

UNIVERSIDADE FEDERAL DOS VALES DO JEQUITINHONHA E MUCURI
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

Marina Magalhães Carminate

**ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA VARIAÇÃO NA FORMA DO CRÂNIO E
MANDÍBULA EM MARSUPIAIS DA TRIBO THYLAMYINI (DIDELPHIMORPHIA:
DIDELPHIDAE)**

Diamantina
2021

Marina Magalhães Carminate

**ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA VARIAÇÃO NA FORMA DO CRÂNIO E
MANDÍBULA EM MARSUPIAIS DA TRIBO THYLAMYINI (DIDELPHIMORPHIA:
DIDELPHIDAE)**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, como requisito parcial para obtenção de título de Mestre.

Orientador: Leonardo Guimarães Lessa

Coorientador: Thiago Santos

**Diamantina
2021**

Elaborado com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

C287a

Carminate, Marina Magalhães

Análise morfométrica da variação na forma do crânio e mandíbula em marsupiais da tribo *Thylamyini* (Didelphimorphia: Didelphidae) / Marina Magalhães Carminate, 2021.

59 p.: il.

Orientador: Leonardo Guimarães Lessa

Coorientador: Thiago Santos

Dissertação (Mestrado– Programa de Pós Graduação em Biologia Animal) - Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Diamantina, 2021 (Ano de defesa).

I. Morfometria geométrica. 2. Dieta. 3. Hábitos locomotores. 4. Sinal filogenético. I. Lessa, Leonardo Guimarães. II. Santos, Thiago. III. Título. IV. Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri.

CDD 599



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DOS VALES DO JEQUITINHONHA E MUCURI

MARINA MAGALHÃES CARMINATE

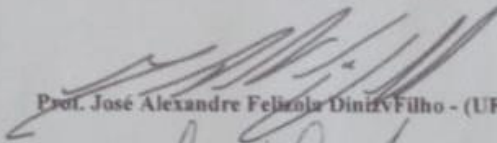
ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA VARIAÇÃO NA FORMA DO CRÂNIO E
MANDÍBULA EM MARSUPIAIS DA TRIBO THYLAMYINI
(DIDELPHIMORPHIA: DIDELPHIDAE)

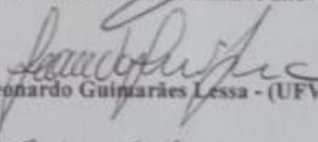
Dissertação apresentada ao
MESTRADO EM BIOLOGIA ANIMAL,
nível de MESTRADO como parte dos
requisitos para obtenção do título de
MESTRA EM BIOLOGIA ANIMAL

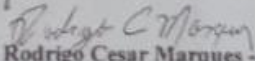
Orientador: Prof. Leonardo Guimarães Lessa

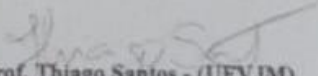
Co-orientador: Prof. Thiago Santos

Data de aprovação 29/01/2021.


Prof. José Alexandre Felício Diniz Filho - (UFG)


Prof. Leonardo Guimarães Lessa - (UFVJM)


Prof. Rodrigo Cesar Marques - (UFVJM)


Prof. Thiago Santos - (UFVJM)

Dedico à minha família, pelo apoio que me proporcionaram.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por me guiar, iluminar e sempre me ajudar nos momentos difíceis e no árduo caminho da vida;

A minha família, por zelarem por mim, me apoiando quando precisava;

Aos meus pais, em especial minha mãe Maria de Fátima, por sempre me apoiar, rezar, zelar, pela paciência durante minha vida, e principalmente por sempre acreditar em mim e não permitir que eu desistisse;

Aos meus irmãos, por sempre estarem comigo e me apoiarem;

Ao LabESE e LabECO, por me ajudarem quando precisava e pela contribuição tanto nos trabalhos quanto na vida. Agradeço pelas conversas animadas de tantos assuntos diversificados. Pelo café, lanches e comemorações que deixavam meu dia mais alegre. E principalmente, pelas amizades que surgiram disso, vou levar para a vida toda. Não posso deixar de agradecer ao Rone, Talisson, Laura e outros que me ajudaram tanto nessa caminhada;

À Diamantina, por me fazer conhecer pessoas maravilhosas, em especial a Maria Geralda, que durante toda minha vida acadêmica me acolheu como uma mãe. Agradeço também por me fazer apaixonar pelas lindas paisagens e principalmente pelo Cerrado;

Aos meus amigos do curso de mestrado, de graduação, das viagens e da vida, obrigada a todos por me ajudarem, espero que essa amizade continue por muitos anos;

A minha amiga Julya e ao meu namorado, pela incrível paciência de conseguir me aguentar todos os dias, pelo companheirismo, por sempre me ajudar nos momentos difíceis e ter o “sexto sentido” de saber quando eu preciso de ajuda. Obrigada por estarem presente nessa caminhada, seus apoios foram de suma importância nessa caminhada;

A todos os responsáveis pelas coleções de MCN/PUC.MINAS, UFMG, UFSM, e UFV, por disponibilizarem acesso aos materiais, e pelo tempo e sabedoria que contribuíram fortemente para minha formação e esse trabalho;

A UFVJM e ao curso de Pós-graduação em Biologia Animal por me proporcionarem a oportunidade de completar mais uma etapa na minha vida acadêmica. Agradeço à UFVJM pelo fomento da bolsa;

A todos os meus professores que contribuíram fortemente com minha formação, compartilhando seus saberes e experiências. Em especial aos meus orientadores Leonardo e Thiago pela paciência, ensinamentos, experiências, compreensão e por me ajudarem quando precisava;

Enfim, agradeço a todos que de alguma forma, mesmo que pequena, contribuíram para minha formação e finalização deste trabalho.

Meu muito obrigada!

RESUMO

Marsupiais didelfídeos da tribo Thylamyini apresentam grande variação geográfica em sua distribuição, no uso do habitat e hábitos alimentares, embora apresentem uma estrutura craniana conservada, pode haver impacto das variáveis preditoras (habitat e hábitos alimentares) na forma craniana e mandibular. Neste sentido, os objetivos deste trabalho foram investigar as variações na forma do crânio correlacionadas a dieta, distribuição e hábito locomotor, além de estimar a força do sinal filogenético neste processo. Analisamos a forma do crânio e mandíbula, empregando a morfometria geométrica, para 186 espécimes de oito espécies da tribo Thylamyini (*Thylamys macrurus*, *T. karimii*, *T. velutinus*, *Gracilinanus agilis*, *G. microtarsus*, *Marmosops incanus*, *M. paulensis*, e *Cryptonanus agricolai*) e estabelecemos 96 marcos anatômicos, sendo 33 marcos em vista dorsal do crânio, 25 marcos em vista ventral, 19 marcos em vista lateral e 19 marcos em vista lateral da mandíbula. Em seguida, retiramos o efeito da alometria, e avaliamos os principais eixos de variação e diferenciação da forma por meio de análises de componentes principais e variáveis canônicas das coordenadas de Procrustes (PCA e CVA). Por fim, construímos uma filogenia a partir de dados moleculares de espécimes da tribo Thylamyini utilizando análises bayesianas, afim de avaliar a forma do ancestral da tribo. Nossos resultados indicaram que de maneira geral, não há diferenças significativas de forma entre as oito espécies de Thylamyini, mesmo considerando as diferenças de dieta e uso do habitat entre as espécies. Ainda assim, foi possível correlacionar algumas estruturas morfológicas com dieta e hábito locomotor. Somente a vista ventral do crânio e mandíbula apresentaram sinal filogenético, enquanto a vista dorsal e lateral não, indicando maior plasticidade na forma das regiões neurocranianas do que nas regiões orocranianas.

Palavras-chave: morfometria geométrica; dieta; hábitos locomotores; sinal filogenético.

ABSTRACT

Didelphids marsupials of the Thylamyini tribe features a great geographic variation in their distribution, habitat use and diet, although they show a preserved skull structure, but there could be some association between predictor variables (habitat and eating habits) and the skull and mandible shape. Therefore, the objectives of this study were to analyze the variations in skull shape correlated to diet, distribution and locomotor habit, besides estimating the strength of the phylogenetic signal. We performed geometric morphometric analysis for the skull and mandible of 186 specimens (from eight species) of Thylamyini marsupials (*Thylamys macrurus*, *T. karimii*, *T. velutinus*, *Gracilinanus agilis*, *G. microtarsus*; *Marmosops incanus*, *M. paulensis*; and *Cryptonanus agricolai*). We choose 96 anatomical landmarks, being 33 landmarks in the dorsal view of the skull, 25 landmarks in the ventral view, 19 landmarks in the lateral view and 19 landmarks in the mandible lateral view. Then, we remove the effect of allometry, and evaluate the main axes variations and differentiation of the shape through analysis of principal components and canonical variates of the Procrustes coordinates. In addition, we built a phylogeny based on molecular data from specimens of the Thylamyini tribe using Bayesian analyzes, in order to assess the shape of the tribe's ancestor. Our results indicated that, in general, there are no significant differences in shape between the eight species of Thylamyini, even considering the differences in diet and habitat use between species. It was possible to correlate some morphological structures with diet and locomotor habit. Only the ventral view of the skull and mandible showed a phylogenetic signal, while the dorsal and lateral view did not, indicating greater plasticity in the shape of the neurocranial regions than in the orocranial regions.

Keywords: geometric morphometry; diet; locomotor habits; phylogenetic signal.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Marcos anatômicos utilizados nas análises representados em um crânio de *Marmosops incanus* (MDIA - 085, Coleção de Pequenos Mamíferos da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri (UFVJM)). Os diagramas menores representam os links entre os marcos anatômicos para uma melhor visualização.....8
- Figura 2 – Gráfico da análise de componentes principais (PCA) dos marcos anatômicos da vista dorsal do crânio de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os três primeiros componentes principais (PCs). As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC. A) PC1 vs PC2; B) PC1 vs PC3.....15
- Figura 3 - PCA dos marcos anatômicos da vista lateral do crânio de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os três primeiros componentes principais (PCs). As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC. A) PC1 vs PC2; B) PC1 vs PC3.....16
- Figura 4 - PCA dos marcos anatômicos da vista ventral do crânio de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os dois primeiros PCs. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC.....17
- Figura 5 – PCA dos marcos anatômicos da vista lateral da mandíbula de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os três primeiros componentes principais (PCs). As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC. A) PC1 vs PC2; B) PC1 vs PC3.....18
- Figura 6 – Variáveis Canônicas dos marcos anatômicos dos quatro gêneros analisados da tribo Thylamyini, e a porcentagem de variância explicada pelos dois primeiros CVs, a partir de uma regressão das coordenadas de Procrustes. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo CV. A) Vista dorsal do crânio; B) Vista lateral do crânio; C) Vista ventral do crânio; e D) Vista lateral da mandíbula. As elipses de confiança são de 0,95.....21
- Figura 7 – Esquema da tendência alimentar das espécies analisadas da tribo Thylamyini. As cores usadas são as mesmas dos resultados da CVA com o critério ecológico de dieta. Foi utilizado como base a categorização de dieta proposto por Vieira e Astúa de Moraes (2003). A) *T. macrurus*; B) *G. microtarsus*; C) *C. agricolai*, *G. agilis* e *M. incanus*; D) *T. karimii* e *T. velutinus*; E) *M. paulensis*.22
- Figura 8 – Variáveis Canônicas dos marcos anatômicos das cinco categorias alimentares para as espécies analisadas da tribo Thylamyini, e a porcentagem de variância explicada pelos dois primeiros CVs, a partir de uma regressão das coordenadas de Procrustes. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo CV. A) Vista dorsal do crânio; B) Vista lateral do crânio; C) Vista ventral do crânio; e D) Vista lateral da mandíbula. As elipses de confiança são de 0,95.....25

Figura 9 – Variáveis Canônicas dos marcos anatômicos dos hábitos locomotores para os espécimes analisados da tribo Thylamyini, e a porcentagem de variância explicada pelos dois primeiros CVs, a partir de uma regressão das coordenadas de Procrustes. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo CV. A) Vista dorsal do crânio; B) Vista lateral do crânio; Vista ventral do crânio; e D) Vista lateral da mandíbula. As elipses de confiança são de 0,95.....	27
Figura 10 – Filogenética podada a partir da filogenia construída (Apêndice D), juntamente com os valores “posteriores”	30
Figura 11 - Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista dorsal do crânio. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.....	31
Figura 12 – Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista lateral do crânio. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.....	32
Figura 13 - Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista ventral do crânio. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.....	33
Figura 14 – Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista lateral da mandíbula. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.....	34

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Ranqueamento dos hábitos alimentares das oito espécies de marsupiais da tribo Thylamyini investigadas. Categorias definidas segundo a tendência para a frugivoria ou insetivoria das espécies analisadas..... 10
- Tabela 2 - Dados obtidos na literatura dos biomas, padrões de estratificação e dieta de cada espécie da tribo Thylamyini, utilizada neste trabalho..... 10
- Tabela 3 - Total de espécimes analisados (186), separados por espécie, estrutura, vistas e sexo..... 13
- Tabela 4 – Resultados da Análise de Variância de Procrustes. Foram utilizados 40 indivíduos da amostragem total escolhidas de forma aleatório, apenas da vista dorsal..... 13
- Tabela 5 – Autovalores de CV1 e CV2 para as vistas dorsal, lateral e ventral do crânio, e vista lateral da mandíbula (D, L, V e M, respectivamente), dos três classificadores de gênero, dieta e hábitos locomotores..... 19
- Tabela 6 - Distâncias de Procrustes (acima da diagonal) e Mahalanobis (abaixo da diagonal) entre todos os gêneros da tribo Thylamyini. Para cada par de gênero, os valores indicam distâncias calculadas para configurações de marcos para as vistas dorsal (D), ventral (V) e lateral (L) do crânio e da mandíbula (M), respectivamente. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$ 20
- Tabela 7 - Distâncias de Procrustes (acima da diagonal) e Mahalanobis (abaixo da diagonal) entre as categorias alimentares definidas para tribo Thylamyini. Para cada par do grupo alimentar, os valores indicam distâncias calculadas para configurações de marcos para as vistas dorsal (D), ventral (V) e lateral (L) do crânio e da mandíbula (M), respectivamente. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$ 24
- Tabela 8 - Distâncias de Procrustes (acima da diagonal) e Mahalanobis (abaixo da diagonal) entre todos os hábitos locomotores definidos para tribo Thylamyini. Para cada par de padrões, os valores indicam distâncias calculadas para configurações de marcos para as vistas dorsal (D), ventral (V) e lateral (L) do crânio e da mandíbula (M), respectivamente. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$ 26
- Tabela 9 – Resultados da análise de função discriminante do classificador ecológico bioma do de cada vista do crânio (dorsal, lateral e ventral) e mandíbula. Valores das distâncias de Procrustes e Mahalanobis entre os biomas Cerrado e Mata Atlântica (Ce--Ma) para todos os

espécimes da tribo Thylamyini. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$	28
Tabela 10 – Genes utilizados na construção de árvore filogenética e a quantidade de pares de bases (pb).....	29
Tabela 11 - Partição de códons dos genes utilizados, obtidos pelo programa <i>Partition Finder</i> hospedado no portal CIPRES Science Gateway v.3.3.....	29
Tabela 12 – Sinal filogenético ($K_{(mult)}$) para a forma das vistas dorsal, lateral e ventral do crânio, e vista lateral da mandíbula dos espécimes analisados.....	34

SUMÁRIO

1 – INTRODUÇÃO	1
2 – OBJETIVOS	6
2.1 Objetivo Geral	6
2.2 Objetivos Específicos	6
3 – MATERIAIS E MÉTODOS	7
3.1 Coleta de dados	7
3.2 Marcos anatômicos	7
3.3 Definição do morfoespaço	8
3.4 Determinação dos classificadores	9
3.5 Análise da variação da forma	10
3.6 Análise Filogenética	11
4 – RESULTADOS	13
4.1 Espécimes examinados	13
4.2 Descrição do morfoespaço	14
4.3 Variação da forma	19
4.3.1 Critérios taxonômicos e ecológicos	19
4.3.1.1 Gênero	19
4.3.1.2 Dieta	22
4.3.1.3 Hábito Locomotor	26
4.3.1.4 Bioma	28
4.4 Análise Filogenética	29
5 – DISCUSSÃO	35
5.1 Variação na forma	35
5.2 Dieta e uso do habitat	36
5.3 Forma e filogenia	40
6 – CONSIDERAÇÕES FINAIS	41
7 – REFERÊNCIAS	42
APÊNDICE A – DEFINIÇÃO DOS MARCOS ANATÔMICOS	49
APÊNDICE B – TOTAL DOS GENES UTILIZADOS PARA CONSTRUÇÃO DA ÁRVORE FILOGENÉTICA	53
APÊNDICE C - LISTADAS DOS ESPÉCIMES FOTOGRAFADOS DAS COLEÇÕES. ...	56

APÊNDICE D – ÁRVORE FILOGENÉTICA CONSTRUÍDA A PARTIR DOS GENES DE BRCA1, CYTB E OGT.....	58
--	----

1 – INTRODUÇÃO

Os marsupiais do Novo Mundo, ordem Didelphimorphia, resultam de uma das maiores irradiações adaptativas de Metatheria apresentando ampla distribuição geográfica, ocorrendo em praticamente toda a região e biomas das Américas, desde a Patagônia Argentina no extremo sul (34°S), até o extremo norte, nos limites entre os Estados Unidos e o Canadá (49°N) (ASTÚA, 2015; GARDNER, 2008). A ordem inclui aproximadamente 100 espécies distribuídas em uma única família (Didelphidae) e quatro subfamílias: Glironiinae, Caluromyinae, Hiladelphinae e Didelphinae, sendo esta última subdividida em quatro tribos: Didelphini, Metachirini, Marmosini e Thylamyini (JANSA; BARKER; VOSS, 2014). Essas subfamílias e tribos representam diferentes linhagens de marsupiais que evoluíram na América do Sul, adaptando-se a nichos abertos ou florestados, com alguns casos de convergência a este respeito (JANSA; BARKER; VOSS, 2014).

O registro fóssil de Didelphidae indica pouca variação morfológica ao longo de sua história evolutiva desde a transição Cretáceo-Cenozoico, entre 65 e 70 m.a. (VIEIRA; ASTÚA DE MORAES, 2003). Neste sentido, as formas atuais são consideradas como conservadoras em sua estrutura corporal, incluindo a forma geral do crânio (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000; VIEIRA; ASTÚA DE MORAES, 2003). É possível que, o recente evento de extinção em massa que os didelfídeos sofreram no início do Mioceno Médio, tenha se refletido fortemente em sua filogenia conservadora, especialmente se considerarmos que, a maioria dos clados modernos de Didelphidae se diversificaram recentemente (JANSA; BARKER; VOSS, 2014).

Marsupiais didelfídeos apresentam ampla variação de tamanho corporal, desde espécies com pequeno tamanho e reduzida massa corporal (menor que 30 g) em alguns representantes de Thylamyini (como por exemplo *Cryptonanus* spp. ou *Gracilinanus* spp.), até espécies com massa corporal superior a 3.000 g, como por exemplo *Didelphis* spp. (Didelphini) (CÁCERES; PREVEDELLO; LORETTO, 2012; GARDNER, 2008). Além disso, com algumas exceções, a maioria das espécies apresenta dimorfismo sexual relacionado ao tamanho corporal (machos geralmente maiores que fêmeas) (MELO *et al.*, 2019), ao crânio (ASTÚA, 2010) e a dentição (MAGNUS; CÁCERES, 2017; PAVAN; ROSSI; SCHNEIDER, 2012). Neste sentido, estudos anteriores com grupos distintos de didelfídeos demonstraram que, a alometria desempenha um papel importante na variação da forma dos crânios de marsupiais (ASTÚA, 2015; ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000; MAGNUS; CÁCERES, 2017), e até mesmo na escápula e dentição molar (ASTÚA, 2009; MAGNUS; CÁCERES, 2017).

Didelfídeos apresentam distribuição por diferentes tipos de ambientes, ocorrendo especialmente em ambientes florestados (MELO; SPONCHIADO, 2012; PAGLIA *et al.*, 2012), mas ocorrendo também em formações savânicas como Cerrado *stricto sensu* e campos rupestres (GARDNER, 2008; MELO; SPONCHIADO, 2012). Apresentam ainda diferenças no uso vertical do habitat, podendo variar desde espécies preferencialmente arborícolas (como por exemplo *Caluromys* spp. e *Gracilinanus* spp.), espécies escansoriais (como *Marmosops* spp.) até espécies preferencialmente terrícolas (como *Thylamys* spp.) (GARDNER, 2008; PAGLIA *et al.*, 2012). Essa segregação é importante para o particionamento de recursos e muitas espécies de marsupiais coexistem nas florestas neotropicais compartilhando dietas semelhantes, logo, essa diferenciação pode permitir que explorem diferentes recursos (LESSA; DA COSTA, 2010; MARTINS *et al.*, 2006; VIEIRA; CAMARGO, 2012).

Com relação à sua dieta, marsupiais didelfídeos são geralmente reconhecidos como espécies omnívoras, apresentando uma dieta bastante diversificada (PAGLIA *et al.*, 2012; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012), embora algumas tendências tenham sido observadas: algumas espécies são mais carnívoras, consumindo preferencialmente insetos e pequenos vertebrados – como *Lutreolina*, *Monodelphis* e *Thylamys*, enquanto outras apresentam uma dieta preferencialmente frugívora como por exemplo *Caluromys* (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Entretanto, apesar destas tendências, não são conhecidas espécies de didelfídeos com dietas especializadas (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012; VIEIRA; ASTÚA DE MORAES, 2003). Análises mais recentes da dieta das espécies consideram que o consumo de recursos pode variar ao longo de um gradiente, desde espécies mais frugívoras até aquelas mais animalívoras (carnívoras e/ou insetívoras) (GOIN *et al.*, 2016); Vieira e Astúa (2003), ranquearam os gêneros de didelfídeos desde I até V, variando de acordo com o grau de carnívoros de sua dieta.

Essa diversidade no uso do habitat e hábitos alimentares pode ser observada em alguns marsupiais da tribo Thylamyini investigadas neste estudo: *Cryptonanus agricolai* (MOOJEN, 1943), tem hábito arborícola e geralmente associado a ambientes xéricos (na Caatinga e Cerrado), há poucas informações sobre sua história natural e sobre sua alimentação (GARDNER, 2008). Porém, estudos recentes com isótopos estáveis de carbono indicam uma dieta composta preferencialmente por invertebrados (RIBEIRO *et al.*, 2019). *Gracilinanus agilis* (BURMEISTER, 1854), é um pequeno marsupial que também possui hábitos arborícolas com ocorrência no Cerrado e Caatinga brasileira, possui uma dieta onívora-insetívora (LESSA;

DA COSTA, 2010; LESSA; GEISE, 2014). A espécie congênica *G. microtarsus* (WAGNER, 1842), também possui hábitos arborícolas, sendo considerado como endêmico da Mata Atlântica, apresenta uma dieta com consumo preferencial de invertebrados e pouco consumo de frutos (MARTINS *et al.*, 2008; MARTINS; BONATO, 2004). *Marmosops incanus* (LUND, 1840) possui hábitos escansoriais, dieta primariamente insetívora com consumo sazonal de frutas durante a seca (LESSA; DA COSTA, 2010), e distribuição para áreas florestadas e matas de galeria no Cerrado (GARDNER, 2008). A espécie congênica *M. paulensis* (TATE, 1931) encontrado apenas em floresta úmidas (Mata Atlântica) também possui uma alimentação insetívora, mas incorporando uma maior proporção de frutos em sua dieta (LEINER; SILVA, 2007). O gênero *Thylamys* possui três representantes encontrados no Cerrado brasileiro, possuem hábitos terrícolas ou escansoriais (PAGLIA *et al.*, 2012). *Thylamys macrurus* (OLFERS, 1818), possui uma dieta com o consumo preferencial de artrópodes com pouco consumo de frutos em épocas secas (MELO *et al.*, 2019). Não existem estudos específicos sobre a dieta de *T. karimii* (PETTER, 1968), apenas o registro de espécimes mantida em cativeiro com consumo de pequenos pássaros, frutos, carne picada, larvas e insetos (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). A espécie *T. velutinus* (WAGNER, 1842), inclui em sua dieta principalmente artrópodes, sendo registrados também o consumo de pequenos vertebrados e partes vegetativas de plantas na dieta em cativeiro (PALMA; VIEIRA, 2012; SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012; VIEIRA; PALMA, 1996).

Aspectos como sua ampla distribuição, diferenças no uso vertical do habitat e variações observadas na dieta das espécies de marsupiais didelfídeos (incluindo as espécies de Thylamyni), contrasta com sua morfologia craniana aparentemente conservadora (ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000; CHEMISQUY *et al.*, 2020; MAGNUS; CÁCERES, 2017). É amplamente conhecido que o crânio tem um papel importante, não somente na proteção de órgãos importantes, mas também na coleta e processamento de alimentos, respiração, capacidade de sucção, entre outros (CHEMISQUY *et al.*, 2020). De maneira geral, marsupiais nascem após um curto período de gestação, quando os processos básicos de morfogênese da região crânio-facial ainda estão ocorrendo, no entanto, são capazes de respirar, sugar, e de se prender a glândula mamaria da mãe afim de completar seu desenvolvimento (ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000; ARMATI *et al.*, 2006). Conseqüentemente, sua forma é restringida não apenas por processos de desenvolvimento, mas também por demandas funcionais (DUMONT *et al.*, 2016). Estudos anteriores têm demonstrado que a forma do crânio, da escápula e da dentição molar em marsupiais didelfídeos, está mais fortemente relacionada com sua filogenia

que o uso do habitat ou com sua dieta (ver ASTÚA, 2015; ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000; MAGNUS; CÁCERES, 2017). Até o presente momento, um único estudo se propôs a investigar a relação entre forma e função em crânios de didelfídeos e demonstrou que o tamanho e história filogenética explicam mais a forma do crânio em marsupiais didelfídeos (CHEMISQUY *et al.*, 2020). Vale ressaltar que, além da estrutura morfológica conservada, as bases de dados moleculares, asseguram a condição monofilética do grupo (JANSA; BARKER; VOSS, 2014; VOSS; JANSA, 2009). O grupo apresenta uma filogenia robusta o que facilita estudos correlacionados a sua história evolutiva e sua irradiação por diferentes habitats Neotropicais (JANSA; BARKER; VOSS, 2014; MAGNUS; CÁCERES, 2017).

Por outro lado, a filogenia poderia explicar mais da variação da forma (crânio e mandíbula), com espécies intimamente relacionadas, agrupadas por linhagens (tribos ou subfamílias), compartilhando mais similaridades de forma devido à relação de parentesco e não à influência do ambiente (habitats/dieta). Já que as interações entre processos ecológicos e evolutivos podem gerar e manter padrões de diversidade de espécies, modelando a dinâmica de extinção, especiação, como também os padrões de distribuição e abundância das espécies. Boa parte da informação genética são originadas de um ancestral comum e compartilhada entre as espécies descendentes, como resultado espera-se que espécies filogeneticamente mais próximas sejam similares em relação a atributos morfológicos, fisiológicos ou comportamentais (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003; DEBASTIANI, 2016).

Nas últimas décadas a morfometria geométrica se tornou uma ferramenta importante para o estudo da variação da forma e suas covariações (ADAMS; ROHLF; SLICE, 2004). Essa ferramenta é capaz de evidenciar as diferenças entre a variação do tamanho e forma de crânios das espécies que podem ser correlacionados com outras variáveis, como por exemplo, a alimentação ou o uso do ambiente (LOY; SLICE, 2010). A morfometria geométrica consiste em utilizar um conjunto de coordenadas cartesianas, como marcações em locais de referência, curvas, contornos e superfícies, para capturar a informação geométrica sobre uma estrutura biológica preservando essas informações obtidas ao longo das análises (LOY; SLICE, 2010). Nos estudos com marsupiais, essa ferramenta se mostrou importante sendo utilizada em diversos trabalhos como: análises da variação da forma craniana e mandibular de marsupiais didelfídeos (ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000); tamanho e forma na evolução craniana de 2 gêneros de marsupiais: *Didelphis* e *Philander* (SEBASTIÃO; MARROIG, 2013); evolução do tamanho e forma de gambás do Novo Mundo (ASTÚA, 2015); evolução da forma molar em marsupiais didelfídeos: análise da influência de fatores ecológicos e legado filogenético

(CHEMISQUY *et al.*, 2015); variação geográfica da morfologia craniana da espécie *Chironectes minimus* (DAMASCENO; ASTÚA, 2016); forma, função e evolução do crânio de marsupiais de didelfídeos (CHEMISQUY *et al.*, 2020); entre outros.

2 – OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Usar a morfometria geométrica para investigar a variação morfológica na forma dos crânios e mandíbulas entre oito espécies de marsupiais da tribo Thylamyini (Didelphimorphia: Didelphidae).

2.2 Objetivos Específicos

- 1) Investigar as possíveis diferenças morfológicas entre as espécies analisadas;
- 2) Testar se os diferentes habitats (florestas secas e florestas úmidas), os hábitos alimentares e locomotores influenciam sua morfologia craniana;
- 3) Estimar o sinal filogenético das morfologias craniana e mandibular das espécies analisadas.

3 – MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Coleta de dados

Selecionamos indivíduos adultos (indivíduos que possuem erupção completa dos pré-molares e molares superiores, P³ e M⁴ (TYNDALE-BISCOE; MACKENZIE, 1976) de oito espécies da tribo Thylamyini: *Cryptonanus agricolai* (MOOJEN, 1943), *Gracilinanus agilis* (BURMEISTER, 1854), *G. microtarsus* (WAGNER, 1842), *Marmosops incanus* (LUND, 1840), *M. paulensis* (TATE, 1931), *Thylamys karimii* (PETTER, 1968), *T. macrurus* (OLFERS, 1818) e *T. velutinus* (WAGNER, 1842). Os espécimes analisados são provenientes de cinco coleções zoológicas: Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN/PUC.MINAS), Coleção de Mastozoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Coleção da Universidade Federal de Santa Maria - RS (UFSM), Coleção da Universidade Federal de Viçosa (UFV) e Coleção de Pequenos Mamíferos da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri (MDIA/UFVJM).

Fotografamos os crânios em vista dorsal, lateral e ventral, e as mandíbulas apenas em sua vista lateral. Todas as imagens foram obtidas com o auxílio de uma câmera fotográfica Canon[®] (modelo Canon EOS REBEL T2i) apoiada em um tripé, com resolução de 18 megapixels. Fotografamos os crânios e mandíbulas com a mesma orientação e escala, com exceção das fotografias dos indivíduos da coleção de UFSM-RS, cujas imagens foram obtidas pelos responsáveis da coleção, seguindo as orientações e escalas mais próximas possíveis das utilizadas neste trabalho. Todas as imagens incluem uma barra de escala = 4 cm.

3.2 Marcos anatômicos

Estabelecemos 96 marcos anatômicos (segundo ASTÚA, 2015), sendo 33 marcos em vista dorsal do crânio, 25 marcos em vista ventral, 19 marcos em vista lateral e 19 marcos em vista lateral da mandíbula (ver descrição dos marcos no Apêndice A) (Figura 1).

Obtivemos os marcos anatômicos na mesma ordem em cada imagem, utilizando o *software* TpsDig2 versão 2.31 (ROHLF, 2017). Além disso, através do *software* TpsUtil versão 1.78 (ROHLF, 2019) os arquivos em formato TPS foram transformados em arquivos NTS e o fator escala foi incorporado nas imagens, com o intuito de converter as coordenadas em unidades de pixels para milímetros, possibilitando que as configurações dos marcos anatômicos estejam na mesma escala para todos os espécimes. Para verificar possíveis erros nos marcos anatômicos fizemos uma Análise de Variância de Procrustes, com um subconjunto

aleatório dos dados (40 espécimes). Caso os quadrados médios do erro fossem menores (pelo menos uma ordem de magnitude menor) que os quadrados médios entre os indivíduos, as marcações seriam consideradas adequadas (SOUTO *et al.*, 2019). Esta análise foi feita apenas em vista dorsal do crânio.

Para a realização das análises morfométricas, utilizamos o programa MorphoJ versão 1.07 (KLINGENBERG, 2011) no qual, os marcos anatômicos foram submetidos à sobreposição de Procrustes (*Generalized Procrustes Analysis*- GPA), que consiste na remoção de todas as informações sobre a posição, orientação e tamanho isométrico das configurações dos marcos, resultando em um conjunto de coordenadas alinhadas ou de Procrustes, que contém apenas as informações de forma não relacionadas ao tamanho isométrico (ASTÚA, 2015).

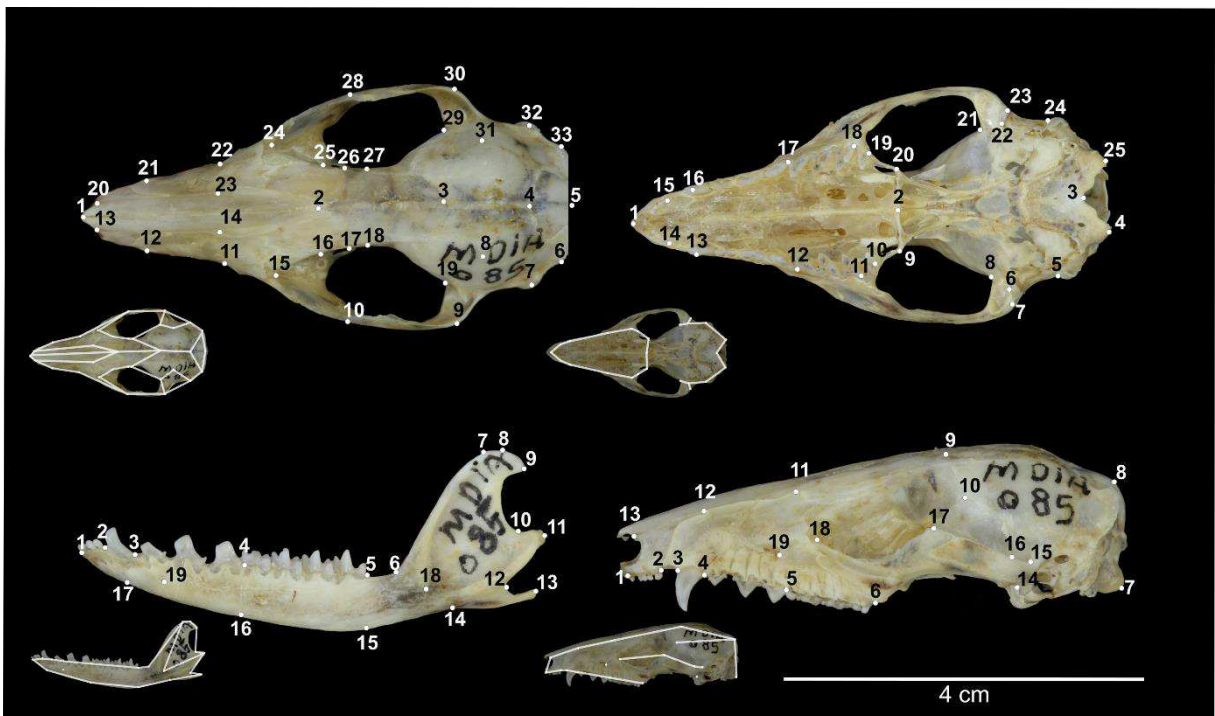


Figura 1 – Marcos anatômicos utilizados nas análises representados em um crânio de *Marmosops incanus* (MDIA - 085, Coleção de Pequenos Mamíferos da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri - UFVJM). Os diagramas menores representam os links entre os marcos anatômicos para uma melhor visualização. As descrições de cada marco anatômico estão apresentadas no apêndice A.

3.3 Definição do morfoespaço

A partir das coordenadas obtidas na superimposição de Procrustes para as vistas dos crânios e mandíbula, realizamos uma análise de regressão e estimamos uma matriz de covariância usando-se os resíduos dessa regressão entre as coordenadas de Procrustes e o tamanho do centroide. Esses resíduos representam a forma sem o efeito da alometria. A matriz

foi submetida a uma Análise de Componente Principal (PCA), com o intuito de avaliar os padrões de variação de forma das diferentes vistas do crânio e mandíbula descrevendo o morfoespaço “ocupado” pelas espécies da tribo Thylamyini. As análises foram realizadas no programa MorphoJ versão 1.07 (KLINGENBERG, 2011).

A PCA é capaz de reduzir a dimensionalidade de um grande conjunto de dados, ao mesmo tempo que preserva o máximo de informação possível (JOLLIFE; CADIMA, 2016). Ou seja, simplifica os padrões de variação tornando-os mais simples de interpretar, substituindo as variáveis originais por novas, chamadas de componentes principais (PC), que são combinações lineares das variáveis originais, capazes de maximizar a variância sucessivamente e independentes umas das outras (ZELDITCH *et al.*, 2004).

3.4 Determinação dos classificadores

Definimos critérios taxonômicos e ecológicos para os espécimes utilizados, sendo eles: gênero, espécie, sexo, dieta, bioma e hábitos locomotores. Para os dados da dieta, definimos uma tabela contendo 10 categorias representando a tendência de cada espécie para frugivoria (alimentação composta primariamente por itens frutos) ou insetivoria (alimentação composta primariamente por insetos) (BOCCHIGLIERI; MENDONÇA; CAMPOS, 2010; LEINER; SILVA, 2007; LESSA; DA COSTA, 2010; LESSA; GEISE, 2014; MARTINS; BONATO, 2004; MARTINS *et al.*, 2008; MELO *et al.*, 2019) sendo assim, obtivemos um total de 5 categorias. Cada porcentagem de material consumido pelas espécies é convertida em uma categoria (p.ex. uma espécie que possui a dieta composta por 10% de frutos e 90% de insetos pertence a categoria B, com tendência a insetivoria) (Tabela 1). Além disso, através de buscas na literatura determinamos dois biomas (Cerrado e Mata Atlântica) e três hábitos locomotores (arborícola, escansorial e terrícola) para as espécies analisadas (VIEIRA; CAMARGO, 2012) (Tabela 2).

Tabela 1 – Ranqueamento dos hábitos alimentares das oito espécies de marsupiais da tribo Thylamyini investigadas. Categorias definidas segundo a tendência para a frugivoria ou insetivoria das espécies analisadas.

Frugivoria (%)	Insetivoria (%)	Categoria	Tendência
0	100	A	
10	90	B	
20	80	C	Insetivoria
30	70	D	
40	60	E	
50	50	F	
60	40	G	
70	30	H	
80	20	I	Frugivoria
90	10	J	
100	0	J	

Tabela 2 - Dados obtidos na literatura para: biomas, padrões de estratificação e dieta de cada espécie da tribo Thylamyini, utilizada neste estudo.

Espécie	Bioma	Hábito Locomotor	Dieta
<i>Cryptonanus agricolai</i>	Cerrado	Arborícola	C
<i>Gracilinanus agilis</i>	Cerrado	Arborícola	C
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	Mata Atlântica	Arborícola	B
<i>Marmosops incanus</i>	Cerrado	Escansorial	C
<i>Marmosops paulensis</i>	Mata Atlântica	Escansorial	E
<i>Thylamys karimii</i>	Cerrado	Escansorial	D
<i>Thylamys macrurus</i>	Cerrado	Terrícola	A
<i>Thylamys velutinus</i>	Cerrado	Terrícola	D

3.5 Análise da variação da forma

Para as análises da variação da forma do crânio e mandíbula das espécies utilizamos a Análise de Variáveis Canônica (CVA) (MONTEIRO; REIS, 1999). Esta análise tem como intuito descrever as diferenças entre grupos especificados *a priori* em um conjunto de dados multivariados (MONTEIRO; REIS, 1999), simplificando a descrição das diferenças entre os grupos (ZELDITCH *et al.*, 2004). Além disso, produz variáveis canônicas (CV), as quais são combinações lineares de variáveis originais que maximizam as diferenças entre os

grupos (MCKEOWN; SCHMIDT, 2013). Os grupos *a priori* são os critérios taxonômico de gênero, e ecológicos de dieta e hábitos locomotores definidos anteriormente.

Com o intuito similar ao CVA, utilizamos também a Análise da Função Discriminante (DFA). A DFA é capaz de avaliar os padrões de variação dentro do grupo e identificar a afinidade biológica de espécimes individuais (MCKEOWN; SCHMIDT, 2013), porém difere da CVA ao examinar apenas a separação entre dois grupos (conhecidos *a priori*) de observações (KLINGENBERG, 2011). O grupo *a priori* é o critério ecológico de bioma (habitat). Ambas as análises (CVA e DFA) foram realizadas pelo programa MorphoJ versão 1.07 (KLINGENBERG, 2011).

3.6 Análise Filogenética

Para construção da árvore filogenética, utilizamos os genes BRCA1, CYTB e OGT depositados no *GenBank* (BENSON *et al.*, 2000) e selecionamos um total de 56 marsupiais, do qual consistem em 5 gêneros da Tribo Thylamyini e, como grupo externo, 7 espécies do gênero *Didelphis* e 2 do gênero *Metachirus* (ver dados dos genes em apêndice B).

Alinhamos as sequências obtidas usando o algoritmo Crustal W implementado pelo programa MEGA7 versão 7.0 (KUMAR *et al.*, 2015). Para resolução das ambiguidades no gene nuclear heterozigoto BRCA1, as fases gaméticas foram estimadas pelo programa PHASE incluído no *software* DnaSP versão 6.0 (ROZAS *et al.*, 2017). A partição de códons foi feita pelo programa *Partition Finder* hospedado no portal CIPRES Science Gateway v.3.3 (MILLER *et al.*, 2010) e o modelo evolutivo de substituição nucleotídica foi escolhido via *reversible-jump* do pacote RBS versão 1.3.1 implementado no programa *BEAST versão 2.4 (DRUMMOND e BOUCKAERT, 2014) permitindo heterogeneidade de *gamma rate* e sites invariantes.

O método filogenético usado foi o Bayesiano e as análises foram feitas pelo programa *BEAST versão 2.4 (SUCHARD *et al.*, 2018). O modelo de diversificação escolhido foi o Yule com três cadeias independentes de MCMC de 300.000.000 gerações amostradas a cada 50.000 gerações. Os arquivos log e de árvores obtidos foram compactados em um único arquivo pela ferramenta LogCombiner e as melhores 10.000 árvores foram resumidas em uma única árvore consenso pela ferramenta TreeAnnotator. ambas disponíveis no pacote *BEAST versão 2.4 (SUCHARD *et al.*, 2018). O tamanho amostral eficaz (*effective sample sizes* (ESS)) foi visualizado e conferido pelo programa Tracer versão 1.7.1 (RAMBAUT *et al.*, 2018) sendo válidas somente as análises de ESS com valores maiores que 200 para cada parâmetro dado pelo *BEAST.

Após a construção da árvore filogenética, a mesma foi “podada” com o auxílio do programa Mesquite versão 3.61 (MADDISON e MADDISON, 2019). Para mapear os dados das filogenias utilizamos o método de parcimônia de mudança ao quadrado (MADDISON, 1991) capaz de reconstruir a localizações dos nós internos da filogenia para visualização das formas ancestrais reconstruídas, sendo feita pelo programa MorphoJ versão 1.07 (KLINGENBERG, 2011).

Para estimar o sinal filogenético nas morfologias do crânio e mandíbula das espécies pertencentes a tribo Thylamyini utilizamos a versão generalizada do K de BLOMBERG (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003) para dados múltiplos como proposto por Adams *et al.* (2014), que mede a tendência das espécies estreitamente relacionadas de serem mais similares devido a ancestralidade comum em características multivariadas como a forma (ADAMS, 2014). Esse método foi feito utilizando o programa R (RSTUDIO TEAM, 2020). Além disso, foram feitas 999 iterações para se gerar o modelo nulo, testando a significância e o valor de k.

4 – RESULTADOS

4.1 Espécimes examinados

Examinamos um total de 186 espécimes adultos de 8 espécies de 4 gêneros de marsupiais da tribo Thilamyini (Tabela 3). As amostras foram separadas em sexos apenas para fins informativos. Informações detalhadas de todos os espécimes examinados encontram-se no apêndice C. Além disso, através da Análise de Variância de Procrustes não foram encontrados erros significativos entre os marcos anatômicos utilizados (Tabela 4).

Tabela 3 - Total de espécimes analisados (186), separados por espécie, estrutura, vistas e sexo.

Espécie	Crânio			Mandíbula
	Vista Dorsal	Vista Lateral	Vista Ventral	n (♂/♀)
	n (♂/♀)	n (♂/♀)	n (♂/♀)	
<i>Cryptonanus agricolai</i>	8 (6/2)	8(6/2)	8(6/2)	8(6/2)
<i>Gracilinanus agilis</i>	53(31/22)	53(31/22)	53(31/22)	53(31/22)
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	22(17/5)	21(16/5)	21(16/5)	20(15/5)
<i>Marmosops incanus</i>	80(37/43)	80(37/43)	80(37/43)	80(37/43)
<i>Marmosops paulensis</i>	10(5/5)	10(5/5)	10(5/5)	10(5/5)
<i>Thylamys karimii</i>	7(2/5)	7(2/5)	8(3/5)	8(3/5)
<i>Thylamys macrurus</i>	2(1/1)	2(1/1)	2(1/1)	2(1/1)
<i>Thylamys velutinus</i>	3(0/3)	4(0/4)	4(0/4)	4(0/4)
Total de número de espécies analisadas	185(100/86)	185(99/87)	186(100/87)	185(99/87)

Tabela 4 – Resultados da Análise de Variância de Procrustes. Utilizamos 40 indivíduos da amostragem total selecionados de forma aleatória (apenas da vista dorsal).

	Efeito	SQ	QM	GL	F
	Espécime	0,199	0,00107	186	41,32
Vista	Lado (esq. x dir.)	0,010	0,00035	31	13,69
Dorsal	Esp * Lado	0,004	0,00002	186	1,15
	Erro	0,009	0,00002	434	0,88
	Resíduo	0,231	0,00002	9052	

F: estatísticas F; GL: graus de liberdade; QM: quadrados médios (unidades de distância de Procrustes); SQ: soma dos quadrados.

4.2 Descrição do morfoespaço

Através das análises dos componentes principais (PCs), foi possível observar as diferenças nas formas dos crânios e mandíbulas dos marsupiais da tribo Thylamyini. Para o crânio em vista dorsal e lateral, e para mandíbula em vista lateral, os componentes principais 1 (PC1), os componentes principais 2 (PC2) e componentes principais 3 (PC3) explicaram aproximadamente, cumulativamente 49,8%, 58,3% e 66,9%, da variação observada. Já para a vista ventral do crânio apenas os componentes PC1 e PC2 explicaram 73% da mudança de forma (Figuras 2 a 5).

Para à vista dorsal do crânio, os valores positivos PC1 estão associados a crânios com um alongamento do rostro e uma retração da caixa craniana, e para os valores negativos, estão associados com um aumento na caixa craniana e uma retração do rostro (Figura 2A). Já para os valores positivos de PC2, estão associados a crânios com uma retração do rostro e um diminuição da região craniana com aumento anterior da região orbital, e para os valores negativos estão associados a um crânio mais robusto tendo um leve alongamento no rostro (Figura 2A). Para os valores positivos de PC3 estão associados a crânios similares com o positivo de PC1, o mesmo ocorre com os valores negativos de PC3, com apenas uma diferença, estão associados também com um aumento na região ocular sendo expressivamente maior comparado com os outros crânios (Figura 2B).

Além disso, percebe-se uma sobreposição de todos os 4 gêneros analisados nas origens de PC1/PC2, e PC1/PC3, sendo que as espécies do gênero *Marmosops* possuem uma maior plasticidade morfológica dos crânios associados a extremidade positiva de PC1, enquanto espécies de *Thylamys* estão associadas a crânios voltados para a extremidade positiva de PC2 e extremidade negativa de PC3 (Figura 2).

Para a vista lateral do crânio, percebe-se uma leve separação entre o gênero *Thylamys*, na qual estão associados aos valores positivos de PC1, PC2 e PC3, referente a um crânio com um leve aumento na altura da crista sagital, como também um arqueamento do arco zigomático. Os valores negativos de PC1, PC2 e PC3 estão associados a um crânio com uma elevação da crista sagital, mas diferem pelo fato do crânio associado ao PC1 possuir uma grande atenuação do arco zigomático, e ao PC2 um afunilamento da região do rostro (Figura 3).

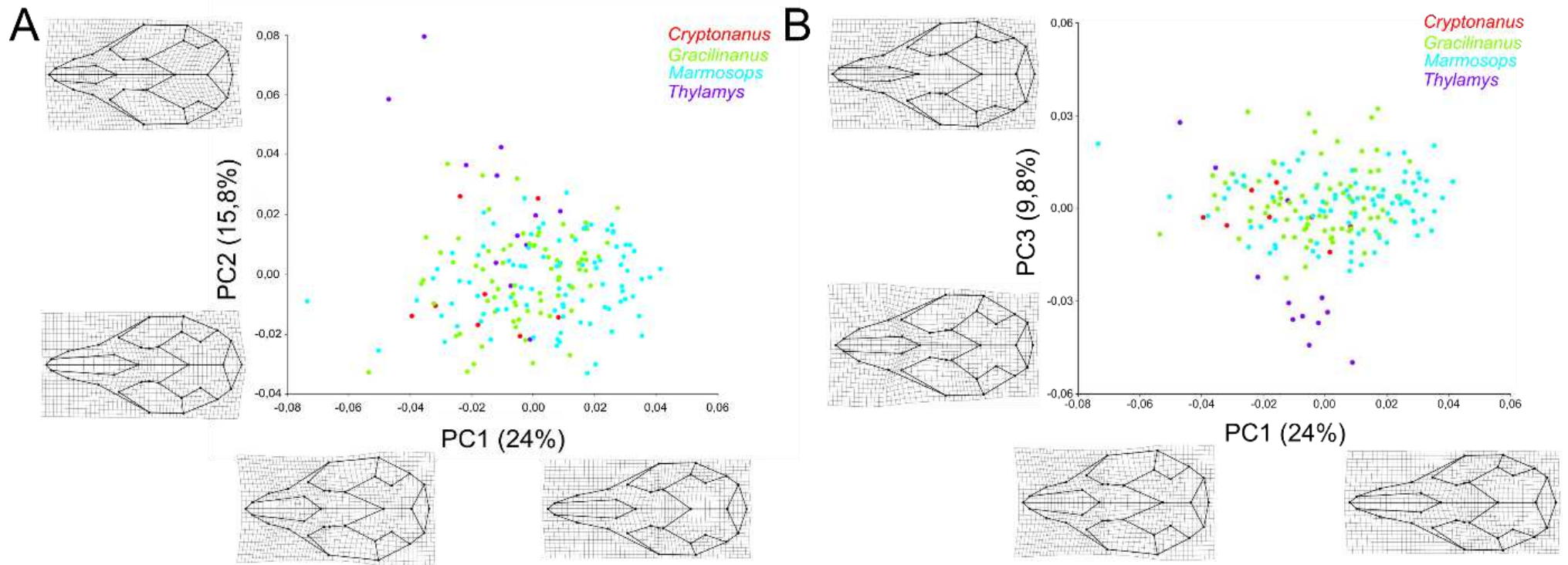


Figura 2 – Gráfico da análise de componentes principais (PCA) dos marcos anatômicos da vista dorsal do crânio de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os três primeiros componentes principais (PCs). As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC. A) PC1 vs PC2; B) PC1 vs PC3.

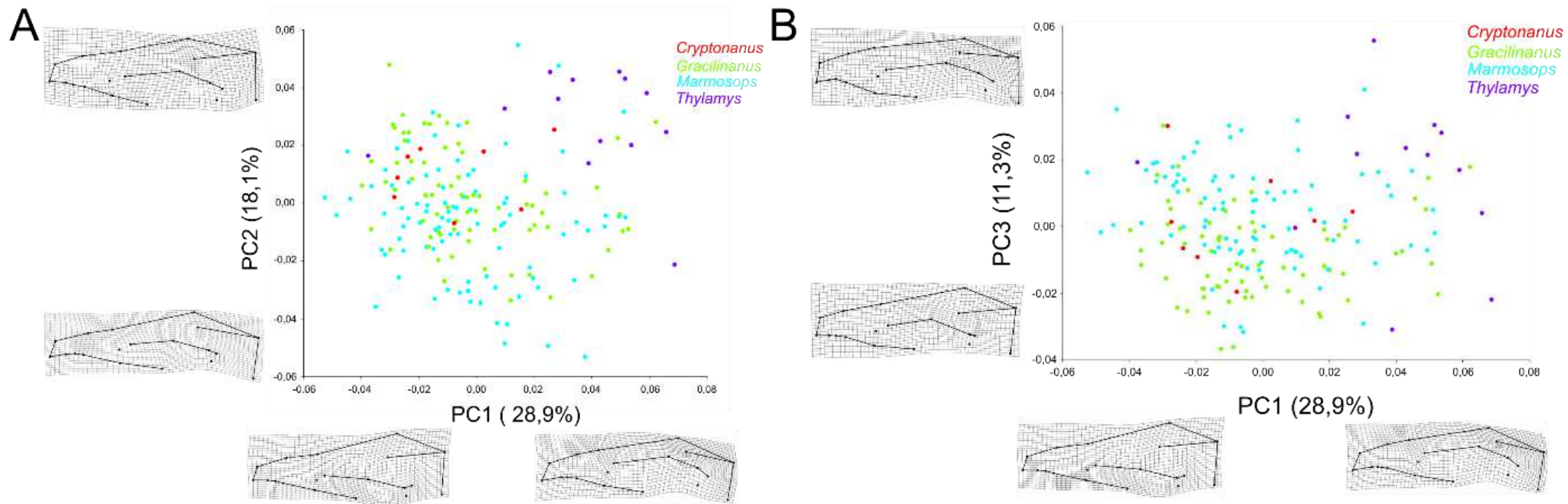


Figura 3 - PCA dos marcos anatômicos da vista lateral do crânio de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os três primeiros componentes principais (PCs). As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC. A) PC1 vs PC2; B) PC1 vs PC3.

Para a vista ventral do crânio, os valores de PC1 estão associados com crânios que possuem um basicrânio relativamente maior e os valores de PC2 com o basicrânio menores. Para os valores positivos de PC1 e PC2, estão associados a crânios com alongamento no rostro, e para os valores negativos de ambos, estão associados a crânios com uma retração do rostro porém com um aumento da largura do palato. Espécies do gênero *Marmosops* e *Gracilinanus* estão mais associados a crânios referentes tanto a valores positivos e negativos de PC1, enquanto *Thylamys* e *Cryptonanus* estão mais associados a crânios referentes aos valores negativos de PC1 (Figura 4).

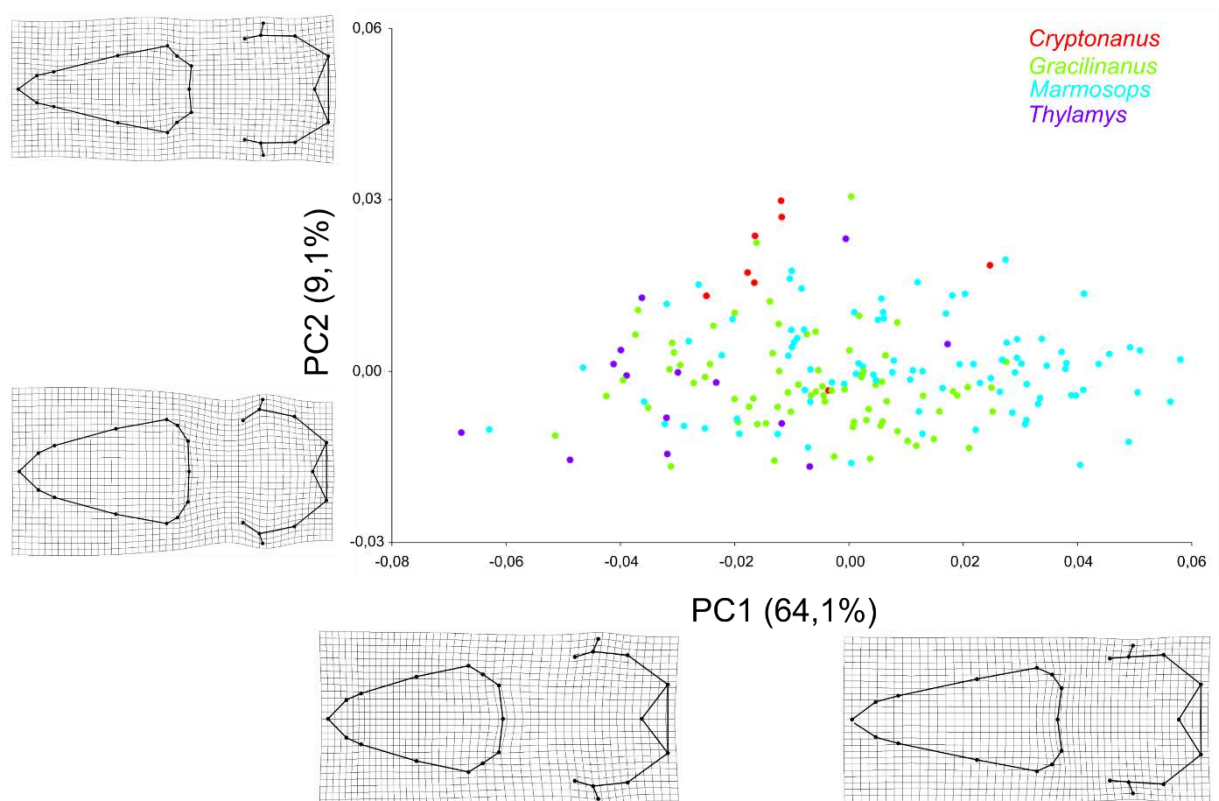


Figura 4 - PCA dos marcos anatômicos da vista ventral do crânio de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os dois primeiros PCs. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC.

Para a vista lateral da mandíbula, os valores positivos de PC1, PC2 e PC3 estão associados a mandíbulas com um alongamento da região anterior e uma atenuação do processo coronóide. Já os valores negativos de PC1, PC2 e PC3 estão associados a uma diminuição da região anterior, mas com um aumento do processo coronóide (Figura 5). Diferente do ocorrido com a vista ventral do crânio, na mandíbula espécies dos gêneros *Marmosops* e *Gracilinanus* estão mais associados a crânios referentes a valores positivos de PC2, enquanto espécies do gênero *Thylamys* e *Cryptonanus* estão mais associados a crânios referentes aos valores negativos de PC2.

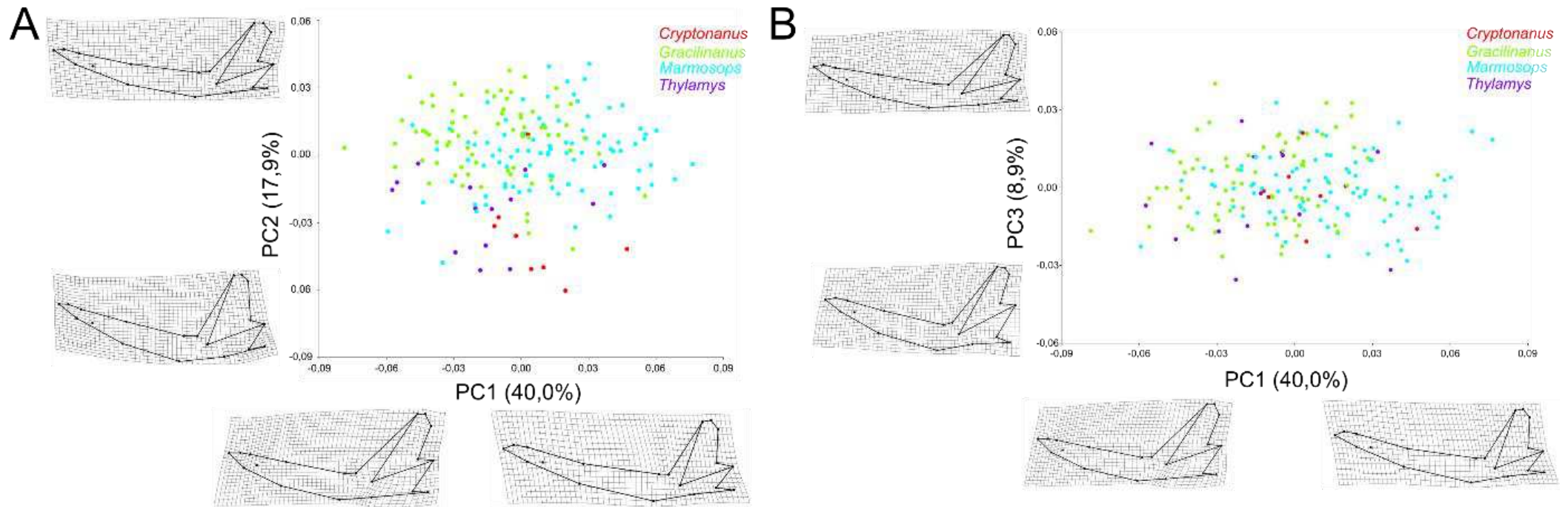


Figura 5 – PCA dos marcos anatômicos da vista lateral da mandíbula de quatro gêneros da tribo Thylamyini e porcentagem de variação entre os três primeiros componentes principais (PCs). As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo do PC. A) PC1 vs PC2; B) PC1 vs PC3.

4.3 Variação da forma

Por meio das análises de CVA, consideramos apenas as duas primeiras variáveis canônicas (CVs) para cada um dos três critérios taxonômico e ecológicos (gênero, dieta e hábitos locomotores). A menor taxa de explicação encontrada da variação da forma (74,4%) foi em dieta, principalmente para a vista lateral do crânio (Tabela 5). Além disso, foi representada as distâncias de Procrustes e de Mahalanobis para os três classificadores (Tabela 6, 7 e 8).

Tabela 5 – Autovalores de CV1 e CV2 para as vistas dorsal, lateral e ventral do crânio, e vista lateral da mandíbula (D, L, V e M, respectivamente), dos três classificadores: gênero, dieta e hábitos locomotores.

	Classificadores		
	Gênero	Dieta	Hábito Locomotor
CV1	D – 70,0%	D – 52,3%	D – 69,0%
	L – 70,2%	L – 49,2%	L – 71,8%
	V – 74,6%	V – 57,4%	V – 68,3%
	M – 74,2%	M – 47,5%	M – 63,0%
CV2	D – 25,7%	D – 28,8%	D – 30,0%
	L – 22,9%	L – 25,2%	L – 28,1%
	V – 19,8%	V – 20,8%	V – 31,6%
	M – 18,8%	M – 28,0%	M – 36,9%
Total	D – 95,7%	D – 81,1%	D – 99,0%
	L – 93,1%	L – 74,4%	L – 99,9%
	V – 94,4%	V – 78,2%	V – 99,9%
	M – 93,0%	M – 75,5%	M – 99,9%

4.3.1 Critérios taxonômicos e ecológicos

4.3.1.1 Gênero

Os espécimes com a forma mais similar entre si em todas as vistas do crânio e mandíbula, pertencem aos gêneros *Gracilinanus* e *Marmosops* (Tabela 6). Em vista cranial dorsal estão mais associados aos valores positivos de CV1, portando crânios com leve retração do rosto, um alongamento evidente dos ossos nasais em direção a região orbital e um leve alongamento posterior da caixa craniana (Figura 6A). Em vista lateral e ventral do crânio estão associados à valores negativos de CV1, referentes a crânios com um arqueamento da crista sagital, retração do arco zigomático, alongamento do rosto, aumento do palato e basicrânio relativamente maiores (Figura 6B e 6C). Enquanto para a vista lateral da mandíbula estão associados a mandíbulas com alongamento da região anterior e processo coronóide menor, referentes aos valores positivos de CV1 (Figura 6D).

Para o gênero *Cryptonanus* em vista dorsal está relacionado aos valores positivos de CV2 associados a crânios com retração da região posterior do rostró e um aumento da caixa craniana, mais evidente na região orbital (Figura 6A). Em vista lateral, está associado a crânios com retração do arco zigomático e possui um pequeno declive do osso nasal (Figura 6B), enquanto para vista ventral está associado com um palato curto e largo e um basicrânio relativamente maior (Figura 6C).

Observamos as maiores diferenças entre *Thylamys* e os outros gêneros, para todas as vistas especialmente para a vista lateral do crânio (Tabela 6) a qual está associada a crânios com um leve aumento da crista sagital, arqueamento do osso nasal e elevação do arco zigomático (Figura 6B). Para vista dorsal, está associado com rostró curto como em *Cryptonanus*, porém a região orbital e caixa craniana não possui aumento evidente, relacionados aos valores positivos de CV1 (Figura 6A). Em vista ventral, *Thylamys* está associado a crânios com um palato mais curto e largo, e um basicrânio mais fechado anteriormente (Figura 6C). Para a vista lateral da mandíbula, *Thylamys* está associado com mandíbulas mais robustas e apresentam um processo coronóide maior, o mesmo ocorre para o gênero *Cryptonanus* (Figura 6D).

Tabela 6 - Distâncias de Procrustes (acima da diagonal) e Mahalanobis (abaixo da diagonal) entre todos os gêneros da tribo Thylamyini. Para cada par de gênero, os valores indicam distâncias calculadas para configurações de marcos para as vistas dorsal (D), ventral (V) e lateral (L) do crânio e da mandíbula (M), respectivamente. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$.

		<i>Cryptonanus</i>	<i>Gracilinanus</i>	<i>Marmosops</i>	<i>Thylamys</i>
<i>Cryptonanus</i>	D		0,026	0,026	0,040
	L		0,025	0,024	0,054
	V	-	0,023	0,027	0,030
	M		0,050	0,038	0,030
<i>Gracilinanus</i>	D	5,472		0,012	0,039
	L	4,717		0,015	0,054
	V	4,998	-	0,019	0,029
	M	4,647		0,027	0,035
<i>Marmosops</i>	D	4,450	1,512		0,041
	L	3,773	1,546		0,055
	V	3,897	1,613	-	0,042
	M	3,642	1,523		0,039
<i>Thylamys</i>	D	7,435	7,258	6,563	
	L	5,549	5,870	5,039	-
	V	5,615	6,478	5,648	
	M	4,406	5,481	4,703	

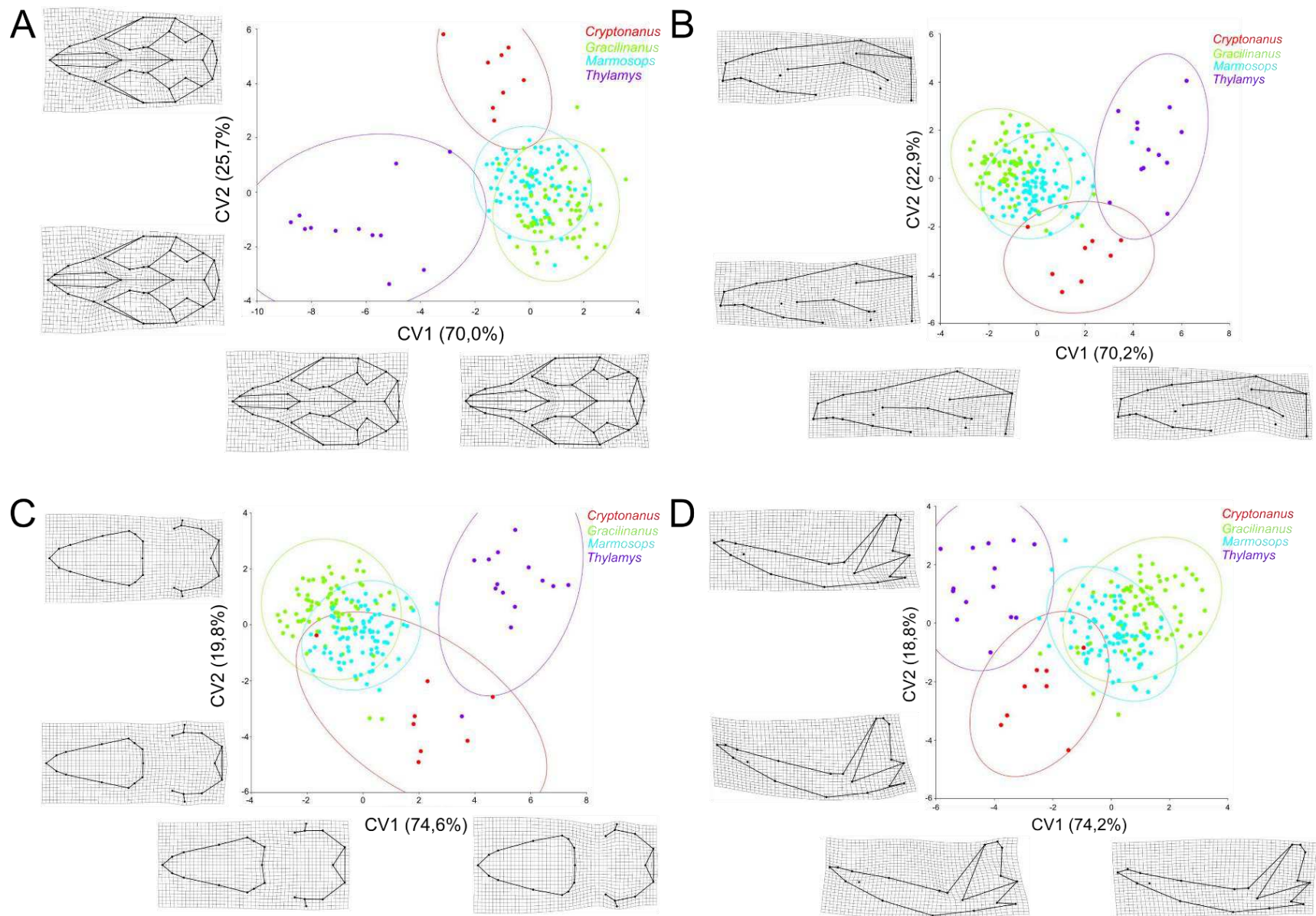


Figura 6 – Variáveis Canônicas dos marcos anatômicos dos quatro gêneros analisados da tribo Thylamyini, e a porcentagem de variância explicada pelos dois primeiros CVs, a partir de uma regressão das coordenadas de Procrustes. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo CV. A) Vista dorsal do crânio; B) Vista lateral do crânio; C) Vista ventral do crânio; e D) Vista lateral da mandíbula. As elipses de confiança são de 0,95.

4.3.1.2 Dieta

Para a dieta dos espécimes, definimos cinco categorias de acordo com a tendência de cada espécie para insetivoria ou frugivoria (ver item 3.3 em Materiais e Métodos). Além disso, elaboramos um ranking (Figura 7) para retratar visualmente a tendência alimentar dentro de um gradiente de variação, conforme proposto originalmente por Vieira e Astúa de Moraes (2003). Uma maior tendência à insetivoria (A) foi observada para *T. macrurus*, enquanto uma maior tendência à frugivoria (E) foi observada para *M. paulensis*, enquanto uma dieta omnívora foi registrada para *C. agricolai*, *G. agilis* e *M. incanus*.

I	II	III	IV	V
<i>Caluromys</i>	<i>Micoureus</i>	<i>Didelphis</i>	<i>Philander</i>	<i>Lestodelphys</i>
<i>Caluromysiops</i> →	<i>Marmosa</i> →		→ <i>Metachirus</i>	→ <i>Lutreolina</i>
<i>Glironia*</i>	<i>Marmosops</i>		<i>Thylamys</i>	<i>Chironectes</i>
	<i>Gracilinanus</i>		<i>Monodelphis</i>	
			<i>Caenolestes</i>	
			<i>Rhyncholestes</i>	
			<i>Lestoros</i>	
			<i>Dromiciops</i>	

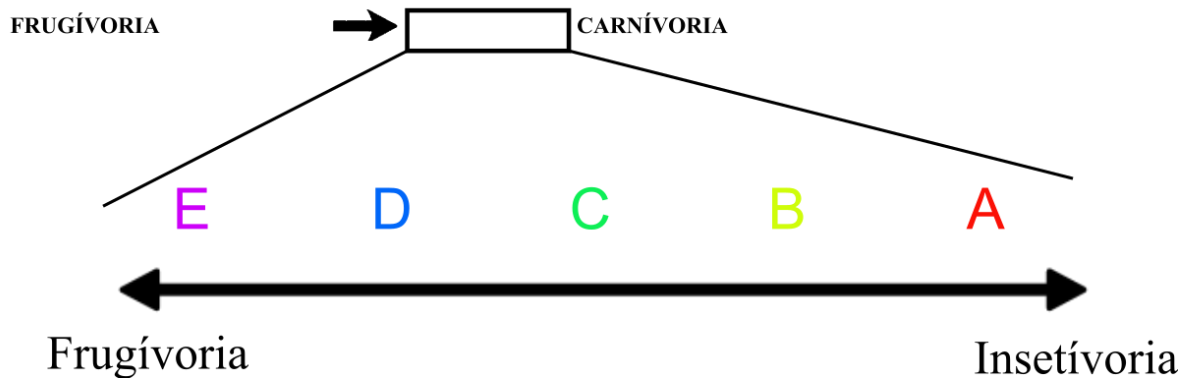


Figura 7 – Esquema da tendência alimentar das espécies analisadas da tribo Thylamyini. As cores usadas são as mesmas dos resultados da CVA com o critério ecológico de dieta. Foi utilizado como base a categorização de dieta proposta por Vieira e Astúa de Moraes (2003). A) *T. macrurus*; B) *G. microtarsus*; C) *C. agricolai*, *G. agilis* e *M. incanus*; D) *T. karimii* e *T. velutinus*; E) *M. paulensis*.

Os espécimes da categoria A, representados pelo *T. macrurus*, possuem a maior diferença na variação na forma comparado com as outras categorias alimentares, principalmente em vista dorsal do crânio (Tabela 7). Os espécimes estão associados em vista dorsal com crânios que possuem um rostro levemente alongado e um basicrânio mais alongado posteriormente (Figura 8A), em vista lateral um arqueamento do arco zigomático bem acentuado e em vista

ventral retração anterior e dilatação posterior do palato, e basicrânio menor (Figura 8B e 8C). Em vista lateral da mandíbula, estão associados a mandíbulas com aumento do processo coronóide (Figura 8D).

Os espécimes das categorias B e C em todas as vistas craniais e mandibulares possuem as menores distâncias em relação aas outras categorias tendo mais semelhanças morfológicas, porém ainda assim há diferenças na variação da forma (Tabela 7). As espécies pertencentes a essa categoria são *C. agricolai*, *G. agilis*, *G. microtarsus* e *M. incanus*. Esses espécimes estão associados a crânios com um aumento nos ossos nasais e um aumento relativo do basicrânio (Figura 8A). Em vista lateral, estão associados a crânios com elevação da crista sagital, retração do arco zigomático e um pequeno declive do osso nasal, já em vista ventral estão associados a crânios com palato relativamente mais curto e estreito, comparado com os demais grupos (Figura 8B e 8C). Em vista lateral da mandíbula, estão associados a mandíbulas com um alongamento anterior e com retração do processo coronóide (Figura 8D).

Os espécimes da categoria D, representados pelas espécies *T. karimii* e *T. velutinus*, estão sobrepostos apenas com espécimes da categoria C, sendo assim, esses espécimes não possuem uma grande diferenciação na variação da forma com os espécimes do grupo C (Tabela 7). Em vista dorsal do crânio, estão associados com crânios que possuem um rostro mais afinado e curto, com uma caixa craniana pequena, com um aumento posterior da região orbital, e um basicrânio menor (Figura 8A); em vista lateral e ventral, estão associados a crânios similares aos encontrados em A, porém também se encontram espécimes com uma retração do arco zigomático (Figura 8B e 8C). Já em vista lateral da mandíbula, estão associados com mandíbulas com um afilamento anterior e com aumento do processo coronóide (Figura 8D).

Os espécimes da categoria E, representado pela espécie *M. paulensis*, possui maior variação em relação a categoria A e D, principalmente em vista dorsal do crânio (Tabela 7). Os crânios associados a esse grupo alimentar são similares aos grupos B e C. As diferenças observadas se destacam em vista dorsal, sendo associados a crânios com expansão da caixa craniana tanto na região anterior quanto na região posterior cranial (Figura 8A), e em vista lateral da mandíbula, estão associados com mandíbulas mais afiladas na parte anterior (Figura 8D).

Tabela 7 - Distâncias de Procrustes (acima da diagonal) e Mahalanobis (abaixo da diagonal) entre as categorias alimentares definidas para tribo Thylamyini. Para cada par do grupo alimentar, os valores indicam distâncias calculadas para configurações de marcos para as vistas dorsal (D), ventral (V) e lateral (L) do crânio e da mandíbula (M), respectivamente. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$.

		A	B	C	D	E
A	D		0,083	0,087	0,086	0,100
	L		0,084	0,082	0,086	0,093
	V	-	0,055	0,065	0,045	0,084
	M		0,054	0,068	0,059	0,093
B	D	10,954		0,018	0,047	0,033
	L	10,380		0,016	0,060	0,030
	V	9,764	-	0,014	0,028	0,032
	M	7,991		0,025	0,040	0,056
C	D	10,351	3,292		0,039	0,028
	L	9,859	2,281		0,057	0,022
	V	9,097	2,151	-	0,031	0,021
	M	7,452	2,728		0,033	0,036
D	D	11,753	9,924	7,760		0,054
	L	10,203	6,362	5,353		0,065
	V	8,914	6,796	5,773	-	0,048
	M	7,572	6,485	4,838		0,045
E	D	13,756	6,133	5,783	9,374	
	L	12,043	4,263	4,401	7,677	
	V	10,894	3,943	3,861	7,443	-
	M	9,453	4,798	4,426	6,285	

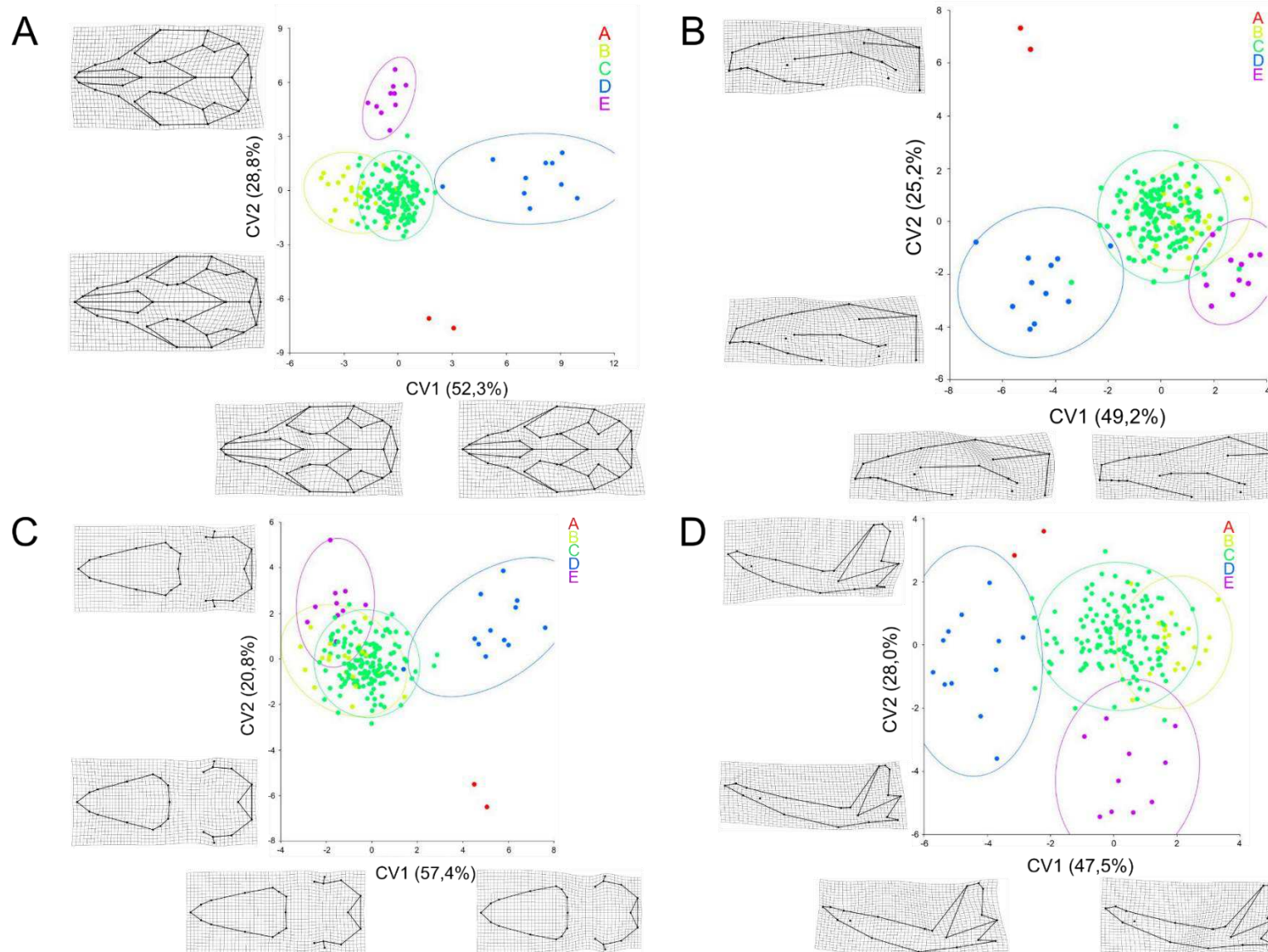


Figura 8 – Variáveis Canônicas dos marcos anatômicos das cinco categorias alimentares para as espécies analisadas da tribo Thylamyini, e a porcentagem de variância explicada pelos dois primeiros CVs, a partir de uma regressão das coordenadas de Procrustes. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo CV. A) Vista dorsal do crânio; B) Vista lateral do crânio; C) Vista ventral do crânio; e D) Vista lateral da mandíbula. As elipses de confiança são de 0,95.

4.3.1.3 Hábito Locomotor

Para os hábitos locomotores foram definidos três hábitos englobando cada espécie em um grupo: arborícola, espécies encontradas apenas em estrato arbóreo; escansorial, espécies encontradas tanto em estrato arbóreo quanto em estrato terrestres; e terrícola, espécies encontradas apenas no estrato terrestre.

O hábito locomotor mais distinto é o terrícola que possui maiores distâncias em relação aos outros hábitos (Tabela 8). O hábito escansorial se encontra na média entre os outros hábitos (Figura 9) em todas as vistas do crânio. Possuem uma menor distância com o hábito arborícola, e assim podemos afirmar que apresentam mais similaridades na forma com hábitos arborícolas, e menos com hábitos terrícolas (Tabela 8). Já entre os hábitos terrícolas e arborícolas, com exceção da vista lateral da mandíbula, houveram diferenças na variação da forma em vistas do crânio, dado que as elipses não se sobrepõem (Figura 9A e Tabela 8).

Tabela 8 - Distâncias de Procrustes (acima da diagonal) e Mahalanobis (abaixo da diagonal) entre todos os hábitos locomotores definidos para tribo Thylamyini. Para cada par de padrões, os valores indicam distâncias calculadas para configurações de marcos para as vistas dorsal (D), ventral (V) e lateral (L) do crânio e da mandíbula (M), respectivamente. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$.

		Arborícola	Escansorial	Terrícola
Arborícola	D		0,012	0,043
	L		0,015	0,042
	V	-	0,016	0,030
	M		0,023	0,030
Escansorial	D	1,155		0,046
	L	1,245		0,040
	V	1,240	-	0,042
	M	1,207		0,042
Terrícola	D	4,867	4,548	
	L	4,615	4,126	
	V	4,340	3,920	-
	M	4,213	3,979	

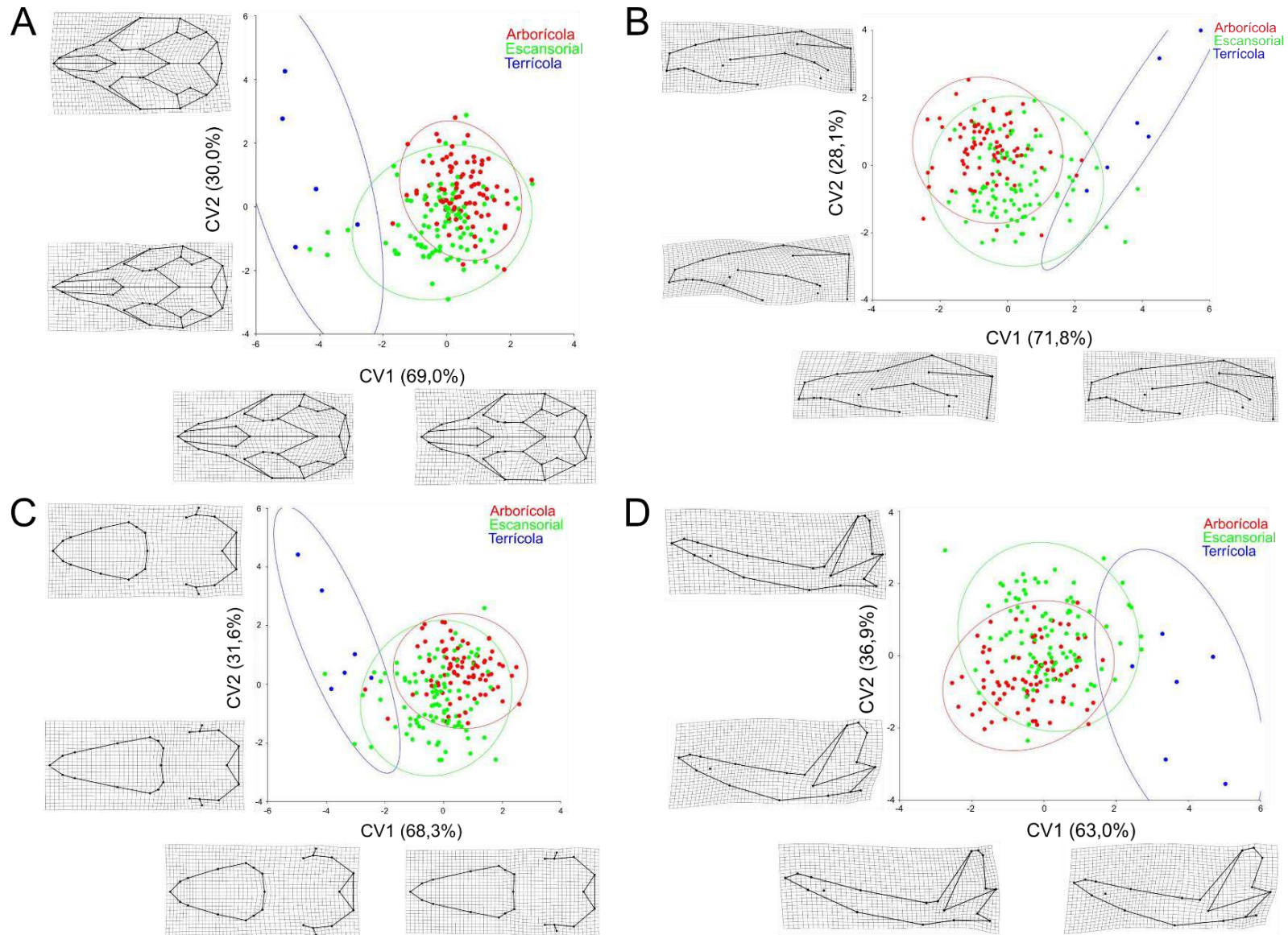


Figura 9 – Variáveis Canônicas dos marcos anatômicos dos três hábitos locomotores dos espécimes analisados da tribo Thylamyini, e a porcentagem de variância explicada pelos dois primeiros CVs, a partir de uma regressão das coordenadas de Procrustes. As grades indicam as deformações associadas aos extremos de cada eixo CV. A) Vista dorsal do crânio; B) Vista lateral do crânio; Vista ventral do crânio; e D) Vista lateral da mandíbula. As elipses de confiança são de 0,95.

4.3.1.4 Bioma

Para o critério ecológico de bioma, foram definidos, a partir da literatura, dois biomas para os espécimes analisados: Cerrado (Ce), ocorrência de espécies em formações savânicas (florestas secas e formações abertas), e Mata Atlântica (Ma), ocorrência de espécies em ambientes florestais úmidos (florestas úmidas). A partir dos resultados da análise discriminante é possível observar diferenças em todas as vistas do crânio e mandíbula, com destaque nas vistas ventral do crânio e lateral da mandíbula (Tabela 9).

Tabela 9 – Resultados da análise de função discriminante do classificador ecológico do bioma de cada vista do crânio (dorsal, lateral e ventral) e mandíbula. Valores das distâncias de Procrustes e Mahalanobis entre os biomas Cerrado e Mata Atlântica (Ce--Ma) para todos os espécimes da tribo Thylamyini. A significância de todas as distâncias foi avaliada por meio de testes de permutação, com 10.000 rodadas de permutação, e todas as distâncias apresentadas nesta tabela foram significativas para $p < 0,05$.

Vistas	Distância de Procrustes	Valor de p	Distância de Mahalanobis	Valor de p (T²)
Dorsal	0,016	< 0,05	2,968	< 0,05
Lateral	0,013	0,049	2,343	< 0,05
Ventral	0,008	0,106	2,094	< 0,05
Mandíbula	0,012	0,121	2,524	< 0,05

4.4 Análise Filogenética

Obtivemos um total de 2730 pares de base dos 3 genes (BRCA1, CYTB e OGT) dos 56 marsupiais dos 5 gêneros da Tribo Thylamyini e dos 2 gêneros do grupo externo (*Didelphis* e *Metachirus*) (Tabela 10). Além disso, a partição de códons utilizada dos genes foi obtida pelo programa *Partition Finder* hospedado no portal CIPRES Science Gateway v.3.3 (Tabela 11).

Tabela 10 – Genes utilizados na construção de árvore filogenética e a quantidade de pares de bases (pb).

Nomes dos Genes	Abreviação	Pares de Base (pb)
<i>Breast Cancer 1</i>	BRCA1	888
<i>Cytochrome B</i>	CYTB (Par 1) CYTB (Par 2)	1104 (total)
<i>O-Linked N-Acetylglucosamine (GlcNAc) Transferase</i>	OGT	738

Tabela 11 - Partição de códons dos genes utilizados, obtidos pelo programa *Partition Finder* hospedado no portal CIPRES Science Gateway v.3.3.

Genes	Modelo sugerido	Partição
BRCA1	HKY+G+X	BRCA1codon1, BRCA1codon2, BRCA1codon3
CYTB	GTR+I+G	CYTBcodon1, CYTBcodon2
	GTR+G	CYTBcodon3
OGT	GTR+G+X	OGT

A árvore construída apresenta separação em dois clados principais, um composto pelo gênero *Marmosops*, e outro composto pelos gêneros *Gracilinanus* (*Thylamys* + *Cryptonanus*). Podamos a filogenia (Figura 10 - árvore podada e Apêndice D - árvore original) com o auxílio do programa Mesquite. Além disso, realizamos o mapeamento os dados morfológicos na filogenia com todas as vistas do crânio e mandíbula, estimando a morfologia dos ancestrais de cada ramo. (Figuras 11 a 14).

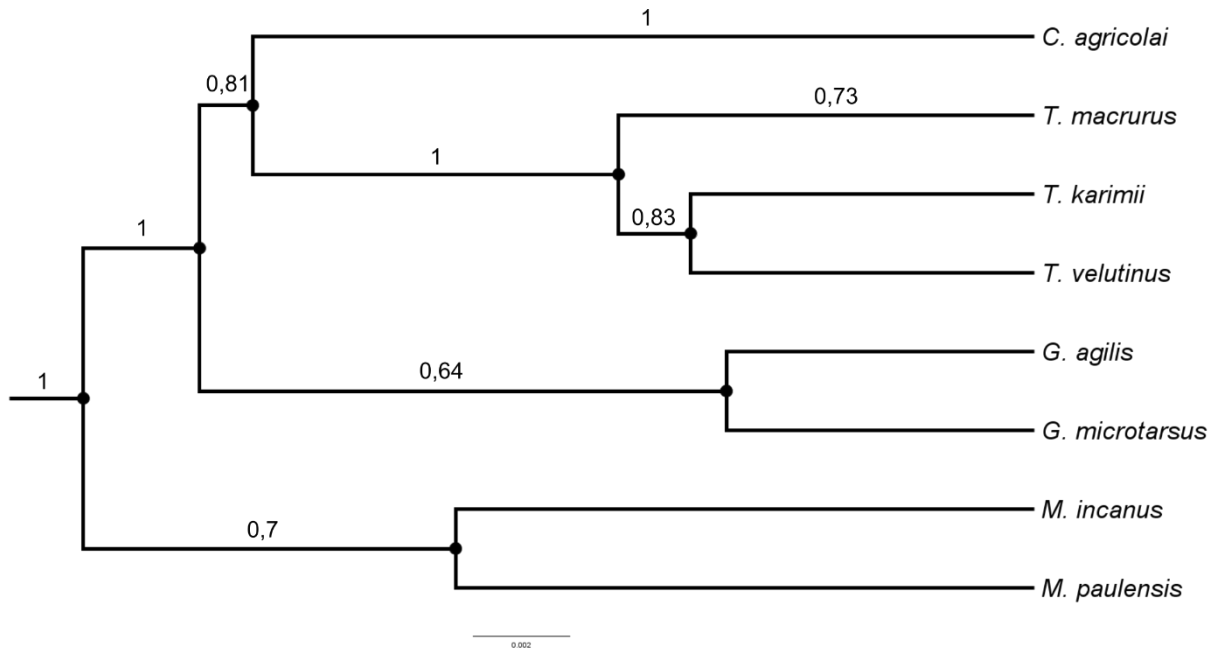


Figura 10 – Filogenética podada a partir da filogenia construída (Apêndice D), juntamente com os valores “posteriores”.

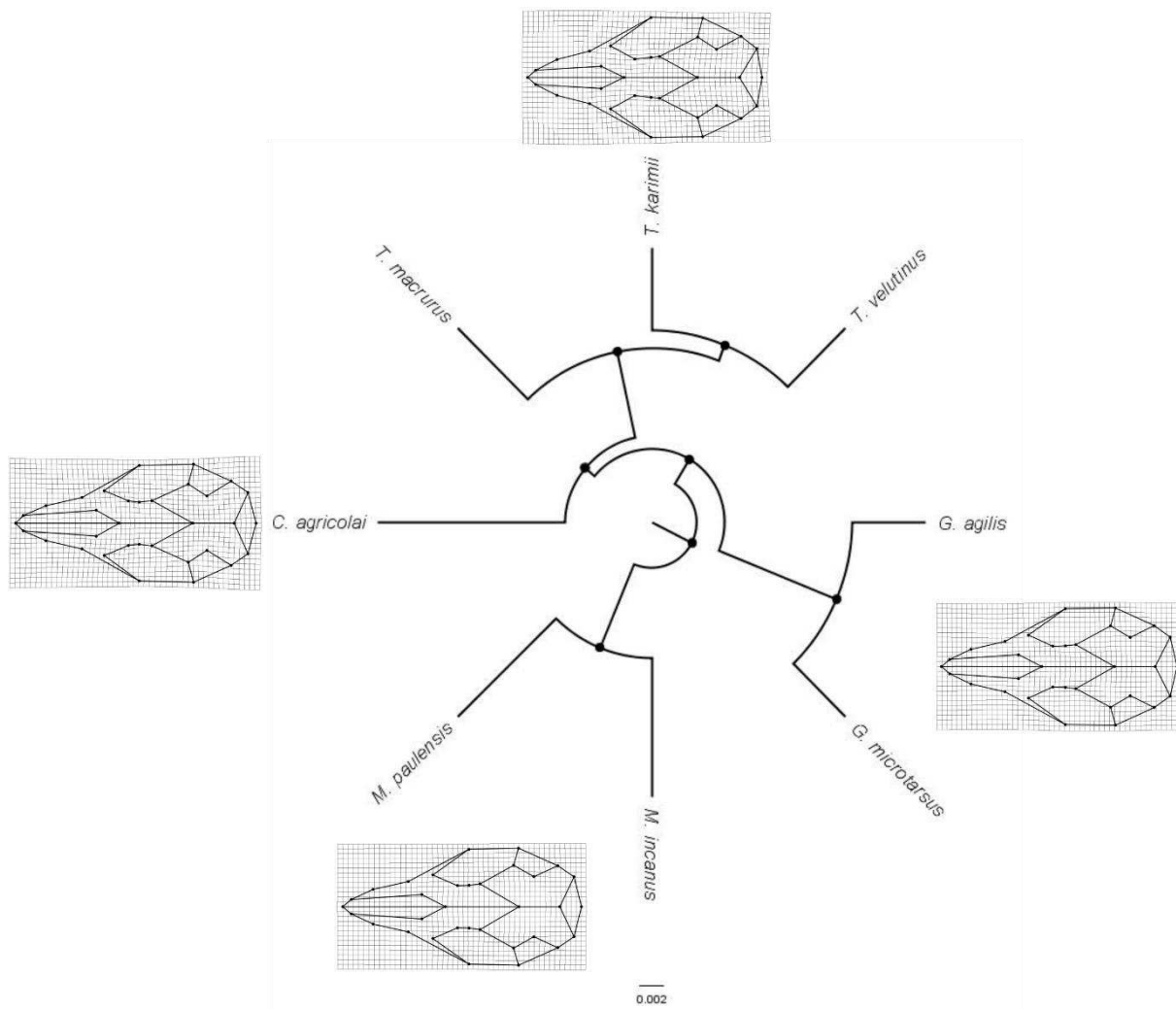


Figura 11 - Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista dorsal do crânio. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.

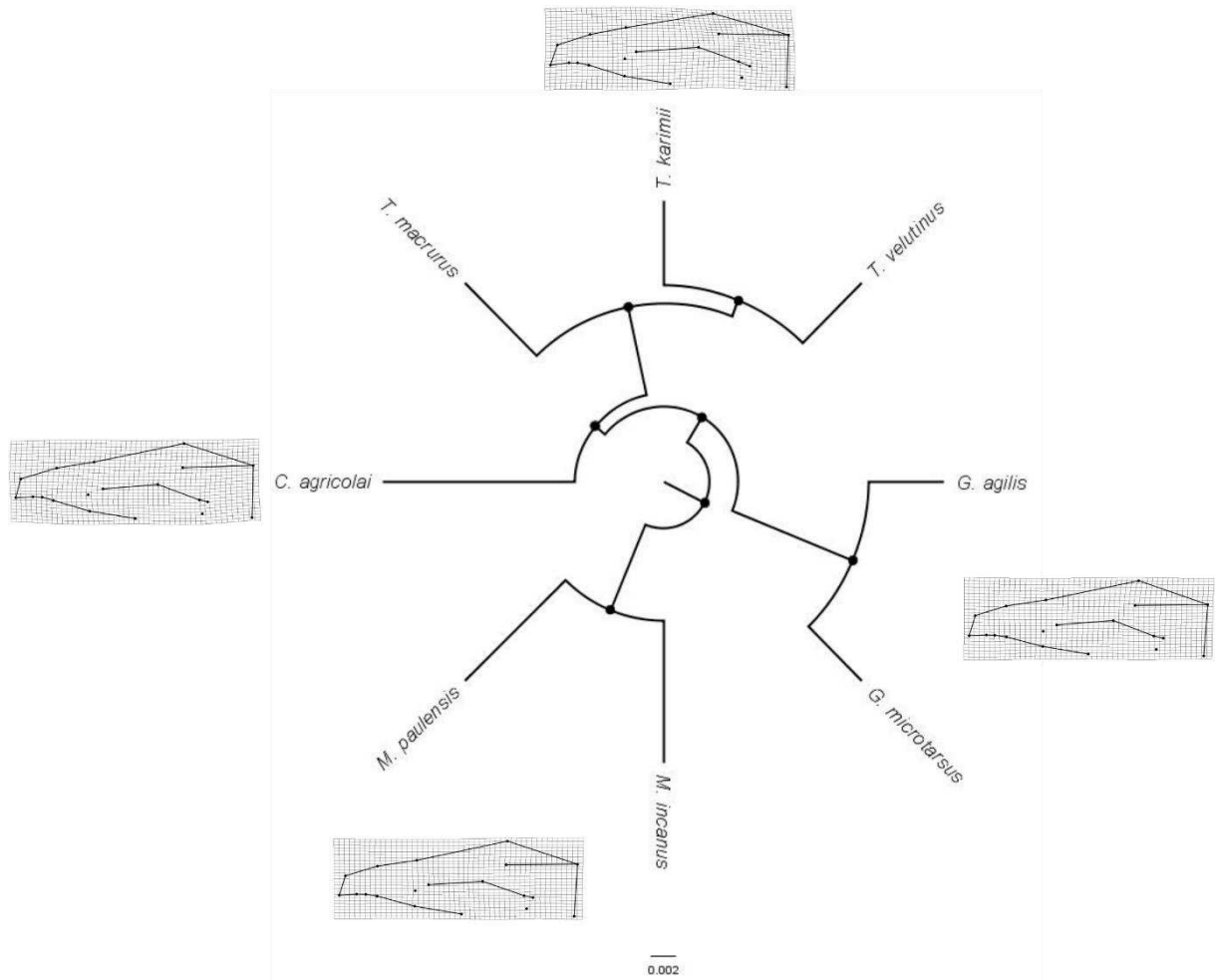


Figura 12 – Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista lateral do crânio. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.

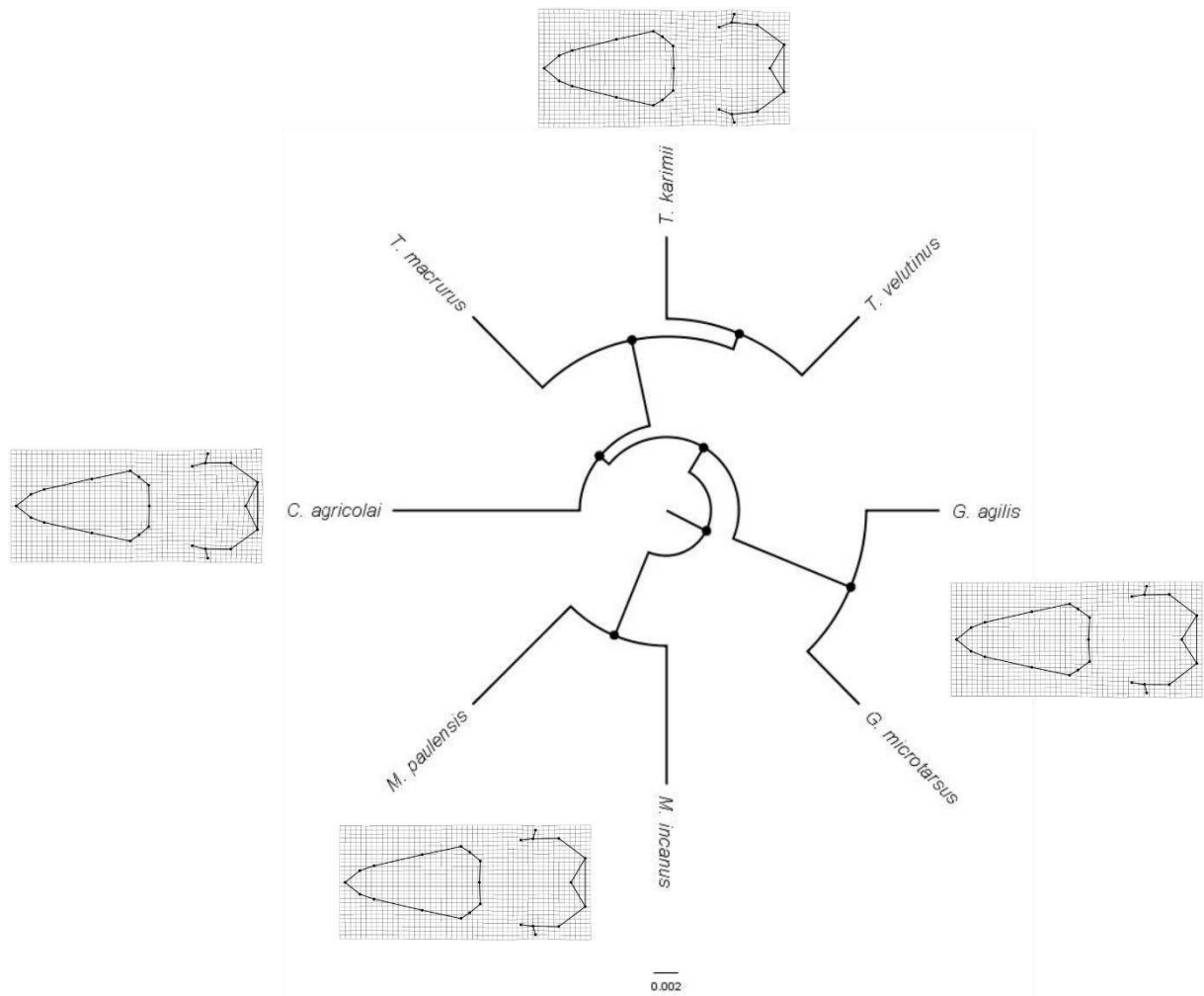


Figura 13 - Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista ventral do crânio. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.

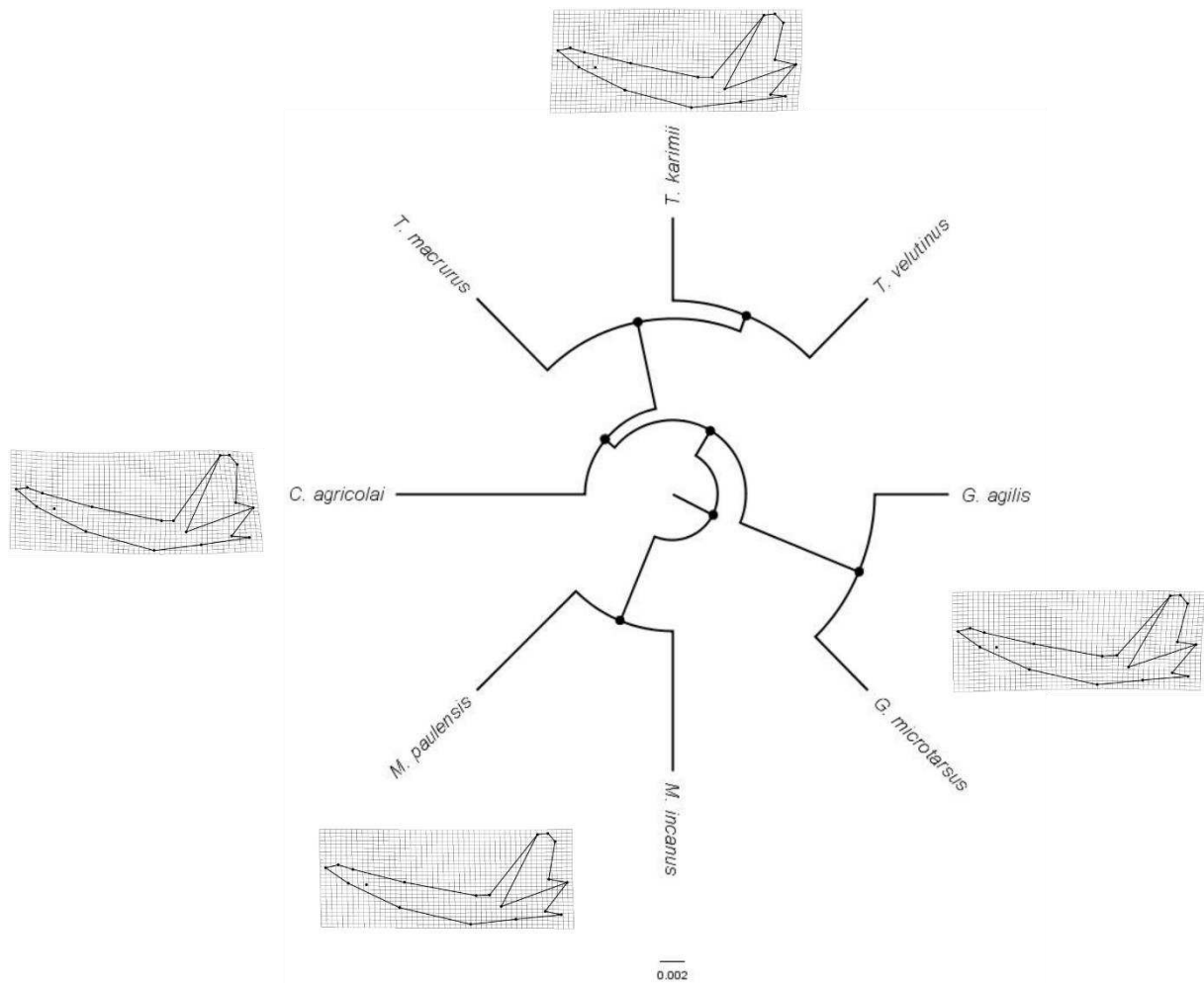


Figura 14 – Mapeamento dos dados morfológicos na filogenia em vista lateral da mandíbula. As malhas de distorção indicam as deformações associadas ao ancestral de cada gênero comparado, e os pontos demarcados apontam a localização dos ancestrais assinalados.

Estimamos o sinal filogenético da forma média de cada espécie utilizando os resíduos da regressão entre coordenadas e tamanho do centroide. Podemos concluir que espécies filogeneticamente mais próximas são mais similares quanto a forma em vista ventral do crânio e lateral da mandíbula enquanto o mesmo não foi observado para a vista dorsal e lateral do crânio (Tabela 12).

Tabela 12 – Sinal filogenético ($K_{(mult)}$) para a forma das vistas dorsal, lateral e ventral do crânio, e vista lateral da mandíbula dos espécimes analisados.

Vista	$K_{(mult)}$	p
Dorsal	0,776	0,299
Lateral	0,823	0,159
Ventral	1,082	0,004
Mandíbula	0,927	0,025

5 – DISCUSSÃO

5.1 Variação da forma

Nossos resultados indicam que, de maneira geral, não há diferenças significativas na forma entre as oito espécies de *Thylamys* estudadas, mesmo considerando as diferenças de dieta e uso do habitat entre as espécies. Uma morfologia craniana conservadora com limitação das variações morfológicas como resposta a influência de fatores ecológicos (como por exemplo dieta e uso vertical do habitat), foram observados em outros estudos com Didelphidae (ASTÚA, 2015; ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000; CHEMISQUY *et al.*, 2020). Estudos anteriores, com outras espécies de didelfídeos, também observaram pouca variação na forma da escápula em função do hábito locomotor (ASTÚA, 2009) e da dentição molar em função da dieta (CHEMISQUY *et al.*, 2015; MAGNUS & CÁCERES, 2017).

Apesar das semelhanças de forma, observamos que as espécies de *Thylamys* são claramente distintas das demais, principalmente para as vistas dorsal e lateral do crânio (Figuras 2, 3 e 6). O crânio, em vista dorsal, apresenta uma região orbital mais alongada anteriormente (marcos anatômicos simétricos 10-27, 15-24, 16-25 e 17-26, referência na Figura 1), e o arco zigomático, em vista lateral, é mais arqueado (marcos anatômicos 15 a 18). Essas estruturas morfológicas estão relacionadas com a inserção dos músculos de mastigação (temporal e masseter), e podem oferecer maior suporte para inserção dos músculos relacionados com o movimento dos olhos (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000; PREUSCHOFT; WITZEL, 2005).

O arco zigomático oferece suporte para a inserção dos músculos da mastigação (masseter) e articula a mandíbula com a caixa craniana, estando vinculado diretamente com a dieta (GONZÁLEZ, 2014). Apesar do arco e da região orbital em *Thylamys*, apresentarem um aumento anterior, ainda assim, não possuem uma dimensão tão grande se comparado com as espécies arborícolas como por exemplo *Caluromys philander* (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000) ou *Cryptonanus*. Esses gêneros têm semelhanças em relação ao rostro curto e mandíbula com processo coronóide maior, mas diferem em relação ao tamanho relativo da caixa craniana e região orbital. Esse “padrão” craniano pode estar mais associado a hábitos arborícolas por proporcionarem maior suporte aos músculos envolvidos no movimento dos olhos, conforme observado em *Caluromys philander* e *Glironia venusta* (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000; VIEIRA & ASTÚA DE MORAES, 2003), permitindo assim uma melhor exploração do espaço de forma tridimensional (CAMARGO *et al.*, 2019).

Diferente dos gêneros *Thylamys* e *Cryptonanus*, *Marmosops* apresenta uma forma craniana e mandibular mais intermediária. Observamos que esse gênero possui uma grande plasticidade em relação a forma, devido a flutuação encontrada dos espécimes analisados no eixo de PC1 (Figuras 2 a 5). Além disso, identificamos que *Marmosops* possui uma dieta bastante diversificada, hábito locomotor escansorial (podendo utilizar o solo e os estratos superiores), e ampla distribuição geográfica (BEZERRA; GEISE, 2015). Outros estudos indicam ainda que, *Marmosops incanus* apresenta grande variação morfológica intraespecífica (PINHEIRO, 2003), e entre populações em um gradiente altitudinal (FARIA, 2008), apresentando variações no tamanho craniano.

Os gêneros *Marmosops* e *Gracilinanus* estão associados a rostros alongados, basicrânio pequeno com crista sagital arqueada, e mandíbula longa e afilada com processo coronóide curto (Figura 2 a 5). Essas características morfológicas são similares às observadas em crânios de *Didelphis* spp., que também apresentam dieta omnívora (ASTÚA, 2015). Além disso, o fato da crista sagital ser mais arqueada pode estar relacionado com a maior inserção dos músculos da mastigação, voltados especialmente para espécies carnívoras e omnívoras, como *Didelphis* spp. e *Lutreolina crassicaudata* (ASTÚA, 2015; ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000).

De maneira geral, nossos resultados demonstraram que, as variações observadas na morfologia craniana e mandibular das espécies de Thylamyini, parecem estar relacionadas a uma forte correlação entre a região antero-posterior do crânio. Marsupiais têm um padrão de integração craniana com magnitude maior do que em mamíferos placentários, sendo assim, as regiões cranianas são muito integradas e covariam muito de perto (CHEMISQUY *et al.*, 2020). Como consequência, qualquer processo de seleção em alguma característica morfológica resulta em alteração correlacionada e integrada no crânio como um todo (ASTÚA, 2015). Observamos ainda que, quando há um aumento do rostro, ocorre uma diminuição em relação ao basicrânio (conforme observado nos gêneros *Marmosops* e *Gracilinanus*), e o mesmo ocorre de forma inversa em *Cryptonanus* (Figura 2). A mandíbula apresentou resultados similares aos dos crânios em relação com a região anterior e o processo coronoide (Figura 5).

5.2 Dieta e uso do habitat

As espécies da tribo Thylamyini ocupam uma grande variedade de nichos com uma diversidade de hábitos locomotores e dieta, que podem variar em função da sazonalidade e/ou disponibilidade dos recursos (SANTORI; LESSA; ASTÚA, 2012). Chemisquy *et al.*

(2020), aplicaram o ranqueamento de dieta proposto por Vieira e Astúa (2003), que ordena os marsupiais didelfídeos em categorias variando de I até V, de acordo com o grau de carnivoría das espécies; utilizaram também o ranking de uso de habitat vertical proposto por Vieira e Camargo (2012), que separa as espécies didelfídeos em quatro grupos (I ao IV) na utilização dos três estratos verticais principais: solo, sub-bosque e sub-dossel/dossel. Utilizando como base essas propostas, elaboramos um ranking de dieta de acordo com a tendência das espécies para a insetivoria ou frugivoria (Tabela 1). Separamos ainda as espécies de acordo com seu hábito locomotor em três estratos: terrestre, escansorial e arborícola (Tabela 2). As principais diferenças em relação ao “ranking alimentar” foram observadas para os gêneros *Gracilinanus* e *Marmosops*, classificados como dieta mais voltada para frugivoria (rank II) (CHEMISQUY *et al.*, 2020), e aqui definidos como insetívoros/omnívoros (na categoria C). Já as diferenças observadas em relação a utilização do estrato, para as espécies *C. agricolai* e *G. agilis*, classificados como espécies escansoriais (que utilizam tanto o solo quanto o sub-bosque e dossel -grupo III), foram aqui definidas como espécies arborícolas (Paglia *et al.*, 2012; Lessa & Geise, 2014). *Thylamys karimii* não foi classificada por Chemisquy *et al.* (2020), portanto denominamos essa espécie como escansorial ou semi-arborícolas (PALMA; VIEIRA, 2012) (Tabela 2).

Espécies como *L. crassicaudata*, apresentam uma dieta essencialmente carnívora, e algumas características morfológicas do crânio parecem estar relacionadas diretamente esse tipo de dieta (VIEIRA; ASTÚA DE MORAES, 2003). Dentre estas características, a presença de um rostro mais curto reduz as forças de torção impostas por pressões na mordida do canino, e uma mandíbula com um processo coronóide mais amplo fornece uma área maior de inserção do musculo temporal, características relacionadas aos hábitos alimentares carnívoros nesta espécie de didelfídeo (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000). Em nosso estudo, a espécie *T. macrurus* (classificada como primariamente insetívora), também apresenta esse mesmo padrão geral de morfologia craniana e mandibular, compartilhando ainda com *L. crassicaudata* um hábito locomotor terrícola (ASTÚA de MORAES *et al.*, 2000; PAGLIA *et al.*, 2012). Em contrapartida, espécies arborícolas como *Caluromys philander*, também apresentam um rostro mais curto, porém pode estar relacionado a origens evolutivas diferentes (ASTÚA, 1998), já que essa característica é correlacionada com a presença de um basicrânio maior, o que pode estar relacionado com os hábitos arborícolas (ASTÚA, 1998; ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000), assim como encontrado no nosso estudo para *G. microtarsus* e *C. agricolai*.

Enquanto a variação da forma mais distinta em relação a dieta insetívoria foi observada para *T. macrurus* (se comparado com as demais espécies), esse padrão foi também observado para dieta mais frugívora em *M. paulensis*. A forma craniana de *M. paulensis* está associado com um rostro longo, crista sagital elevada e basicrânio menor alongado posteriormente, similar ao observado em sua espécie congênica *M. incanus* (Figura 8). Essas espécies compartilham o mesmo hábito locomotor (escansorial), logo a similaridade da forma craniana pode estar mais relacionada com hábito do que com dieta ou com o habitat que possuem maior distinção. Isso contradiz o estudo de Astúa (2009), que demonstrou que em pequenos marsupiais, (como da tribo Thylamyini), não há relação da forma da escápula com os hábitos locomotores, apenas quando relacionando com o tamanho da estrutura.

As espécies *T. karimii* e *T. velutinus*, apresentaram uma dieta com tendência a frugívoria, (categoria D). A forma do crânio dessas espécies diverge mais entre as categorias A e E, e se assemelham com a forma encontrada na categoria C (Tabela 7). As espécies da categoria D e C compartilham poucas similaridades ecológicas, sendo uma delas a mesma distribuição no bioma Cerrado (Tabela 2, PAGLIA *et al.*, 2012). Sendo assim, a semelhança da forma entre essas categorias pode estar relacionada ao bioma.

Observamos a forma do crânio e mandíbula mais similar entre a segunda dieta mais insetívora e omnívora/insetívoria (categorias B e C) para *Gracilinanus spp.*, *M. incanus* e *C agricolai* (Tabelas 6 e 7). Enquanto a forma do crânio de *C agricolai* possui características voltadas para hábitos arborícolas (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000), *M. incanus* e *G. aglis* possuem características voltadas para dieta omnívora/insetívoria (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000; VIEIRA e ASTÚA DE MORAES, 2003), sendo portanto, mais similares entre si (Tabela 2). Ambas apresentam características ecológicas similares em relação a dieta e distribuição no bioma Cerrado (LESSA e DA COSTA, 2010; LESSA e GEISE, 2014; PAGLIA *et al.*, 2012), sendo apenas seus hábitos locomotores distintos (arborícola e escansorial). Em contrapartida, as espécies congênicas *G. aglis* e *G. microtarsus*, apresentam similaridades no hábito locomotor arborícola (PAGLIA *et al.*, 2012). Portanto a similaridade na forma de *Gracilinanus spp.*, pode estar mais ligada ao uso do habitat (hábitos arborícolas), do que à dieta ou ao bioma.

Uma característica relevante observada em vista lateral do crânio (associada a valores positivos de PC1 e negativos de PC2, PC3 e CV1 no critério dieta (Figuras 3 e 8) é a localização do côndilo occipital ligeiramente posicionado mais ventralmente, observada em *Gracilinanus* e *Thylamys spp.* Essa característica permite um melhor posicionamento do crânio quando o corpo do animal está voltado para cima, ao subir em algum substrato arbóreo, estando

associado a hábitos arborícolas (ASTÚA DE MORAES *et al.*, 2000). Em contrapartida, além de observarmos essa característica para espécimes predominantemente arborícolas (*C. agricolai*, *G. agilis* e *G. microtarsus*), observamos também para espécies com tendência à frugivoria (categoria D, em *T. karimii* e *T. velutinus*) (Figura 3 e 8), que apresentam hábito locomotor escansorial (ver PAGLIA *et al.*, 2012). Sendo assim, essa característica pode não estar necessariamente relacionada ao hábito arborícola.

Estudos de Charles-Dominique (1983) e Vieira & Astúa de Moraes (2003), demonstraram a existência de uma correlação negativa entre a atividade arborícola e o grau de carnívora, além disso, Carvalho *et al.* (2019) sugerem que, espécies terrícolas no bioma Cerrado, como *Monodelphis domestica* e *Thylamys spp.*, apresentam dieta predominantemente insetívora. Em contrapartida, nossos resultados apresentaram um padrão diferente. Enquanto as espécies arborícolas (*C. agricolai*, *G. agilis* e *G. microtarsus*) possuem uma dieta insetívora/omnívora, as espécies terrícolas/escansoriais possuem dieta mais frugívora (*T. karimii*, *T. velutinus* e *M. paulensis*), com exceção de *T. macrurus*, que apresenta uma dieta mais insetívora corroborando com o estudo de Carvalho *et al.* (2019).

Vale ressaltar, que o hábito terrícola apresentou a maior variação na forma do crânio dentre todos os hábitos locomotores analisados. (Tabela 8). Espécies de mamíferos arborícolas, incluindo marsupiais didelfídeos, apresentam crânios mais largos que as espécies terrestres (CAMARGO *et al.*, 2019) e mudanças nos hábitos verticais implicam em alterações na posição da órbita (ASTUA DE MORAES *et al.*, 2000; DUMONT *et al.*, 2016), o que nós também observamos na forma de crânios de *C. agricolai*. Entretanto, se considerarmos em termos funcionais de locomoção e requisitos reais, pequenas espécies, incluindo a tribo Thylamyini, apresentam desafios semelhantes mesmo com hábitos locomotores diferentes, porque há necessidade de contornar obstáculos que geralmente envolve alguma escalada, sendo assim, os hábitos terrícola e arborícola apresentam poucas diferenças em relação a locomoção (ASTÚA, 2009).

Além disso, as espécies distribuídas em ambientes savânicos (Cerrado) e florestas úmidas (Mata Atlântica) apresentaram maior variação na forma em vista ventral do crânio e em vista lateral da mandíbula (Tabela 9), porém não foi possível observar as variações específicas. Em um estudo recente investigando a variação na forma dos molares inferiores, Magnus e Cáceres (2017) observaram que pequenas diferenças no habitat e no tamanho corporal influenciam a forma da dentição, apesar da influência do fator filogenético (MAGNUS; CÁCERES, 2017). Logo, o habitat tem importância na radiação adaptativa das

linhagens de didelfídeos, e em Thylamyini, a irradiação ocorreu principalmente para vegetação aberta e seca, como o bioma Cerrado (JANSA; BARKER; VOSS, 2014).

De maneira geral, a dieta, os hábitos locomotores e distribuição não apresentaram uma relação específica com a forma do crânio e da mandíbula dos espécimes da tribo Thylamyini. Grande parte dos marsupiais didelfídeos possuem características generalistas em algum nível, seja na dieta ou no uso do habitat. Isso pode ter contribuído para o desenvolvimento de uma forma craniana mais generalista e plástica para se adaptar em diferentes pressões com diferentes demandas (CHEMISQUY *et al.*, 2020).

5.3 Forma e filogenia

Construímos uma filogenia utilizando análises bayesianas e apenas componentes moleculares, na qual obtivemos valores posteriores confiáveis. Apesar disso, encontramos distinção no ramo do gênero *Cryptonanus* (Figura 10 e apêndice D) relacionado com outras filogenias do grupo (AMADOR; GIANNINI, 2016; FLORES; GIANNINI; ABDALA, 2018; MAGNUS; CÁCERES, 2017; VOSS; JANSA, 2009). Enquanto estudos utilizando análises bayesianas com dados moleculares e não moleculares, demonstraram que o grupo da tribo Thylamyini é composto por *Marmosops* (*Thylamys* (*Cryptonanus* + *Gracilinanus*)) (VOSS; JANSA, 2009), nosso estudo obteve o grupo *Marmosops* (*Gracilinanus* (*Cryptonanus* + *Thylamys*)) (Figura 10). Isso pode ter ocorrido devido ao uso apenas de dados moleculares e pouca quantidade de dados genéticos encontrados para *Cryptonanus* (ver apêndice B), uma vez que *Cryptonanus* apresenta mais similaridades ecológicas com *Gracilinanus* (VOSS; JANSA, 2009).

Por fim, constatamos que espécies filogeneticamente mais próximas são mais similares quanto a forma em vista ventral do crânio e lateral da mandíbula (TABELA 12). A forma do molar de didelfídeos também apresentam uma forte influência pelo legado filogenético, apresentando uma fraca relação com a dieta (CHEMISQUY *et al.*, 2015; MAGNUS; CÁCERES, 2017). Portanto, o sinal filogenético pode influenciar mais estruturas morfológicas ligadas à alimentação, como a vista ventral do crânio e mandíbula. Em contrapartida, o mesmo não foi observado para a vista dorsal e lateral do crânio, que apresentaram poucas similaridades na forma com espécies filogeneticamente próximas (TABELA 12). Isso pode estar relacionando com a integração craniana (ASTÚA, 2015), e devido a plasticidade e as características generalistas na forma do crânio, que permite se adaptar em diferentes demandas ambientais (CHEMISQUY *et al.*, 2020).

6 – CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar da grande variação de nichos ocupados e a diversidade nos hábitos locomotores e dieta entre as oito espécies da tribo Thylamyini estudadas, não observamos diferenças significativas na forma do crânio. Mesmo assim, observamos variações em estruturas cranianas específicas, como o comprimento do rostro, tamanho relativo do basicrânio e processo coronoide da mandíbula, possivelmente correlacionadas com hábitos locomotores e dieta. A distribuição entre os biomas Cerrados e Mata atlântica apresentou diferenças na forma, porém não foi possível observar especificamente quais foram essas variações.

Além disso, a variação na forma craniana e mandibular observada na tribo Thylamyini pode estar mais relacionada com a plasticidade do grupo, e a integração craniana que resulta em uma menor flexibilidade evolutiva podendo levar as mudanças de tamanho e não na forma do crânio. Porém, a alometria não foi analisada neste trabalho e precisará ser melhor avaliada.

Neste sentido, o sinal filogenético parece influenciar de maneira diferente a forma do crânio e mandíbula, uma vez que, as vistas ventral do crânio e lateral da mandíbula são mais similares em espécies filogeneticamente mais próximas, enquanto em vista dorsal e lateral do crânio outros fatores influenciam a forma. Sendo assim, é necessário para uma melhor compreensão desses outros fatores, como também relacionar o uso do habitat e dieta com a filogenia em estudos futuros.

7 – REFERÊNCIAS

- ADAMS, D. C. A generalized K statistic for estimating phylogenetic signal from shape and other high-dimensional multivariate data. **Systematic Biology**, v. 63, n. 5, p. 685–697, 2014.
- ADAMS, D. C., COLLYER, M. L. & KALIONTZOPOULOU, A. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. **R package** version 3.2.1. 2020.
- ADAMS, D. C.; ROHLF, F. J.; SLICE, D. E. Geometric morphometrics ten years. **Italian Journal of Zoology**, v. 71, p. 5–16, 2004.
- AMADOR, L. I.; GIANNINI, N. P. Phylogeny and evolution of body mass in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphimorphia: Didelphidae). **Organisms Diversity and Evolution**, v. 16, n. 3, p. 641–657, 2016.
- ARMATI, P.J.; DICKMAN, C.R.; HUME, I. D. eds. **Marsupials**. Cambridge University Press, Cambridge. 2006
- ASTÚA, D. **Análise Morfométrica do crânio e da mandíbula de marsupiais didelphideos: implicações ecológicas e funcionais**. Universidade Federal de Minas Gerais, 1998.
- ASTÚA, D. Evolution of scapula size and shape in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). **Evolution**, v. 63, n. 9, p. 2438–2456, 2009.
- ASTÚA, D. Cranial sexual dimorphism in New World marsupials and a test of Rensch's rule in didelphidae. **Journal of Mammalogy**, v. 91, n. 4, p. 1011–1024, 2010.
- ASTÚA, D. Morphometrics of the largest new world marsupials, opossums of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia, didelphidae). **Oecologia Australis**, v. 19, n. 1, p. 117–142, 2015.
- ASTÚA DE MORAES, D.; HINGST-ZAHER, I. E.; MARCUS L. E.; CERQUETRA, R. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials. **Hystrix - The Italian Journal of Mammalogy**, v. 11, n. 1, p. 115–130, 2000.
- BENSON, D. A.; KARSCH-MIZRACHI, I.; LIPMAN, D. J.; OSTELL, J.; RAPP, B. A.; WHEELER, D. L. GenBank. In: **Nucleic Acids Research**, v. 28, p. 15-18, 2000.
- BEZERRA, A. C.; GEISE, L. O estado da arte de *Marmosops incanus* (Lund , 1840)

(Didelphimorphia , Didelphidae): uma síntese. **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, v. 73, n. August 2015, p. 65–86, 2015.

BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003.

BOCCHIGLIERI, A.; MENDONÇA, A. F.; CAMPOS, J. B. Diet composition of gracilinanus agilis (Didelphimorphia, Didelphidae) in dry woodland areas of cerrado in central Brazil. **Mammalia**, v. 74, n. 2, p. 225–227, 2010.

CÁCERES, N. C.; PREVEDELLO, J. A.; LORETTO, D. Uso do Espaço por Marsupiais: Fatores Influentes sobre Área de Vida, Seleção de Habitat e Movimentos. In: **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. 2. ed. Editora UFMS, 2012. p. 327–346.

CAMARGO, N. F.; MACHADO, L. F.; MENDONÇA, A. F.; VIEIRA E. M. Cranial shape predicts arboreal activity of Sigmodontinae rodents. **Journal of Zoology**, v. 308, n. 2, p. 128–138, 2019.

CARVALHO, R. F. DE; PASSOS, D. C.; LESSA, L. G. Diet variations in Short-Tailed Opossum *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia, Didelphidae) due to seasonal and intersexual factors. **Mastozoología Neotropical**, v. 26, n. 2, p. 340–348, 2019.

CHARLES-DOMINIQUE, P. ‘Ecology and social adaptation in didelphid marsupials: comparisons with eutherians of similar ecology’. In: **Advances in the study of mammalian behavior** (eds J. F. Eisenberg & D. G. Kleiman), American Society of Mammalogists, Shippensburg, PA. p. 395–422, 1983.

CHEMISQUY, M. A.; PREVOSTI, F. J.; MARTIN, G.; 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.

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**, 2020.

DAMASCENO, E. M.; ASTÚA, D. Geographic variation in cranial morphology of the Water

Opossum *Chironectes minimus* (Didelphimorphia, Didelphidae). **Mammalian Biology**, v. 81, n. 4, p. 380–392, 2016.

DEBASTIANI, V. J. **Tese de Doutorado Sinal filogenético e conservação filogenética de nicho : Vanderlei Júlio Debastiani**. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2016.

DRUMMOND, A. J., e BOUCKAERT, R. R. Bayesian evolutionary analysis with BEAST 2. **CUP**. 2014.

DUMONT, M.; WALL, C. E.; BOTTON-DIVET, L.; GOSWAMI, A.; PEIGNÉ, S.; FABRE, A. C. Do functional demands associated with locomotor habitat, diet, and activity pattern drive skull shape evolution in musteloid carnivorans? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 117, n. 4, p. 858–878, 2016.

FARIA, M. B. **VARIAÇÃO CRANIANA E CARACTERIZAÇÃO CITOGENÉTICA DE *Marmosops incanus* (LUND, 1840) (DIDELPHIMORPHIA, DIDELPHIDAE) PROVENIENTES DA ZONA DA MATA DE MINAS GERAIS**. Universidade Federal de Viçosa, 2008.

FLORES, D. A.; GIANNINI, N.; ABDALA, F. Evolution of post-weaning skull ontogeny in New World opossums (Didelphidae). **Organisms Diversity and Evolution**, v. 18, n. 3, p. 367–382, 2018.

GARDNER, A. L. **Mammals of South America, Volume 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats**. v. 1

GOIN, F. J.; WOODBURNE M. O.; ZIMICZ A. N.; MARTIN, G.; CHORNOGBUSKY, L. **A Brief History of South American Metatherians**. Springer, Dordrecht, 2016.

GONZÁLEZ, C. A. **Variação geográfica e dimorfismo sexual de *Philander frenatus* (Olfers, 1818), (Mammalia, Didelphimorphia: Didelphidae) através de morfometria geométrica craniana**. Universidade Federal de Viçosa, 2014.

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.

JOLLIFE, I. T.; CADIMA, J. **Principal component analysis: A review and recent developments** *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 2016.

KLINGENBERG, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, v. 11, p 353-357, 2011.

KUMAR S.; STECHER G.; TAMURA K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0. *Molecular Biology and Evolution*. 2015.

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.

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.

LESSA, L. G.; GEISE, L. Food habits and carnivory by a small size opossum, *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mastozoología Neotropical*, v. 21, n. 1, p. 139–143, 2014.

LOY, A.; SLICE, D. E. Image data banks and geometric morphometrics. **Tools for identifying biodiversity: progress and problems**, p. 243–248, 2010.

MADDISON, W. P. Squared-Change Parsimony Reconstructions of Ancestral States for Continuous-Valued Characters on a Phylogenetic Tree. *Systematic Biology*, v. 40, p. 304–314, 1991.

MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versão 3.6, 2019.

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.

- MARROIG G., SHIRAI, L.T., PORTO, A., DE OLIVEIRA, F. B., DE CONTO, V. The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. *Evol Biol* v. 36, p. 136–148, 2009
- MARTINS, E. G.; BONATO, V. On the diet of *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia, Didelphidae) in an Atlantic Rainforest fragment in southeastern Brazil. *Mammalian Biology*, v. 69, n. 1, p. 58–60, 2004.
- MARTINS, E. G.; ARAÚJO, M. S.; BONATO, V.; REIS, S. F. DOS; Sex and season affect individual-level diet variation in the neotropical marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica*, v. 40, n. 1, p. 132–135, 2008.
- MCKEOWN, A. H.; SCHMIDT, R. W. **Geometric Morphometrics**. Elsevier Inc., 2013.
- MELO, G. L.; SANTOS, S. A.; SPONCHIADO, J.; CÁCERES, N. C.; LESSA, L. G. Feeding ecology of the marsupial *Thylamys macrurus* (Olfers 1818) (Mammalia, Didelphidae) in woodland patches of Cerrado, central-western Brazil. *Mammalia*, v. 83, n. 1, p. 41–48, 2019.
- MELO, G.; SPONCHIADO, J. Distribuição Geográfica dos Marsupiais no Brasil. In: **Os Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Conservação**. 2. ed. Editora UFMS, 2012. p. 95–112.
- MILLER, M.A., PFEIFFER, W., AND SCHWARTZ, T. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: **Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)**, p. 1-8, 2010.
- MONTEIRO, L. R.; REIS, S. F. DOS. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Ribeirão Preto: Holos, Editora, 1999.
- PAGLIA, A. P.; FONSECA, G.A.B. DA; RYLANDS, A. B.; HERRMANN, G.; AGUIAR, L. M. S.; CHIARELLO, A. G.; LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; SICILIANO, S.; KIERULFF, M. C. M.; MENDES, S. L.; TAVARES, V. DA C. MITTERMEIER, R. A., PATTON, J. L. **Lista anotada dos mamíferos do Brasil**. 2. ed. Conservation International, v. 4, 2012.
- PALMA, A. R. T.; VIEIRA, E. M. O Gênero *Thylamys*: Avanços e Lacunas no Conhecimento. In: **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. 2. ed. Editora UFMS, 2012. p. 245–273.

PAVAN, S. E.; ROSSI, R. V.; SCHNEIDER, H. Species diversity in the *Monodelphis brevicaudata* complex (Didelphimorphia: Didelphidae) inferred from molecular and morphological data, with the description of a new species. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 165, n. 1, p. 190–223, 2012.

PINHEIRO, P. S. Morfologia e ADNmt nos marsupiais *Marmosops incanus* e *Micoureus paraguayanus* (Didelphimorphia, Didelphidae): um teste de diversificação ao longo de gradientes ecológicos. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Evolução, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, **Universidade do Estado do Rio de Janeiro**, Rio de Janeiro, Brasil. 2003.

PREUSCHOFT, H.; WITZEL, U. **Functional shape of the skull in vertebrates: Which forces determine skull morphology in lower primates and ancestral synapsids?** Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology. **Anais**. 2005.

RAMBAUT A. Institute of Evolutionary Biology, **University of Edinburgh**. 2006-2018,

RAMBAUT, A., DRUMMOND, A. J., XIE, D., BAELE, G. & SUCHARD, M. A. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. **Systematic Biology**. 2018.

RIBEIRO, J. F.; GUARALDO, A.; NARDOTO, G. B.; SANTORO, G.; VIEIRA, E. M. Habitat type and seasonality influence the isotopic trophic niche of small mammals in a neotropical savanna. **Hystrix**, v. 30, n. 1, p. 30–38, 2019.

ROHLF, F. J. Ecology & Evolution. ver. 2.31. **SUNY at Stony Brook**. 2017.

ROHLF, F. J. Ecology & Evolution and Anthropology. ver. 1.78. **Stony Brook University**. 2019.

ROZAS, J., FERREZ MATA, A., SÁNCHEZ-DELBARRIO, J. C., GUIRAO-RICO, S., LIBRADO, P., RAMOS-ONSINS, S. E., SÁNCHEZ-GRACIA, A. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. **Mol. Biol. Evol.** v. 34, p. 3299-3302, 2017.

RSTUDIO TEAM. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, **PBC, Boston, MA**. 2020.

SANTORI, R. T.; LESSA, L. G.; ASTÚA, D. Alimenta ção, Nutriçã o e Adapta ções Alimentares de Marsupiais Brasileiros. In: **Os Marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Conservaçã o**. 2. ed. Editora UFMS, 2012. p. 385–406.

SEBASTIÃO, H.; MARROIG, G. Size and shape in cranial evolution of 2 marsupial genera: Didelphis and Philander (Didelphimorphia, Didelphidae). **Journal of Mammalogy**, v. 94, n. 6, p. 1424–1437, 2013.

SOUTO, N. M.; MURTA-FONSECA, R. A.; MACHADO, A. S.; LOPES, R. T.; FERNANDES, D. S. Snakes as a model for measuring skull preparation errors in geometric morphometrics. **Journal of Zoology**, v. 309, n. 1, p. 12–21, 2019.

SUCHARD, M. A., LEMEY, P., BAELE, G., AYRES, D. L., DRUMMOND, A. J. & RAMBAUT, A. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10 **Virus Evolution** 4, 2018.

TYNDALE-BISCOE, C. H.; MACKENZIE, R. B. Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. **Journal of Mammalogy**, v. 57, p. 249–265, 1976.

VIEIRA, E. M.; ASTÚA DE MORAES, D. Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. In: **Menna J, Dickman C and Archer M (eds) Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials**. Australia: CSIRO Publishing, p. 271–284, 2003.

VIEIRA, E. M.; CAMARGO, N. F. Uso do espa ço Vertical por Marsupiais Brasileiros. In: **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservaçã o**. 2. ed. Editora UFMS, 2012. p. 347–364.

VIEIRA, E. M.; PALMA, A. R. T. Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia, Didelphidae) in Central Brazil. **Mammalia**, v. 60, n. 3, p. 481–484, 1996.

VOSS, R. S.; JANSA, S. A. **Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals** **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 2009.

ZELDITCH, M. L. et al. **Geometric morphometrics for biologists: a primer**. v. 95. 2004

APÊNDICE A – DEFINIÇÃO DOS MARCOS ANATÔMICOS

Marcos anatômicos - Vista dorsal do Crânio

Landmarks	Definição
1	Extremidade anterior da sutura entre os nasais direito e esquerdo
2	Extremidade posterior da sutura entre nasais direito e esquerdo
3	Junção entre suturas de frontais e parietais direitos e esquerdos
4	Intersecção das suturas entre parietais e interparietais direito e esquerdo
5	Extremidade posterior interparietal, na intersecção da linha sagital com a crista nugal,
6 - 33	Intersecção das suturas interparietais parietais com contorno craniano, na crista nugal (esquerda e direita)
7 - 32	Ponto de inflexão do squamosal na origem da crista da nuca, anteriormente ao processo pós-timpânico (esquerda e direita)
8 - 31	Ponto de maior largura da caixa craniana (esquerda e direita)
9 - 29	Ponto de inflexão (póstero-lateralmente) do arco zigomático (esquerda e direita)
10 - 28	Projeção do ponto 17 - 26, no arco zigomático (esquerda e direita)
11 - 22	Inflexão no contorno craniano formado pelo forame infraorbitário, na maxila (esquerda e direita)
12 - 21	Inflexão no contorno craniano formado pela raiz do canino, na maxila (esquerda e direita)
13 - 20	Extremidade anterior da sutura entre o nariz e a pré-maxila (esquerda e direita)
14 - 23	Intersecção das suturas entre a nasal, frontal e pré-maxila (esquerda e direita)
15 - 24	Ponto mais anterior da órbita
16 - 25	Ponto de maior constrição no frontal, anteriormente ao processo orbital (constrição inter-orbital)
17 - 26	Ponta do processo orbital no frontal
18 - 27	Ponto de maior constrição do processo frontal, posteriormente ao orbital (pós-orbital constrição) (esquerda e direita)
19 - 29	Intersecção da borda anterior do arco zigomático e contorno da caixa craniana (esquerda e direita)

Marcos anatômicos - Vista lateral do Crânio

Landmarks	Definição
1	Base anterior do primeiro incisivo superior
2	Base posterior do quinto incisivo superior
3	Base anterior do canino superior
4	Base posterior do canino superior
5	Base do terceiro pré-molar superior e primeiro molar
6	Base posterior do quarto molar superior
7	Ponto póstero-ventral do côndilo occipital
8	Ponto póstero-dorsal da caixa craniana (extremidade posterior da linha sagital, na junção da crista nugal)
9	Borda dorsal da crista sagital, na sutura frontal e parietal
10	Borda ventral da crista sagital, na sutura frontal e parietal
11	Intersecção das suturas do frontal esquerdo, nasal e maxilar
12	Intersecção das suturas do nasal esquerdo, pré-maxilar e maxilar
13	Extremidade anterior da sutura entre o ponto nasal esquerdo e pré-maxila
14	Ponto mais interno (póstero-dorsal) da cavidade glenóide
15	Extremidade posterior do arco zigomático
16	Sutura entre o jugal e o escamoso, no dorso dorsal borda do arco zigomático
17	Ponta do processo frontal do jugal
18	Ponto mais anterior da órbita
19	Forame infra-orbital

Marcos anatômicos - Vista ventral do Crânio

Landmarks	Definição
1	Localizado entre os incisivos superior esquerdo direito e esquerdo
2	Extremidade posterior da sutura das palatinas direita e esquerda
3	Ponto mais anterior do forame magno
4 - 25	Ponta posterior do côndilo occipital esquerdo (e direito)
5 - 24	Ponto sobre o contorno da caixa craniana anterior ao processo pós-timpânico (esquerda e direita)
6 - 22	Ponta medial do processo pós-glenóide (esquerda e direita)
7 - 23	Ponta lateral do processo pós-glenóide (esquerda e direita)
8 - 21	Base da borda anterior da porção alisfenoide do arco zigomático (esquerda e direita)
9 - 20	Póstero-lateral ponta do palato direito (extremidade direita da margem posterior do palato) (esquerda e direita)
10 - 19	Cúspide do estilete posterior (“E” ou metastilo) do quarto molar superior direito (esquerda e direita)
11 - 18	Cúspide do estilete posterior (cúspide do estilete “E” ou metastilo) do terceiro molar superior direito (esquerda e direita)
12 - 17	Cúspide do estilete anterior (cúspide em forma de “B” ou parastilo), do primeiro molar superior direito (esquerda e direita)
13 - 16	Centro do alvéolo do canino superior esquerdo (e direito)
14 - 15	Quinto incisivo superior (esquerda e direita)

Marcos anatômicos - Vista lateral da Mandíbula

Landmarks	Definição
1	Base do primeiro incisivo inferior,
2	Base posterior do quarto incisivo inferior
3	Base posterior do canino inferior
4	Base do terceiro pré-molar inferior e primeiro molar
5	Base posterior do quarto molar inferior
6	Base da borda anterior do processo coronóide (ponto de maior inflexão e final do ramo horizontal)
7	Ponto de maior inflexão (extremidade dorsal) da borda anterior do processo coronóide
8	Dorsal mais ponto do processo coronóide
9	Extremidade posterior do processo coronóide (topo da borda posterior do processo coronóide)
10	Ponto de maior inflexão da curva entre o côndilo mandibular e a borda posterior do processo coronóide (base da borda posterior do processo coronóide)
11	Ponta lateral do côndilo mandibular
12	Base posterior do processo angular
13	Ponta do processo angular
14	Base anterior do processo angular
15	Projeção do marco 5 na borda ventral da mandíbula
16	Projeção do marco 4 na borda ventral da mandíbula
17	Projeção do marco 3 na borda ventral da mandíbula
18	Extremidade ântero-medial da fossa massetérica
19	Forame mentoniano anterior

APÊNDICE B – TOTAL DOS GENES UTILIZADOS PARA CONSTRUÇÃO DA ÁRVORE FILOGENÉTICA.

(Continua)

Nome da Espécie	Código	Nº do Voucher	BRCA1	CYTB	OGT
<i>Cryptonanus chacoensis</i>	CR_CHA_001	GD521	FJ159281.1 e KU171174.1	GQ911596.1 e KU171187.1	KU171221.1
<i>Cryptonanus unduaviensis</i>	CR_UND_002	AMNH260032	KU171175.1	KU171189.1	KU171223.1
	CR_UND_004	NK14234		HM583366.1	KJ129928.1
<i>Didelphis albiventris</i>	DI_ALB_095	UMMZ134058		MG491973.1	
	DI_ALB_121	USNM134058			KM071232.1
<i>Didelphis aurita</i>	DI_AUR_001	MVZ182995	MG545095.1	MG491974.1	MG554198.1
<i>Didelphis marsupialis</i>	DI_MAR_001	RSV2273	FJ159284.1		KJ129926.1
	DI_MAR_046	USNM578138		MG491975.1 e KT437726.1	
<i>Didelphis virginiana</i>	DI_VIR_001	FN30300	FJ159285.1		KJ129927.1
	DI_VIR_007	ROM96483		MG491976.1	
<i>Gracilinanus aceramarcae</i>	GR_ACE_002	MUSM13002	KU171176.1	HQ622162.1 e KU171190.1	KU171224.1
<i>Gracilinanus agilis</i>	GR_AGI_051	MVZ197439	FJ159288.1 e KU171177.1	KU171191.1	KU171225.1
	GR_AGI_063	MZUSP30484		HQ622150.1	
<i>Gracilinanus emiliae</i>	GR_EMI_001	DWF413	FJ159289.1	HM583367.1	KJ129929.1
	GR_EMI_002	MUSM15292	KU171178.1	KU171192.1	KU171226.1
<i>Gracilinanus marica</i>	GR_MAR_001	EBRG24864	KU171179.1	KU171193.1	KU171227.1
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	GR_MIC_002	MVZ182056	KU171180.1	HQ622167.1 e KU171194.1	
	GR_MIC_003	MVZ182055	KT454017.1	KT437799.1	KU171228.1
<i>Gracilinanus peruanus</i>	GR_PER_001	LHE1676a	KU171181.1	KU171195.1	KU171229.1
<i>Letodelphys halli</i>	LE_HAL_001	CNP889	KU171182.1 e KJ129882.1	HM583364.1	KJ129931.1
	LE_HAL_003	PNG1399		KF164579.1	

(Continua)

Nome da Espécie	Código	Nº do Voucher	BRCA1	CYTB	OGT
<i>Marmosops bishopi</i>	MA_BIS_002	FMNH203328	KT454024.1	KT437839.1	KU171230.1
<i>Marmosops cauceae</i>	MA_CAU_003	MVZ190272	KT454008.1		KU171231.1
	MA_CAU_005	QCAZ8850	KT453997.1	KT437717.1	
<i>Marmosops creightoni</i>	MA_CRE_001	CBF7641	KT454004.1	KT437740.1	KU171233.1
<i>Marmosops fuscatus</i>	MA_FUS_001	AMNH276509	KT454010.1	KT437763.1	KU171232.1
<i>Marmosops handleyi</i>	MA_HAN_001	CTUA415	KT454007.1	KT437747.1	KU171234.1
<i>Marmosops impavidus</i>	MA_IMP_001	RSV2114	FJ159298.1		KJ129938.1
	MA_IMP_002	NK14140		HM583368.1	
<i>Marmosops incanus</i>	MA_INC_001	MZUSP29176	KT454016.1	KT437787.1	
	MA_INC_002	MZUSP29173	KT454015.1		
	MA_INC_149	MAM194			KJ129939.1
<i>Marmosops noctivagus</i>	MA_NOC_001	MUSM13292	KT454026.1	KT437849.1	KU171236.1
<i>Marmosops ocellatus</i>	MA_OCE_003	USNM581979	KT453998.1	KT437719.1	KU171237.1
<i>Marmosops ojasii</i>	MA_OJA_001	USNM371299	KT454030.1	KT437868.1	KU171238.1
<i>Marmosops pakaraimae</i>	MA_PAK_001	ROM115841	KT454001.1		KU171239.1
	MA_PAK_002	F47080		KC954770.1	
<i>Marmosops parvidens</i>	MA_PAR_002	FN33439	FJ159301.1	KC954760.1	KJ129937.1
	MA_PAR_023	LHE1161		KC954761.1	
<i>Marmosops paulensis</i>	MA_PAU_002	MVZ183244	KT454009.1	KT437761.1	KU171240.1
<i>Marmosops pinheiroi</i>	MA_PIN_019	TK10169		KC954766.1	
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	ME_NUD_001	RSV2329	FJ159303.1		KJ129910.1
	ME_NUD_002	ROM105345	KU171183.1	KU171196.1	KU171241.1
<i>Thylamys elegans</i>	TH_ELE_001	NK27583	KJ129885.1	HM583376.1 e AF431929.1	KJ129932.1
	TH_ELE_011	UCK22		KP994531.1	
<i>Thylamys karimii</i>	TH_KAR_001	APC1561	KJ129881.1	HM583381.1	KJ129930.1

(Conclusão)

Nome da Espécie	Código	Nº do Voucher	BRCA1	CYTB	OGT
<i>Thylamys macrura</i>	TH_MAC_001	NK27536	FJ159317.1	HM583383.1 e AF431926.1	KJ129933.1
<i>Thylamys pallidior</i>	TH_PAL_001	Arg43	KJ129883.1	HM583384.1	KF622581.1e
	TH_PAL_002	NBH7697			KF622580.1
<i>Thylamys pulchellus</i>	TH_PUL_002	JPJ1743	FJ159318.1	KF164558.1	
<i>Thylamys pusilla/pusillus</i>	TH_PUS_001	NK25139	FJ159319.1	HM583416.1 e AF431927.1	KJ129934.1
<i>Thylamys sponsorius</i>	TH_SPO_012	NK23763		HM583441.1	KF622601.1 e
					KF622600.1
<i>Thylamys tatei</i>	TH_TAT_001			HM583449.1	
<i>Thylamys velutinus</i>	TH_VEL_001	OMNH37216		HM583451.1	
	TH_VEL_002	OMNH22284		HM583450.1	
<i>Thylamys venustus</i>	TH_VEN_002	NBH2020	KJ129886.1	HM583454.1	KF622627.1 e KF622626.1

APÊNDICE C - LISTADAS DOS ESPÉCIMES FOTOGRAFADOS DAS COLEÇÕES.

Apêndice C – Siglas das coleções/instituições: Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte - MG (MCN), Coleção de Mastozoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte - MG (UFMG), Coleção da Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria - RS (UFSM), Coleção da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa – MG (CM) e Coleção de Pequenos Mamíferos da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Diamantina – MG (MDIA).

Cryptonanus agricolai - Fêmea: MCN 2090; CM 3396. Macho: MCN 1282; MCN 1456; MCN 2588; MCN 2907; MCN 2263; CM 3393.

Gracilinanus agilis - Fêmea: MCN 1278; MCN 3559; UFMG 2435; UFMG 2507; UFMG 2433; UFMG 2434; UFMG 2506; UFMG 2493; UFMG 2509; UFMG 2513; UFMG 2514; UFMG 2520; UFMG 2521; UFMG 2525; UFMG 2528; UFMG 2531; CM 218; CM 649; CM 2714; CM 3416; CM 3891; MDIA 005. Macho: MCN 179; MCN 387; MCN 656; MCN 1281; MCN 1426; MCN 1464; MCN 2143; MCN 2420; MCN 3500; MCN 3543; UFMG 2501; UFMG 1709; UFMG 2498; UFMG 2497; UFMG 2508; UFMG 2512; UFMG 2515; UFMG 2518; UFMG 2519; UFMG 2523; UFMG 2524; UFMG 2526; UFMG 2527; UFMG 2529; UFMG 2530; UFMG 2533; UFMG 3829; CM 2715; CM 2721; MDIA 021; MDIA 130.

Gracilinanus microtarsus - Fêmea: MCN 1965; MCN 3511; MCZ 1166; MCZ 1811; MCZ 2494; CM 3899. Macho: MCN 742; MCN 2570; MCN 2937; MCZ 1812; MCZ 1813; MCZ 1927; MCZ 2534; MCZ 3905; MCZ 4018; MCZ 4275; MCZ 6161; CM 2348; CM 3900; CM 4382; CM 4383.

Marmosops incanus - Fêmea: MDIA 040; MCN 395; MCN 691; MCN 865; MCN 1590; MCN 1833; MCN 2315; MCN 2351; MCN 2434; MCN 2550; MCN 2790; MCN 3353; MCN 3575; UFMG 943; UFMG 1007; UFMG 1008; UFMG 1164; UFMG 1422; UFMG 1423; UFMG 1429; UFMG 1432; UFMG 1818; UFMG 2042; UFMG 2001; UFMG 2603; UFMG 2607; UFMG 4507; UFMG 6287; MCV 695; MCV 1104; MCV 1125; MCV 1207; MCV 1304; MCV 1605; MCV 1606; MCV 1607; MCV 1611; MCV 2033; MCV 2037; MCV 2289; MCV 2295; MCV 2306; MCV 2307; Macho: MDIA 085; MCN 495; MCN 834; MCN 862; MCN 2123; MCN 2429; MCN 3331; MCN 3501; MCN 3564; MCN 3565; UFMG 1160; UFMG 1415; UFMG 1420; UFMG 1424; UFMG 1430; UFMG 1466; UFMG

1929; UFMG 2000; UFMG 2254; UFMG 2255; UFMG 2257; UFMG 2258; UFMG 2262; UFMG 2263; UFMG 2600; UFMG 2604; UFMG 3806; UFMG 4555; MCV 692; MCV 1099; MCV 1101; MCV 1103; MCV 2031; MCV 2039; MCV 2290; MCV 2302; MCV 3896; MCV 3897.

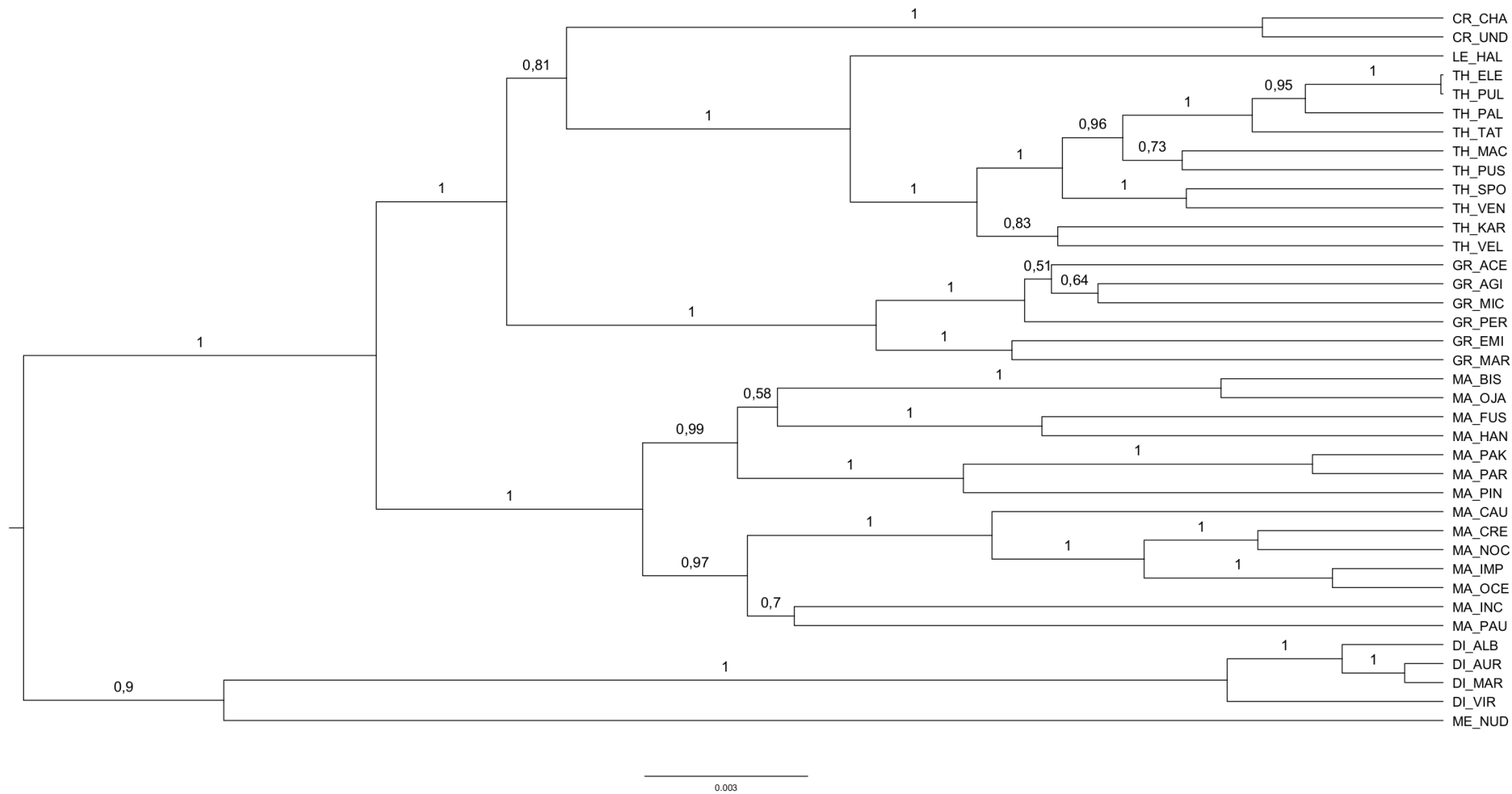
Marmosops paulensis - Fêmea: MCN 2884; UFMG 2265; UFMG 2266; UFMG 2267; CM 1610. Macho: MCN 1276; MCN 1369; UFMG 2250; CM 1608; CM 1609;

Thylamys karimii - Fêmea: MCN 3401; MCN 3542; MCN 3577; UFMG 3772; UFMG 3780. Macho: MCN 1422; MCN 1423; MCN 2286

Thylamys macrurus - Fêmea: UFSM 631. Macho: UFSM 035.

Thylamys velutinus - Fêmea: MCN 1870; MCN 2415; MCN 2744; UFMG 2389.

APÊNDICE D – ÁRVORE FILOGENÉTICA CONSTRUÍDA A PARTIR DOS GENES DE BRCA1, CYTB E OGT



Apêndice D – Legenda dos ramos da Filogenia:

CR_CHA: *Cryptonanus chacoensis*;

CR_UND: *C. unduaviensis*.

DI_ALB: *Didelphis albiventris*;

DI_AUR: *D. aurita*;

DI_MAR: *D. marsupialis*;

DI_VIR: *D. virginiana*.

GR_ACE: *Gracilinanus aceramarcae*;

GR_AGI: *G. agilis*;

GR_EMI: *G. emiliae*;

GR_MAR: *G. marica*;

GR_MIC: *G. microtarsus*;

GR_PER: *G. peruanus*.

LE_HAL: *Lestodelphis halli*.

MA_BIS: *Marmosops bishopi*;

MA_CAU: *M. cauae*;

MA_CRE: *M. creghtoni*;

MA_FUS: *M. fuscatus*;

MA_HAN: *M. handleyi*;

MA_IMP: *M. impavidus*;

MA_INC: *M. incanus*;

MA_NOC: *M. noctivagus*;

MA_OCE: *M. ocellatus*;

MA_OJA: *M. ojastii*;

MA_PAK: *M. pakaraimae*;

MA_PAR: *M. parvidens*;

MA_PAU: *M. paulensis*;

MA_PIN: *M. pinheiroi*.

ME_NUD: *Metachirus nudicaudatus*.

TH_ELE: *Thylamys elegans*;

TH_KAR: *T. karimi*;

TH_MAC: *T. macrurus*;

TH_PAL: *T. pallidor*;

TH_PUL: *T. pulchellus*;

TH_PUS: *T. pusillus*;

TH_SPO: *T. sponsorius*;

TH_TAT: *T. tatei*;

TH_VEL: *T. velutinus*;

TH_VEN: *T. venustus*.



UFVJM