FMNH 24167, FMNH 24168, FMNH 24169, FMNH 24180, FMNH 53197, FMNH 53200, FMNH 70772, FMNH 70773, FMNH 70777, FMNH 70778, FMNH 70779, FMNH 70780, FMNH 70781, FMNH 70782, FMNH 70783, FMNH 70784, FMNH 75103, FMNH 75109, FMNH 80973, FMNH 89217, FMNH 89218, FMNH 89219, MUSM 1310, MUSM 1336, MUSM 3656, MUSM 3792, MUSM 3793, MUSM 5409, MUSM 5424, USNM 121127, USNM 121128, USNM 121130, USNM 121131, USNM 121132, USNM 121134, USNM 194363, USNM 194364, USNM 194370, USNM 364163.

Didelphis virginiana

USNM 175550, USNM 241178, USNM 250206, USNM 250610, USNM 250611, USNM 258615, USNM 265457, USNM 268016, USNM 270862, USNM 300673, USNM 337108, USNM 347669, USNM 347671, USNM 347673, USNM 46895, USNM 47768, USNM 556138, USNM 560492, USNM 560502.

Glironia venusta

AMNH 71394, AMNH 71395, FMNH 41440, INPA 669.

Gracilinanus aceramarcae

MUSM 7468, MUSM 7471, MUSM 7472, MUSM 7473, MUSM 7474, MUSM 7470, MVZ 171411.

Gracilinanus agilis

AMNH 133221, AMNH 133225, AMNH 133229, AMNH 133231, AMNH 133232, AMNH 133233, AMNH 133234, AMNH 133238, AMNH 202651, AMNH 202652, AMNH 202779, FMNH 20230, FMNH 25248, FMNH 26445, MVZ 197437, MVZ 197438, MVZ 197439, MVZ 197440, MVZ 197441, MVZ 197442, MVZ 197443, MVZ 197444, MVZ 197446, MVZ 197447, MVZ 197449, MVZ 197450, MVZ 197451, MVZ

197453, MVZ 197454, MVZ 197455, OMNH 17359, OMNH 17360, OMNH 17361, OMNH 17362, OMNH 17363, OMNH 17364, OMNH 17365, OMNH 17366, OMNH 17367, OMNH 17368, OMNH 17369, OMNH 17372, OMNH 17373, OMNH 17374, OMNH 19078, UFMG 2493, UFMG 2495, UFMG 2503, UFMG 2506, UFMG 2507, UFMG 2509, UFMG 2510, UFMG 2511, UFMG 2512, UFMG 2513, UFMG 2514, UFMG 2515, UFMG 2517, UFMG 2519, UFMG 2520, UFMG 2522, UFMG 2523, UFMG 2524, UFMG 2525, UFMG 2528, USNM 304596, USNM 552405.

Gracilinanus dryas

FMNH 70982, USNM 372924, USNM 372925, USNM 372926, USNM 385017, USNM 385018, USNM 418517, USNM 579271.

Gracilinanus marica

AMNH 206763, AMNH 21332, FMNH 18885, FMNH 38056, FMNH 56645, USNM 168227, USNM 370045, USNM 370046, USNM 370047.

Gracilinanus microtarsus

FMNH 26575, FMNH 94294, FMNH 94295, LP 40, MN 31445, MVZ 182055, MVZ 182056, MVZ 182057, MVZ 197436, MVZ 197587, MZUSP 11846, MZUSP 29158, MZUSP 29159, MZUSP 29162, MZUSP 29163, MZUSP 29164, MZUSP 483, UFMG 1166, UFMG 1411, UFMG 1412, UFMG 1465, UFMG 1494, UFMG 1811, UFMG 1812, UFMG 1813, UFMG 1927, UFMG 2361, UFMG 2494, UFMG 2534, UFMG 2535, UFMG 2536, UFMG 2537, USNM 484513.

Hyladelphys kalinowskii

FMNH 65754, MN 20918, MUSM 14084.

Lestodelphys halli

BMNH 28.12.11.207, MMNH 15708, UWZM 22422, MVZ 160109, MVZ 171069, MVZ 171070, MVZ 179175, MVZ 179180, MVZ 179181, MVZ 179182, MVZ 155967, MVZ 173727.

Lutreolina crassicaudata

AMNH 133249M_2, AMNH 133250, AMNH 139825M_2, AMNH 210420M_2, AMNH 254511, AMNH 254512M_2, AMNH 254513M_2, FMNH 136826, FMNH 53944, MN 1292, MN 24447, MN 24450, MN 24452, MN 24454, MN 24455, MN 24458, MN 43797, MVZ 134223, MZUSP 1006, MZUSP 12744, MZUSP 12748, MZUSP 14, MZUSP 20188, MZUSP 233, MZUSP 325, MZUSP 3674, MZUSP 6469, MZUSP 7146, MZUSP 7147, MZUSP 7387, OMNH(ARG) 5523, UFSC 11, UFSC 142, UFSC

293, UFSC 3, UFSC 415, UFSC 4, UFSC 5, UFSC 600, UFSC 601, UFSC 602, UFSC 608, UFSC 6, UFSC 76, UFSC 779, UFSC 77, UFSC 79, UFSC 83, USNM 331053, USNM 38516, UWZM 22333, UWZM 22418, UWZM 22419, UWZM 31346.

Marmosa alstoni

AMNH 10059, AMNH 131732, AMNH 137288, AMNH 138863, AMNH 139280, AMNH 140379, AMNH 141908, AMNH 141909, LSUMZ 12636, LSUMZ 12637, USNM 37731.

Marmosa constantiae

AMNH 209159, AMNH 209160, AMNH 209161, AMNH 209162, AMNH 210398, AMNH 210399, AMNH 210400, AMNH 264924, FMNH 25266, FMNH 51903, FMNH 51904, MSB 67000, MSB 70281, MSB 70282, MSB 87093, USNM 390573, USNM 588180, USNM 588181.

Marmosa demerarae

AMNH 266428, AMNH 266431, AMNH 266432, AMNH 267370, AMNH 267371, AMNH 96653, AMNH 96654, AMNH 96657, AMNH 96659, AMNH 96660, AMNH 96661, AMNH 96666, KU 154874, KU 154875, MN 20919, MN 24560, MZUSP 11764, MZUSP 11765, MZUSP 11767, MZUSP 21286, MZUSP 21287, MZUSP 21288, MZUSP 21289, MZUSP 21290, MZUSP 21291, MZUSP 21292, MZUSP 21293, USNM 393457, USNM 393459, USNM 393460, USNM 393462, USNM 393466, USNM 393467, USNM 461366, USNM 461370, USNM 461672, USNM 461901, USNM 461903, USNM 461904, USNM 544460, USNM 544461, USNM 544462, USNM 544463, USNM 544466, USNM 545496, USNM 545515, USNM 545516, USNM 545517, USNM 545518, USNM 549281, USNM 549283, USNM 549289, USNM 579729.

Marmosa paraguayana

FMNH 141586, FS 15-01, FS 15-79, FS 17-05, FS 17-24, FS 17-36, FS 17-38, FS 18-32, FS 5-11, FS 5-12, FS 5-72, FS 5-81, FS 6-38, FS 8-72, MN 10292, MN 10298, MN 10301, MN 11706, MN 13501, MN 25306, MN 29417, MN 33433, MN 42804, MN 42821, MN 42823, MN 42847, MN 48044, MN 5592, MVZ 182063, MVZ 182064, MVZ 182065, MVZ 197594, MZUSP 13636, MZUSP 1876, MZUSP 29195, MZUSP 29196, MZUSP 29197, MZUSP 29198, UFMG 1097, UFMG 1168, UFMG 1169, UFMG 1659, UFMG 2364, UFMG 2648, UFMG 2649, UFMG 2650, UFMG 2651, UFMG 2652.

Marmosa phaea

FMNH 70913, FMNH 70917, FMNH 70918, FMNH 70922, FMNH 88543, FMNH 88545, FMNH 89364, FMNH 90096, FMNH 90100, FMNH 90101, FMNH 90102, USNM 309264, USNM 335029, USNM 335030, USNM 337963.

Marmosa isthmica

FMNH 124606, FMNH 124613, FMNH 138852, FMNH 19348, FMNH 19635, FMNH 24137, FMNH 24138, FMNH 24139, FMNH 43179, FMNH 46110, FMNH 46111, FMNH 55467, FMNH 65678, FMNH 66411, FMNH 70962, FMNH 70963, FMNH 70966, FMNH 70968, FMNH 75100, FMNH 84254, FMNH 84255, FMNH 87116, FMNH 87117, FMNH 87118, FMNH 98029, KU 144093, KU 144094, KU 144095, KU 144100, KU 144102, KU 144107, KU 144110, MUSM 13005, MUSM 14141, MUSM 6085, MUSM 6086, MUSM 6087, MUSM 6089, MUSM 6090, MUSM 6096, MUSM 6107, MVZ 136375, MVZ 153278, MVZ 154749, MVZ 154753, MVZ 154755, MVZ 154757, MVZ 154758, MVZ 154762, MVZ 154763, MVZ 154764, MVZ 157624, MVZ 157628, MVZ 172583, MVZ 190319, MVZ 190320, MVZ 190321, MVZ 190322, MVZ 190325, MVZ 190326, MVZ 190327, MVZ 190329, MVZ 190331.

Marmosa lepida

AMNH 273186, AMNH 98656, KU 135102, MVZ 154750, MVZ 154752, USNM 461468.

Marmosa mexicana

AMNH 10763, AMNH 10764, AMNH 123291, AMNH 189209, AMNH 243700, AMNH 265851, AMNH 28314, AMNH 28506, FMNH 13805, FMNH 41577, FMNH 41677, FMNH 42040, FMNH 42041, FMNH 42042, KU 105898, KU 105900, KU 121651, KU 121652, KU 17670, KU 19067, KU 19074, KU 19077, KU 23374, KU 23380, KU 32053, KU 32054, KU 66257, KU 66258, KU 66259, KU 66260, KU 70177, KU 70178, KU 89173, KU 99532, MVZ 113483, MVZ 130251, MVZ 130253, MVZ 159445, MVZ 98164, USNM 275672, USNM 275673, USNM 329396, USNM 564589, USNM 564590, USNM 564593, USNM 564594, USNM 77680.

Marmosa murina

MVZ 197421, MVZ 197422, MVZ 197423, MVZ 197424, MVZ 197425, MVZ 197426, MVZ 197427, MVZ 197428, MVZ 197429, MVZ 197432, MVZ 197433, MVZ 197434, MZUSP 11829, MZUSP 21296, MZUSP 21298, MZUSP 21299, USNM 393473, USNM 393475, USNM 393486, USNM 393488, USNM 393489, USNM 393492,

USNM 393493, USNM 393495, USNM 393496, USNM 393497, USNM 393498, USNM 393500, USNM 393504, USNM 393505, USNM 393516, USNM 393518, USNM 393522, USNM 393524, USNM 461673, USNM 461674, USNM 461906, USNM 521433, USNM 543294, USNM 544468, USNM 544473, USNM 544475, USNM 544476, USNM 544477, USNM 545522, USNM 545523, USNM 545524, USNM 545526, USNM 545528, USNM 545529, USNM 545530, USNM 545532, USNM 545533, USNM 545534, USNM 545535, USNM 549292, USNM 549293.

Marmosa robinsoni

FMNH 53996, FMNH 53997, FMNH 69317, FMNH 69318, FMNH 69319, FMNH 69829, FMNH 69834, FMNH 69835, FMNH 69836, FMNH 69841, FMNH 69842, FMNH 69845, FMNH 69846, FMNH 69852, FMNH 69855, FMNH 69857, FMNH 69858, FMNH 69859, FMNH 69860, FMNH 69861, FMNH 70978, MVZ 183334, MVZ 183335, MVZ 183336, USNM 178615, USNM 178616, USNM 178620, USNM 178703, USNM 178704, USNM 178705, USNM 178707, USNM 178711, USNM 178712, USNM 178971, USNM 297874, USNM 456811, USNM 456816, USNM 456819, USNM 456824, USNM 456830, USNM 456831, USNM 456832, USNM 456835, USNM 456836, USNM 456838, USNM 456839, USNM 456840, USNM 456841, USNM 456842, USNM 456845, USNM 456847, USNM 456849, USNM 503421, USNM 575397, USNM 575398, USNM 575399, USNM 575400.

Marmosa rubra

AMNH 68138, AMNH 71972, FMNH 70969, FMNH 70970, FMNH 70971, FMNH 70972, FMNH 70974, FMNH 70975, FMNH 70976, FMNH 70977, FMNH 84253, MVZ 153280, MVZ 153282, MVZ 153283, MVZ 154765, USNM 274577, USNM 274578.

Marmosa tyleriana

AMNH 130503, AMNH 130504, AMNH 130507, AMNH 130509, AMNH 130510, AMNH 130511, AMNH 130559, MVZ 160041.

Marmosa xerophila

USNM 442723, USNM 442724, USNM 442726, USNM 442728, USNM 442731, USNM 442733, USNM 442744, USNM 443810, USNM 443812, USNM 443814, USNM 443816, USNM 443817, USNM 443820, USNM 443821, USNM 443822, USNM 443823, USNM 443825, USNM 443827, USNM 443830, USNM 443831, USNM 443834, USNM 443835, USNM 443836, USNM 443839, USNM 443842,

USNM 443843, USNM 443844, USNM 443845, USNM 443846, USNM 443847, USNM 443851, USNM 443855, USNM 443856, USNM 443862, USNM 443868, USNM 443869, USNM 443920, USNM 443921, USNM 443922, USNM 443924, USNM 443925, USNM 443927, USNM 443928, USNM 443937, USNM 443940, USNM 443942, USNM 443952, USNM 443955, USNM 443956, USNM 443957, USNM 443959, USNM 443960, USNM 443965, USNM 443966, USNM 443967, USNM 443969, USNM 443971, USNM 443974, USNM 443976, USNM 456795.

Marmosops bishopi

MUSM 16803, MSB 55843.

Marmosops ocellatus

AMNH 260027, AMNH 260028, AMNH 260029, AMNH 261265, AMNH 261266, AMNH 261267, MSB 55070, MSB 55071, MSB 55844, MSB 55845, MSB 58510, MSB 58511, MSB 58512, MSB 58514, MSB 59884, MSB 59885.

Marmosops noctivagus

AMNH 72560, AMNH 72561, MSB 68334, MSB 68335, MSB 70276, MSB 70277, MSB 70278, MSB 70279, MSB 70280, USNM 390024, AMNH 230009, AMNH 230013, AMNH 272782, AMNH 273051, AMNH 91351, FMNH 124608, FMNH 169783, FMNH 169786, FMNH 169788, FMNH 169791, FMNH 169792, FMNH 169796, FMNH 169797, FMNH 169799, FMNH 24736, FMNH 24740, FMNH 70947, FMNH 70949, FMNH 70959, KU 135100, KU 144069, KU 144070, KU 144071, KU 144072, KU 144074, KU 144075, KU 144079, KU 144082, KU 144084, KU 144085, KU 157961, KU 157963, KU 157964, KU 157967, KU 157968, MSB 57004, MSB 68333, MSB 87091, MSB 87092, MUSM 14095, MUSM 6062, MUSM 6063, MUSM 6069, MUSM 7476, MUSM 7484, MVZ 136371, MVZ 168967, MVZ 190273, MVZ 190275, MVZ 190276, MVZ 190277, MVZ 190278, MVZ 190279, MVZ 190280, MVZ 190281, USNM 461680, USNM 461682, USNM 461683, USNM 461684, USNM 530908, USNM 545538, USNM 582778, USNM 582779, USNM 582780, USNM 588014.

Marmosops fuscatus

AMNH 144832, AMNH 186437, AMNH 186438, AMNH 214439, AMNH 234952, AMNH 234954, AMNH 234955, AMNH 234956, AMNH 234959, AMNH 234974, AMNH 259978, AMNH 259979, AMNH 7313, FMNH 22174, USNM 370023, USNM 370024, USNM 370027, USNM 370029, USNM 370030, USNM 370031, USNM

370033, USNM 370034, USNM 370035, USNM 370037, USNM 370039, USNM 372934, USNM 406926, USNM 406928, USNM 406929, USNM 406930, USNM 406931, USNM 418515, USNM 443783, USNM 443786, USNM 443787, USNM 443789, USNM 517256, USNM 517258, USNM 517259.

Marmosops incanus

KU 39331, MN 31427, MN 31429, MN 31465, MN 31467, MN 31469, MN 33514, MN 46899, MN 46900, MN 7225, MVZ 182061, MVZ 182768, MVZ 182769, MVZ 182770, MVZ 197435, MVZ 197588, MVZ 197589, MVZ 197590, MVZ 197592, MZUSP 27301, MZUSP 27302, MZUSP 27303, MZUSP 27304, MZUSP 27305, MZUSP 27306, MZUSP 29170, MZUSP 29171, MZUSP 29172, MZUSP 29173, MZUSP 29174, MZUSP 29180, MZUSP 29181, MZUSP 29182, MZUSP 29183, UFMG 1007, UFMG 1164, UFMG 1419, UFMG 1422, UFMG 1423, UFMG 1429, UFMG 1431, UFMG 1432, UFMG 1434, UFMG 1818, UFMG 1819, UFMG 1929, UFMG 2002, UFMG 2042, UFMG 2254, UFMG 2255, UFMG 2257, UFMG 2258, UFMG 2260, UFMG 2261, UFMG 2262, UFMG 2263, UFMG 2264, UFMG 2600, UFMG 2601, UFMG 2603, UFMG 2604, UFMG 2607, UFMG 2608, UFMG 943.

Marmosops invictus

USNM 178709, USNM 306386, USNM 309265, USNM 309266, USNM 309267, USNM 337959, USNM 337961, USNM 337962.

Marmosops cauae

MVZ 190270, MVZ 190272.

Marmosops parvidens

AMNH 266421, AMNH 267344, AMNH 267347, AMNH 267348, AMNH 267353, AMNH 267359, AMNH 267361, FMNH 69822, FMNH 69825, FMNH 69837, FMNH 95320, KU 144088, KU 157969, MSB 67021, MVZ 168966, USNM 548439, USNM 549294, USNM 579990.

Marmosops paulensis

MN 48009, MN 7221, MN 7224, MVZ 182997, MVZ 182998, MVZ 182999, MVZ 183000, MVZ 183002, MVZ 183243, MVZ 183244, MVZ 183245, MZUSP 11160, MZUSP 27291, MZUSP 27293, MZUSP 27295, MZUSP 27296, MZUSP 27297, MZUSP 27298, MZUSP 27299, MZUSP 27307, MZUSP 27308, MZUSP 27310,

MZUSP 27311, MZUSP 29166, MZUSP 29167, MZUSP 29168, MZUSP 29169, MZUSP 29184, MZUSP 29185, UFMG 2265, UFMG 2266, UFMG 2267.

Marmosops pinheiroi

AMNH 130521, AMNH 130568, AMNH 176352, AMNH 266423, AMNH 267005, AMNH 267340, AMNH 267342, AMNH 267345, AMNH 267346, AMNH 267349, AMNH 267352, AMNH 267357, USNM 385046, USNM 393529, USNM 393531, USNM 393534, USNM 461460, USNM 461462, USNM 545543.

Metachirus nudicaudatus

FMNH 63759, FMNH 63760, FMNH 94286, FMNH 94287, FMNH 94288, FMNH 94289, FMNH 94290, MN 10245, MN 10254, MN 10269, MN 10272, MN 10285, MN 10287, MN 10403, MN 10422, MN 10423, MN 10964, MN 11290, MN 11339, MN 11350, MN 11359, MN 11360, MN 11365, MN 11369, MN 11387, MN 11401, MN 25991, MN 26612, MN 28811, MN 29951, MN 31425, MN 31454, MN 3983, MN 42774, MN 42817, MN 46562, MN 46594, MN 46909, MN 5223, MN 5578, MN 5580, MN 5581, MN 5590, MN 5603, MN 5805, MN 5806, MVZ 182062, MVZ 182773, MZUSP 1874, MZUSP 27230, MZUSP 29193, MZUSP 471, MZUSP 9865, MZUSP 9875, USNM 460505, USNM 484019.

Monodelphis adusta

AMNH 67275, TTU 101164, TTU 84865, TTU 84899, USNM 179609, AMNH 139227, FMNH 19361, FMNH 23775, FMNH 23778, FMNH 23780, FMNH 24756, KU 157978, MVZ 166498, MVZ 166499, MVZ 171412, USNM 259433, USNM 280894, USNM 534286, USNM 582782.

Monodelphis americana

AMNH 75170, MCN 1591, MCN 1752, MCN 2128, MCN 2149, MCN 2150, MCN 2169, MCN 2204, MCN 2236, MCN 2413, MCN 2437, MCN 2476, MCN 2524, MN 24551, MN 46570, MPEG 26349, MZUSP 29202, MZUSP 29462, MZUSP 29687, MZUSP 29783, MZUSP 35197, MZUSP UNIBAN 2133, MZUSP UNIBAN 2311, OMNH 17378, OMNH 17381, UFMG 2004, UFMG RM 364, USNM 552401, USNM 552403, USNM 552404, AMNH 37490, FMNH 141587, FMNH 63767, MN 10209, MN 11179, MN 11498, MN 11728, MN 1303, MN 20971, MN 20973, MN 20974, MN 24400, MN 30553, MN 6102, MN 7233, MN 7250, OMNH 17379, PSP 34, UFMG 2003, UFMG 2005, UFMG 2006.

Monodelphis brevicaudata

AMNH 130562, AMNH 130563, AMNH 130564, AMNH 130565, AMNH 130574, AMNH 130575, AMNH 16125, AMNH 257203, AMNH 267000, AMNH 75686, AMNH 75687, AMNH 75830, AMNH 75831, AMNH 77283, AMNH 77284, AMNH 77285, AMNH 77286, AMNH 77287, AMNH 77288, AMNH 77289, AMNH 77296, AMNH 77565, AMNH 78096, AMNH 95976, FMNH 21720, FMNH 21793, FMNH 94018, FMNH 94019, FMNH 95538, MN 20214, MN 20216, MN 20217, MN 20221, MN 20223, MN 20225, MN 20226, USNM 238114, USNM 393430, USNM 393435, USNM 461433, USNM 461434, USNM 461435, USNM 546209, USNM 546210, USNM 546212, USNM 546213, USNM 546214, USNM 546215, USNM 546216, USNM 546217, USNM 546218, USNM 546219, USNM 578009, USNM 579976, USNM 579977, MN 56824, MN 69058, MN 69367, MN 70375, MPEG 70375, ROM 98909, USNM 385004, USNM 385005, USNM 385010, USNM 388355, USNM 406907, USNM 406910, USNM 443782, USNM 448512.

Monodelphis dimidiata

CM 86609, MSU 17586, MSU 19182, MZUSP 31865, MZUSP 32576, MZUSP 6611, TTU 116520, UFSC 4058, UFSC 4860, USNM 304594, USNM 460504, USNM 461068, AMNH 208970, MN 24605, MSU 18573, MSU 19596, MVZ 134221, UWZM 22444, FMNH 26761, FMNH 26762, FMNH 26763, FMNH 44773, FMNH 44774.

Monodelphis domestica

MCN 1299, MCN 1312, MCN 1313, MCN 2300, MSB 82534, MZUSP 29471, MZUSP 30553, MZUSP 35055, MZUSP 35058, UFMG 2439, FMNH 123059, FMNH 19504, FMNH 20246, FMNH 20248, FMNH 20249, FMNH 20251, FMNH 20255, FMNH 20256, MN 1488, MN 1490, MN 16348, MN 16373, MN 16392, MN 16404, MN 16409, MN 16449, MN 16452, MN 16476, MN 16481, MN 16483, MN 16485, MN 16648, MN 16649, MN 16651, MN 16653, MN 16819, MN 16829, MN 16854, MN 16861, MN 16886, MN 16888, MN 16890, MN 16893, MN 16905, MN 16912, MN 16971, MN 16972, MN 16975, MN 17014, MN 17098, MN 17136, MN 17137, MN 17139, MN 17144, MN 17152, MN 22789, MN 22790, MN 22791, MN 22799, MN 22801, MN 22806, MN 22808, MN 22810, MN 22813, MN 22814, MN 22817, MN 22820, MN 22823, MN 22994, MN 6721, OMNH 18584, USNM 304585, USNM 528402.

Monodelphis emiliae

USNM 236332, USNM 391776, USNM 541593, USNM 541595, USNM 541596, USNM 541597, USNM 541598, USNM 541599, USNM 541600, UWZM 22317, UWZM 22318, UWZM 22319, UWZM 22320, UWZM 22321.

Thylamys pusillus

AMNH 246443, AMNH 246444, AMNH 246446, AMNH 246447, AMNH 260025, AMNH 261268, USNM 390027, USNM 390028, USNM 390031, USNM 390033.

Thylamys sponsorius

AMNH 183307, AMNH 185323, AMNH 41702, AMNH 41703, AMNH 41714, AMNH 41715, OMNH 19579, OMNH(ARG) 1108, OMNH(ARG) 1449, OMNH(ARG) 1466, OMNH(ARG) 2170, OMNH(ARG) 2432, OMNH(ARG) 2659, OMNH(ARG) 2725, OMNH(ARG) 2774, OMNH(ARG) 2775, OMNH(ARG) 4073, OMNH(ARG) 4193, OMNH(ARG) 4211, OMNH(ARG) 4527, OMNH(ARG) 4609.

Thylamys tatei

MUSM 10738, MVZ 135503, MVZ 135504, MVZ 135505, MVZ 135506, MVZ 135507, MVZ 135508, MVZ 135509, MVZ 135510, MVZ 135511, AMNH 260030, AMNH 263554, AMNH 38996.

Tlacuatzin canescens

AMNH 13763, AMNH 13764, AMNH 24894, AMNH 24923, KU 100310, KU 100311, KU 111364, KU 111365, KU 111366, KU 111368, KU 33317, KU 36370, KU 85532, KU 89198, KU 89200, KU 89201, KU 89202, KU 89203, KU 89205, KU 89206, KU 89208, KU 90579, KU 90580, KU 92708, KU 96413, KU 96415, KU 96416, KU 96953, KU 96955, KU 96956, KU 98875, KU 98876, KU 98877, KU 99530, MVZ 100062, OMNH 26640, OMNH 26642, USNM 125659, USNM 125925, USNM 45311, USNM 508351, USNM 508352, USNM 508354, USNM 511261, USNM 512184, USNM 70238, USNM 88045.

AMNH 276721, AMNH 96810, MUSM 13298, MZUSP 35058, MZUSP 35065, MZUSP APC 157, MZUSP APC 254, USNM 461884, USNM 579574, FMNH 58955, MVZ 190334, MVZ 190335.

Monodelphis gardneri

USNM 582109.

Monodelphis glirina

AMNH 262399, MCN 1396, MCN 1499, MCN 2272, MPEG 10134, MPEG 12722, MPEG 12736, MPEG 12738, MPEG 12745, MPEG 15421, MPEG 16116, MPEG 3383, MPEG 8931, MZUSP 35073, MZUSP 35077, UFMG 2653, UFSC 5209, MSB 57005, MVZ 197456, USNM 461664, USNM 461666, USNM 519727, USNM 519728, USNM 521430, USNM 521431, USNM 521504, USNM 521506, USNM 521507, USNM 544478, USNM 544479, USNM 544480, USNM 544482, USNM 544483, USNM 544484, USNM 544486, USNM 544487, USNM 544489, USNM 544490, USNM 544491, USNM 544492, USNM 544493, USNM 545552, USNM 545553, USNM 545555, USNM 545556, USNM 545557, USNM 545558, USNM 545559, USNM 545560, USNM 545561, USNM 545562, USNM 545563, USNM 545564, USNM 545565, USNM 545566, USNM 545567, USNM 545568, USNM 545569, USNM 545570, USNM 545571, USNM 545572, USNM 545573, USNM 545574, USNM 545575, USNM 545576, USNM 545577, USNM 545578, USNM 545579, USNM 545580, USNM 545581, USNM 545582, USNM 546200, USNM 546202, USNM 546203.

Monodelphis handleyi

AMNH 276698, AMNH 276709, MUSM 23808.

Monodelphis iheringi

MCN 2026, MN 1308, MN 71793, MN 71795, MN 71935, MN 72830, MZUSP 1979, MZUSP 32848, MZUSP 3421, MZUSP ARP 220, MZUSP CB 14, MZUSP CB 27, UFES 516, UFSC 4055, USNM 114846, FMNH 94736.

Monodelphis kunki

MN 46571, UFMG 1965.

Monodelphis osgoodi

CM 5242.

Monodelphis palliolata

AMNH 144831, AMNH 144834, AMNH 257204, AMNH 257205, FMNH 22178, FMNH 22179, FMNH 22180, FMNH 22181.

Monodelphis peruviana

AMNH 272781, FMNH 169811, FMNH 172032, MVZ 173928, USNM 582110, USNM 582782.

Monodelphis pinocchio

MN 78680, MNPRG 1316.

Monodelphis reigi

ROM 114699.

Monodelphis saci

MCN 2301, MN 75511, MPEG 38947, MZUSP 12207, MZUSP 2793, MZUSP 30740, MZUSP 33878, MZUSP MTR 15815, UFPA 1260, UFPA JB09, UFPA JB10, UFPA JD05, UFSC 5210.

Monodelphis sanctaerosae

AMNH 263548.

Monodelphis scalops

AMNH 61836, FMNH 141587, MN 59108, MZUSP 30652, MZUSP 30702, MZUSP 30712, MZUSP 31624, UFSC 4056.

Monodelphis touan

AMNH 95976, MCN 1397, MCN 1399, MPEG 15229, MPEG 159, MPEG 25402, USNM 549279, USNM 549280.

Monodelphis vossi

AMNH 75520, AN 898, AN 945.

Philander andersoni

AMNH 72012, AMNH 72013, AMNH 72015, AMNH 72016, AMNH 76981, AMNH 78111, FMNH 19656, FMNH 43168, FMNH 43169, FMNH 70984, FMNH 70986, FMNH 70987, FMNH 87124, FMNH 87125, KU 123950, MUSM 95, MUSM 96, MVZ 153267, MVZ 153268, MVZ 153270, MVZ 153272, MVZ 153274, MVZ 153275, MVZ 154770, MVZ 154773, MVZ 157615, MVZ 157618, MVZ 157620, MVZ 157622, MVZ 157623, USNM 388419, USNM 406956, USNM 406958, USNM 406961, USNM 406962, USNM 406965, USNM 415281, USNM 415282, USNM 528320.

Philander quica

FMNH 141589, MN 10374, MN 10382, MN 10383, MN 1202, MN 13450, MN 13493, MN 13499, MN 13500, MN 26624, MN 26629, MN 26630, MN 26778, MN 26781, MN 29810, MN 29934, MN 29950, MN 30410, MN 42782, MN 42783, MN 42785, MN 42786, MN 42788, MN 43751, MN 43752, MN 43760, MN 43960, MN 43961, MN 43962, MN 46908, MN 46915, MN 46916, MN 5587, MN 5596, MN 5698, MN 5750, MN 5802, MN 5804, MN 5807, MN 6219, MN 6242, MN 6420, MN 7183, MN 7187, MN 7204, MN 7212, MN 7215, MN 7291, MN 8221, MN 8224, MN 8226, MN 8228, MVZ 183246, MVZ 183247, MZUSP 10416, MZUSP 17034, MZUSP 17045, MZUSP 17055, MZUSP 6206, MZUSP 6207, MZUSP 7425, MZUSP 8883.

Philander mcilhennyi

AMNH 272818, AMNH 273040, AMNH 273054, AMNH 273055, AMNH 273089, MUSM 11073, MUSM 13299, MVZ 136381, MVZ 190337, MVZ 190338, USNM 461133, USNM 499003, USNM 499005, USNM 499006, USNM 499007.

Philander opossum

MN 20004, MN 20006, MN 20007, MN 20008, MN 20009, MN 20010, MN 20011, MN 20012, MN 20015, MN 20016, MN 20018, MN 20019, MN 20021, MN 20023, MN 20024, MN 20025, MN 20026, MN 20028, MN 20029, MN 20032, MN 20035, MN 20036, MN 20039, MN 20046, MN 20050, MN 20179, MN 20183, MN 20189, MN 20193, MN 20196, MN 20247, MN 20249, MN 20250, MN 29920, MN 4791, MZUSP 17029, MZUSP 17030, MZUSP 17069, MZUSP 17073, MZUSP 21306, MZUSP 21307, MZUSP 21310, MZUSP 25454, MZUSP 4537, MZUSP 4543, MZUSP 4652, MZUSP 4653, MZUSP 8967, MZUSP 8968, USNM 170903, USNM 170907, USNM 170908, USNM 170946, USNM 171059, USNM 171225, USNM 171227, USNM 171483, USNM 172730, USNM 179907, USNM 296193, USNM 296195, USNM 296345, USNM 298701, USNM 301122, USNM 301124, USNM 301129, USNM 301382, USNM 302447, USNM 302452, USNM 302640, USNM 302643, USNM 302644, USNM 302646, USNM 303058, USNM 303059, USNM 303062, USNM 303234, USNM 303235, USNM 303286, USNM 303287, USNM 303288, USNM 304638, USNM 304640, USNM 304641, USNM 304642, USNM 304643, USNM 304644, USNM 304646, USNM 304647, USNM 304648, USNM 304715, USNM 304717, USNM 304719, USNM 304722, USNM 304724, USNM 305154, USNM 305155, USNM 305157, USNM 306424, USNM 306428, USNM 306429, USNM

306433, USNM 306434, USNM 315014, USNM 315016, USNM 315025, USNM 456885, USNM 456887.

Thylamys venustus

AMNH 167853, AMNH 185271, AMNH 186948, AMNH 260863, OMNH 19578, OMNH 19580, OMNH(ARG) 2598.

Thylamys elegans

AMNH 97753, FMNH 119485, FMNH 119486, FMNH 22330, FMNH 22331, FMNH 22332, FMNH 22333, FMNH 22335, FMNH 22337, FMNH 22338, FMNH 22667, FMNH 22668, FMNH 23858, FMNH 23859, FMNH 23860, FMNH 23866, FMNH 23867, FMNH 23868, FMNH 23869, FMNH 23870, FMNH 23871, FMNH 23872, FMNH 23873, FMNH 23874, FMNH 23875, KU 158266, KU 158267, MSB 70588, MSB 87095, MSB 87096, MSB 87097, MVZ 118653, MVZ 119152, MVZ 119153, MVZ 150031, MVZ 150032, MVZ 150033, MVZ 150034, MVZ 150035, USNM 541586, USNM 541587, USNM 541588, USNM 541589, USNM 541590, USNM 541591, USNM 541592.

Thylamys karimii

APC 1212, APC 1229, APC 1232, APC 1263, MZUSP 30557, MZUSP 30559, MZUSP 30560, MZUSP 30563, MZUSP 30572, MZUSP 30575, MZUSP 30577, MZUSP 30579, MZUSP 30581, MZUSP 32223, MZUSP 32225, MZUSP 32226.

Thylamys macrurus

MSB 70700, MZUSP 32094, MZUSP 32095, MZUSP 32096.

Thylamys pallidior

FMNH 51007, FMNH 53155, FMNH 54255, LSUMZ 16778, LSUMZ 16779, LSUMZ 16780, MUSM 10722, MUSM 1302, MUSM 16085, MUSM 16087, MUSM 1750, MUSM 1751, MUSM 5423, MUSM 5805, MUSM 5806, MUSM 5808, MUSM 5809, MUSM 5810, MUSM 5811, MUSM 5812, MUSM 5813, MUSM 5814, MUSM 5955, MUSM 7018, MVZ 115634, MVZ 116614, MVZ 116615, MVZ 119915, MVZ 136248, MVZ 136249, MVZ 136250, MVZ 137585, MVZ 139215, MVZ 143695, MVZ 143696, MVZ 145531, MVZ 173937, MVZ 173938, OMNH 15184, OMNH 15254, OMNH 15298, OMNH 15302, OMNH 15347, OMNH 15348, OMNH 15349, OMNH 23480, OMNH 23481, OMNH 23483, OMNH 23484, OMNH 23486, OMNH 23489, OMNH 23490, OMNH(ARG) 2690, OMNH(ARG) 3112, OMNH(ARG) 3270, OMNH(ARG) 3389, OMNH(ARG) 4603, OMNH(ARG) 4961, USNM 121157, USNM 236331,