



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

JÚLIO CÉSAR DA SILVA

**Evolução e diversificação no crânio e mandíbula das cuícas-de-cauda-curta
gênero *Monodelphis* Burnett, 1830 (Didelphimorphia, Didelphidae)**

RECIFE

2022

JÚLIO CÉSAR DA SILVA

**Evolução e diversificação no crânio e mandíbula das cuícas-de-cauda-curta
gênero *Monodelphis* Burnett, 1830 (Didelphimorphia, Didelphidae)**

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

Orientador: Dr^o Diego Astúa de Moraes

Coorientadora: Dr^a Silvia Eliza D'Oliveira Pavan

RECIFE

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB4/1788

Silva, Júlio César da

Evolução e diversificação no crânio e mandíbula das cuícas-de-cauda-curta gênero *Monodelphis* Burnett, 1830 (Didelphimorphia, Didelphidae) / Julio César da Silva. – 2022.

56 f. : il.

Orientador: Dr. Diego Astúa de Moraes.

Coorientadora: Dra. Silvia Eliza D'Oliveira Pavan.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Recife, 2020.

Inclui referências e anexos.

1. Marsupiais. 2. Filogenia. 3. Zoologia. I. Moraes, Diego Astúa de (orientadora). II. Pavan, Silvia Eliza D'Oliveira (coorientadora) III. Título.

599.2

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2022-259

JULIO CÉSAR DA SILVA

**EVOLUÇÃO E DIVERSIFICAÇÃO NO CRÂNIO E MANDÍBULA DAS
CUÍCAS-DE-CAUDA-CURTA GÊNERO *MONDELPHIS* BURNETT, 1830
(DIDELPHIMORPHIA, DIDELPHIDAE)**

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

Aprovada em: 27/07/2022

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a. Bruna Martins Bezerra (Examinadora Interna)

Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Júlio Fernando Vilela (Examinador Externo)

Universidade Federal do Piauí – CAFS

Prof. Dr. Rodrigo Fornel (Examinador Externo)

**Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – Campus
Erechim**

Prof. Dr. João Pedro de Souza Alves (Examinador Interno Suplente)

Universidade Federal de Pernambuco

Prof^a. Dr^a Rafaela Velloso Missagia (Examinadora Externa Suplente)

Universidade Federal de Minas Gerais

A minha mãe Maria de Lourdes da Silva

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, que sempre foi uma mulher guerreira e lutou muito por mim. Graças à ela reuni forças para continuar o mestrado diante de todas as dificuldades que passei, e principalmente diante de sua partida. Em qual plano superior você estiver, espero que esteja bem e feliz. Muito obrigado Mãe.

Ao meu orientador Diego, que me deu a oportunidade de realizar a minha pesquisa no seu laboratório, pela paciência, compreensão e acolhimento que teve diante de todas as dificuldades que passei durante o mestrado e que me ajudou a superá-las e a todo suporte necessários para a realização do trabalho.

Aos meus colegas de laboratório que sempre me ajudaram quando necessário, em especial à Paula, que no momento que mais precisei de apoio, estava me ajudando psicologicamente, sempre me confortando e me ajudando a superar os momentos difíceis quanto na pesquisa sempre tirando dúvidas e me ajudando no projeto, e a Francisco por todas as dúvidas tiradas e a ajuda com os *softwares*.

À minha amiga Aline, que me ajudou durante toda minha recuperação da cirurgia, e teve muita paciência e carinho para cuidar de mim, me ajudando a retomar a pesquisa, e à toda sua família que me ajudou e deu todo suporte sempre que foi necessário.

À minha coorientadora Silvia Pavan, por ceder todo material necessário para a pesquisa, por todas as dúvidas tiradas e pelas ideias e orientações que me deu durante todo esse período.

À CAPES, pela concessão da bolsa de Mestrado no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UFPE.

A todos os professores que durante a Pós-Graduação me auxiliaram e me deram ideias para o meu projeto.

Aos membros da minha banca que avaliaram minha dissertação, Júlio Vilela, Rodrigo Fornel, Bruna Bezerra, Rafaela Velloso e João Pedro Souza Alves, por todas as suas contribuições que foram de grande importância para minha pesquisa e para o meu crescimento como pesquisador.

E por fim à minha segunda Mãe Marilene (Xaxoxa), que desde sempre me apoiou em tudo nessa vida, me acolheu e foi uma das maiores incentivadoras a iniciar a Pós-Graduação.

That's my way and I go
Esse é meu caminho nele eu vou
Eu gosto de pensar que a luz do sol
Vai iluminar o meu amanhecer
Mas se na manhã o sol não surgir
Por traz das nuvens cinzas tudo vai mudar
A chuva abraçará e o berço vai abrir
A luz de um novo dia sempre vai estar
Pra clarear você
Pra iluminar você
Pra proteger
Pra inspirar
E alimentar você
(Rock, 2013)

RESUMO

As cuicas-de-cauda-curta (gênero *Monodelphis*), com 24 espécies, constituem o segundo gênero com maior quantidade de espécies dos marsupiais da família Didelphidae. Embora nosso conhecimento da sistemática e taxonomia de *Monodelphis* tenha avançado muito na última década, o gênero não foi quantitativamente avaliado quanto à sua diversidade morfológica de tamanho e forma craniana e mandibular. Aqui realizei a primeira avaliação da diversidade da forma e da diversidade do crânio e mandíbula, usando morfometria geométrica 2D, e avaliamos o papel da filogenia na evolução da forma craniana. Defini 35 marcos na vista dorsal do crânio, 25 para vista ventral do crânio e 19 para vista lateral da mandíbula. Em um conjunto de dados com um total de 1.107 imagens de 378 espécimes, representando 23 espécies do gênero, realizei uma Análises de Componentes Principais (PCA) para todas as estruturas, e avaliamos o sinal filogenético. Houve um sinal filogenético significativo para as três vistas (Vista dorsal; $P = 0,0527$, Vista ventral; $P = 0,0100$, Vista lateral da mandíbula; $P = 0,0004$). As PCAs do crânio resultaram na sobreposição no morfoespaço entre algumas das espécies. A PCA do crânio mostrou que táxons do subgênero *Mygalodelphys* estão divergindo entre si no filomorfoespaço, como *Monodelphis pinocchio*, *Monodelphis kungsi* e *Monodelphis osgoodi*, que são altamente divergentes. Um padrão semelhante aparece na PCA da mandíbula. Mandíbulas de espécies do subgênero *Monodelphis* estão mais próximas no filomorfoespaço, com exceção de *Monodelphis vossi* que mostrou ser divergente. Espécies do subgênero *Mygalodelphys* mostram o mesmo padrão de divergência, porém com *Monodelphis kungsi* convergindo com o subgênero *Monodelphis*. Esses resultados indicam um leve efeito da filogenia na estruturação da variação de forma em estruturas cranianas de *Monodelphis*, com alguns casos de convergências encontradas em subgêneros distintos. Além disso, nossas análises indicam que a variação de tamanho e forma no crânio e mandíbula dentro do gênero podem estar relacionadas ao dimorfismo sexual, variação ontogênica ou até mesmo relacionadas ao habitat de alguns animais.

Palavras-chave: Morfometria geométrica; filogenia; filomorfoespaço; marsupiais; morfologia.

ABSTRACT

The Short-tailed Opossums, genus *Monodelphis*, with 24 species, are the second most speciose genus of marsupials of the Didelphidae family. Even though our knowledge of *Monodelphis* systematics and taxonomy has increased considerably during the last decade, the genus has not been quantitatively evaluated for its morphological diversity in cranial and mandibular size and shape. Here I provide a first assessment of the shape and diversity of the skull and mandible, using 2D geometric morphometrics, and I assess the role of phylogeny in the evolution of cranial shape. I defined 35 landmarks in the dorsal view of the skull, 19 for the lateral view of the mandible, and 25 for the ventral view of the skull. Using a dataset of 1,107 images from 378 specimens representing 23 species of the genus, I performed a Principal Component Analysis (PCA) for all structures, and evaluated the phylogenetic signal. I found a significant phylogenetic signal in all three views (dorsal view; $P = 0.0527$, ventral view; $P = 0.0100$, lateral view of the mandible; $P = 0.0004$). The PCA of the skull resulted in an overlap in morphospace between some of the species. The PCA showed that the taxa of the subgenus *Mygalodelphys* are divergent from each other in phylomorphospace, such as *Monodelphis pinocchio*, *Monodelphis kungsi*, and *Monodelphis osgoodi*, which are highly divergent. A similar pattern appears in the mandible PCA, where mandibles of species of the subgenus *Monodelphis* are closer to each other in phylomorphospace, except for *Monodelphis vossi*, which is divergent. A similar divergence pattern appears for species of the subgenus *Mygalodelphys*, except for *Monodelphis kungsi*, converging towards species of subgenus *Monodelphis*. These results indicate a slight effect of phylogeny in structuring shape variation in *Monodelphis* cranial structures. In addition, these analyses indicate that size and shape variation in the cranium and mandible within the genus may be related to sexual dimorphism, ontogenetic variation, or even related to the habitat of some animals.

Keywords: Geometric morphometrics; phylogeny; phylomorphospace; marsupials; morphology.

SUMÁRIO

| | |
|----------------------------------------------------------------------|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 10 |
| 2 REFERENCIAL TEÓRICO | 12 |
| 2.1 O GÊNERO <i>MONODELPHIS</i> BURNETT, 1830 | 12 |
| 2.1.1 Subgênero <i>Pyrodelphys</i> Pavan & Voss, 2016 | 12 |
| 2.1.2 Subgênero <i>Monodelphiops</i> Matschie, 1916 | 12 |
| 2.1.3 Subgênero <i>Microdelphys</i> Burmeister, 1856 | 13 |
| 2.1.4 Subgênero <i>Mygalodelphys</i> Pavan & Voss, 2016 | 14 |
| 2.1.5 Subgênero <i>Monodelphis</i> Burnett, 1830 | 15 |
| 2.1.6 <i>Monodelphis unistriata</i> (Wagner, 1842) | 16 |
| 2.2 MORFOMETRIA | 16 |
| 2.2.1 Morfometria Linear | 16 |
| 2.2.2 Morfometria Geométrica | 18 |
| 3 METODOLOGIA | 20 |
| 3.1 AMOSTRA | 20 |
| 3.2 IMAGENS E MARCOS ANATÔMICOS | 22 |
| 4 RESULTADOS | 28 |
| 4.1 VISTA DORSAL DO CRÂNIO | 28 |
| 4.2 VISTA VENTRAL DO CRÂNIO | 31 |
| 4.3 VISTA LATERAL DA MANDÍBULA | 35 |
| 5 DISCUSSÃO | 40 |
| 5.1 VARIAÇÃO DA FORMA NO CRÂNIO E MANDÍBULA | 40 |
| 5.2 EFEITO DA FILOGENIA NA DIVERSIFICAÇÃO MORFOLOGICA | 44 |
| 6 CONCLUSÕES | 46 |
| REFERÊNCIAS | 47 |
| APÊNDICE A – NÚMERO DE TOMBO DOS ESPÉCIMES UTILIZADOS | 53 |

1 INTRODUÇÃO

Monodelphis Burnett, 1830 é um gênero de pequenos marsupiais sul-americanos pertencente à família Didelphidae, a única da ordem Didelphimorphia, são popularmente conhecidos como cuicas-de-cauda-curta. O gênero *Monodelphis* é um dos maiores em quantidade de espécies atualmente com 24 (Pavan & Voss, 2016), logo após o gênero *Marmosa* com 26 espécies (Voss et al, 2021). Esse grupo é composto por animais com ocorrência na América do Sul, podendo ser encontrados também no leste do Panamá. *Monodelphis* também possui registros para os mais diversos habitats do continente como Andes, Amazônia, Caatinga, Floresta Atlântica, Cerrado, Pantanal e Tepuis (Pine & Handley, 2008; Solari, 2007; Voss & Jansa, 2009, Pavan, 2019). O gênero é composto por animais relativamente pequenos, porém variam bastante de tamanho entre si (7,5g – 200g) (Pavan & Voss, 2016). Um aspecto muito interessante que vem sendo estudado nos últimos anos são os padrões de coloração das espécies, as quais variam bastante entre alguns táxons como é o caso de *Monodelphis touan* e *Monodelphis domestica* (Pavan & Voss, 2016). Já outros padrões necessitaram de estudos para poderem ser diferenciados como é o caso do grupo Americana o qual compreende as espécies *Monodelphis americana*, *Monodelphis iheringi*, *Monodelphis scalops* e *Monodelphis gardneri*, que possuem um padrão de 3 listras negras na parte dorsal (Duda & Costa, 2015). Além disso algumas espécies também possuem uma variação intraespecífica, de acordo com o seu habitat (Pavan et al, 2014). As estratégias reprodutivas são um dos pontos que mais intrigam os pesquisadores até hoje em relação ao gênero *Monodelphis*, já que a grande maioria das espécies do gênero é iterópara, mas para *Monodelphis dimidiata* foi relatado a estratégia de semelparidade, onde há apenas um evento reprodutivo durante a vida (Pine et al, 1985). Esse tipo de estratégia não é comum para os mamíferos, e desde esse estudo, poucos trabalhos foram publicados em relação a essa estratégia reprodutiva. Assim como a maioria dos marsupiais, esses animais apresentam dieta generalista, variando um pouco de acordo com o seu habitat, porém alguns relatos de predação já foram feitos para algumas espécies do gênero, como para *Monodelphis domestica* (Neto & Santos, 2012). A maioria das espécies tem hábitos noturnos com picos de atividades em certos horários da noite, entretanto algumas espécies recém descritas ainda não possuem informações sobre hábitos e dieta, como é o caso de *Monodelphis saci* (Pavan et al, 2017) e *Monodelphis unistriata*, considerado um dos mamíferos mais raros do mundo (Pine et al, 2013). O gênero também é conhecido por possuir uma espécie modelo para pesquisas biomédicas devido ao sequenciamento de todo o genoma de *Monodelphis*

domestica (Mikkelsen et al, 2007; Keyte & Smith, 2008). Apesar do grande avanço das pesquisas para o gênero *Monodelphis*, principalmente no âmbito da sistemática, filogenia, taxonomia, e estudos moleculares que ajudaram a esclarecer várias incertezas quanto à classificação desses animais, alguns trabalhos foram publicados relacionados à morfologia craniana desses animais que possuem uma série de características morfológicas bem distintas (Ruelas & Pacheco, 2021; Wible, 2003). Esses trabalhos que foram publicados até o momento ajudaram a definir com mais certeza algumas espécies, porém poucos trabalhos utilizando morfometria e análises quantitativas foram publicados até o momento, e os que foram publicados limitam-se a poucas espécies. Nosso trabalho tem como objetivo trazer uma visão mais completa da variação morfológica craniana do gênero *Monodelphis* utilizando a morfometria geométrica 2D, a fim de quantificar a diversidade morfológica e entender quais fatores têm maior influência na evolução da diversidade morfológica desses animais.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O GÊNERO *MONODELPHIS* BURNETT, 1830

Durante muito tempo as espécies do gênero *Monodelphis*, Burnett, 1830 foram classificadas baseadas apenas em caracteres morfológicos, principalmente coloração das pelagens e suas variações de padrões. Essas classificações contribuíram bastante, entretanto muitas vezes causava confusões na identificação das espécies. Estudos moleculares mais recentes (Pavan et al, 2014; Vilela et al, 2015; Pavan et al, 2016) definiram as relações filogenéticas do gênero, os resultados desses estudos somados às características morfológicas das espécies resultaram na classificação subgenérica formal desse gênero, a qual foi proposta por (Pavan & Voss, 2016).

2.1.1 Subgênero *Pyrodelphys* Pavan & Voss, 2016

Esse subgênero é composto atualmente por uma única espécie, *Monodelphis emiliae* (Thomas, 1912). Esse táxon recebeu essa classificação para esse subgênero após análises moleculares mais atuais (Pavan et al 2014, 2016; Vilela, 2015). Essa espécie é atualmente encontrada apenas na Bacia Amazônica do Peru e Brasil, com registros no Brasil nos estados do Acre, Rondônia e Pará (Pine & Handley, 2008; Pine, 1984). Não se tem muitos registros em relação a sua dieta ou hábito, supondo-se que seja noturno e com dieta generalista, assim como a maioria dos *Monodelphis* que ocorrem em simpatria com essa espécie. *Monodelphis emiliae* apresenta várias características da morfologia externa que a diferencia das espécies dos outros subgêneros, possui a pelagem da cabeça avermelhada e dorso acinzentado e difere dos outros grupos por possuir almofadas interdigitais fusionadas ou em contato. Também possui algumas características da morfologia que a diferencia de alguns subgêneros como o forame subesquamosal pequeno e forame oval secundário com variação intraespecífica (Pavan & Voss, 2016), e já foi relatado que existe uma variação de coloração entre indivíduos mais jovens e adultos (Pine & Handley, 1984).

2.1.2 Subgênero *Monodelphiops* Matschie, 1916

Assim como o subgênero *Pyrodelphys*, *Monodelphiops* possui apenas um representante, *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847). *Monodelphis dimidiata* é encontrado nos domínios da Mata Atlântica e Pampas na Argentina, Brasil, Uruguai e Paraguai (Pine et al, 2013). Uma espécie, antes conhecida como *Monodelphis sorex* (Hensel, 1872) descrita para o sudeste do

Brasil, foi reconhecida posteriormente como uma variação de *Monodelphis dimidiata* (Vilela et al, 2010). Essa espécie tem uma estratégia reprodutiva diferente das outras dentro do gênero, esses animais são semélparos, significando que têm apenas um único evento reprodutivo durante a vida, e logo após eles morrem. Também possuem um dimorfismo sexual acentuado relacionado principalmente a essa estratégia reprodutiva, e foi observada uma variação no processo ontogênico onde machos mais velhos são bem maiores do que fêmeas da mesma faixa etária, já fêmeas adultas mais jovens possuem um tamanho maior do que os machos dessa mesma faixa etária (Pine et al, 1985; Chemisquy, 2015). A dieta desses animais pode variar de acordo com a faixa etária. Já foi reportado que animais juvenis e adultos jovens são majoritariamente insetívoros, enquanto adultos maiores e mais velhos são parcialmente carnívoros, sendo que essa dieta também está relacionada à força de mordida dos animais, que varia de acordo com o tamanho (Busch, 1991; Going et al, 1992). Uma característica que já foi sugerida para os distinguir das outras espécies do gênero *Monodelphis* era a hipertrofia dos caninos, caráter que já fez serem sugeridos como dentes de sabres pigmeus (Blanco et al, 2013), porém essa hipótese foi subsequentemente rejeitada, sendo mostrado que essa hipertrofia é simplesmente uma relação alométrica (Chemisquy & Prevosti, 2014).

2.1.3 Subgênero *Microdelphys* Burmeister, 1856

Monodelphis scalops (Thomas, 1888), *Monodelphis gardneri* Solari et al 2012, *Monodelphis americana* (Muller, 1776) e *Monodelphis iheringi* (Thomas, 1888) são as espécies que compõem esse subgênero. As espécies desse grupo possuem uma característica em comum em sua morfologia externa, que são três listras pretas na parte dorsal. *Monodelphis americana* ocorre em quase toda área de Mata Atlântica, em simpatria com *Monodelphis iheringi* na Mata Atlântica do sudeste brasileiro. Por muito tempo essas duas espécies foram de difícil distinção, devido a essa característica de três listras dorsais que são muito parecidas entre os táxons, além de variações intraespecíficas. Mas pequenas diferenças foram encontradas nas listras além de características da morfologia craniana como diferenças no processo orbital, e a relação do tamanho do primeiro molar superior P1 e o canino inferior (Duda & Costa, 2015). *Monodelphis gardneri* foi descrito por Solari et al, (2012) e é uma espécie que também possui listras dorsais, porém é encontrada em florestas montanhosas dos Andes da região central e sul do Perú, e, em comparação com *Monodelphis iheringi*, é relativamente maior (Astúa, 2015). *Monodelphis scalops* também ocorre na região do sudeste do Brasil, e possui simpatria registrada com *M. americana* e *M. iheringi* (Pavan, 2015). A maioria das informações que se tem sobre dieta e hábitos estão mais voltadas a *Monodelphis americana* que se alimenta majoritariamente de

insetos, porém se alimenta também de outros vertebrados menores (Vieira & Astua, 2013; Vieira, 2015).

2.1.4 Subgênero *Mygalodelphys* Pavan & Voss, 2016

Um dos subgêneros que conta com a maior quantidade de espécies, *Mygalodelphys* compreende as espécies *Monodelphis pinocchio* Pavan, 2015, *M. kunsi* Pine, 1975, *M. adusta* (Thomas 1897), *M. reigi* Law & Pérez-Hernández, 2004, *M. saci* Pavan et al 2017, *M. handleyi* Solari 2007, *M. osgoodi* (Doutt 1938), *M. peruviana* (Osgoodi 1913) e *M. ronaldi* Solari 2004. Esse gênero conta com espécies que foram recém descritas como *M. pinocchio* (Pavan, 2015) e *M. saci* (Pavan et al, 2017). Algumas das espécies desse grupo possuem uma distribuição geográfica muito ampla, outras possuem distribuição mais restrita. *M. pinocchio* possui ocorrência para a Mata Atlântica e encontrada no sudeste do Brasil com registro para os estados Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais e Espírito Santos (Pavan, 2015). A espécie filogeneticamente mais próxima de *M. pinocchio* é *M. kunsi*, que possui ocorrência no mesmo bioma além de uma distribuição ampla e complexa, com registros também para o Cerrado, limite da Amazônia, Pantanal e outros países como Bolívia (Rafael et al, 2020; Caceres et al, 2011; Pine & Handley, 2008; Godoi et al, 2010; Vargas et al, 2003). *Monodelphis adusta* é atualmente a única espécie que possui registro para o Equador (Nivelo et al, 2022) além de ter registros para região dos Andes, Colômbia, parte da Amazônia e Venezuela (González et al, 2021). *Monodelphis saci* é encontrado na região da Amazônia (Pavan et al, 2017), sem novos registros até o momento, já *Monodelphis handleyi* tem registros apenas na região de Loreto no Peru (Solari, 2007), recentemente foram publicados novos registros para Amazônia (Bezerra et al, 2019) porém baseado nas análises moleculares e comparações morfológicas foi identificado posteriormente que esses registros são de espécimes subadutos de *Monodelphis ronaldi* (Ruelas & Pacheco, 2022). *Monodelphis reigi* pode ser encontrado na Venezuela e é uma espécie que possui registro pra regiões de Tepuis, mais especificamente no Mount Ayanganna, ao oeste da Guiana (Burton et al, 2010). Assim como a maioria das espécies do gênero, pouco se sabe sobre dieta e hábito desses animais, principalmente pela raridade e dificuldade de registros desses táxons. Várias características distinguem esse subgênero dos outros, como a coloração da pelagem do dorso desses animais, que não possui um padrão como em *Microdelphys*. Outras características crânio-dentarias também distinguem esses animais, como a ausência do processo jugal ou indistinto, e dentes molares inferiores mais estreitos (Pavan & Voss, 2016). *Monodelphis ronaldi* foi considerada membro do subgênero *Mygalodelphys* com base em caracteres morfológicos, com grande similaridade a *Monodelphis handleyi*. Apenas o holótipo

da espécie era conhecido (Solari, 2004), porém bem recentemente foram reportados mais seis espécimes. Estudos morfológicos, morfométricos e moleculares recuperaram a posição de *M. ronaldi* como espécie irmã de *M. handleyi* na filogenia, confirmando a hipótese de que *Monodelphis ronaldi* pertence ao subgênero *Mygalodelphys* (Ruelas & Pacheco, 2022).

2.1.5 Subgênero *Monodelphis* Burnett, 1830

As espécies que compõem esse subgênero são *Monodelphis vossi* Pavan 2019, *Monodelphis glirina* (Wagner, 1842), *Monodelphis sanctaerosae* Voss et al, 2012, *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842), *Monodelphis palliolata* (Osgood, 1914), *Monodelphis touan* (Shaw, 1800) *Monodelphis arlindoi* Pavan et al, 2012 e *Monodelphis brevicaudata* (Erxleben 1777). O subgênero *Monodelphis* possui a espécie mais conhecida e mais amplamente estudada do gênero, que é *Monodelphis domestica*, que possui os mais diversos estudos em várias áreas como reprodução e crescimento (Bergallo et al, 1994; Fadem et al, 1982), biologia molecular (Parra et al, 2008), biomedicina (D ley et al, 1989; Ek et al, 2003), embriologia (Mate et al, 1994), dieta e ecologia (Cothran et al, 1985; De Carvalho et al, 2019), entre outros. Toda essa variedade de trabalhos é devida em parte ao fato de *M. domestica* atualmente ser um organismo modelo, que pode ser “produzido” economicamente em larga escala e sob condições de criação simples além de possibilitar principalmente estudos na área de biomedicina (Vandeberg et al, 1997; Vandeberg & John, 1989). *Monodelphis domestica* possui uma ampla distribuição e ocorre em vários habitats, pode ser encontrado no Brasil em ambientes de Caatinga, Cerrado, Mata atlântica e Pantanal, e também encontrado em outros países como Argentina, Paraguai e Bolívia. *M. domestica* possui duas linhagens genéticas, uma inclui espécimes do Pantanal e Cerrado, e a outra linhagem é composta por espécimes da Caatinga (Caramaschi et al, 2011). Estudos realizados a partir de amostras fecais mostram que essa espécie é generalista e a dieta também varia de acordo com sazonalidade. Foram encontradas nas amostras restos de artrópodes, pequenos vertebrados como lagartos, cobras e até pássaros (Carvalho et al, 2019), e alguns registros de predação de pequenos roedores já foram publicados para a espécie (Santos, 2012). Outra espécie bem conhecida e estudada é *M. glirina*, que ocorre na Floresta Amazônica do Brasil e Bolívia e em florestas do Peru (Gardner, 2005), se diferencia de outras espécies do subgênero por ser um pouco maior, além de ter uma coloração que varia de acordo com sua distribuição geográfica (Bezerra et al, 2018). Estudos realizados para entender sua dieta já foram realizados, e *M. glirina* pode ser considerado uma espécie generalista com tendências a insetivoria (Brandão et al, 2020; Castilheiro & Filho, 2013). Apesar de várias espécies desse gênero serem bastante conhecidas, outras são muito pouco conhecidas, como é o caso de

Monodelphis vossi, espécie descrita por Pavan (2019), que conta basicamente com informações do local de ocorrência (Amazônia). A falta de informação também ocorre com *Monodelphis sanctaerosae*, que é conhecida somente pelo seu holótipo, coletado em Santa Rosa de la Roca na Bolívia (Voss et al, 2012). *Monodelphis touan* ocorre ao sul da Guiana Francesa e no Brasil nos estados do Amapá e leste do Pará ao longo do interflúvio Xingu-Tocantins. Para esta espécie, espécimes provenientes do norte do rio Amazonas são morfologicamente distintos de espécimes do sul, principalmente em relação a sua pelagem e coloração da parte dorsal (Pavan et al, 2012). *Monodelphis brevicaudata* também possui uma variação de acordo a sua distribuição geográfica. *Monodelphis palliolata* ocorre a oeste do Rio Orinoco na Venezuela e Colômbia, e apesar da proximidade geográfica como *M. brevicaudata*, não há registros de simpatria entre as espécies. Assim como *M. touan* e *M. brevidaucata*, também há registros de variação intraespecíficas para a espécie, com espécimes dos Llanos Venezuelanos apresentando coloração mais pálida e menor tamanho corpóreo que populações de áreas de florestas úmidas. *Monodelphis arlindoi* é uma espécie que se encontra na Guiana e no Brasil e é mais uma espécie que possui uma variação de acordo com sua localidade, essa espécie possui uma variação na coloração do dorso além disso espécimes da localidade Cachoeira Porteira no Pará, possuem uma cauda com uma parte maior coberta por pelos (Pavan et al, 2012).

2.1.6 *Monodelphis unistriata* (Wagner, 1842)

Monodelphis unistriata é uma espécie muito rara, com conhecimento de apenas dois indivíduos atualmente (ambos com > de 100 anos), e boa parte do material foi perdido durante esse tempo (Pine et al, 2013). Diante dessa falta de informações essa espécie não está sequenciada, e por isso não se sabe ao certo a sua posição na filogenia. Pine et al (2013) sugeriram que a espécie é próxima a *M. iheringi*, enquanto Pavan & Voss (2016) classificaram a espécie como membro do subgênero *Monodelphiops* com base em caracteres morfológicos, já que a espécie se assemelha a *Monodelphis dimidiata*.

2.2 MORFOMETRIA

2.2.1 Morfometria Linear

A morfometria é a descrição estatística quantitativa da variação biológica do tamanho e da forma (Cardini, 2012). A análise da forma tem um papel extremamente importante em vários tipos de estudos biológicos. Diversas variáveis podem afetar a forma dos organismos como doenças, mutações, desenvolvimento ontogênico, fatores de diversificação evolutiva e até mesmo adaptações ao habitat (Zelditch & Sheets, 2012). O tamanho é uma medida da

magnitude ou escala de um objeto, o quão grande ou pequeno é algo (Cardini, 2012). A morfometria é uma maneira quantitativa de abordar as comparações de forma que sempre interessam biólogos (Zelditch & Sheets, 2012)

O termo morfometria durante muitos anos foi usado para qualquer trabalho que estudava quantitativamente a variação morfológica dos organismos (Monteiro & Reis, 1999). A morfometria tradicional é caracterizada pela aplicação de métodos estatísticos multivariados a um conjunto de variáveis (Rohlf & Marcus, 1993), as medidas são geralmente comprimentos e larguras de estruturas e distâncias entre certos pontos de referência (Rohlf & Marcus, 1993) e os resultados são, na sua maioria, expressos numérica e graficamente em termos de combinações lineares das variáveis medidas (Rohlf & Marcus, 1993). Uma das primeiras tentativas de caracterizar geometricamente as diferenças entre formas foi realizado por Albrecht Dürer (1524). Esse autor apresentou uma caracterização geométrica da forma e do corpo humano por meio de uma grade de deformação. Apesar da ideia ser interessante para época, a representação foi feita a mão e sem nenhuma análise quantitativa mais elaborada (Monteiro & Reis, 1999). Foi apenas em 1917, com D'Arcy W. Thompson, que a variação de tamanho e forma foi discutida formalmente com sua obra chamada "*On Growth and Form, 1917*" (Monteiro & Reis, 1999). Thompson desenvolveu grades de deformação com o propósito científico de descrever as mudanças morfológicas (Claude, 2008), mas também não teve sucesso em mostrar métodos estatístico que pudesse mostrar seus conceitos e transformações (Cardini, 2012). O problema destes métodos tradicionais usando distâncias lineares é que, geralmente, não capturam muita informação sobre a forma do organismo como um todo, apesar de descreverem o padrão de covariação do todo das medidas, inclusive podendo identificar regiões com maior ou menor grau de covariação (Astúa, 2003). Além disso, não levam em consideração o padrão de localização dos pontos no espaço. Muitas vezes estas medidas concentram-se em umas poucas dimensões ou direções e este grande número inicial de medidas é reduzido a umas poucas, que concentram a maior parte da variação existente (Astúa, 2003; Adams et al, 2004). Diante dessas problemáticas, vários pesquisadores começaram a desenvolver técnicas e métodos estatísticos para melhor exemplificar os resultados obtidos a partir dos trabalhos de variação de tamanho e forma, e em meados dos anos 90 uma nova abordagem surgiu, chamada de morfometria geométrica.

2.2.2 Morfometria Geométrica

Nos anos de 1980 e 1990 a morfometria sofreu uma revolução, uma nova abordagem surgiu, chamada de morfometria geométrica. Vários estatísticos da época desenvolveram métodos e análises que possibilitaram o uso combinado de métodos estatísticos multivariados e métodos de visualização direta em formas biológicas (Bookstein, 1996). Alguns pontos caracterizam a nova abordagem como: (1) os dados são registrados para capturar a geometria da estrutura os quais são estudados. Isto está na forma de coordenadas bidimensionais (2-D) ou tridimensionais (3-D) de pontos de referência morfológicos; (2) as relações geométricas entre os marcos não são inerentes nas próprias coordenadas brutas. A relação entre os pontos é capturada ajustando-se a sua função em 2-D ou 3-D; (3) em vez de ter que decidir de antemão exatamente quais variáveis devem ser medidas, as análises são projetadas para indicar direções de variação máxima e, portanto, pode sugerir quais variáveis convencionais devem ser enfatizadas nas descrições dos resultados (Rohlf & Marcus, 1993), essa descrição pode ser feita através de marcos anatômicos na estrutura estudada ou a partir de uma análise de contorno na estrutura.

Uma das abordagens geométricas mais utilizadas na morfometria é o método de sobreposição de Procrustes (Generalized Procrustes Analysis). Nos anos 90, o método foi desenvolvido e ficou muito conhecido. Na mesma década uma descrição do passo a passo foi feita por Rohlf e Slice (1990), os quais são: (1) Centralize cada configuração de pontos de referência na origem subtraindo as coordenadas de seu centroide das coordenadas correspondentes (X ou Y) de cada ponto de referência; (2) dimensione as configurações de referência para o tamanho do centroide da unidade dividindo cada coordenada de cada ponto de referência pelo tamanho do centroide dessa configuração; (3) escolha uma configuração para ser a referência e gire a segunda configuração para minimizar as distâncias quadradas somadas entre pontos de referência homólogos (sobre todos os pontos de referência) entre os formulários. GPA é agora o mais popular modelo de sobreposição por causa de suas propriedades estatísticas desejáveis. No entanto, em termos das interpretações biológicas das diferenças, o GPA é tão arbitrário quanto outros métodos de sobreposição (Cardini, 2012). Em suma, a GPA 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).

Como dito anteriormente, um dos métodos de estudo a qual a morfometria geométrica se baseia é na análise de coordenadas de marcos anatômicos. Os marcos anatômicos são pontos de referências anatômicos discretos que podem ser reconhecidos como o mesmo ponto nos exemplares no estudo. Eles são frequentemente chamados de “pontos homólogos” porque esses pontos podem ser combinados, um a um, como “o mesmo ponto” em todos os indivíduos do estudo (Zelditch, 2012). Para estudos focados na forma, separadamente do tamanho, e/ou para testar hipóteses sobre diferenças de forma, as abordagens tradicionais não são adequadas; os métodos baseados em marcos anatômicos são claramente superiores, especialmente quando as marcas representam pontos bem definidos e biologicamente homólogos (Jensen, 2003).

Apesar da pouca literatura publicada para *Monodelphis* utilizando análises de morfometria geométrica, nas últimas décadas a morfometria geométrica tem sido uma ferramenta importante para o estudo da variação da forma e tamanho de *Didelphidae*. Como por exemplo, análises da variação da forma craniana e mandibular de marsupiais didelfídeos (Astúa et al, 2000) diversificação em tamanho e forma no crânio e mandíbula nas espécies vivas de *Didelphis* spp. (Astúa, 2015) e correlacionando com outras variáveis como por exemplo, dieta e habitat (Damasceno & Astúa, 2016) e dimorfismo sexual (Chemisquy, 2015; Astúa, 2010).

3 METODOLOGIA

3.1 AMOSTRA

Para as análises foram utilizadas um total de 1.117 imagens distribuídas em três vistas (dorsal e ventral do crânio e lateral da mandíbula) de 378 espécimes representantes de 21 espécies do gênero *Monodelphis* (Tabela 1). As espécies *Monodelphis reigi*, *Monodelphis unistriata* e *Monodelphis ronaldi* não entraram nas análises por dispormos somente crânios apenas de indivíduos jovens (*M. reigi*), por apresentarem crânio muito desgastado e quebrados (*M. unistriata*) e por falta de amostras (*Monodelphis ronaldi*). Foram analisadas imagens das seguintes coleções: American Museum of Natural History (AMNH), Field Museum of Natural History (FMNH), Natural History Museum (BMNH), University of Kansas (KU), Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), Museu Nacional (MN), Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History (OMNH), Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Michigan State University Museum (MSU), University of Wisconsin Zoological Museum (UWZM), Museum of Southwestern Biology (MSB), Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN); Museum of Texas Tech University (TTU), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh (CM), Royal Ontario Museum, Toronto, Canada (ROM), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil (UFSC), Colección de Mamíferos del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia,” Buenos Aires, Argentina (MACN), Universidade Federal do Pará, Belém, Brazil (UFPA), Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá, Macapá, Brasil (IEPA), Institut des Sciences de

l'Evolution, Montpellier, France (ISEM). No presente estudo foram utilizados apenas indivíduos adultos, para evitar a variação ontogênica. Apesar da morfologia da dentição dos *Monodelphis* variar bastante, com algumas espécies possuindo dp3 com uma bicúspide (e.x *Monodelphis dimidata*, *Monodelphis emiliae*) e outras geralmente tricúspide (e.x *Monodelphis handleyi*) (Pavan, 2016), todos os indivíduos que tinham o P3 presente e possuíam o quarto molar totalmente eclodidos foram incluídos nas análises, pois são considerados adultos (van Nievelt & Smith 2005; Ventura et al, 1998).

Tabela 1. Quantidade de espécimes do gênero *Monodelphis* analisados por crânio e mandíbula e número total de imagens por espécie.

| Espécies | Subgênero | Dorsal | Ventral | Mandíbula | Nº de imagens |
|---------------------------------|----------------------|------------|------------|------------|---------------|
| <i>Monodelphis adusta</i> | <i>Mygalodelphis</i> | 14 | 15 | 18 | 47 |
| <i>Monodelphis handleyi</i> | <i>Mygalodelphis</i> | - | 3 | 3 | 6 |
| <i>Monodelphis kungsi</i> | <i>Mygalodelphis</i> | 16 | 16 | 2 | 34 |
| <i>Monodelphis osgoodi</i> | <i>Mygalodelphis</i> | 2 | 2 | 1 | 5 |
| <i>Monodelphis peruviana</i> | <i>Mygalodelphis</i> | 7 | 7 | 7 | 21 |
| <i>Monodelphis pinocchio</i> | <i>Mygalodelphis</i> | 2 | 2 | 2 | 6 |
| <i>Monodelphis saci</i> | <i>Mygalodelphis</i> | 13 | 12 | 12 | 37 |
| <i>Monodelphis americana</i> | <i>Microdelphis</i> | 56 | 54 | 45 | 155 |
| <i>Monodelphis gardneri</i> | <i>Microdelphis</i> | - | 1 | 1 | 2 |
| <i>Monodelphis iheringi</i> | <i>Microdelphis</i> | - | 13 | 14 | 27 |
| <i>Monodelphis scalops</i> | <i>Microdelphis</i> | 10 | 9 | 8 | 27 |
| <i>Monodelphis arlindoi</i> | <i>Monodelphis</i> | 14 | 13 | 10 | 37 |
| <i>Monodelphis brevicaudata</i> | <i>Monodelphis</i> | 57 | 53 | 62 | 172 |
| <i>Monodelphis glirina</i> | <i>Monodelphis</i> | 60 | 64 | 64 | 188 |
| <i>Monodelphis sanctaerosae</i> | <i>Monodelphis</i> | 1 | 1 | 1 | 3 |
| <i>Monodelphis domestica</i> | <i>Monodelphis</i> | 59 | 56 | 72 | 187 |
| <i>Monodelphis touan</i> | <i>Monodelphis</i> | 9 | 8 | 5 | 22 |
| <i>Monodelphis vossi</i> | <i>Monodelphis</i> | 3 | 3 | 2 | 8 |
| <i>Monodelphis palliolata</i> | <i>Monodelphis</i> | 9 | 9 | 8 | 26 |
| <i>Monodelphis dimidiata</i> | <i>Monodelphiops</i> | 24 | 26 | 24 | 74 |
| <i>Monodelphis emiliae</i> | <i>Pyrodelphis</i> | 2 | 11 | 10 | 23 |
| Nº total de espécimes | - | 358 | 378 | 371 | - |

3.2 IMAGENS E MARCOS ANATÔMICOS

Todas as fotos foram tomadas conforme descrito em Astúa (2010). Estabelecemos 35 marcos para a vista dorsal do crânio, 25 para a vista ventral e 19 para vista lateral da mandíbula (Astúa, 2015) (Figuras 1 - 3). Nas vistas simétricas (vistas dorsal e ventral do crânio), as coordenadas foram exportadas para o MorphoJ e no programa os pontos foram colocados dos dois lados dos eixos de simetria, assim foi utilizada a média das coordenadas de ambos os lados, para diminuir os efeitos devido à possível assimetria no crânio ou erros de orientação do crânio. Todas as imagens incluíram régua para escala (1cm).

Para a digitalização dos marcos anatômicos, utilizamos o software TpsDig2 versão 2.32 (Rohf, 2016). Assim que os marcos foram colocados em todas as imagens que incluíam uma régua para determinar a escala correta, exportamos o arquivo TPS com todas as coordenadas para o programa MorphoJ versão 1.07a (Klingenberg, 2011). Para cada arquivo importado foi realizada a Análise Generalizada de Procrustes (GPA – Generalized Procrustes Analysis), assim removendo todos os efeitos dos marcos relacionados a posição, orientação e tamanho. Tal procedimento possibilita a separação do tamanho e forma das vistas dos crânios e mandíbulas, e tem como resultado um conjunto de coordenadas alinhadas ou de Procrustes, que contém apenas as informações de forma não relacionadas ao tamanho isométrico (Astúa, 2015). A variação da forma das vistas dorsal, ventral e lateral da mandíbula foram avaliadas a partir da Análise de Componentes Principais (PCA).

As coordenadas alinhadas dos marcos anatômicos foram usadas para realizar uma regressão multivariada do tamanho sobre a forma, utilizando as coordenadas de Procrustes como a variável dependente, e o tamanho do centroide como a variável independente, para detectar possíveis eixos sob influência de alometria (Klingenberg, 2016). A significância desta relação foi analisada realizando um teste de permutações com 10.000 réplicas. Realizamos testes de correlação lineares entre o tamanho do centroide e as coordenadas dos cinco primeiros PCs utilizando o *software* MorphoJ.

Descrição dos marcos anatômicos:

Vista dorsal: Figura 1.

(1) Extremidade anterior da sutura entre os ossos nasais direito e esquerdo; (2) Extremidade posterior da sutura entre os ossos nasais direito e esquerdo; (3) Junção entre as suturas dos ossos

frontais e parietais direitos e esquerdos; (4) Interseção entre as suturas dos ossos parietais direito e esquerdo e do interparietal; (5) Extremidade posterior do osso interparietal, na interseção da linha sagital com a crista nugal; (6) Interseção entre a sutura interparietal-parietal e o contorno da caixa craniana, na crista nugal; (7) Ponto de curvatura do osso esquamosal ao formar o início da crista nugal, anterior ao processo pós-timpânico; (8) Ponto de maior largura da caixa craniana; (9) Ponto de maior curvatura (postero-lateralmente) do arco zigomático; (10) Extremidade do processo frontal do osso jugal, no arco zigomático; (11) Saliência formada pelo forâmen infraorbital no osso maxilar; (12) Saliência formada pela raiz do canino, no osso maxilar; (13) Extremidade anterior da sutura entre o osso nasal e o premaxilar; (14) Interseção das suturas entre os ossos nasal, frontal e maxilar; (15) Ponto mais anterior da órbita; (16) Ponto de maior estreitamento do crânio no osso frontal, anteriormente ao processo orbital (constricção inter-orbital); (17) Extremidade do processo orbital do osso frontal; (18) Ponto de maior estreitamento do crânio no osso frontal, posteriormente ao processo orbital (constricção pós-orbital); (19) Interseção entre a borda anterior do processo do esquamosal que forma o arco zigomático e a borda da caixa craniana; (20) Ponto de maior curvatura (parte interna) do arco zigomático (oposto ao marco 9).

Vista ventral: Figura 2.

(1) Situado entre o primeiro incisivo superior direito e esquerdo; (2) Extremidade posterior da sutura entre os ossos palatinos direito e esquerdo; (3) Ponto de maior inflexão da borda ventral (ou ponto mais anterior) do forâmen magno, no osso basioccipital; (4) Extremidade posterior do côndilo occipital direito, no osso basioccipital; (5) Ponto na borda externa da caixa craniana, anterior ao processo pós-timpânico; (6) Extremidade medial do processo pós-glenóide; (7) Extremidade lateral do processo pós-glenóide; (8) Base anterior do processo do esquamosal que forma o arco zigomático; (9) Extremidade postero-lateral do osso palatino direito (extremidade direita da borda posterior do palato); (10) Cúspide estilar posterior (cúspide estilar “E” ou metástilo) do quarto molar superior; (11) Cúspide estilar posterior do terceiro molar superior; (12) Cúspide estilar anterior (cúspide estilar “B” ou parástilo) do primeiro molar superior; (13) Ponto central da elipse que forma o alvéolo do canino superior direito; (14) Quarto incisivo superior do lado voltado para o canino.

Mandíbula: Figura 3.

(1) Base do primeiro incisivo inferior; (2) Base do quarto incisivo inferior; (3) Extremidade posterior do alvéolo do canino inferior; (4) Base do terceiro premolar e do primeiro molar inferior direito, no ponto onde os dentes se encontram com o dentário; (5) Base posterior do quarto molar inferior direito, no ponto onde o dente se encontra com o dentário; (6) Ponto de encontro entre o ramo horizontal da mandíbula e o início do processo coronóide (ponto de maior inflexão e base do processo coronóide); (7) Ponto de maior inflexão (extremidade dorsal) da borda anterior do processo coronóide; (8) Ponto mais alto (mais dorsal) do processo coronóide; (9) Extremidade posterior do processo coronóide (início da borda posterior do processo coronóide); (10) Ponto de maior inflexão da curvatura entre o processo articular e a borda posterior do processo coronóide (base da borda posterior); (11) Extremidade lateral ou labial do côndilo articular; (12) Base posterior do processo angular; (13) Extremidade do processo angular; (14) Base anterior do processo angular (15) Projeção do ponto 5 na borda ventral da mandíbula, perpendicularmente à linha formada pelos pontos 4 e 5; (16) Projeção do ponto 4 na borda ventral da mandíbula, perpendicularmente à linha formada pelos pontos 4 e 5; (17) Projeção do ponto 3 na borda ventral da mandíbula, perpendicularmente à linha formada pelos pontos 3 e 4; (18) Extremidade antero-ventral da fossa massetérica; (19) Forâmen mental anterior.

Figura 1. Marcos anatômicos utilizados na vista dorsal do crânio, ilustrado em um exemplar de *Monodelphis americana*.



Fonte: O Autor (2022)

Figura 2. Marcos anatômicos utilizados na vista ventral do crânio, ilustrado em um exemplar de *Monodelphis adusta*.



Fonte: O Autor (2022)

Figura 3. Marcos anatômicos utilizados na lateral da mandíbula, ilustrado em um exemplar de *Monodelphis adusta*.



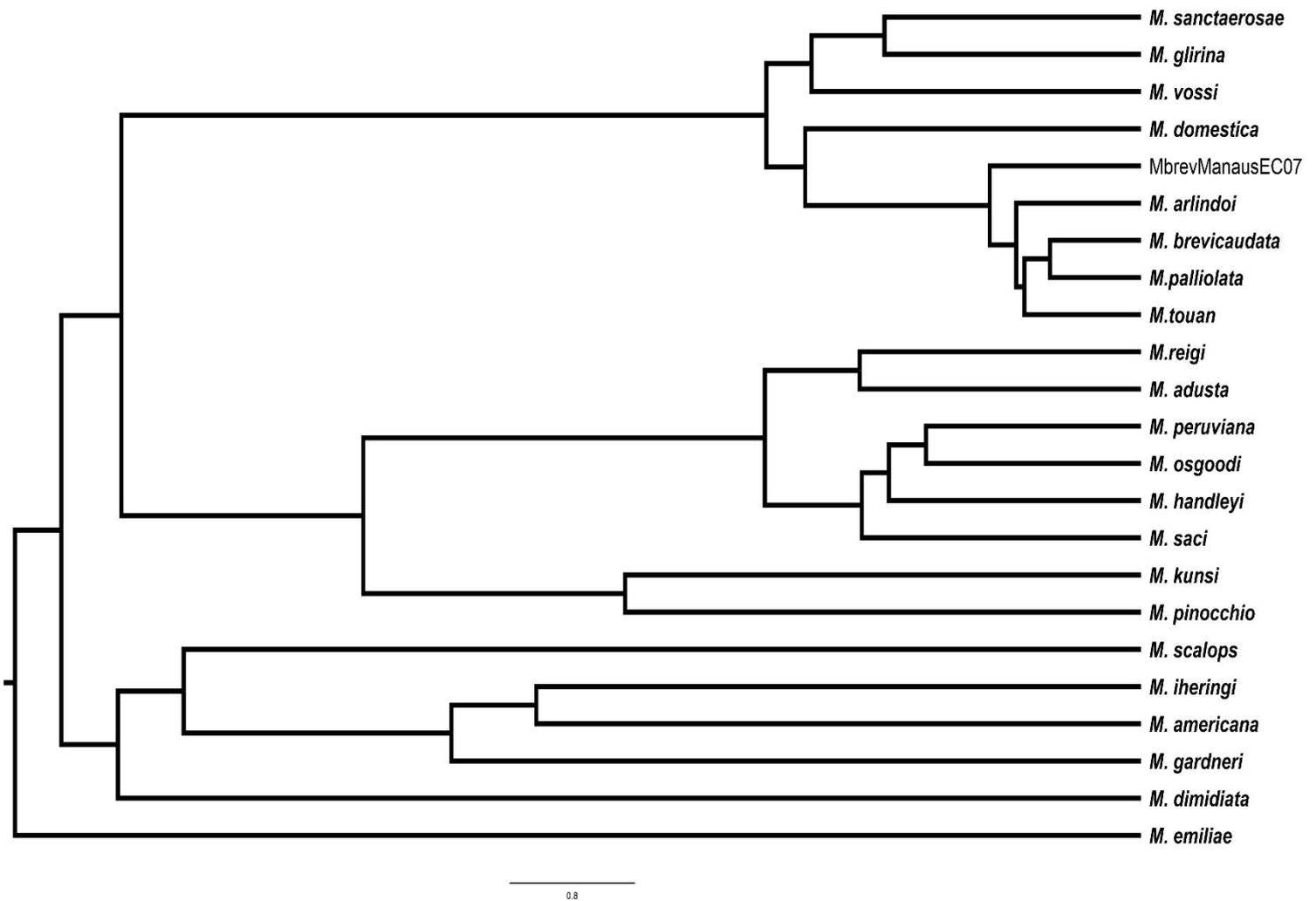
Fonte: O Autor (2022)

3.3 FILOGENIA

A relação entre a morfologia e filogenia foi analisada a partir da construção do filomorfoespaço (Sidlauskas, 2008), o qual é feito através do mapeamento da filogenia no morfoespaço. A filogenia foi projetada no morfoespaço inferido dos marcos anatômicos, permitindo detectar a trajetória das mudanças evolutivas nas formas e distâncias nos dois primeiros eixos do espaço usando Análises de Componentes Principais. A árvore filogenética utilizada para construir o filomorfoespaço foi a mais recente feita para o gênero *Monodelphis*, a qual foi gerada por análise Bayesiana e depois reduzida a um terminal por espécie (Figura 4) (Pavan, Jansa & Voss, 2016). Todas as espécies contidas na análise estão presentes na filogenia, logo todos os filomorfoespaços contém todas as espécies analisadas. Também foi realizado um teste de permutação para identificar se o conjunto de dados contém um sinal filogenético, e a significância foi testada em 10.000 permutações aleatórias para o conjunto de dados da forma

com os nós da filogenia. Este teste simula a hipótese nula (H0) da completa ausência de um sinal filogenético, permutando aleatoriamente os dados fenotípicos entre os táxons terminais na análise (Klingenberg and Gidaszewski, 2010). H0 é rejeitada quando o valor de $p < 0.05$.

Figura 4. Filogenia utilizada para a construção do filomorfoespaço (modificado de Pavan, Jansa & Voss, 2016). MbrevManausEC07 corresponde a "*Monodelphis* sp.4" de Pavan et al 2014, que ainda permanece sem nome.



Fonte: Pavan, Jansa & Voss (Modificado)

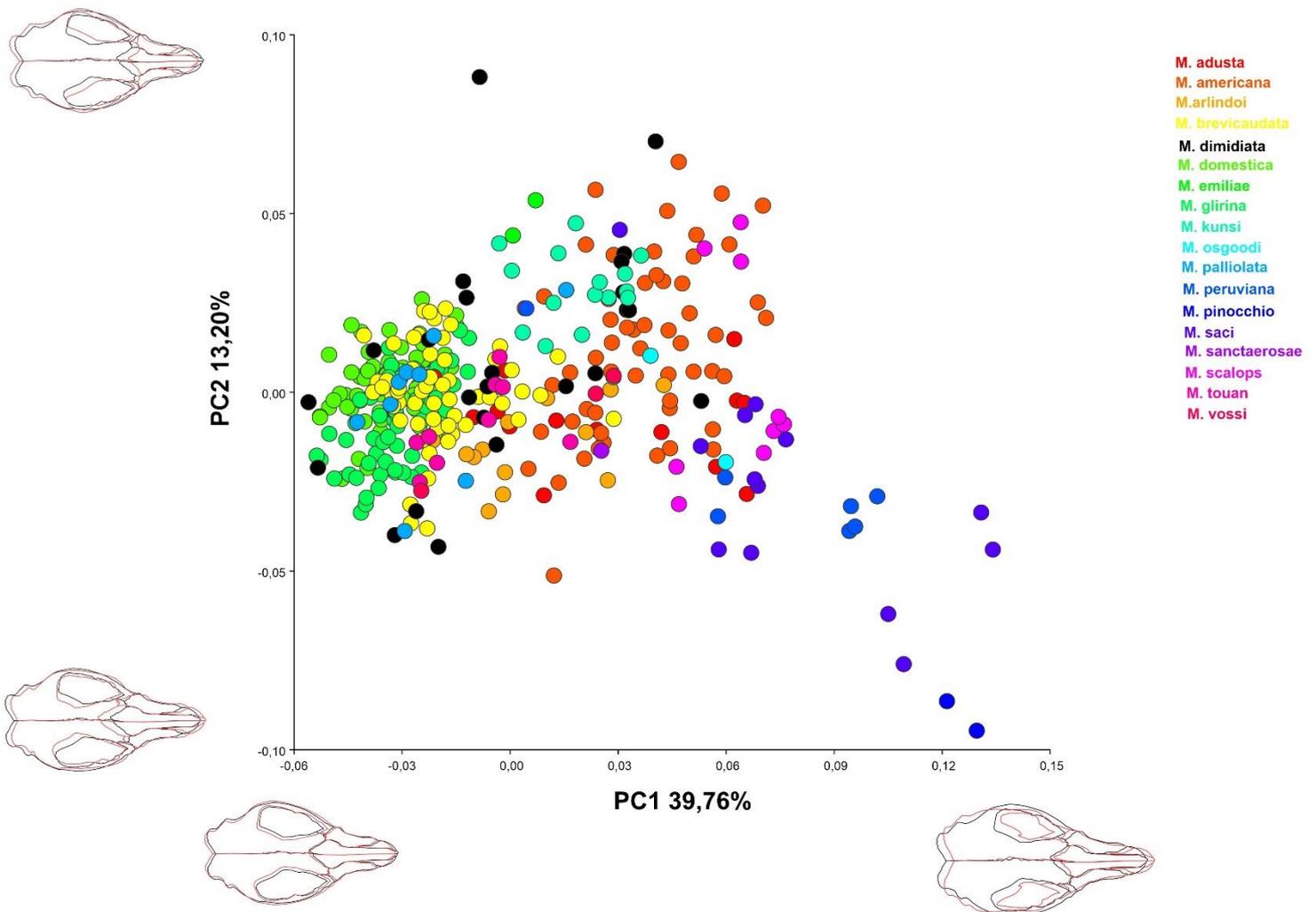
4 RESULTADOS

4.1 VISTA DORSAL DO CRÂNIO

Para a vista dorsal do crânio, o PC1 explicou 39,76% e o PC2 13,20% da variação de forma (Figura 5). No gráfico da PCA podemos observar no extremo positivo do PC1 espécies com as órbitas proporcionalmente menores e mais estreitas, processo pós-orbitais proporcionalmente menores e pouco definidos e principalmente com osso nasal maior e mais compridos na parte mais anterior. Além disso, nesse extremo podemos ver crânios mais compridos devido ao maior comprimento do osso nasal, e o osso interparietal menor na sua extremidade posterior. Espécies que representam bem essa variação são *Monodelphis pinocchio* e *Monodelphis saci*. No extremo negativo as espécies apresentam variações opostas, mostrando crânios mais curtos com o osso nasal proporcionalmente menor e órbitas bem maiores devido ao processo pós-orbital bem definido. Devido a esse tamanho da órbita, as espécies nesse extremo também apresentam um crânio mais arredondado e mais expandidos lateralmente. *Monodelphis glirina*, *Monodelphis domestica* e *Monodelphis brevicaudata* são espécies que representam essa variação. Nos escores negativos do PC2 observamos espécies que tem o osso nasal mais comprido na sua parte mais posterior, e órbitas maiores na extremidade do processo orbital do osso frontal e na parte da constrição pós-orbital. Ao extremo desse eixo podemos ver *Monodelphis pinocchio*, *Monodelphis saci* e *Monodelphis peruviana*. Para os escores positivos observamos espécies com o osso nasal bem curto, tanto na parte posterior quando na parte anterior, órbitas menos arredondadas e menores principalmente na parte das constrições inter e pós-orbital e extremidade do processo orbital do osso frontal. As espécies que mais se aproximam do extremo desse escore são *Monodelphis emiliae* e *Monodelphis americana*. Ao observarmos no gráfico onde as espécies estão agrupadas pelos subgêneros (Figura 6) observamos uma grande variação dentro do subgênero *Mygalodelphys*, pois algumas espécies estão mais próximas do extremo negativo do PC2, mostrando ossos nasais mais compridos posteriormente. Além disso, observa-se uma variação para o subgênero *Monodelphiops* que também varia bastante ao longo do PC2 onde alguns espécimes estão isolados ao extremo positivo do PC2 e outros estão próximos aos escores negativos do eixo. O filomorfoespaço (Figura 7) mostrou que as espécies do subgênero *Monodelphis* estão bem agrupadas entre si, no extremo negativo de ambos os PCs. Para o subgênero *Mygalodelphys* é clara a divergência morfológica interespecífica: *Monodelphis pinocchio* possui crânio mais fino e proporcionalmente mais longo, por causa de um osso nasal muito maior do que os outros

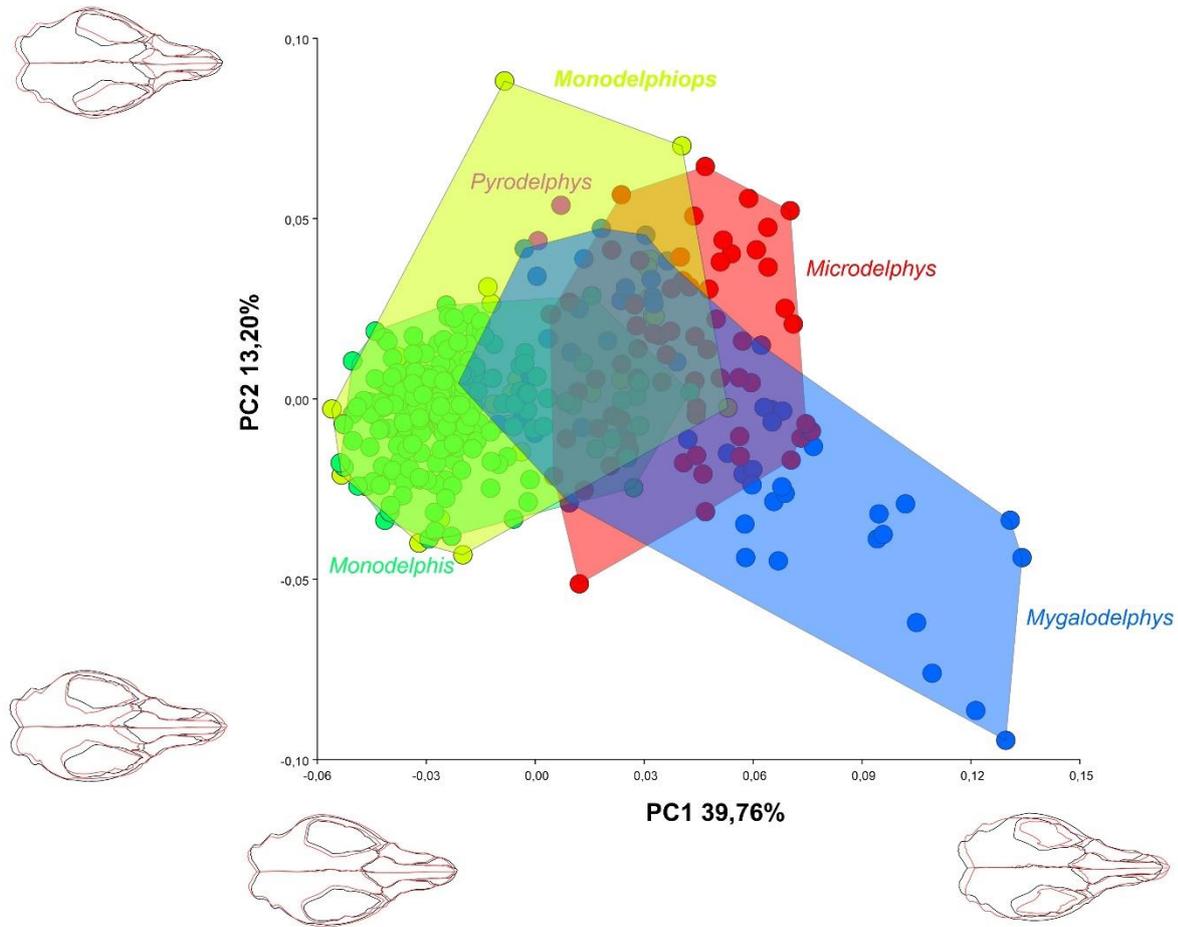
representantes do grupo e até mesmo dentro do gênero, localizando-se no extremo positivo no PC1, e *Monodelphis kunsi* que possui um crânio proporcionalmente mais largo e osso nasal proporcionalmente menor, está no outro extremo do PC1. *Monodelphis saci* e *Monodelphis peruviana* estão convergindo entre si entretendo nota-se uma divergência com *Monodelphis osgoodi* que está próximo ao extremo positivo do PC2 apresentando órbitas menores e mais achatadas lateralmente. O subgênero *Microdelphys* está em uma posição intermediária em ambos os PCs, porém com suas espécies bem próximas às espécies de *Mygalodelphys*.

Figura 5. Análise de Componentes Principais (PCA) da vista dorsal do crânio no gênero *Monodelphis*. *Outlines* indicam as deformações nos crânios em cada extremo dos dois eixos (PC1 e PC2). *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo.



Fonte: O Autor (2022)

Figura 6. Análise de Componentes Principais (PCA) da vista dorsal do crânio no gênero *Monodelphis*. *Outlines* indicam as deformações nos crânios em cada extremo dos dois eixos (PC1 e PC2). *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo. Polígonos representam os agrupamentos por subgênero.

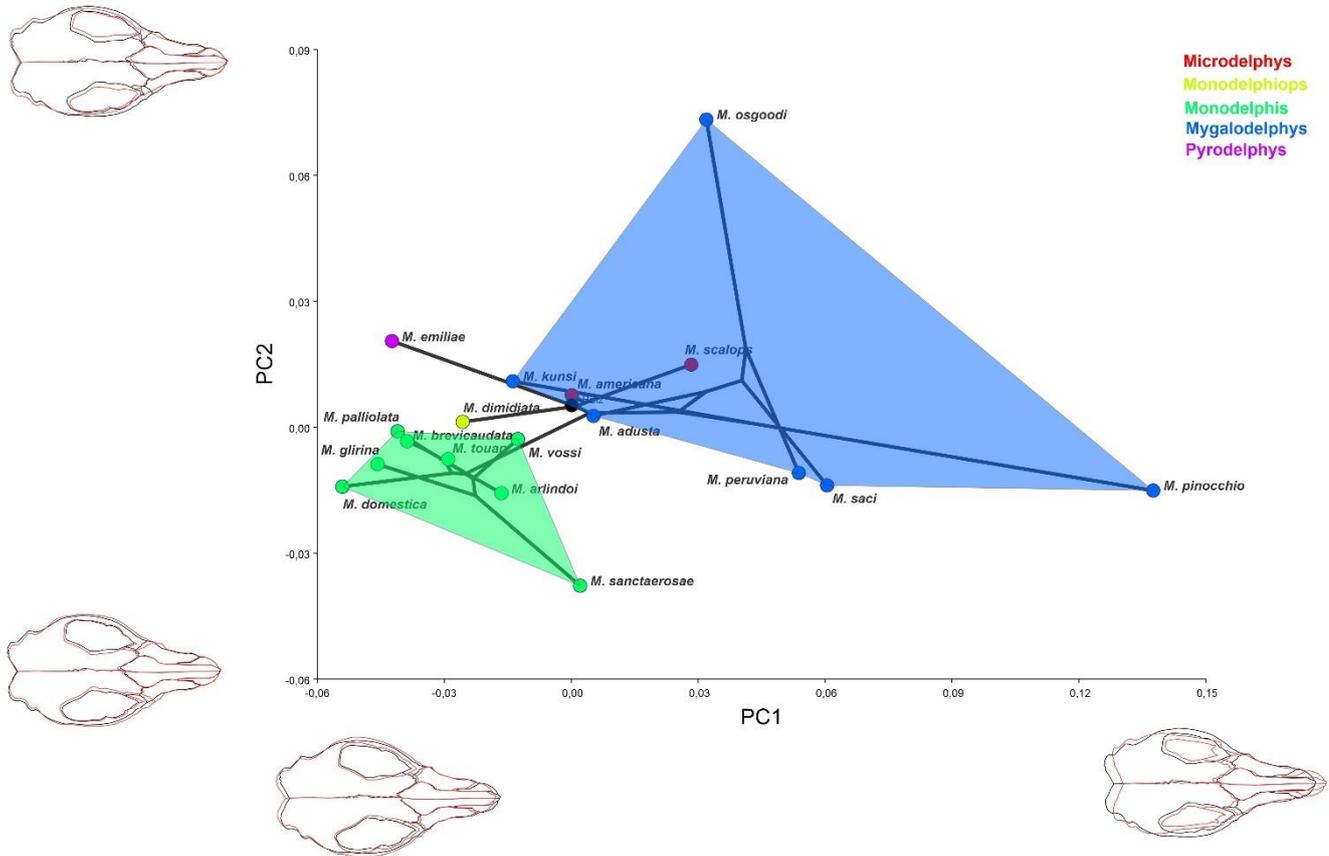


A regressão da forma sobre o tamanho indica que pouca variação geral da forma é derivada da variação alométrica. Os coeficientes das correlações mostram que nenhum dos PCs é fortemente influenciado pelo tamanho (Tabela 2).

Tabela 2. Correlações dos escores dos componentes principais com o tamanho, para vista dorsal do crânio, calculado com tamanho do centroide.

| Variável | Resíduo | p | Predito |
|----------|------------|--------|----------|
| PC1 | 0,10300548 | 0,0027 | 2,6595% |
| PC2 | 0,10619645 | <,0001 | 5,0393% |
| PC3 | 0,05332216 | 0,1425 | 0,6203% |
| PC4 | 0,06584962 | 0,0001 | 4,1973% |
| PC5 | 0,03163178 | <,0001 | 21,0555% |

Figura 7. Filomorfoespaço gerado a partir da sobreposição das médias da PCA para vista dorsal do crânio de cada espécie com a filogenia. Valor de $p = 0.527$ para o teste de sinal filogenético. *Outlines* indicam as deformações em cada extremo dos dois eixos. *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo. Polígonos representam os agrupamentos por subgênero.



Fonte: O Autor (2022)

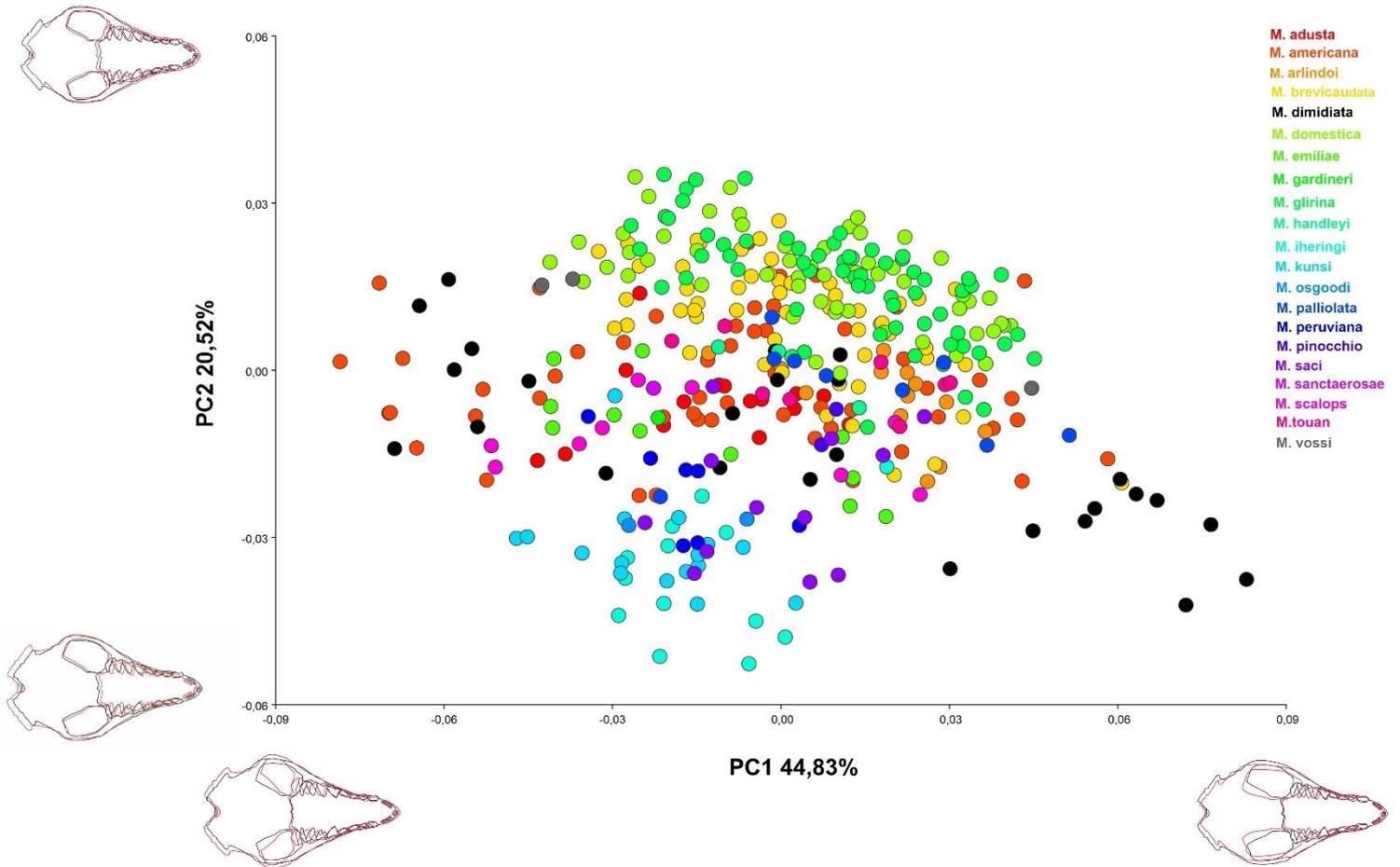
4.2 VISTA VENTRAL DO CRÂNIO

Na vista ventral a maior variação foi explicada pelo PC1 44,83%, já o PC2 explica 20,52% da variação (Figura 8). No PC1 os escores negativos mostram crânios com a órbita menor na parte da base anterior do processo esquelomoso. As órbitas também mostram uma inclinação voltada para parte mais externa do crânio, assim revelando um crânio com uma curvatura acentuada na parte lateral. A espécie que aparece mais próxima ao extremo negativo é *Monodelphis americana*. Os escores positivos do PC1 mostraram crânios com órbitas proporcionalmente maiores, sendo mais largas e mais compridas principalmente na parte

próxima aos molares, fazendo com que o espaçamento entre os molares fique menor, e os mesmos se encontrem posicionados mais anteriormente na série dentária. Além disso, as órbitas estão posicionadas mais para a parte interna do crânio, deixando uma curvatura não acentuada na parte lateral do crânio. *Monodelphis americana* apresentou uma grande variação intraespecífica, assim ficando também próximo ao extremo desse eixo. Várias espécies ficaram sobrepostas na parte intermediária do PC1 como *Monodelphis iheringi*, *Monodelphis kungsi*, *Monodelphis brevicaudata* e *Monodelphis saci*. *Monodelphis dimidiata* apresentou um padrão diferente das demais espécies, é notável três agrupamentos bem definidos ao longo do PC1, um ao extremo positivo, outro na parte intermediária e mais um no extremo negativo. A grande variação observada ao longo do PC1 para esta espécie pode ser claramente observada no gráfico onde as espécies estão agrupadas por subgêneros (Figura 9), com o subgênero *Monodelphiops* (exclusivamente representado por *M. dimidiata*) apresentando a maior amplitude neste eixo. Essas variações para o PC1 estão associadas principalmente a crânios mais largos e finos lateralmente, variações nos processos orbitais indo de órbitas mais largas e posicionadas mais internamente ao crânio até órbitas proporcionalmente menores e posicionadas para a parte mais externa do crânio, além do posicionamento dos molares na série dentária. Para o PC2, nos escores negativos estão posicionadas as espécies que mostram um côndilo occipital maior, assim deixando a caixa craniana proporcionalmente maior na parte posterior, próximo ao processo pós-timpânico. Observa-se também um posicionamento mais anterior do osso palatino. No extremo negativo nota-se um agrupamento de algumas espécies como *Monodelphis iheringi*, *Monodelphis kungsi*, *Monodelphis pinocchio*, *Monodelphis dimidiata* e *Monodelphis saci*. Já para os escores positivos do PC2 nota-se os ossos palatinos posicionados mais posteriormente e o côndilo occipital proporcionalmente menor, assim deixando a caixa craniana mais reduzida e com uma curvatura menos acentuada na parte lateral do crânio, entre a parte posterior da órbita e próximo ao processo pós-glenoide. As espécies mais próximas ao extremo positivo do PC2 são *Monodelphis glirina* e *Monodelphis domestica*, e a maioria das demais espécies ficaram posicionadas na parte intermediária do PC2. O filomorfoespaço (Figura 10) mostrou uma divergência muito maior dentro do subgênero *Mygalodelphys* quando comparada com a variação dentro dos demais subgêneros, com algumas espécies convergindo com outros subgêneros, como é o caso de *Monodelphis (Mygalodelphys) handleyi* que se encontra muito próxima as espécies do subgênero *Monodelphis*. Para o subgênero *Microdelphys* a divergência dentro do grupo também ocorre e as espécies desse grupo estão mais próximas de *Mygalodelphys*. Além de todas essas convergências e

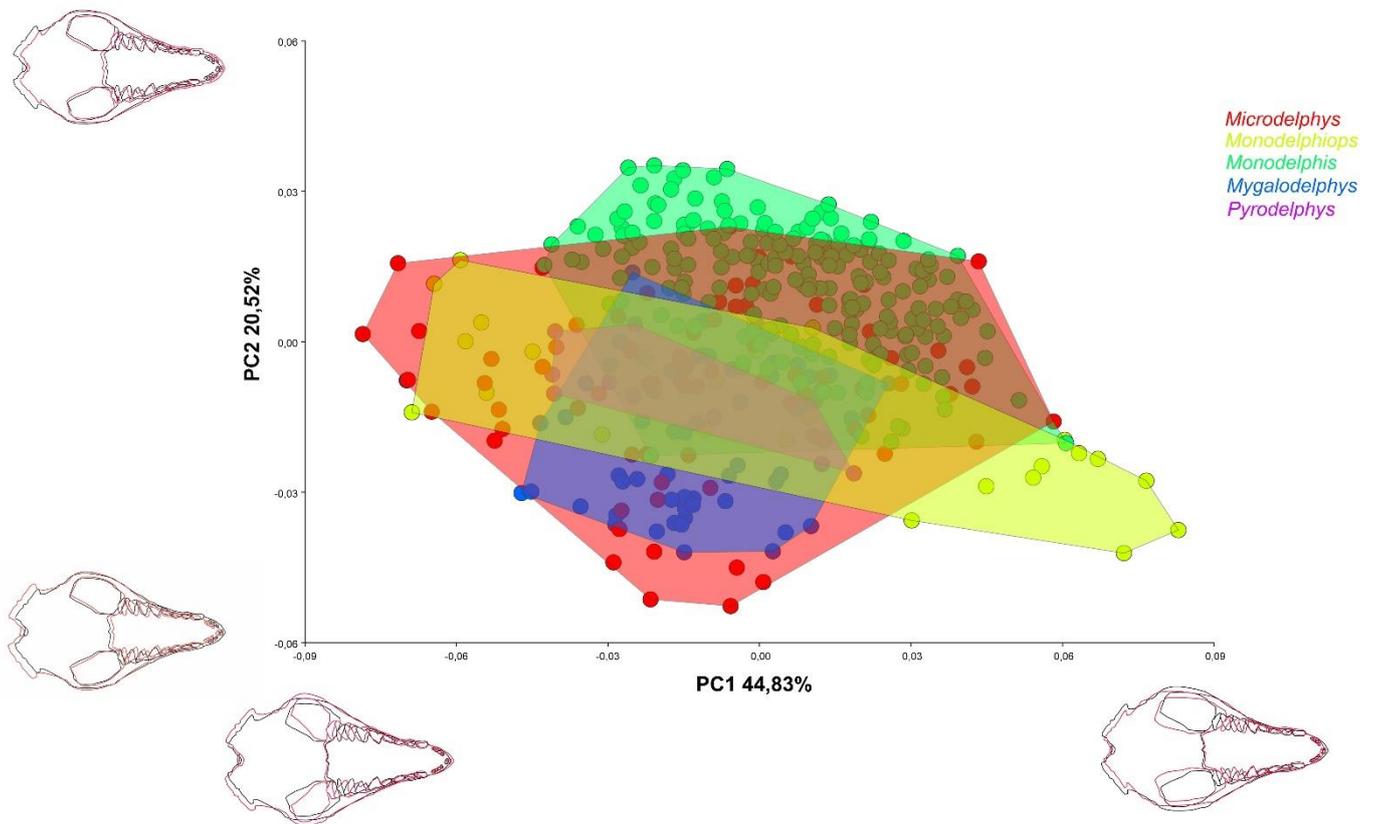
divergências encontradas nos grupos, as espécies *Monodelphis palliolata* e *Monodelphis touan* estão tão próximas que ficam quase sobrepostas dentro do filomorfoespaço.

Figura 8. Análise de Componentes Principais (PCA) da vista ventral do crânio no gênero *Monodelphis*. *Outlines* indicam as deformações nos crânios em cada extremo dos dois eixos (PC1 e PC2). *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo.



Fonte: O Autor (2022)

Figura 9. Análise de Componentes Principais (PCA) da vista ventral do crânio no gênero *Monodelphis*. *Outlines* indicam as deformações nos crânios em cada extremo dos dois eixos (PC1 e PC2). *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo. Polígonos representam os agrupamentos por subgênero.



Fonte: O Autor (2022)

A regressão da forma sobre o tamanho para a vista ventral do crânio também indicou que pouca variação geral da forma é derivada a variação alométrica, assim como os resultados da vista dorsal. Os coeficientes das correlações mostram que nenhum dos PCs é fortemente influenciado pelo tamanho (Tabela 3).

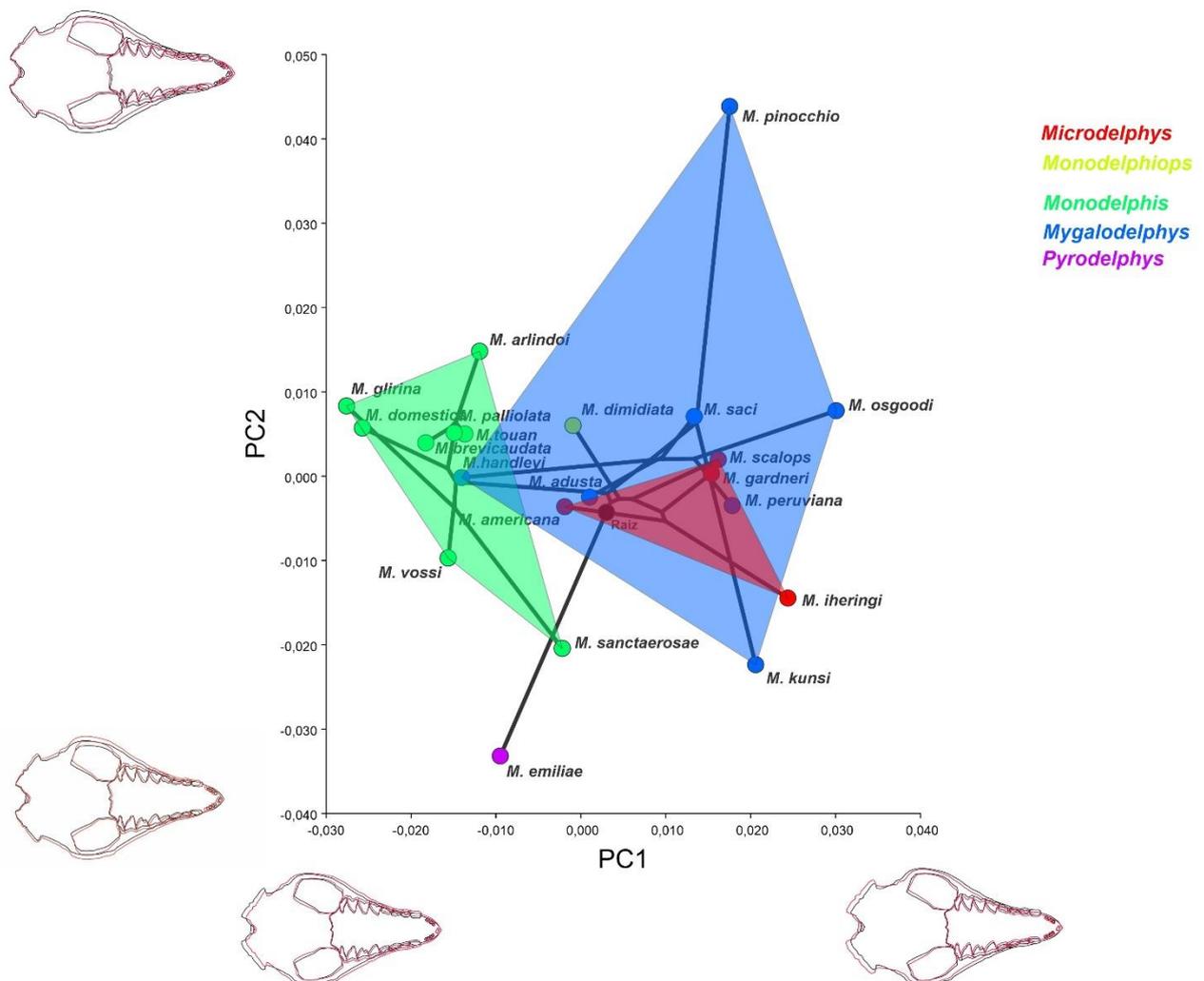
Tabela 3. Correlações dos escores dos componentes principais com o tamanho, para vista ventral do crânio, calculado com tamanho do centroide.

| Variável | Resíduo | p | Predito |
|----------|------------|--------|---------|
| PC1 | 0,23043545 | 0,0094 | 1,7969% |

| | | | |
|------------|------------|--------|----------|
| PC2 | 0,02777408 | <,0001 | 25,6013% |
| PC3 | 0,02916922 | 0,2555 | 0,3477% |
| PC4 | 0,02016288 | 0,0004 | 3,3221% |
| PC5 | 0,01339146 | <,0001 | 22,7767% |

Fonte: O autor (2022)

Figura 10. Filomorfoespaço gerado a partir da sobreposição das médias da PCA da vista ventral do crânio de cada espécie com a filogenia. Valor de $p = 0.0100$ para o teste de sinal filogenético. *Outlines* indicam as deformações em cada extremo dos dois eixos. *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo. Polígonos representam os agrupamentos por subgênero.



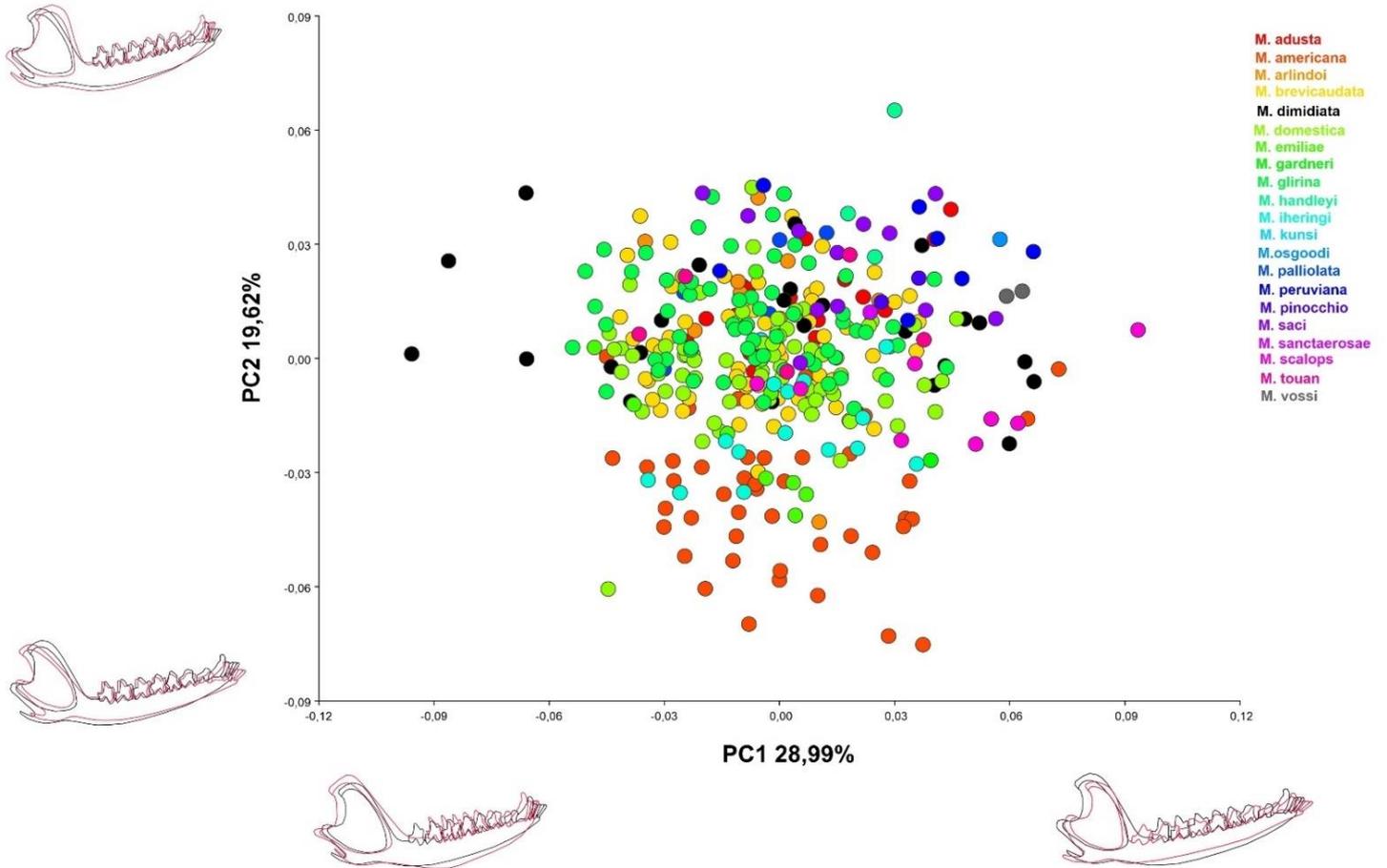
Fonte: O autor (2022)

4.3 VISTA LATERAL DA MANDÍBULA

O PC1 da vista lateral da mandíbula explicou 28,99% da variação da forma. Em seus escores positivos encontramos mandíbulas proporcionalmente finas e compridas, o quarto molar se

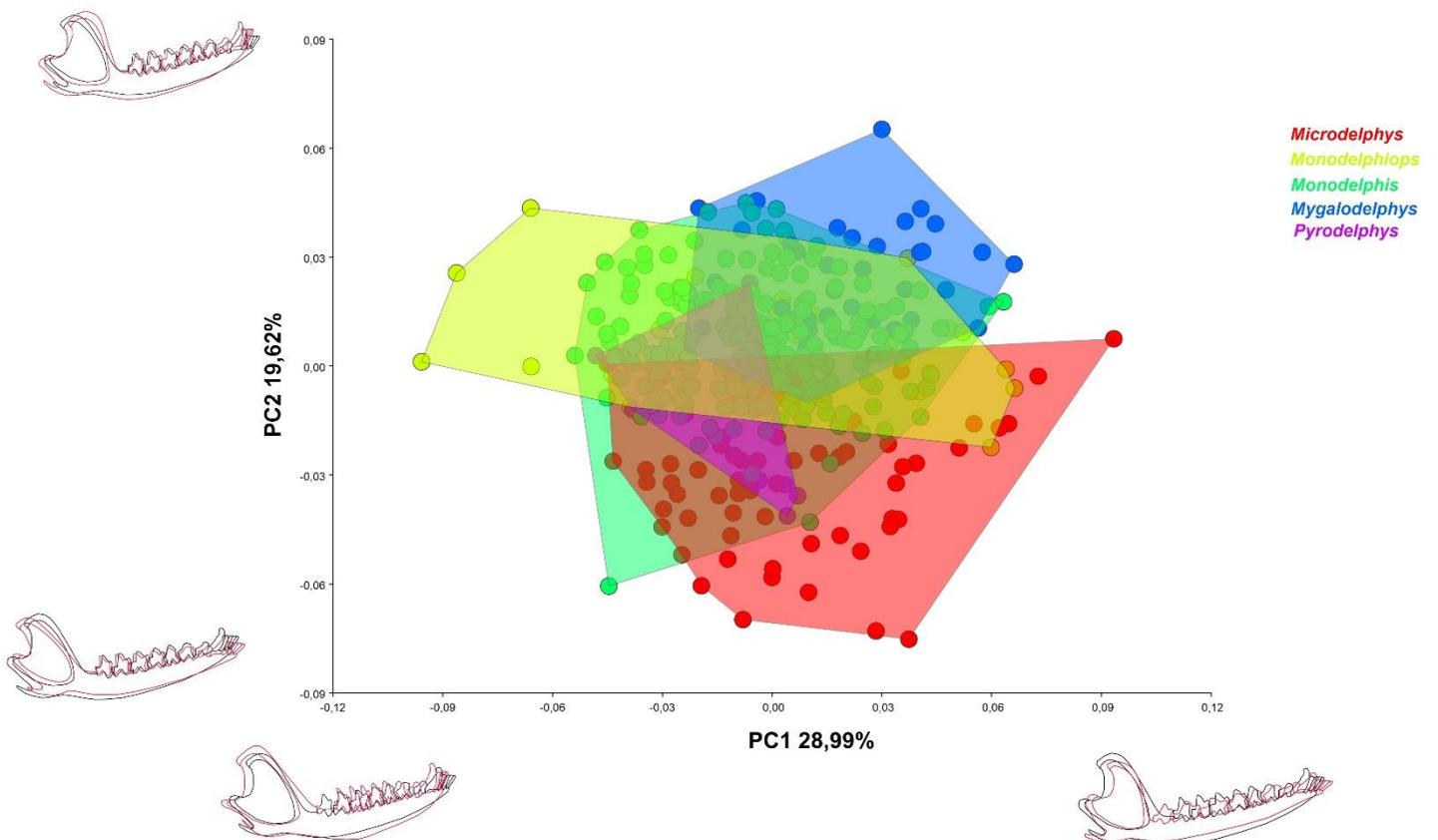
encontra bem próximo ao encontro do ramo horizontal da mandíbula e ao início do processo coronoide, o qual mostra ser proporcionalmente menor e mais baixo. Além disso, o processo angular está posicionado mais anteriormente e é mais curvado. *Monodelphis scalops*, *Monodelphis peruviana* e *Monodelphis vossi* são as espécies que estão mais próximas dos escores positivos (Figura 11). Em contrapartida, para os escores negativos do PC1 nós observamos uma mandíbula proporcionalmente curta e mais larga. A série de dentes é mais contraída, e o quarto molar está distante da base do processo coronoide, que é menos curvado, maior, e com o seu topo com uma curvatura acentuada. O processo condilar é mais pontiagudo, já o processo angular é mais retraído. Próximo ao extremo negativo do PC1 se destaca *Monodelphis dimidiata*. O PC2 explicou 19,62% da variação da forma, na parte negativa desse PC podemos encontrar espécies com mandíbulas finas e bem compridas, o processo coronoide apresenta uma inclinação acentuada na parte posterior. Já o processo condilar é posicionado mais anteriormente e o processo angular é menor e mais curto. No extremo negativo do PC2 encontramos *Monodelphis americana* e *Monodelphis iheringi*, enquanto *Monodelphis handleyi* se encontra na parte positiva do PC2. Neste último caso, as mandíbulas são bem mais curtas e mais largas, a parte da base do processo coronoide até o ponto de maior inflexão da sua extremidade dorsal é bastante reta, o processo condilar é um pouco maior e mais curvado, e posicionado mais posteriormente. O processo angular é maior e mais comprido, e não tem uma curvatura mais aparente na sua base anterior. As espécies que ficaram localizadas nos escores positivos foram *Monodelphis saci*, *Monodelphis peruviana*, a maioria das espécies ficaram sobrepostas na parte intermediária do PC2. O subgênero *Microdelphys* mostrou estar bem agrupado no filomorfoespaço, e as espécies de *Monodelphis* ficaram bem próximas com exceção de *Monodelphis vossi*, que mostrou uma divergência para com as espécies do seu subgênero e converge com espécies de *Mygalodelphys*. *Mygalodelphys* apresentou o mesmo padrão de grande divergência entre as espécies, como nas outras duas vistas. *Monodelphis kunsi*, além de divergir bastante das espécies do grupo, está mais próxima das espécies de *Monodelphis*. *Monodelphiops* apresentou uma convergência com *Monodelphis*, ficando bem próximo de *Monodelphis touan*. *Monodelphis emiliae* representando *Pyrodelphys* não apresentou convergência com nenhum outro subgênero, e foi a espécie que ficou mais próxima ao extremo negativo do PC1, apresentando principalmente mandíbulas mais largas.

Figura 11. Análise de Componentes Principais (PCA) da vista lateral da mandíbula do gênero *Monodelphis*. *Outlines* indicam as deformações dos crânios em cada extremo dos dois eixos (PC1 e PC2). *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo.



Fonte: O autor (2022)

Figura 12. Análise de Componentes Principais (PCA) da vista lateral da mandíbula do gênero *Monodelphis*. *Outlines* indicam as deformações nos crânios em cada extremo dos dois eixos (PC1 e PC2). *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo. Polígonos representam os agrupamentos por subgênero.



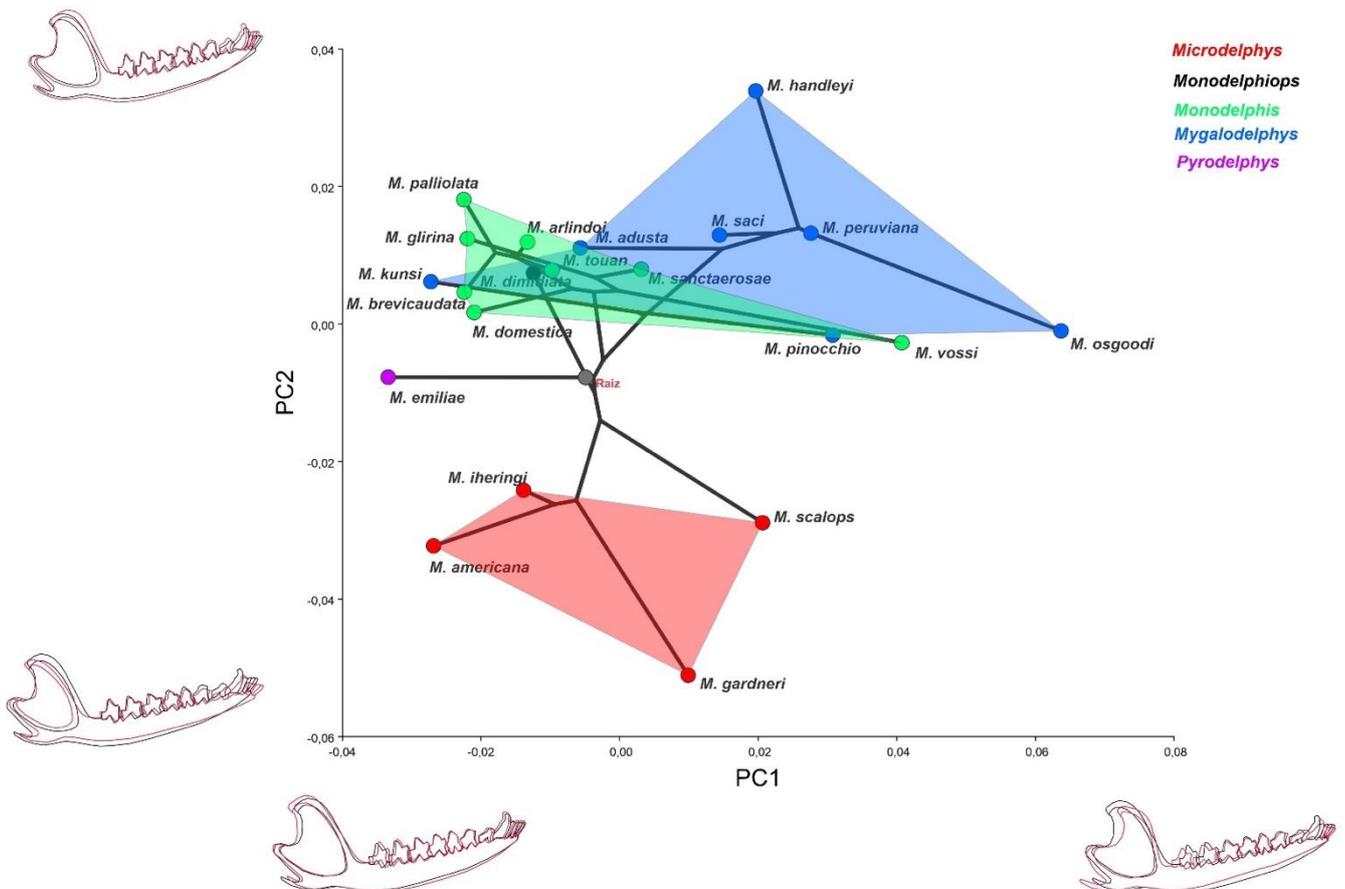
A regressão da forma sobre o tamanho para vista lateral da mandíbula mostrou resultados semelhantes das vistas dorsal e ventral do crânio, mostrando que nenhum dos 5 primeiros PCs é fortemente influenciado pelo tamanho (Tabela 4). O componente com maior correlação com o tamanho é o PC2, que parece representar um gradiente de tamanho.

Tabela 4. Correlações dos escores dos componentes principais com o tamanho, para vista lateral da mandíbula, calculado com tamanho do centroide.

| Variável | Resíduo | p | Predito |
|----------|------------|--------|----------|
| PC1 | 0,22273551 | 0,5284 | 0,1091% |
| PC2 | 0,07772761 | 0,3113 | 0,2752% |
| PC3 | 0,03696216 | <,0001 | 4,8806% |
| PC4 | 0,03532416 | <,0001 | 17,0850% |
| PC5 | 0,03823286 | 0,8362 | 0,0113% |

Fonte: O autor (2022)

Figura 13. Filomorfoespaço gerado a partir da sobreposição das medias do PCA para vista lateral da mandíbula de cada espécie com a filogenia. Valor de $p = 0.004$ para o teste de sinal filogenético. *Outlines* indicam as deformações em cada extremo dos dois eixos. *Outlines* em preto representam a deformação inicial; *Outlines* em vermelho representam a deformação alvo. Polígonos representam os agrupamentos por subgênero.



Fonte: O autor (2022)

5 DISCUSSÃO

5.1 VARIAÇÃO DA FORMA NO CRÂNIO E MANDÍBULA

O gênero *Monodelphis* é conhecido como um grupo que possui uma variação grande entre suas espécies tanto de morfologia externa quanto de morfologia craniana (Pavan et al 2014; Pavan & Voss, 2016). Os resultados aqui apresentados mostram que a maioria das espécies ficaram bem próximas nas PCAs, com exceções de algumas espécies que se mostraram bem ao extremo para algumas vistas, mostrando uma diferença grande. Esses resultados aqui obtidos podem sofrer variações, visto que algumas espécies incluídas no estudo têm poucos espécimes amostrados e pouco material disponível por alguns motivos, como é o caso de espécies descritas recentemente após revisões como, por exemplo, *Monodelphis saci* e *Monodelphis vossi* (Pavan et al, 2017; Pavan, 2019). Entretanto, de forma geral conseguimos obter resultados que mostram a variação das formas cranianas dentro do gênero.

Monodelphis glirina e *Monodelphis domestica* foram as espécies que exibiram o maior padrão de sobreposição para as vistas dorsal e ventral do crânio e para vista lateral da mandíbula, sempre apresentando crânio e mandíbula mais similares. Ambas as espécies fazem parte do subgênero *Monodelphis* (Pavan & Voss, 2016), apesar dessas espécies possuírem a morfologia craniana bem semelhantes elas possuem distribuição geográfica distintas, com *M. glirina* sendo endêmica da região amazônica (Castilheiro, 2013; Bezerra et al, 2019), e *M. domestica* possui uma ampla distribuição, podendo ser encontrada no Cerrado, Caatinga, Pantanal, Mata Atlântica (Bonvicino et al, 2002). Logo podemos supor que o habitat onde esses animais se encontram não deve influenciar na morfologia craniana de seus indivíduos. A dieta e o hábito também não devem influenciar porque essas espécies são generalistas, majoritariamente insetívoras e terrestres (Castilheiro, 2013; Carvalho et al, 2019), e nossos resultados apontam que essas espécies aparentemente não possuem variações dos caracteres morfológicos cranianos em comum que possamos associar diretamente ao hábito ou dieta. As espécies mais semelhantes morfometricamente para crânios e mandíbula a *M. domestica* e *M. glirina* foram as espécies do mesmo subgênero, principalmente *Monodelphis brevicaudata*, *Monodelphis touan*, *Monodelphis arlindoi*, que possuem uma morfologia craniana muito similar (Pavan et al, 2012).

Monodelphis pinocchio foi o responsável pela maior variação de forma na vista dorsal do crânio, enquanto para vista ventral e lateral da mandíbula não mostrou grande diferenciações. *M. pinocchio* foi mencionada na primeira vez como *Monodelphis macae* (Gomes, 1991). Estudos filogenéticos baseados em dados moleculares recuperam esta espécie como espécie irmã de *M. kunsi* (Pavan et al, 2014; Vilela et al, 2015). Após esses estudos, mais recentemente, esses resultados foram alinhados a dados da morfologia externa e craniana e pôr fim a espécie foi descrita como *M. pinocchio* (Pavan, 2015). De acordo com o diagnóstico a característica da morfologia craniana que o distingue dos outros táxons do gênero é o rostro visivelmente mais longo e estreito, característica essa que deu o nome da espécie. Nos resultados aqui encontrados *M. pinocchio* aparece nos extremos do PC1 e PC2 e essa posição na PCA está associada ao osso nasal mais comprido, órbita menor e mais estreita, e crânio mais alongado, características da vista dorsal que corroboram a descrição da espécie. Ainda que não se saiba muito sobre hábitos e dietas desses animais, alguns estudos com outros grupos de marsupiais como *Didelphis* relatam que a variação da forma da órbita está relacionada a dieta (Pillati & Astúa, 2017). Trabalhos com mamíferos de hábitos fossoriais e semifossoriais relatam que esses animais possuem crânios mais compridos e triangulares, e ossos nasais mais compridos, principalmente na parte anterior, assim aumentando a área da musculatura e conseqüentemente facilitando as escavações (Lessa, 1990; Stein, 2000). Esses resultados aqui apresentados para *M. pinocchio* são um indicativo de que esses animais possuam hábito fossorial ou semifossorial.

A espécie que ficou bem próxima a *M. pinocchio* no morfoespaço, *Monodelphis saci*, também foi descrita recentemente, com base em dados de filogenia molecular combinados à identificação de características morfológicas diagnósticas (Pavan, 2017). Uma concavidade na raiz ou base do arco zigomático desses animais é a característica morfológica craniana que os diferencia das demais espécies (Pavan & Voss, 2016). Nosso trabalho não utilizou essa característica, o que os diferencia nos nossos resultados é que eles possuem um crânio um pouco mais alongado do que a maioria das espécies do gênero, porém próximo a espécies do subgênero *Mygalodelphys*, como *Monodelphis kunsi* para vista ventral, *Monodelphis peruviana* e *Monodelphis pinocchio* para vista dorsal.

Outra espécie que mostrou uma variação no crânio foi *Monodelphis iheringi*, principalmente para a vista ventral. Essa variação está associada a um crânio com os ossos palatinos posicionados mais anteriormente, um processo pós-glenoide com uma curvatura mais acentuada, côndilo occipital e processo pós-timpânicos maiores. *M. iheringi* é uma espécie que faz parte do subgênero *Microdelphys*. Esse grupo reúne espécies que tem a pelagem dorsal com

três listras pretas no sentido crânio/cauda. As outras três espécies que possuem essa característica são *M. americana* e *M. gardneri* e *Monodelphis scalops*. *M. americana* é uma espécie simpátrica com *M. iheringi* e por muito tempo foram espécies que eram extremamente difíceis de diferenciar devido as suas semelhanças morfológicas. Após estudos esses táxons foram diferenciados por características cranianas como, processo pós-orbital ausente *M. iheringi* e presente em adultos e adultos mais velhos de *M. americana* e um achatamento dorsoventral mais aparente em *M. iheringi* (Duda & Costa, 2015). As principais diferenças entre eles aqui encontradas estão relacionadas ao tamanho da órbita, com *M. iheringi* apresentando órbitas mais compridas, deixando uma curva mais aparente próximo ao processo pós-glenoide.

Monodelphis americana apresentou uma variação intraespecífica bem aparente para a vista ventral do crânio. Nesta espécie, a órbita possui uma leve inclinação da parte póstero-lateral do crânio. Como consequência, apresenta crânios mais largos e mais triangulares, e alguns espécimes possuem uma órbita maior e mais voltada para a parte interna do crânio, assim apresentando um crânio mais arredondado. Além disso, a espécie também apresenta processos orbitais mais desenvolvidos. *M. americana* é uma espécie que possuiu uma variação no tamanho do crânio relacionados ao sexo e a idade em que machos mais velhos apresentam um crânio maior do que fêmeas da mesma faixa etária, já machos e fêmeas adultos e jovens apresentam crânios da mesma proporção (Duda & Costa, 2015). Portanto as diferenças aqui encontradas podem estar ligadas diretamente a essas características do sexo e faixa etária de *M. americana*.

Para vista lateral da mandíbula, não foi observada uma grande variação entre as espécies, com exceção de *Monodelphis americana* que está com um agrupamento no extremo negativo do PC2, e *Monodelphis dimidiata* que mostrou um deslocamento maior no PC1 em comparação as outras espécies. Para *M. americana* esse deslocamento está relacionado a essa espécie possuir uma mandíbula mais fina e comprida, e com processo coronoide mais inclinado posteriormente e processos angular e condilar um pouco mais reduzidos.

Monodelphis dimidiata foi a espécie que apresentou a maior variação intraespecífica para todas as vistas. Para a vista dorsal houve uma variação entre crânios com a órbita mais fina e comprida até crânios com a órbita mais larga e mais robustos. Já na vista ventral podemos observar um padrão de agrupamentos diferentes de todas as outras espécies e bem interessantes, com três agrupamentos bem definidos observados ao longo do PC1. Os espécimes que formam o agrupamento próximo ao extremo negativo do PC1 possuem órbitas maiores e mais largas posicionadas na partem mais interna do crânio, fazendo um crânio mais arredondado e também

posicionando os molares mais anteriormente, bem próximos ao ponto de encontro entre o ramo horizontal da mandíbula e o início do processo coronoide. Outro agrupamento está localizado na parte intermediária bem próxima a deformação inicial apresentado crânios sem muita variação e por fim mais um agrupamento no extremo negativo do PC1, apresentando crânios menos arredondados com as laterais mais curvadas devido ao posicionamento das órbitas voltadas para parte lateral, e como consequência desse posicionamento os molares ficam posicionados mais posteriormente. Os indivíduos de *Monodelphis dimidiata* (Wagner 1847), tem uma estratégia reprodutiva e ciclo de vida bem peculiar. A espécie é semélpara, apresentando um evento reprodutivo único durante a vida. Os machos morrem após o evento reprodutivo e as fêmeas morrem após a cria das ninhadas (Pine et al, 1985). Há registro de comportamento agonísticos principalmente entre machos em certas faixas etárias (González & Claramunt, 2000). Os resultados aqui obtidos indicam que as estruturas cranianas desses animais variam bastante de acordo com a faixa etária. De acordo com o teste de dimorfismo sexual, machos mais velhos apresentam crânios bem maiores do que as fêmeas da mesma idade, já fêmeas adultas jovens apresentam crânio maior do que machos da mesma faixa etária, corroborando resultados encontrados por Chemisquy (2015), que mostra esse mesmo padrão de variação ontogênica.

Monodelphis vossi é a espécie mais recente descrita para o gênero *Monodelphis* (Pavan, 2019) é restrita e rara com conhecimento de apenas três espécimes do estado de Roraima. Os resultados deste trabalho mostram uma separação na vista dorsal entre os três espécimes amostrados, dois deles apresentando crânios mais compridos e o outro indivíduo apresentando um crânio mais arredondado e menor. Já para vista ventral, variaram entre crânios mais arredondados e menores, a crânios mais fino e compridos com variação no tamanho da órbita sendo uma mais comprida e mais larga até mais curtas e inclinadas lateralmente. Todos os três espécimes usados para a análise são machos, porém de faixas etárias diferentes, onde dois são adultos jovens e um adulto muito velho (Pavan, 2019). Essa separação encontrada nos resultados pode estar diretamente ligada a faixa etária desses animais, sendo um indicativo que existe variação na forma craniana dessa espécie por idade.

5.2 EFEITO DA FILOGENIA NA DIVERSIFICAÇÃO MORFOLÓGICA

Monodelphis emiliae foi a espécie que mais ficou separada dos demais subgêneros, em todos os três filomorfoespaços. As principais características que os separam dos outros grupos são algumas externas como coloração da pelagem, já para caracteres da morfologia craniana essa diferença é principalmente para a vista ventral do crânio, tendo um forame subesquamosal pequeno quando comparada a espécies dos outros subgêneros (Pavan & Voss, 2016). Para todas as vistas o sinal filogenético foi forte e influenciou bastante, já que essa espécie apareceu separada dos demais subgêneros.

Monodelphiops é outro subgênero que também possui apenas uma espécie, *Monodelphis dimidiata*, a qual apresentou um resultado interessante e um padrão diferente para cada vista. Na filogenia, *M. dimidiata* está mais próximo de *Microdelphys*. Já no filomorfoespaço da vista dorsal, apresentou uma convergência com *Monodelphis*, e para vista ventral do crânio ficou mais isolado no filomorfoespaço sem apresentar convergências. Para a vista lateral da mandíbula observamos uma forte convergência com o subgênero *Monodelphis*, a qual foi tão forte que ficou bem próximo da espécie *Monodelphis touan*. Quando o posicionamento de *M. unistriata* for confirmado na filogenia do gênero, essas espécies podem aparecer bem próximas dentro dos filomorfoespaços. De forma geral podemos dizer que a filogenia teve uma grande influência nas semelhanças dessas espécies.

Para o gênero *Mygalodelphys* a influência da morfologia foi mais forte em relação a filogenia pois *Mygalodelphys* foi o subgênero que várias espécies apresentaram divergência entre si variando independente da filogenia. Na vista dorsal, por exemplo, *Monodelphis pinocchio* foi puxado para um extremo por causa do osso nasal maior e mais alongado divergindo bastante de *M. kunsi* que fica ao outro extremo do morfoespaço, a despeito da grande proximidade filogenética entre essas duas espécies, que são irmãs na filogenia. Uma grande divergência morfológica ocorre também entre *Monodelphis osgoodi* e *Monodelphis saci*. Na vista dorsal o padrão de divergência morfológica foi semelhante entre as espécies *Monodelphis handleyi* e espécies filogeneticamente próximas, como *M. osgoodi*. Apesar dessa proximidade na filogenia com outras espécies de *Mygalodelphys*, no filomorfoespaço *M. handleyi* mostrou uma

convergência com o subgênero *Monodelphis*. Para a mandíbula o padrão de divergência morfológica se manteve entre espécies filogeneticamente próximas, com destaque para a grande divergência observada entre *M. kunsi* e *M. pinocchio*. Para a vista lateral da mandíbula *M. kunsi* apresentou grande divergência, em relação a *M. osgoodi*, cada um localizando-se em cada extremo do PC2 com diferenças bem acentuadas nos processos coronoide, angular e condilar, além de *M. osgoodi* possui uma mandíbula mais fina e comprida em comparação a *M. kunsi*.

O subgênero *Monodelphis* foi o que apresentou o maior padrão de proximidade das suas espécies, na vista dorsal as espécies ficaram bem próximas, exceto por *Monodelphis sanctaerosae*, que apresentou uma divergência para com as espécies do seu subgênero e esse mesmo padrão se repetiu para a vista ventral. Pouco sabe-se em relação a essa espécie que tem apenas um espécime conhecido (Voss et al, 2012, Pavan & Voss, 2016). Logo, essa leve divergência pode diminuir ou aumentar com a adição de espécimes adicionais. Na vista lateral da mandíbula a espécie que divergiu foi *Monodelphis vossi*, convergindo com os táxons de *Mygalodelphys*, e ficando distante de espécies filogeneticamente mais próximas como *M. glirina*. *M. vossi* ficou mais diferenciado morfológicamente das outras espécies do subgênero por apresentar mandíbulas mais finas, processo coronoide posicionado mais anteriormente, processo condilar menos curvado e processos angulares maiores.

As espécies de *Microdelphys* ficaram próximas no morfoespaço para as vistas dorsal e ventral do crânio. Na vista ventral, *Monodelphis gardneri* e *Monodelphis scalops* ficaram especialmente próximas, ao ponto de apresentarem uma “sobreposição parcial”. Essa convergência provavelmente se deu pela similaridade morfológica, essas espécies têm crânios muito similares, alguns estudos mais antigos chegaram a considerar *M. gardneri* como indivíduos imaturos de *M. scalops* (Gomez, 1991). Já *Monodelphis americana* e *Monodelphis iheringi* apresentaram divergência. Na vista lateral as espécies desse subgênero ficaram mais próximas e formaram um agrupamento mais distante dos outros subgêneros, essa diferença deve estar relacionada também a morfologia, já que as espécies de *Microdelphys* apresentam mandíbulas mais finas e compridas.

6 CONCLUSÕES

Estas análises foram as mais abrangentes para o gênero *Monodelphis* utilizando a morfometria geométrica e mostraram a variação da morfologia craniana que existe dentro do gênero. Apesar da grande sobreposição que ocorreu na maioria das espécies para as vistas nas Análises de Componentes Principais (PCA), observamos algumas variações específicas e significativas para algumas das espécies na variação da forma do crânio e mandíbula, como *Monodelphis pinocchio*, *Monodelphis americana* e *Monodelphis dimidiata*. Algumas espécies que não possuem muitos exemplares até o momento e foram incluídas nas análises mostraram alguma variação dentro do gênero, e em alguns casos também foi observada variação intraespecífica como é o caso de *Monodelphis vossi* a qual se tem conhecimento de três espécimes, indicando que existam mais variações a qual não conhecemos até o momento.

A filogenia teve um efeito na variação das estruturas cranianas dentro do gênero, porém a morfologia também foi bem importante para o posicionamento das espécies no filomorfoespaço uma vez que espécies são mais similares morfologicamente do que filogeneticamente. Essa variação pode sofrer alterações à medida que mais espécimes forem adicionados a análises futuras, assim como o sinal filogenético que se mostrou significante.

Essa primeira análise mais completa para o gênero mostrou ser bastante promissora, porém com a análise de mais variáveis como habitat, dieta, dimorfismo sexual, podemos ter resultados mais precisos e entender melhor a variação morfológica nas estruturas cranianas do gênero *Monodelphis*.

REFERÊNCIAS

- Adams, Dean C., F. James Rohlf, and Dennis E. Slice. "Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'." *Italian Journal of Zoology* 71.1 (2004): 5-16.
- Albrecht, Dürer, and Vier Bücher von menschlicher Proportion. "Nürnberg 1528 (J. Formschneider)." *S. VNIII. In der Hauskapelle des» alten Jabachschen Hauses «in Köln befand sich einst ein Flügelaltar, dessen Hauptteil wahrscheinlich aus einer jetzt verschollenen Schnitzerei bestand (Thausing)*
- Alfred L. Gardner. (2005) Wilson, Don E., and DeeAnn M. Reeder, eds. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Vol. 1. JHU press, 2005
- Astúa, Diego, et al. "A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials." *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* (2000).
- Astúa, Diego. "A morfometria geométrica e a "Revolução na Morfometria" localizando e visualizando mudanças na forma dos organismos." *Bioletim–Rev. Divul. Cient. Estud. Biol* 3 (2003): 1-5.
- Astúa, Diego. "Cranial sexual dimorphism in New World marsupials and a test of Rensch's rule in Didelphidae." *Journal of Mammalogy* 91.4 (2010): 1011-1024.
- Astúa, Diego. "Morphometrics of the largest New World marsupials, opossums of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia, Didelphidae)." *Oecologia Australis* 19.1 (2015): 117-142
- Bergallo, Helena G., and Rui Cerqueira. "Reproduction and growth of the opossum *Monodelphis domestica* (Mammalia: Didelphidae) in northeastern Brazil." *Journal of Zoology* 232.4 (1994): 551-563.
- Bezerra, Alexandra MR, et al. "Discovery of the rare Handley's short-tailed opossum, *Monodelphis handleyi*, in the threatened southern Amazonian savanna of Brazil." *Mammalian Biology* 97.1 (2019): 28-35
- Blanco, R. E., W. W. Jones, and Nick Milne. "Is the extant southern short-tailed opossum a pigmy sabretooth predator?" *Journal of Zoology* 291.2 (2013): 100-110
- Bonvicino, Cibele R., and Alexandra MR Bezerra. "Use of regurgitated pellets of barn owl (*Tyto alba*) for inventorying small mammals in the Cerrado of Central Brazil." *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38.1 (2003): 1-5.
- Brandao, Marcus Vinicius, et al. "Notes on natural history and behavior of *Monodelphis glirina* (Didelphimorphia, Didelphidae) and sympatry with congeners." *Acta Amazonica* 50 (2020): 309-312
- Bookstein, Fred L. "Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape." *Medical image analysis* 1.3 (1997): 225-243.

- Busch M, Kravetz FO (1991) Diet composition of *Monodelphis dimidiata* (Marsupialia, Didelphidae). *Mammalia* 55:619–621
- Caceres, Nilton C., Rodrigo P. Nápoli, and Wellington Hannibal. "Differential trapping success for small mammals using pitfall and standard cage traps in a woodland savannah region of southwestern Brazil." (2011): 45-52
- Caramaschi, Fabiana P., et al. "Genetic diversity of wild populations of the grey short-tailed opossum, *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia: Didelphidae), in Brazilian landscapes." *Biological Journal of the Linnean Society* 104.2 (2011): 251-263.
- Cardini, Andrea. "Geometric morphometrics." *Biological Science Fundamental and Systematics*. UK: Oxford (2013).
- Castilheiro, Welvis Felipe Fernandes, and Manoel dos Santos Filho. "Diet of *Monodelphis glirina* (Mammalia: Didelphidae) in forest fragments in southern Amazon." *Zoologia (Curitiba)* 30 (2013): 249-254.
- Chemisquy, M. Amelia, and Francisco J. Prevosti. "It takes more than large canines to be a sabretooth predator." *Mastozoología neotropical* 21.1 (2014): 27-36.
- Chemisquy, M. Amelia. "Peramorphic males and extreme sexual dimorphism in *Monodelphis dimidiata* (Didelphidae)." *Zoomorphology* 134.4 (2015): 587-599
- Chemisquy, Maria Amelia, et al. "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* 173.1 (2015): 217-235.
- Claude, Julien. *Morphometrics with R*. Springer Science & Business Media, 2008.
- Cothran, E. Gus, M. J. Aivaliotis, and J. L. Vandenberg. "The effects of diet on growth and reproduction in gray short-tailed opossums (*Monodelphis domestica*)." *Journal of Experimental Zoology* 236.1 (1985): 103-114
- D Ley, Ronald, et al. "Ultraviolet radiation-induced malignant melanoma in *Monodelphis domestica*." *Photochemistry and photobiology* 50.1 (1989): 1-5
- Damasceno, Elis M., and Diego Astúa. "Geographic variation in cranial morphology of the Water Opossum *Chironectes minimus* (Didelphimorphia, Didelphidae)." *Mammalian Biology* 81.4 (2016): 380-392.
- de Carvalho, Rone F., Daniel C. Passos, and Leonardo G. Lessa. "Diet variations in short-tailed opossum *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia, Didelphidae) due to seasonal and intersexual factors." *Mastozoología neotropical* 26.2 (2019): 340-348
- dos Santos, Ednilza Maranhao. "Predação do roedor *Calomys sp.*(Cricetidae) pelo marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae) em Buíque–PE, Brasil." *Biotemas* 25.3 (2012): 317-320.
- Duda, Rafaela, and Leonora Pires Costa. "Morphological, morphometric and genetic variation among cryptic and sympatric species of southeastern South American three-striped opossums (*Monodelphis*: Mammalia: Didelphidae)." *Zootaxa* 3936.4 (2015): 485-506.

- E. Mate, Karen, et al. "Timetable of in vivo embryonic development in the grey short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*)." *Molecular reproduction and development* 39.4 (1994): 365-374.
- Ek, Carl Joakim, et al. "Structural characteristics and barrier properties of the choroid plexuses in developing brain of the opossum (*Monodelphis domestica*)." *Journal of Comparative Neurology* 460.4 (2003): 451-464
- Fadem, B. H., et al. "Care and breeding of the gray, short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*)." *Laboratory animal science* 32.4 (1982): 405-409
- Godoi, Mauricio N., Nicolay L. da Cunha, and Nilton C. Cáceres. "Efeito do gradiente floresta-cerrado-campo sobre a comunidade de pequenos mamíferos do alto do Maciço do Urucum, oeste do Brasil." *Mastozoología neotropical* 17.2 (2010): 263-277.
- Goin, Francisco J., Carlos Velazquez, and Orlando Scaglia. "Orientación de las crestas cortantes en el molar tribosfénico. Sus implicancias funcionales en didelfoideos (Marsupialia) fósiles y vivientes." *Revista del Museo de La Plata* 9.57 (1992): 183-198.
- Gomes, Nelson Fernandes, and Nelson Papavero. "Revisão sistemática do gênero *Monodelphis* (Didelphidae: Marsupialia)." (1991).
- González, Baltazar, Federico Brook, and Gabriel M. Martin. "Distribution and conservation of the species of *Marmosini* (Didelphimorphia, Didelphidae) from Colombia." (2021).
- González, E. M., and S. Claramunt. "Behaviors of captive short-tailed opossums, *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847) (Didelphimorphia, Didelphidae)." (2000): 271-286.
- Hensel, Reinhold. *Beiträge zur kenntniss der säugethiere Süd-Brasiliens*. In commission bei F. Dümmler, 1872
- Keyte, Anna L., and Kathleen K. Smith. "Opossum (*Monodelphis domestica*): a marsupial development model." *Cold Spring Harbor Protocols* 2008.10 (2008): pdb-emo104.
- Klingenberg, Christian Peter, and Nelly A. Gidaszewski. "Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data." *Systematic biology* 59.3 (2010): 245-261.
- Klingenberg, Christian Peter. "MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics." *Molecular ecology resources* 11.2 (2011): 353-357.
- Lessa, Enrique P. "Morphological evolution of subterranean mammals: integrating structural, functional, and ecological perspectives." *Progress in clinical and biological research* 335 (1990): 211-230
- Lim, Burton K., et al. "Molecular phylogenetics of Reig's short-tailed opossum (*Monodelphis reigi*) and its distributional range extension into Guyana." *Mammalian Biology* 75.4 (2010): 287-293
- Martos-Martins, Rafael, Renata M. Vianna, and Reginaldo J. Donatelli. "Registro de *Monodelphis kunsi* Pine, 1975 (Didelphimorphia: Didelphidae) na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo, Brasil." *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos* 2 (2020).

- Mikkelsen, Tarjei S., et al. "Genome of the marsupial *Monodelphis domestica* reveals innovation in non-coding sequences." *Nature* 447.7141 (2007): 167-177.
- Monteiro, Leandro Rabello, and Sérgio Furtado dos Reis. "Princípios de morfometria geométrica." *Princípios de morfometria geométrica*. 1999. 189-189.
- Nivelo-Villavicencio, Carlos, and Jose Vieira. "Vocalizations of the Sepia short-tailed Opossum *Monodelphis adusta* (Thomas, 1897, Didelphimorphia: Didelphidae)." *Mammalia* 86.3 (2022): 276-279
- Parra, Zuly E., et al. "Comparative genomic analysis and evolution of the T cell receptor loci in the opossum *Monodelphis domestica*." *BMC genomics* 9.1 (2008): 1-19.
- Pavan, Silvia E. "A new species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from the Brazilian Atlantic Forest." *American Museum Novitates* 2015.3832 (2015): 1-15.
- Pavan, Silvia E. "A revision of the *Monodelphis glirina* group (Didelphidae: Marmosini), with a description of a new species from Roraima, Brazil." *Journal of Mammalogy* 100.1 (2019): 103-117
- Pavan, Silvia E., Ana C. Mendes-Oliveira, and Robert S. Voss. "A new species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from the Brazilian Amazon." *American Museum Novitates* 2017.3872 (2017): 1-20
- Pavan, Silvia E., and Robert S. Voss. "A revised subgeneric classification of short-tailed opossums (Didelphidae: *Monodelphis*)." *American Museum Novitates* 2016.3868 (2016): 1-44
- Pavan, Silvia E., Sharon A. Jansa, and Robert S. Voss. "Molecular phylogeny of short-tailed opossums (Didelphidae: *Monodelphis*): taxonomic implications and tests of evolutionary hypotheses." *Molecular Phylogenetics and Evolution* 79 (2014): 199-214.
- Pavan, Silvia E., Sharon A. Jansa, and Robert S. Voss. "Spatiotemporal diversification of a low-vagility Neotropical vertebrate clade (short-tailed opossums, Didelphidae: *Monodelphis*)." *Journal of Biogeography* 43.7 (2016): 1299-1309
- Pavan, Silvia Eliza, Rogerio Vieira Rossi, and Horacio Schneider. "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* 165.1 (2012): 190-223
- Pilatti, Patricia, and Diego Astúa. "Orbit orientation in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae)." *Current zoology* 63.4 (2017): 403-415
- Pine RH, Handley CO. 2008. Genus *Monodelphis* Brunett 1830. In: Gardner AL, ed. *Mammals of South America*. Chicago, IL: University of Chicago Press, 82–107.
- Pine, R.H., P.L. Dalby, and J.O. Matson. 1985. Ecology, postnatal development, morphometrics, and taxonomic status of the short-tailed opossum, *Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Annals of Carnegie Museum* 54: 195–231.
- Pine, Ronald H., and David A. Flores. "The second known specimen of *Monodelphis unistriata* (Wagner) (Mammalia: Didelphimorphia), with redescription of the species and phylogenetic analysis." *Zootaxa* 3640.3 (2013): 425-441

Rock, Edi. That's My Away. Em: Contra Nós Ninguém Será. Brasil: Lua Music 2013. CD, faixa 21.

Rohlf, F. James, and Fred L. Bookstein. *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*. University of Michigan Museum of Zoology, 1990

Rohlf, F. James, and Leslie F. Marcus. "A revolution morphometrics." *Trends in ecology & evolution* 8.4 (1993): 129-132

Rohlf, F.J., 2016. tpsDig2 ver. 2.32. Ecology & Evolution, SUNY, Stony Brook. NY, USA.

Ruelas, Dennisse, and Víctor Pacheco. "New morphological data and phylogenetic position of the rare short-tailed opossum *Monodelphis ronaldi* (Didelphimorphia: Didelphidae) with new records." *Mammalian Biology* 102.1 (2022): 189-204

Sidlauskas, Brian. "Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: a phylomorphospace approach." *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 62.12 (2008): 3135-3156.

Solari, Sergio, et al. "A new species of *Monodelphis* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae) from the montane forests of central Perú." *Proceedings of the Biological Society of Washington* 125.3 (2012): 295-307

Solari, Sergio. "A new species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from southeastern Peru." *Mammalian Biology* 69.3 (2004): 145-152

Solari, Sergio. "New species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from Peru, with notes on *M. adusta*." *Journal of Mammalogy* 88.2 (2007): 319-329.

Stein, Barbara R., et al. "Morphology of subterranean rodents." *Life underground: the biology of subterranean rodents* (2000): 19-61

Thomson, J. Arthur. "On growth and form." *Nature* 100.2498 (1917): 21-22.

Van Nievelt, Alexander FH, and Kathleen K. Smith. "Tooth eruption in *Monodelphis domestica* and its significance for phylogeny and natural history." *Journal of Mammalogy* 86.2 (2005): 333-341.

VandeBerg, John L. "The gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*) as a model didelphid species for genetic research." *Australian Journal of Zoology* 37.3 (1989): 235-247

VandeBerg, John L., and Edward S. Robinson. "The laboratory opossum (*Monodelphis domestica*) in laboratory research." *ILAR journal* 38.1 (1997): 4-12.

Vargas, Julieta, Teresa Tarifa, and Claudia Cortez. "Nuevos registros de *Monodelphis adusta* y *Monodelphis kunsii* (Didelphimorphia: Didelphidae) para Bolivia." *Mastozoología Neotropical* 10.1 (2003): 123-131

Ventura, Jacint, Roger Pérez-Hernández, and María José López-Fuster. "Morphometric assessment of the *Monodelphis breviceaudata* group (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela." *Journal of Mammalogy* 79.1 (1998): 104-117.

Vieira, Emerson M., and D. Astúa De Moraes. "Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials." *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials* (2003): 271-284

Vieira, Marcus Vinícius, Ricardo Finotti, and Ricardo Tadeu Santori. "FROM SIMPLE QUESTIONS TO COMPLEX ANSWERS: A RESEARCH PROGRAM BASED ON DIET SELECTION AND WATER BALANCE OF SMALL MAMMALS

Vilela, Júlio Fernando, CA de M. Russo, and JA de Oliveira. "An assessment of morphometric and molecular variation in *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847) (Didelphimorphia: Didelphidae)." *Zootaxa* 2646.1 (2010): 26-42

Vilela, Júlio Fernando, João Alves de Oliveira, and Claudia Augusta de Moraes Russo. "The diversification of the genus *Monodelphis* and the chronology of Didelphidae (Didelphimorphia)." *Zoological Journal of the Linnean Society* 174.2 (2015): 414-427.

Voss, Robert S., and Sharon A. Jansa. "Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals." *Bulletin of the American Museum of Natural History* 2009.322 (2009): 1-177.

Voss, Robert S., Ronald H. Pine, and Sergio Solari. "A new species of the didelphid marsupial genus *Monodelphis* from eastern Bolivia." *American Museum Novitates* 2012.3740 (2012): 1-14

Voss, Robert S., Thomas C. Giarla, and Sharon A. Jansa. "A Revision of the Didelphid Marsupial Genus *Marmosa* Part 4. Species of the Alstoni Group (Subgenus *Micoureus*)." *American Museum Novitates* 2021.3983 (2021): 1-31

Zelditch, Miriam Leah, Donald L. Swiderski, and H. David Sheets. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. academic press, 2012.

APÊNDICE A – NÚMERO DE TOMBO DOS ESPÉCIMES UTILIZADOS

Monodelphis adusta

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

Monodelphis americana

FMNH 141587, FMNH 63767V, MN 10209, MN 10305, MN 11179, MN 11498, MN 11728, MN 1303, MN 20971, MN 20973, MN 20974, MN 20976, MN 24400, MN 4544, MN 6102, MN 6221, MN 7248, MN 7250, OMNH 17379, UFMG 2005, UFMG 2006, AMNH 75170, MCN 1591, MCN 1752, MCN 2128, MCN 2149, MCN 2150, MCN 2166, MCN 2169, MCN 2204, MCN 2234, MCN 2413, MCN 2476, MCN 2518, MCN 2524, MN 24551, MN 46570, MPEG 26349, MZUSP 2139, MZUSP 29202, MZUSP 29462, MZUSP 29687, MZUSP 29783, MZUSP 35197, MZUSP UNIBAN 2133, MZUSP UNIBAN 2311, OMNH 17378, OMNH 17380, OMNH 7381, UFMG 2004, UFMG RM 364, USNM 552401, USNM 552403

Monodelphis arlindoi

BAC 204, CM 68359, FMNH 95338, MN 51660, MPEG 10047, MPEG BAC 166, MPEG BAC 204, MPEG BAC 231, MPEG BAC 236, MPEG BAC 237, MPEG 335, ROM 108692, USNM 392045.

Monodelphis brevicaudata

AMNH 130562, AMNH 130563, AMNH 130565, AMNH 140465, AMNH 16125, AMNH 257203, AMNH 75686, AMNH 75687, AMNH 75830, AMNH 75831, AMNH 77284, AMNH 77285, AMNH 77286, AMNH 77296, AMNH 78096, FMNH 21793, FMNH 94018, FMNH 94019, MN 20214, MN 20216, MN 20217, MN 20221, MN 20223, USNM 238114, USNM 393428, USNM 393430, USNM 393438, USNM 393439, USNM 393441, USNM 461433, USNM 461434, USNM 461435, USNM 546209, USNM 546211, USNM 546212, USNM 546213, USNM 546214, USNM 546216, USNM 546217, USNM 546219, USNM 578009, USNM 79977, MN 56824, MN 69367, MN 70375, MPEG 34057, ROM 98909, USNM 38005, USNM 385004, USNM 385010, USNM 388355, USNM 406910, USNM 443782.

Monodelphis dimidiata

AMNH 208970, MN 1312, MN 24605, MSU 18573, MSU 19596, UWZM 22444, FMNH 26761, FMNH 26762, FMNH 26763, FMNH 44773, FMNH 44774, CM 86609, MSU 17586, MSU 19182, MZUSP 1435, MZUSP 30726, MZUSP 31865, MZUSP 32576, MZUSP 6611, TTU 116520, UFSC 4860, UFSC 4861, UFSCAI 4058, USNM 304594, USNM 460504, USNM 461068.

Monodelphis domestica

UWZM 22444, FMNH 123059, FMNH 19504, FMNH 20246, FMNH 20248, FMNH 20249, FMNH 20251, FMNH 20255, FMNH 20256, MN 1488, MN 1490, MN 16348, MN 16373, MN 16392, MN 16409, MN 16449, MN 16452, MN 16481, MN 16483, MN 16485, MN 16648, MN 16651, MN 16653, MN 16683, MN 16819, MN 16854, MN 16861, MN 16971, MN 16972, MN 16975, MN 17014, MN 17023, MN 17098, MN 17136, MN 17137, MN 17144, MN 22799, MN 22801, MN 22810, MN 22820, MN 22823, MN 22994, MN 6721, OMNH 18584, USNM 304585, USNM 528402, MCN 1299, MCN 1312, MCN 1313, MCN 2300, MSB 82534, MZUSP 29471, MZUSP 30553, MZUSP 35055, MZUSP 35058, TTU 116524, UFMG 2439.

Monodelphis emiliae

AMNH 276721, MUSM 13298, MZUSP 35057, MZUSP 35058, MZUSP 35063, MZUSP 35065, MZUSP APC 157, MZUSP APC 254, USNM 579574.

Monodelphis gardneri

USNM 582109.

Monodelphis glirina

MSB 57005, MVZ 197456, USNM 461664, USNM 461665, USNM 461666, USNM 519727, USNM 519728, USNM 521430, USNM 521431, USNM 521504, USNM 521506, USNM 521507, USNM 521508, USNM 521509, USNM 544478, USNM 544479, USNM 544480, USNM 544481, USNM 544482, USNM 544484, USNM 544486, USNM 544489, USNM 544490, USNM 544492, USNM 544493, USNM 544495, USNM 545554, USNM 545555, USNM 545556, USNM 545557, USNM 545558, USNM 545559, USNM 545560, USNM 545561, USNM 545562, USNM 545563, USNM 545564, USNM 545565, USNM 545566,

USNM 545567, USNM 545568, USNM 545569, USNM 545570, USNM 545571, USNM 545572, USNM 545573, USNM 545574, USNM 545575, USNM 545576, USNM 545578, USNM 545579, USNM 545580, USNM 545581, USNM 545582, AMNH 262399, MCN 1396, MCN 1499, MCN 2272, MPEG 12722, MPEG 15421, MZUSP 35073, MZUSP 35077, UFMG 2653, UFSC 5209.

Monodelphis handlyi

AMNH 276698, AMNH 276709, MUSM 23808.

Monodelphis iheringi

FMNH 94736, MCN 2026, MN 1308, MN 71793, MN 71795, MN71935, MN 72830, MZUSP 32848, MZUSP 220, MZUSP 14, MZUSP CB 27, UFES 516, UFSC 4055, USNM 114846.

Monodelphis kungsi

MN 46571, MCN 1421, MCN 1465, MCN 1531, MCN 2964, MN 4657, MN 64411, MPEG 43016, MZUSP MTR, PUC 1465, TTU 116526, UFMG 202, UFMG 324.

Monodelphis osgoodi

AMNH 264322, CM 5242.

Monodelphis pailliolata

AMNH 144831, AMNH 144834, AMNH 257204, AMNH 257205, FMNH 22179, FMNH 22181, AMNH 257202, USNM 370015, USNM 448518.

Monodelphis peruviana

AMNH 264562, AMNH 272781, AMNH 27695, FMNH 169811, FMNH 172032, MVZ 173928, USNM 582110.

Monodelphis pinocchio

MN 78680, MN 1316.

Monodelphis saci

MN 75511, MPEG 38947, MZUSP 12207, MZUSP 2793, MZUSP 30740, MZUSP 33878, MZUSP 15815, UFPA 1260, UFPA 09, UFPA 10, UFPA 05, UFSC 5210.

Monodelphis sanctaerosae

AMNH 263548.

Monodelphis scalops

MN 59108, MVZ 182775, MVZ 182776, MVZ 18775, MZUSP 30652, MZUSP 30702, MZUSP 30712, MZUSP 31624, UFMG 2251.

Monodelphis touan

AMNH 95976, MCN 1399, MPEG 25402, USNM 393441, USNM 549279, USNM 549280, V 1084, V 1563.

Monodelphis vossi

AMNH 75520, AN 898, AN 945