



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HEBERT HAMORELL SABINO SILVA

**O PAPEL DA FILOGENIA NA ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE
DIDELFÍDEOS DA AMÉRICA DO SUL**

RECIFE

2025

HEBERT HAMORELL SABINO SILVA

**O PAPEL DA FILOGENIA NA ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE
DIDELFÍDEOS DA AMÉRICA DO SUL**

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

Orientador: Diego Astúa de Moraes

RECIFE

2025

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

Silva, Hebert Hamorell Sabino.

O papel da filogenia na estruturação das comunidades de didelfídeos da América do Sul / Hebert Hamorell Sabino Silva. - Recife, 2025.

49 p. : il., tab.

Orientador(a): Diego Astúa de Moraes

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2025.

Inclui referências, apêndices.

1. Estrutura de comunidades. 2. Didelphidae. 3. Filogenia. 4. Biomas Neotropicais. 5. Substituição ecológica. 6. Ecologia de marsupiais. I. Moraes, Diego Astúa de. (Orientação). II. Título.

570 CDD (22.ed.)

HEBERT HAMORELL SABINO SILVA

**O PAPEL DA FILOGENIA NA ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE
DIDELFÍDEOS DA AMÉRICA DO SUL**

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

Aprovado em: 31/08/2025.

BANCA EXAMINADORA

Prof^o. Dr. Diego Astúa de Moraes
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Arthur Ramalho Magalhães
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Me. Francisco das Chagas Silva Neto
Universidade Federal de Pernambuco

Dedico esse trabalho à todos aqueles que se mantiveram ao meu lado.

AGRADECIMENTOS

Concluir este trabalho de fim de curso foi um processo desafiador, que exigiu esforço, paciência e tempo. Felizmente, pude contar com o apoio de pessoas imprescindíveis ao longo desse percurso. Primeiramente agradeço ao meu orientador, Diego, pelo seu guiamento, pela disponibilidade, paciência e comprometimento em todos âmbitos deste trabalho. Aos demais professores que me impulsionaram ao fim desta etapa com debates e momentos que enriqueceram minha formação acadêmica e pessoal. Aos parceiros de laboratório, Lucas, Letícia, Beatriz, Francisco, Milena, Juann, Alice e Aplysia. Aos amigos de curso que estiveram presentes nos momentos difíceis e nos momentos de descontração, sempre incentivando e acreditando em mim, muitas vezes mais que eu mesmo, Maria Júlia, Nara, Nattan, Valéria, Dudu, Lucas, Gabriel, João, Mel, Diana, Antônio, Crys, Elizabete, Lucas, Eduarda, Laura, Beatriz, Tawana, Giovana, Débora, Edson, Manu, Ewelyn. À minha namorada, Clara por todo o carinho, paciência e apoio constante. A minha mãe, Maria, pelo suporte em cada passo dessa trajetória. A todas as pessoas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho, deixo aqui minha sincera gratidão.

"A lógica é um modelo pobre de causa e efeito."
— Gregory Bateson.

RESUMO

A estruturação das comunidades ecológicas pode refletir tanto pressões ambientais atuais quanto heranças filogenéticas. No Neotrópico, os didelfídeos constituem um dos principais componentes da mastofauna, estando presentes em diversos biomas com grande variação ecológica. Analisamos neste trabalho a composição de comunidades de didelfídeos em 30 localidades da América do Sul, distribuídas entre os biomas Amazônia, Mata Atlântica e Caatinga, a fim de investigar se há um padrão de substituição filogenética entre espécies e se a filogenia exerce influência na composição dessas comunidades. Utilizando dados de presença/ausência de espécies extraídos de três fontes da literatura, e realizamos análises de similaridade com base no índice de Jaccard, aplicadas a três níveis taxonômicos (espécie, gênero e tribo), com representação por escalonamento multidimensional (MDS) e análise de agrupamento (*cluster*). Os resultados indicaram que comunidades inseridas no mesmo bioma tendem a compartilhar conjuntos mais semelhantes de espécies e gêneros, mas essa tendência se enfraquece em níveis taxonômicos mais altos. A Caatinga apresentou baixa riqueza, porém composição consistente, enquanto a Amazônia e a Mata Atlântica foram mais diversas e sobrepostas. A análise em nível tribal revelou padrões mais difusos, sugerindo persistência de linhagens adaptadas a diferentes ambientes e influência de eventos históricos. Sugere-se que a ocupação de micro-habitats está entre os fatores ambientais que permitem que espécies próximas filogeneticamente e ecologicamente existam simultaneamente nas mesmas comunidades. Dessa forma, os dados permitem apontar que, embora a filogenia ajude a explicar parte da composição das comunidades, filtros ambientais e fatores históricos também desempenham papéis importantes na estruturação dos didelfídeos sul-americanos.

Palavras-chave: Didelphidae, estrutura de comunidades, filogenia, biomas neotropicais, substituição ecológica, ecologia de marsupiais.

ABSTRACT

The structuring of ecological communities can reflect both current environmental pressures and phylogenetic legacies. In the Neotropics, didelphids are among the main components of the mammalian fauna, occurring across various biomes with significant ecological variation. This study analyzed the composition of didelphid communities in 30 localities across South America, distributed among the Amazon, Atlantic Forest, and Caatinga biomes, to investigate whether there is a pattern of phylogenetic replacement among species and whether phylogeny influences community composition. Presence/absence data were extracted from three literature sources, and similarity analyses were conducted using the Jaccard index at three taxonomic levels (species, genus, and tribe), represented through multidimensional scaling (MDS) and cluster analysis. The results indicated that communities within the same biome tend to share more similar sets of species and genera, although this trend weakens at higher taxonomic levels. The Caatinga exhibited low species richness but a consistent composition, whereas the Amazon and Atlantic Forest were more diverse and overlapping. Analyses at the tribal level revealed more diffuse patterns, suggesting the persistence of lineages adapted to different environments and the influence of historical events. It is suggested that microhabitat occupation is among the environmental factors that allow closely related and ecologically similar species to coexist in the same communities. Therefore, the data suggest that although phylogeny helps explain part of community composition, environmental filters and historical factors also play important roles in the structuring of South American didelphid communities.

Keywords: Didelphidae, community structure, phylogeny, neotropical biomes, ecological replacement, marsupial ecology.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Mapa das localidades estudadas e sua distribuição nos biomas sul-americanos **20**
- Figura 2 - Análise de similaridade entre localidades com base na composição de espécies. (A1) cluster de espécie; (A2) cluster de gênero; (A3) cluster de tribo **24**
- Figura 3 - Análise de similaridade entre localidades com base na composição de espécies. (B1) MDS por espécie; (B2) MDS por gênero; (B3) MDS por tribo **26**
- Figura 4 - Composição de didelfídeos por localidade. Distribuição de registros nas 30 localidades analisadas, agrupadas por bioma (Am: Amazônia, Ca: Caatinga, Fa: Mata Atlântica). (C1) registro de espécies; (C2) registro de gêneros; (C3) registro de tribos **28**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Lista de nomes das comunidades em seus respectivos biomas	19
Tabela 2 - Média de táxons por localidade em cada bioma	24
Tabela 3 - Número máximo e mínimo de registros por localidade em cada bioma	24
Tabela 5 - Lista de presença de gêneros de didelfídeos nas determinadas localidades, cada registro corresponde a pelo menos um gênero	46
Tabela 5 - Lista de presença de tribos de didelfídeos nas determinadas localidades, cada registro corresponde a pelo menos uma tribo	46
Tabela 6 - Lista de presença de espécies de didelfídeos nas determinadas localidades, cada registro corresponde a pelo menos uma espécie	48

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	OBJETIVOS	14
2.1	Objetivos gerais	14
2.2	Objetivos específicos	14
3	REFERENCIAL TEÓRICO	15
4	METODOLOGIA	17
4.1	Levantamento de dados	17
4.2	Filogenia	21
4.3	Análises	22
5	RESULTADOS	23
6	DISCUSSÃO	31
7	CONCLUSÃO	37
8	REFERÊNCIAS	38
9	APÊNDICE	46

1. INTRODUÇÃO

Ambientes tropicais são geralmente muito produtivos. Seus recursos abundantes permitem que formas de vida periféricas ou pouco usuais tenham mais sucesso ecológico, e, por isso, os trópicos abrigam muito mais espécies que regiões temperadas (Fischer, 1960; Macarthur, 1969). Essa tendência é notavelmente consistente, ocorrendo em ambos os hemisférios, no Novo e no Velho Mundo, entre espécies marinhas e terrestres; a riqueza de espécies sempre aumenta conforme se aproxima da Linha do Equador (Hillebrand, 2004).

Assim, a região Neotropical, que se estende do sul da América do Sul até o México, incluindo as Índias Ocidentais, mesmo possuindo diferentes biomas, é uma das regiões mais ricas em espécies do planeta (Sclater, 1858; Rull, 2011; Ulloa-Ulloa, 2017). Entre os diversos grupos que compõem sua fauna, os marsupiais se destacam, pois representantes do grupo estão entre os mamíferos mais antigos a habitar o Novo Mundo (Herskovitz, 1969).

No contexto americano, a ordem Didelphimorphia se sobressai, correspondendo à principal radiação de marsupiais neotropicais e incluindo atualmente a família Didelphidae (Voss; Jansa, 2009; Burgin et al., 2018). Esses animais apresentam ampla distribuição, desde o sul da América do Sul até a América do Norte, e reúnem cerca de 90 a 130 espécies, dependendo do critério taxonômico adotado (Voss; Jansa, 2009; Burgin et al., 2018). Ecologicamente, são espécies de porte pequeno a médio, com hábitos variados, terrestres, arbóreos, escansoriais e semi-aquáticos, e dietas geralmente onívoras e oportunistas (Castro; Dahur; Ferreira, 2021).

Estudar os didelfídeos é investigar um dos principais componentes das florestas neotropicais. Apesar de sua presença antiga no continente, a diversidade atual foi moldada por eventos históricos, como o Grande Intercâmbio Biótico Americano, ocorrido há aproximadamente 10 milhões de anos, que permitiu trocas bióticas entre continentes outrora isolados e remodelou os ecossistemas através da formação do Istmo do Panamá (Jaramillo et al., 2018).

A partir desse evento, alguns táxons nativos tiveram que competir com espécies ecológica e funcionalmente similares, defendendo seus nichos. A maior parte das extinções de táxons nativos em decorrência do GABI ocorreu na América do Sul, reduzindo significativamente a diversidade de táxons nativos do sul, pois

muitos tiveram que proteger seus nichos (Cambefort, 1991; Carrillo et al., 2020). Embora estudos anteriores tenham enfatizado que marsupiais eram menos competitivos frente aos placentários devido a restrições evolutivas, como a presença de neonatos altriciais (Gould, 1980), hoje entende-se que a distribuição resultou de múltiplos fatores, incluindo escassez de oportunidades ecológicas (Losos, 2010; Sánchez-Villagra, 2012).

Biomas são vastos e complexos ecossistemas caracterizados por características semelhantes entre aspectos como biodiversidade, processos evolutivos e ecológicos em diferentes níveis de organização biológica (Navarro; Molina, 2021, Navarro; Luebert; Molina, 2023). Apesar das pressões históricas, os didelfídeos ainda prosperam em florestas tropicais e úmidas, coexistindo com placentários. Eles são numericamente menos abundantes que os mamíferos placentários nesses biomas, mas ecologicamente relevantes, sendo versáteis em sua dieta e em ocupação de habitats variados (Voss; Jansa, 2021).

Com o avanço dos métodos de obtenção de dados e da ciência como um todo, a filogenia passou a ser utilizada para responder questões atuais sobre a ecologia de comunidades (Narwani et al., 2015). Essa abordagem permite identificar, por exemplo, se há uma tendência à coexistência de espécies muito próximas (filogeneticamente agrupadas) ou se as comunidades são compostas por espécies mais distantes evolutivamente, esclarecendo aspectos relacionados à comunidades tanto em pequena quanto em larga escala (Webb et al., 2002; Vamosi et al., 2008; Machac et al., 2011).

A compreensão da composição e da estrutura dessas comunidades é essencial para estudar padrões de substituição ecológica, coexistência e filtros ambientais na fauna sul-americana. Neste trabalho buscamos analisar essas comunidades a partir de dados da literatura, considerando a filogenia como ferramenta para avaliar a influência da história evolutiva na composição atual das espécies.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Analisar se a composição das comunidades de didelfídeos no Neotrópico apresenta um padrão filogenético de substituição entre diferentes localidades.

2.2 Objetivos Específicos

- Levantar dados entre a literatura disponível sobre composição de comunidades de didelfídeos na América do Sul;
- Evidenciar o nível da similaridade entre comunidades de didelfídeos entre regiões/habitats;
- Investigar se as diferentes composições dessas comunidades em diferentes biomas neotropicais seguem um padrão filogenético.

3. REFERENCIAL TEÓRICO

Marsupiais são um dos maiores grupos de mamíferos vivos (Luo, 2011). Sua maior diversidade ocorre na região austro-pacífica, incluindo Austrália, Tasmânia, Nova Guiné e ilhas adjacentes, enquanto uma parcela menor, mas ecologicamente relevante, ocorre nas Américas, sobretudo na América do Sul (Mitchell et al., 2014). Do ponto de vista biológico, os marsupiais diferem dos eutérios principalmente pela estratégia reprodutiva: apresentam gestação curta, placenta predominantemente corio-vitelínica e desenvolvimento pós-natal prolongado, com neonatos altamente altriciais que completam o crescimento ligados à teta materna (Renfree, 2010). Essas características repercutem em padrões de coexistência, competição e sobrevivência frente a pressões ambientais e biológicas.

O Grande Intercâmbio Biótico Americano (GABI), iniciado há cerca de 10 milhões de anos, provocou contato entre táxons de continentes antes isolados, ocasionando extinção e substituição de espécies, principalmente na América do Sul (Jaramillo et al., 2018). Marsupiais e metatérios foram especialmente impactados pela pressão de predadores e competidores migrantes do Hemisfério Norte, como canídeos, felídeos, roedores e artiodáctilos (Faurby, 2016; Voss; Jansa, 2021). Apesar dessas pressões, apenas alguns grupos nativos, incluindo didelfídeos (Didelphidae), paucituberculados (Paucituberculata) e microbiotérios (Microbiotheria), sobreviveram até o final do Plioceno (Faurby, 2016; Voss; Jansa, 2021). Esses eventos históricos moldaram a diversidade atual e a distribuição geográfica dos marsupiais americanos, permitindo compreender padrões de substituição ecológica e filtros ambientais.

Didelfídeos são generalistas, consumindo matéria vegetal (frutos, sementes, folhas, néctar, resina) e animal (invertebrados e pequenos vertebrados), com algumas evidências de necrofagia (Santori et al., 2012; Lessa; Carvalho; Astúa, 2023). Estudos sobre dietas de didelfídeos utilizam geralmente a classificação em níveis tróficos principalmente por sua capacidade de sumarização e comparação dos dados (Robinson; Redford, 1986). A dieta pode ser representada em um gradiente, do extremo frugívoro ao extremo insetívoro/carnívoro, com a maioria das espécies ocupando posições intermediárias como generalistas (Vieira; Astúa, 2003; Santori et al., 2012).

Essa versatilidade alimentar permite que espécies coexistam em diferentes habitats e se mantenham resilientes frente a mudanças ambientais e fenômenos que envolvam vicariância, invasão e extinção (Vrba, 1987; Allesina; Tang, 2012; Romanuk et al., 2017; Torres; Anjos; Ferreira, 2018). A dicotomia generalista-especialista é importante para a compreensão de nicho ecológico pois a flexibilidade na dieta influencia diretamente a dinâmica trófica de comunidades (Julliard, 2006).

O nicho ecológico é o reflexo da posição de uma espécie dentro da comunidade (Giller, 2012). Originalmente definido por Hutchinson (1957) como um hipervolume n-dimensional, o conceito abrange variáveis ambientais e interações bióticas, embora essas definições possam gerar confusões terminológicas (Chase; Leibold, 2009).

O Princípio da Exclusão Competitiva afirma que espécies que compartilham o mesmo nicho tendem a não coexistir indefinidamente, havendo prevalência de uma sobre a outra (Volterra, 1926; Gause, 1934; Hardin, 1960). Contudo, coexistência é possível por sobreposição limitada de recursos, diferenciação de preferências ou exploração de estágios distintos da presa (Haigh; Smith, 1972; Chesson, 2000). Assim, competição e diferenciação de nicho são fatores centrais na estrutura de comunidades ecológicas (Connell, 1983; Leibold, 2022).

A estruturação das comunidades envolve a forma como as espécies se distribuem, interagem e compartilham recursos em um espaço (Begon; Harper; Townsend, 1996). As interações ecológicas resultam em comportamentos complexos que não podem ser explicados apenas pela soma das ações individuais (Levin, 2005; Anand, 2010). A dinâmica dessas interações afeta estabilidade, adaptabilidade e sucessão ecológica das comunidades (Holling, 1973; Folke, 2006). Uma vez que as perspectivas sobre interação e estruturação de comunidades se mostram complexas, a interação sobre esses tópicos passa a ser mais frequente. Estudos que englobam complexidade ecológica continuam a crescer na literatura, pois mais perguntas são feitas e mais respostas são obtidas (Riva et al., 2023).

O uso da filogenia como ferramenta na ecologia de comunidades derivou principalmente da suposição de que indivíduos que compartilham um ancestral próximo recente, isto é, são mais próximos entre si, tendem a ser parecidos em sua ecologia (Darwin, 1859). Assim, elas tendem a competir mais intensamente por

recursos limitados do que com indivíduos mais distantes; este princípio propõe que a competição rege a estrutura de uma comunidade (Cardillo, 2011).

Além disso, a filogenia auxilia na interpretação de padrões em diferentes escalas espaciais, permitindo relacionar história evolutiva com a estruturação atual das comunidades e avaliação de filtros ambientais que moldaram a composição dos didelfídeos (Webb et al., 2002; Vamosi et al., 2008; Machac et al., 2011; Cardillo, 2011). Essa perspectiva complementa os estudos de ecologia tradicional, integrando dados evolutivos com padrões de coexistência e diferenciação de nicho.

O estudo de comunidades deve considerar tanto os efeitos diretos de competição e predação quanto fatores históricos e ambientais que moldam a composição de espécies. A aplicação dessa perspectiva ao estudo das comunidades de didelfídeos sul-americanos pode revelar até que ponto a história evolutiva influencia sua composição atual.

4. METODOLOGIA

4.1 Levantamento de dados

Dado o teor investigativo a respeito das comunidades de marsupiais didelfídeos em diferentes localidades da América do Sul, a metodologia adotada tem foco na análise comparativa das comunidades de marsupiais presentes em diferentes localidades em diversas regiões da América do Sul. Os dados foram retirados do artigo de Voss e Emmons (1996) para os dados de comunidades da Amazônia, e de dois *data papers* de checklists de presença de espécies para os dados de comunidades de Floresta Atlântica e Caatinga (Figueiredo et al., 2017; da Costa-Pinto et al., 2023). Para os artigos correspondentes a estes dois biomas, localidades com mesmo nome possuíam amostragens diferentes e por isso apareciam repetidas vezes, a fim de garantir critério na escolha, dentre todos os itens de localidades de mesmo nome foi selecionado o de maior esforço amostral.

Para estabelecer uma análise levando em consideração alguns dos diversos biomas neotropicais, compilamos os dados selecionando localidades diferentes espalhadas pela América do Sul, as categorizando com base nos biomas em que estas localidades estão inseridas. Ao inspecionar as comunidades presentes para Caatinga e Floresta Atlântica, cerca de 10 em cada um dos biomas foram

consideradas. Embora houvesse muito mais localidades disponíveis nos artigos, algumas tinham a área de estudo muito restrita ou pequena, com apenas alguns quilômetros.

Em Voss; Emmons (1996), 11 localidades são abordadas. Mas, para encaixar nas 10, removemos do rol a décima primeira localidade, Maracaibo Basin. Por isso, foram usadas 10 localidades tanto para Amazônia e Caatinga quanto áreas de Floresta Atlântica, totalizando 30 localidades. Reconhece-se que *checklists* não padronizados, como é o caso de Figueiredo et al. (2017) e da Costa-Pinto et al. (2023), podem conter diferenças metodológicas de amostragem, uma vez que são trabalhos que reúnem diversos estudos em circunstâncias nem sempre constantes. Isso pode afetar a comparabilidade entre localidades.

Para sintetizar os nomes e garantir uma melhor visualização durante o artigo e análise dos dados posteriormente, todas foram renomeadas neste estudo (Tabela 1). A forma do novo nome segue o prefixo do Bioma em que ela está inserida mais uma única palavra proveniente de seu nome original presente nos artigos em que foram retiradas. Cada cor representa um bioma nesta tabela e no mapa para facilitar a visualização de cada bioma. Amazônia (Verde), Caatinga (Amarelo) e Rosa (Floresta Atlântica). As localidades serão escritas desta forma por toda extensão do artigo.

Localidade	Novo nome	Localidade	Novo nome
The La Selva Biological Station	Am_LaSelva	Parque Nacional do Catimbau	Ca_Catimbau
Barro Colorado Island	Am_Colorado	Serra da Guia	Ca_Guia
Kartabo	Am_Kartabo	Parque Nacional Ubajara	Ca_Ubajara
Lower Arataye	Am_Arataye	Reserva da Fazenda Yamada; Mata da Agroceres	Ca_Yamada
Rio Cunucunuma	Am_Cunucunuma	Bem-Querer	Ca_BemQuerer
MCSE Reserves	Am_Mcse	Reserva Biológica do Una	Fa_Una
Lower Rio Xingu	Am_Xingu	Reserva Biológica de Duas Bocas	Fa_Bocas
Balta	Am_Balta	Parque Estadual do Rio Doce	Fa_Perd
Cocha Cashu and Pakitza	Am_Cashu	Parque Estadual da Pedra Branca	Fa_Branca

Cuzco Amazonico	Am_Cuzco	Reserva Florestal do Morro Grande	Fa_Morro
Monumento Natural Grotta do Angico	Ca_Angico	Parque Nacional da Serra dos Órgãos	Fa_Orgaos
Floresta Nacional de Negreiros	Ca_Negreiros	Estação de Preservação e Desenvolvimento Ambiental de Peti	Fa_Peti
Fazenda Ecológica do Castanho	Ca_Castanho	Parque Nacional da Serra da Bocaina	Fa_Bocaina
Distrito Várzea da Conceição	Ca_Conceição	Planalto Cristalino de Ibiúna, Caucaia do Alto	Fa_Ibiuna
Distrito Daniel de Queiroz	Ca_Queiroz	Chapada das Perdizes	Fa_Perdizes

Tabela 1. Lista de nomes das comunidades em seus respectivos biomas.

Atualmente, algumas destas áreas não atendem pelo mesmo nome que é citado nestes estudos pois sofreram mudanças de administração e localização, isso acontece principalmente para áreas do trabalho de VOSS; EMMONS (1996) que é o mais antigo. As *Minimum Critical Size of Ecosystems Project (MCSE Reserves)*, é um exemplo disso. Elas são derivadas do nome original do projeto Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP) que estudava os efeitos da fragmentação de habitat na floresta amazônica. Atualmente, apenas o nome mudou, pois ainda situam -se cerca de 80 km ao norte de Manaus. Em português, o local hoje é conhecido por Área de Relevante Interesse Ecológico: Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. A fim de clareza e praticidade, os nomes retirados do artigo referente a Floresta Amazônica permaneceram com a nomenclatura original, isto é, em inglês.



Figura 1. Mapa das localidades estudadas e sua distribuição nos biomas sul-americanos. Fonte: O autor

Embora a Amazônia formalmente não se estenda à América Central, foram usadas duas localidades, Am_LaSelva e Am_Colorado, situadas na Costa Rica e no Panamá, respectivamente. Elas não estão dentro do limite formal da Amazônia, no entanto, em nosso estudo foram consideradas devido à semelhança ecológica. Ambas são florestas equatoriais neotropicais, apresentando clima, umidade e vegetação semelhantes. A conexão de ambas através do Istmo do Panamá, que aconteceu há cerca de 2.8 milhões de anos o que permitiu a dispersão de espécies amazônicas para a América Central e vice-versa, resultando em uma composição biológica parcialmente compartilhada (O’dea et al., 2016; Domingo et al., 2020).

4.2 Filogenia

A filogenia utilizada neste estudo foi baseada na proposta mais recente de Silva-Neto, Pavan e Astúa (2024), que revisa as relações filogenéticas entre os marsupiais da família Didelphidae. Esta filogenia foi escolhida por apresentar uma resolução atualizada e robusta dos agrupamentos taxonômicos, permitindo análises mais confiáveis sobre a composição e estruturação filogenética das comunidades. Para avaliar como a similaridade entre comunidades se manifesta em diferentes escalas filogenéticas, as análises foram realizadas em três níveis taxonômicos distintos: espécie, gênero e tribo/subfamília. A nível de espécie, por permitir observar a influência de aspectos funcionais e interações específicas, essenciais para entender a dinâmica das comunidades. A análise a nível de gênero oferece uma perspectiva um pouco mais ampla, revelando padrões de coexistência entre grupos de espécies com características semelhantes permitindo enxergar se comunidades compartilham gêneros, mesmo quando as espécies mudam. Tribo, por sua vez, é uma categoria intermediária entre gênero e família que pode estar pouco presente ou até totalmente ausente em algumas filogenias, no entanto, algumas famílias são melhores estudadas e classificadas quando há esta divisão, como acontece em Didelphidae.

A presença consistente de tribos, mesmo diante da substituição de gêneros ou espécies, pode indicar a atuação de filtros ambientais que podem favorecer linhagens ancestrais com determinados traços. Além disso, esse padrão pode revelar como diferentes gêneros de uma mesma tribo podem ocupar papéis ecológicos semelhantes. Neste caso, com a análise tribal, o objetivo é ver se os gêneros mudam embora a presença de tribos se mantenha e se esse resultado se relaciona com as diferenças observadas nos demais níveis taxonômicos. As tribos Didelphini, Metachirini, Marmosinii e Thylamyini, que compõem a subfamília Didelphinae serão analisadas de forma comparativa às demais subfamílias Caluromyinae e Glironiinae, uma vez que Hyladelphinae não foi registrada em nenhuma localidade. Assim, as possíveis mudanças entre os resultados nos diferentes graus taxonômicos dos agrupamentos poderão ser interpretadas quanto à influência da filogenia. Portanto, a utilização de diversos níveis taxonômicos se justifica quando a questão central do trabalho envolve filogenia.

4.3 Análises

Dentre as diversas formas de se aferir a similaridade entre grupos biológicos, o Índice de Jaccard é uma das abordagens clássicas mais extensamente utilizadas para comparar dados binários, sendo usado para analisar similaridade ou dissimilaridade entre amostras (Birks, 1987; Verma; Aggarwal, 2020). É importante explicitar que os dados levantados se tratam de dados binários, isto é, presença-ausência, uma vez que a ausência pode ser tanto real quanto um falso negativo por falha de detecção.

Na ecologia, usa-se o índice para comparar comunidades biológicas, pois afere a existência compartilhada de indivíduos entre diferentes e a similaridade de locais de amostragem. Isso pode reforçar análises de diferenciação ecológica entre biomas (Real; Vargas, 1996; Hwang, 2018). Para uma melhor observação da similaridade, foi realizado um *Multidimensional Scaling* (MDS) métrico que representa a diferença espacial relacionada à similaridade proporcionalmente, isto é, quanto mais próximos, mais similares, e, portanto, quanto mais distantes, mais dissimilares (Wickelmaier, 2003).

A maioria dos métodos de escala multidimensional foram desenvolvidos para visualizar similaridade, logo, quando aplicado junto a um Índice de Jaccard, o MDS permite visualizar a relação entre diferentes comunidades biológicas utilizando da composição de indivíduos dessas comunidades (Mead, 1992). Além do MDS, também foi utilizada a análise de agrupamento (cluster analysis) com base na matriz de similaridade de Jaccard. A combinação dessas duas abordagens possibilita uma interpretação visual da similaridade entre as comunidades estudadas.

Foi utilizado o software de ambiente de desenvolvimento integrado RStudio, de linguagem R, com o pacote de visualização de dados *ggplot2* para a montagem de *plots* que levem em consideração a dissimilaridade tanto em *clusters* como em MDS (Wickham, 2016; R Core Team, 2025). Nos seis gráficos criados no Rstudio, as cores tem valor unicamente de similaridade, não possuindo assim, valor intencional de agrupamento a ser abordado no trabalho. Mesmas cores significam mais proximidade. *Inkscape* foi o software utilizado para edição e montagem gráfica de representações mais abrangentes que permitam mais interpretações dos resultados (Inkscape, 2024).

5. RESULTADOS

Ao todo, 38 espécies de didelfídeos estavam presentes em pelo menos uma das localidades, assim como 13 gêneros dos 19 existentes. A Tabela 2 permite a visualização da presença dessas espécies nas diferentes localidades. A Floresta Atlântica e Floresta Amazônica somaram ao todo 21 espécies registradas em cada bioma, enquanto a Caatinga contrasta com 5 espécies ao todo. Dentre todas as localidades, a espécie que esteve mais presente foi *Philander opossum*, com 15 aparições, seguida de *Metachirus nudicaudatus*, com 14 e *Marmosa murina*, com 13 aparições. Foram identificadas espécies com ampla distribuição geográfica, presentes em dois ou mais biomas, como *Metachirus nudicaudatus*, outras ocorreram em apenas um bioma, como *Monodelphis brevicaudata*.

Quanto os diferentes gêneros, zonas da Caatinga tiveram pouca riqueza, com áreas principalmente compostas por *Didelphis*, *Monodelphis* e *Gracilinanus*, isto é, muitos táxons são ausentes da Caatinga, como *Philander*, *Chironectes* e *Caluromys*. Enquanto *Marmosa* está presente nos três biomas.

Bioma	Média de espécies	Média de gêneros	Média de tribos
Amazônia	8,4	6,8	4,5
Caatinga	2,9	2,9	2,7
Floresta Atlântica	8,5	6,6	3,9

Tabela 2. Média de táxons por localidade em cada bioma.

Média por bioma	Máx. espécies	Mín. Espécies	Máx. gêneros	Mín. gêneros	Máx. tribos	Mín. tribos
Amazônia	11	5	10	5	6	3
Caatinga	4	2	4	2	3	2
Floresta Atlântica	11	3	8	3	5	2

Tabela 3. Número máximo e mínimo de registros por localidade em cada bioma.

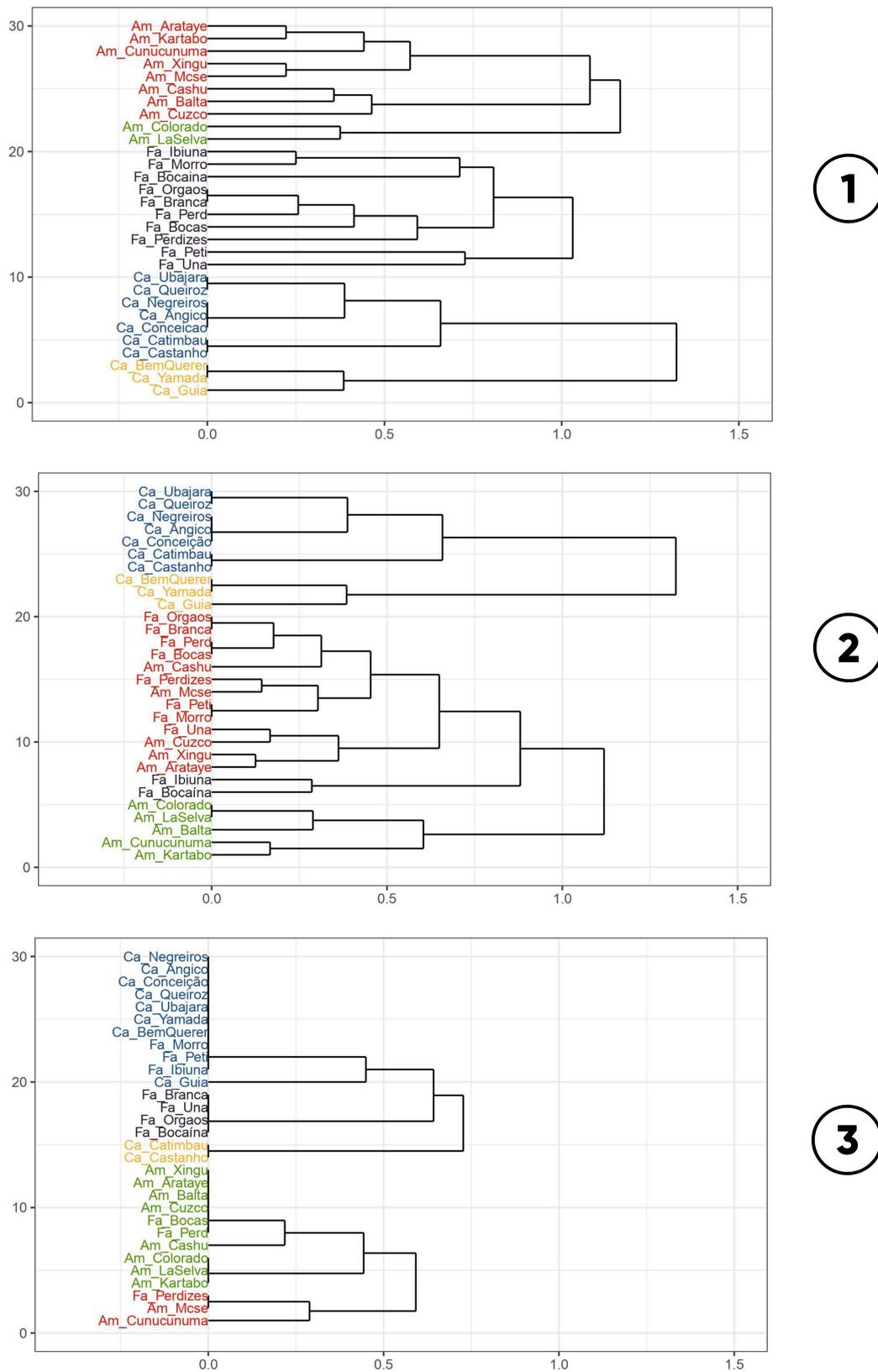
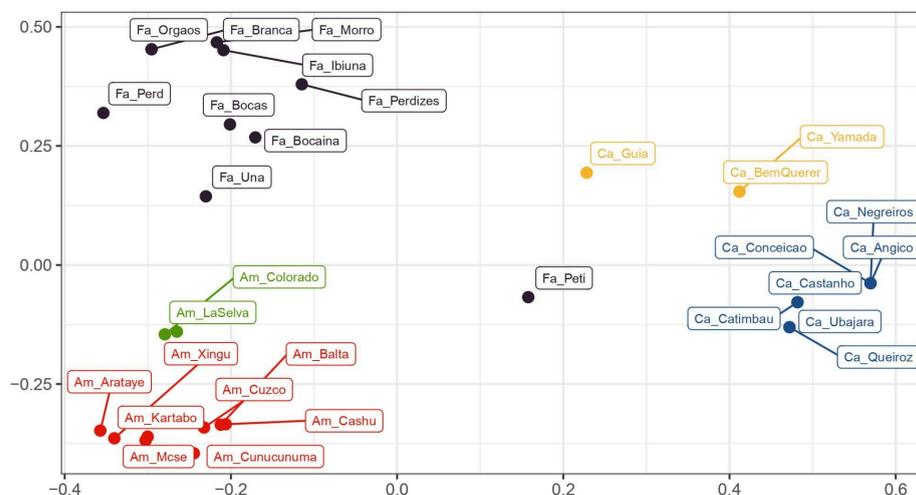


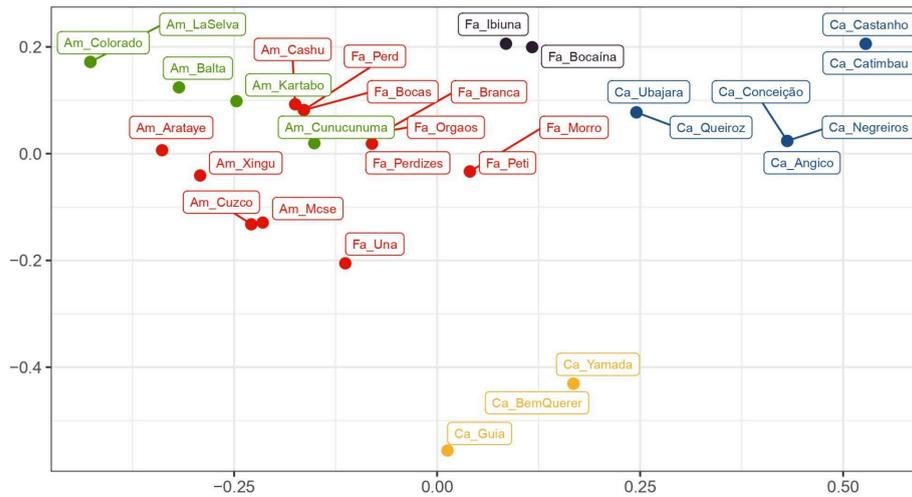
Figura 2. Análise de similaridade entre localidades com base na composição de espécies. (A1) cluster de espécie; (A2) cluster de gênero; (A3) cluster de tribo.

No cluster para espécies 1), observa-se que as espécies se organizam em três grandes grupos, coincidindo com os principais biomas representados — Floresta Amazônica, Floresta Atlântica e Cerrado, nos quais áreas que compartilham o mesmo bioma estão mais próximas. Isso reforça a expectativa de que áreas inseridas em um mesmo bioma compartilham conjuntos de espécies mais similares, possivelmente em função de condições ecológicas semelhantes e histórico evolutivo comum. No entanto, no cluster 2), a correspondência entre bioma e similaridade composicional não é tão evidente. Ainda assim, observa-se uma tendência de agrupamento entre localidades amazônicas e atlânticas, formando dois ramos relativamente próximos. Nestes ramos, várias localidades entre estes biomas se intercalam o compartilhamento de biomas não reflete exatamente a similaridade dos agrupamentos.

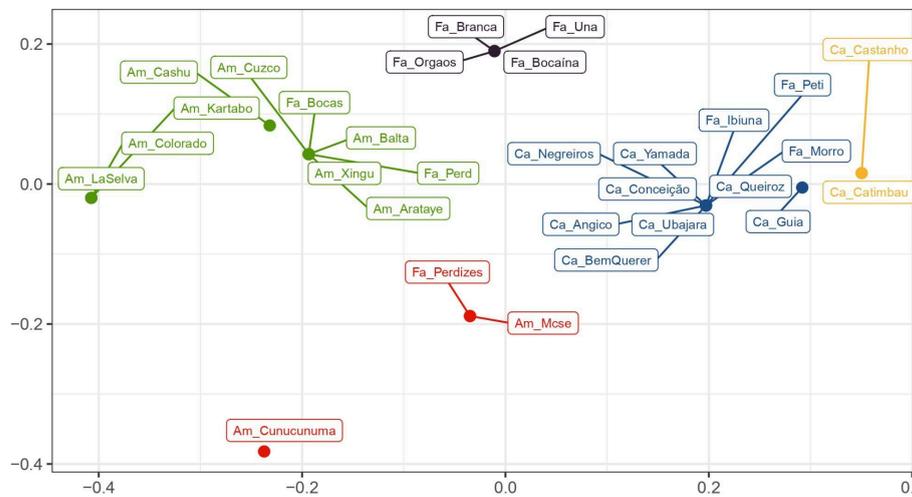
Já no clustering 3), que leva em consideração as tribos, embora ainda exista uma delimitação visível por bioma que explique a similaridade, nem todas as localidades dentro de um mesmo bioma mostram alta similaridade, sugerindo que a distribuição filogenética dos didelfídeos pode não ser inteiramente explicada por filtros ambientais atuais, apontando para um papel de eventos históricos e/ou limitações de dispersão.



1



2



3

Figura 3. Análise de similaridade entre localidades com base na composição de espécies. (B1) MDS por espécie; (B2) MDS por gênero; (B3) MDS por tribo.

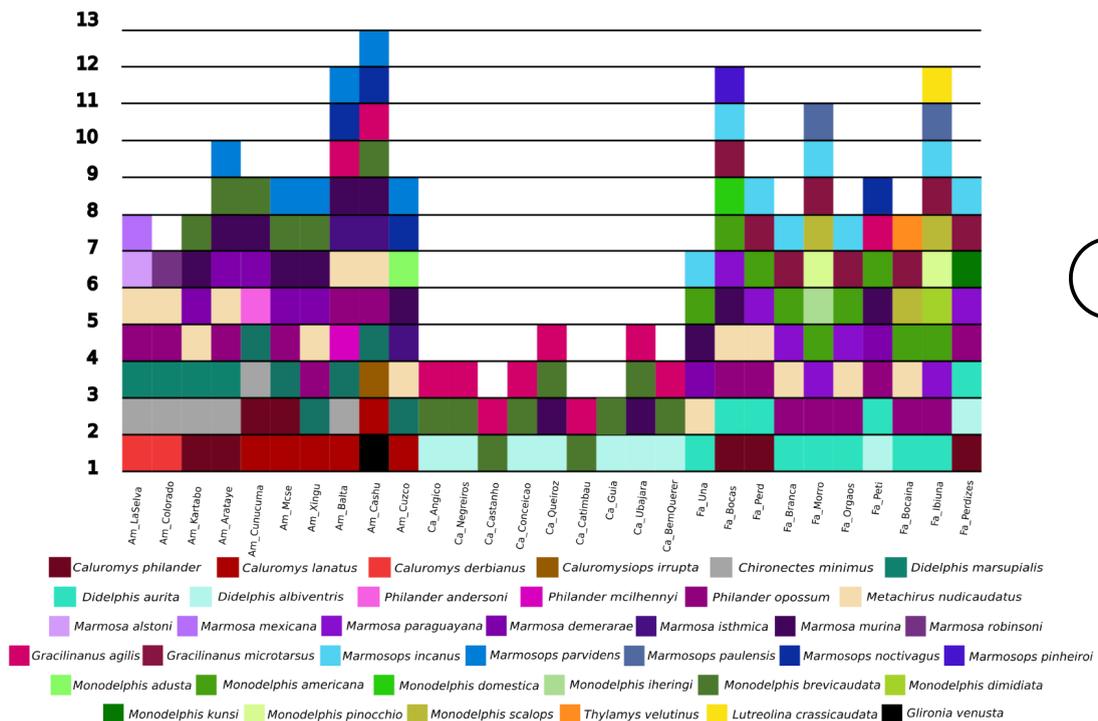
A representação de MDS (Figura 3) mostra a distribuição das localidades com base na similaridade de espécies, gêneros e tribos. Observa-se em 1) que as localidades amazônicas estão fortemente agrupadas (com exceção de dois pontos levemente deslocados, Am_Colorado e Am_LaSelva em verde). As localidades da Mata Atlântica (prefixo Fa), também formaram um agrupamento geral, situado na porção superior esquerda do gráfico. No entanto, houve maior dispersão entre os pontos, destacando-se Fa_Peti, que aparece isolada dos demais. Esse afastamento pode refletir diferenças significativas na composição de espécies dessa localidade em relação às demais áreas da Mata Atlântica. As localidades da Caatinga, agrupadas e representadas por azul e amarelo, mostraram-se divididas em dois subconjuntos: um mais coeso, (ex.: Ca_Catimbau, Ca_Ubajara), e outro mais

disperso, no quadrante superior direito (ex.: Ca_Guia, Ca_Yamada). Essa separação pode indicar possíveis diferenças regionais no conjunto de espécies presentes.

Em 2), as localidades da Caatinga formam um agrupamento bem definido, indicando alta similaridade na composição de gênero. As localidades Ca_Yamada, Ca_BemQuerer e Ca_Guia (em amarelo), embora representando o bioma Caatinga, aparecem na periferia, permitindo notar uma maior dissimilaridade entre as demais áreas de Caatinga. Pontos que representam ambos os demais biomas se diferenciam pouco notavelmente entre si, uma vez que, locais de Am e Fa ocupam espaços bem semelhantes no espaço amostral.

Já na 3) As localidades da Caatinga novamente aparecem agrupadas à direita do gráfico, com exceção de Ca_Castanho e Ca_Catimbau, com distâncias quase nulas entre si. Floresta Atlântica e Amazônia tem quase todos seus representantes avulsos e se agrupando num emaranhado. Am_Cunucuma, Am_Mcse e Fa_Perdizes estão completamente alheias às demais. Fa_Branca, Fa_Una, Fa_Orgaos e Fa_Bocaina estão particularmente próximas.

Alguns locais apresentam valores altos de *overlapping*, isto é, muitos pontos que acabam agrupados de forma semelhante, apresentando resultados que ocupam o mesmo lugar na representação gráfica, isso pode ter ocorrido em razão de que, o número de observações diminui conforme as análises transicionam de espécies para gênero para tribo, enquanto as variáveis de local se mantêm.



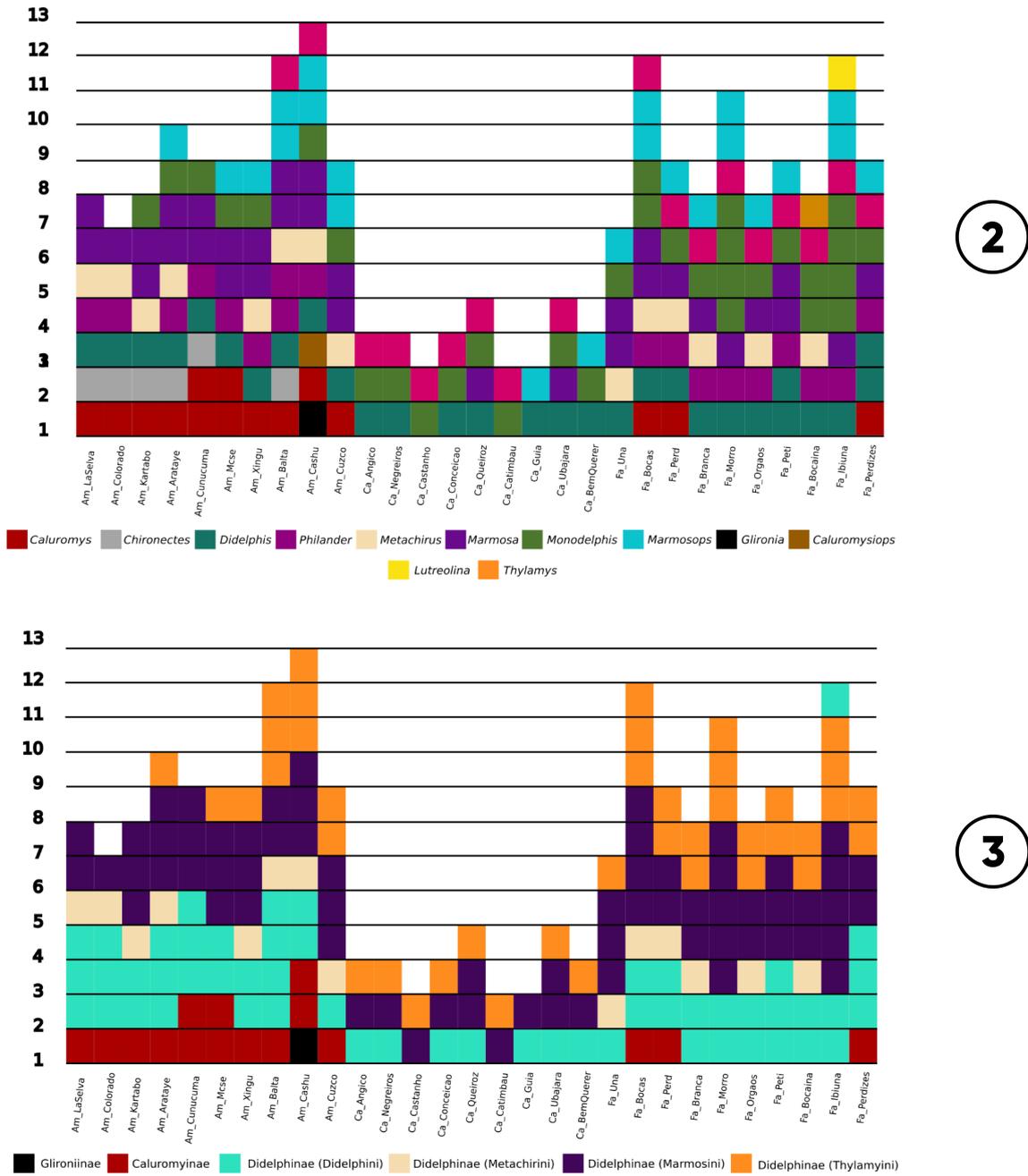


Figura 4. Composição de didelfídeos por localidade. Distribuição de registros nas 30 localidades analisadas, agrupadas por bioma (Am: Amazônia, Ca: Caatinga, Fa: Mata Atlântica). (C1) registro de espécies; (C2) registro de gêneros; (C3) registro de tribos.

A visualização da organização das comunidades partindo de diferentes óticas permite a visualização de pontos interessantes. *Caluromys* é presente apenas na Amazônia e, embora menos vezes, na Floresta Atlântica. Existem algumas instâncias em que espécies diferentes coexistem e, como a tribo engloba apenas dois gêneros, *Caluromys* e *Caluromysiops*, a visualização com o aumento da escala taxonômica se mantém semelhante para com os níveis mais específicos. *Caluromysiops irrupta* foi encontrado apenas em uma localidade, na qual coexistiam com *Caluromys lanatus*.

A presença numerosa de *Didelphis* nas localidades é notável. Presente em todos os biomas e em cerca de 90% das localidades amostradas, há uma segregação clara entre as espécies dominantes do gênero, associada ao bioma onde a localidade está inserida. *Didelphis marsupialis* é dominante na Amazônia, *Didelphis albiventris* na Caatinga e *Didelphis aurita* na Mata Atlântica. Essas espécies apresentam poucos registros de simpatria. Entretanto, ao se considerar o nível de tribo (Didelphini), que inclui também *Philander* e *Chironectes*, o número de coocorrências por localidade aumenta significativamente.

Metachirini é uma tribo que engloba apenas um gênero que contém três espécies, das quais apenas *Metachirus nudicaudatus* foram registrados em todo o estudo. Por isso também os resultados de registros para *M. nudicaudatus*, *Metachirus* e Metachirini são semelhantes, apenas aparecendo em localidades de florestas úmidas.

As representantes da tribo Marmosini neste estudo são *Marmosa* e *Monodelphis*. Muitas vezes diferentes espécies de *Marmosa* foram encontradas nas mesmas localidades, com destaque para a maior parte dessas vezes ser no bioma amazônico. Isso é menos visível na Floresta Atlântica, na qual espécies de *Marmosa* têm menos registros nas mesmas áreas. No entanto, o contrário parece acontecer com *Monodelphis*, onde na Amazônia ocorrem registros sem coexistência, porém no bioma atlântico até quatro espécies de *Monodelphis* foram registradas simultaneamente. Quanto à Caatinga, são apenas dois registros de *Marmosa*, com predominância de *Monodelphis*.

Gracilinanus agilis aparece em duas localidades na Amazônia, mas é a espécie dominante na Caatinga, estando ausente na Mata Atlântica. Nessa floresta, ele parece ser substituído por *Gracilinanus microtarsus*. O gênero *Marmosops* apresenta alguns registros na Caatinga e uma abundância maior nas florestas

úmidas, onde tende a coexistir com *Gracilinanus* e *Thylamys*. O gênero *Thylamys* possui apenas um registro no conjunto amostral, localizado em Fa_Ibiuna.

A Caatinga se destaca como a região com menor diversidade de espécies. Apenas quatro gêneros foram registrados: *Didelphis*, *Gracilinanus*, *Monodelphis* e *Marmosa*. Não há registros de representantes das tribos Caluromyinae ou Metachirini nesse bioma.

6. DISCUSSÃO

Este trabalho teve como objetivo investigar se a composição das comunidades de didelfídeos sul-americanos apresenta algum tipo de estruturação baseada na filogenia, isto é, se espécies próximas evolutivamente tendem a substituir-se entre localidades e biomas, mantendo linhagens em comum mesmo com variação específica.

Os resultados indicam que a composição das comunidades de didelfídeos do Neotrópico apresenta claros gradientes de similaridade associados aos biomas, mas também que o grau de coesão depende do nível taxonômico analisado. Isso oferece suporte parcial à suposição de que as comunidades compartilham uma estrutura filogenética, mas também indicam a atuação de agentes determinantes ecológicos que regem esses padrões. Em termos de riqueza de espécies, Amazônia e Mata Atlântica exibiram composições igualmente diversas (21 espécies cada), enquanto a Caatinga apresentou uma comunidade mais pobre (5 espécies), refletindo a aridez e a menor heterogeneidade estrutural do bioma. No entanto, espécies com ampla distribuição, como *Philander opossum*, *Metachirus nudicaudatus* e *Marmosa murina*, foram encontradas em mais de um bioma, sugerindo que algumas linhagens possuem elevada tolerância ecológica e capacidade de dispersão.

As análises de similaridade, tanto por MDS quanto por agrupamento hierárquico (*cluster*), evidenciaram que: A nível de espécie, as comunidades tendem a se agrupar de forma evidente por bioma, especialmente quanto aos agrupamentos da Amazônia e Floresta Atlântica. Isso indica que a composição específica é altamente influenciada por condições ambientais locais, como clima, estrutura da vegetação e disponibilidade de recursos. A nível de gênero, a estrutura entre comunidades se evidencia de forma mais imprecisa. A sobreposição entre algumas localidades da Amazônia e Floresta Atlântica sugere que, embora as espécies mudem, os gêneros se mantêm relativamente constantes. Isso aponta para um possível padrão de substituição funcional entre espécies congênicas. A nível de tribo, a distinção entre os biomas fica ainda mais difusa. A dispersão dos pontos de mesmo bioma e a formação de agrupamentos que misturam áreas de diferentes biomas sugerem que tribos amplamente distribuídas são compartilhadas entre diferentes biomas, possivelmente refletindo traços conservados evolutivamente que permitem sua persistência em múltiplos contextos ecológicos.

A relação bioma-similaridade é forte para espécies e gêneros, sugerindo filtros ambientais contemporâneos (clima, estrutura da vegetação, oferta de recursos). A Caatinga, por exemplo, abriga poucos táxons tolerantes à aridez (*Didelphis*, *Monodelphis*, *Gracilinanus*), enquanto taxa típicos de floresta úmida (*Philander*, *Chironectes*, *Caluromys*) desaparecem. Apesar das localidades de Caatinga, por exemplo, terem sido as que obtiveram o menor número total de espécies, vê-se que, as que nela estão inseridas estão presentes repetidas vezes e que estão mais presentes no próprio bioma que dos demais. *Didelphis albiventris*, *Monodelphis domestica* e *Gracilinanus agilis* são os exemplos disso. A abundância de *D. albiventris* e *M. domestica* na Caatinga corrobora com Streilein (1982) que aponta ambas espécies como muito presentes no bioma, em especial em microhabitats de áreas rochosas.

A presença de gêneros em zonas áridas da América do Sul pode estar relacionada às mudanças climáticas ocorridas durante o Neógeno, especialmente à elevação da Cordilheira dos Andes, que alterou profundamente os regimes climáticos do continente (Hoorn et al. 2010; Boschman, 2021). Nesse contexto, o processo de estabelecimento das comunidades biológicas tende a variar ao longo de gradientes ambientais de estresse. Em condições mais adversas, a filtragem ambiental torna-se o principal mecanismo estruturador das comunidades (Lhotsky et al., 2016). De acordo com a hipótese de estresse-dominância, ambientes mais estressantes impõem limitações severas às espécies, favorecendo aquelas com traços funcionais que conferem maior resiliência e tolerância a essas condições. Dessa forma, a filogenia atuaria selecionando os traços funcionais mais suscetíveis a melhor ocupação desses ambientes (Patrick; Stevens, 2016; Kuczynsky; Grenouillet, 2018).

Entretanto, a dispersão das localidades amazônicas e atlânticas em análises de tribo sugere que processos históricos também vigoram. Cheng et al. (2013) sugerem que a similaridade na história climática entre as Florestas Atlântica e Amazônica poderia favorecer a troca biótica através de corredores ecológicos naturais, resultando numa diversidade que reflete essas interações passadas.

Os resultados para *Didelphis* se encaixam na distribuição geográfica vigente para o gênero que compreende *D. aurita* e *D. marsupialis* com maior predominância em ambientes de florestas úmidas, uma vez que a distribuição da espécie é muitas vezes limitada a áreas de maior umidade, e *D. albiventris* mais presente em zonas

de clima mais seco, em florestas tropicais secas, como a Caatinga, e savana, como o Cerrado (Cerqueira, 1985). *D. aurita*, *D. albiventris* e *D. marsupialis* aparecem como espécies dominantes nos biomas de Floresta Atlântica, Caatinga e Floresta Amazônica, respectivamente. Como esperado, elas apresentam diferenças morfológicas e filogenéticas entre si (Bubadué, 2021).

Espécies de *Didelphis* geralmente são consideradas alopátricas, com algumas exceções onde acontece simpatria (Cáceres; Machado, 2013). No entanto, é possível observar que, embora *D. albiventris* esteja presente em duas áreas de Floresta Atlântica, Fa_Peti e Fa_Perdizes, ela ocorre simultaneamente com *D. aurita*. Ou seja, o que acontece nas duas regiões é também um fenômeno de simpatria. *D. aurita* e *D. albiventris* são cerca 5,7% diferentes no que tange à sequências mitocondriais do gene mitocondrial do citocromo b (K2P) (Cáceres; Machado, 2013). Assim, essa semelhança a nível molecular permite inferir que semelhança também seja expressa em suas ecologias (Costa; Patton, 2006).

Cáceres et al. (2006) propõem que um evento de especiação recente tenha separado o gênero *Didelphis* em dois grupos, um mais generalista de habitat que se originou em zonas de clima/vegetação mais seca, representado por *D. albiventris*, e outro mais especialista em floresta úmida, representado por *D. aurita*. Assim, *D. aurita* atuaria como barreira biótica que impede a entrada de *D. albiventris* na Floresta Atlântica. A área de estudo de Fa_Perdizes está inserida em região de ecótono entre os domínios do Cerrado e Mata Atlântica, no sul do estado de Minas Gerais (Machado, 2015). Além disso, outras listas de áreas muito próximas, registraram apenas a presença unicamente de *D. albiventris*. (Machado, 2013).

Os gêneros de Didelphidae tendem a se diferenciar de forma notável em termos de comportamento e ecologia, refletindo adaptações distintas às variadas condições ambientais, porém, dentro de um mesmo gênero, as espécies geralmente compartilham características ecológicas semelhantes, ocupando espaços semelhantes, se comportando da mesma forma e forrageando mesmos recursos (Voss; Jansa, 2021). Em Cáceres, et al. (2016) é visto também que existem casos de simpatria entre as duas espécies especificamente na ecorregião da Floresta Úmida de Araucária. Fa_Perdizes se localiza numa área de Floresta Atlântica que compreende também a ecorregião da Floresta Atlântica Alto Paraná, mas que é adjacente ao domínio da ecorregião Floresta Úmida de Araucária. A partir disso, embora *D. aurita* seja especialista em Floresta Atlântica, pode-se dizer que em

regiões de ecótonos e fragmentação essa separação entre espécies pode não ser tão evidente.

No entanto, a coespecificidade entre *D. aurita* e *D. albiventris* em Fa_Peti pode ser vista de acordo com o caráter generalista de *D. albiventris* atribuído a si certa tolerância a ambientes abertos e perturbados, como áreas urbanas e agrícolas. Tenha Fa_Peti sofrido com desmatamento, fragmentação ou outras formas de degradação ambiental, *D. albiventris* pode encontrar condições mais favoráveis do que o outro grupo mais especializado. *D. albiventris* não só se adapta bem ao ambiente urbano como também possui grande potencial de colonizar estes ambientes quando inseridos em áreas de fragmentação de habitat, inclusive substituindo *D. aurita* (Almeida; Torquetti; Talamoni 2008; Cruz et al., 2019). Além disso, Fa_Peti também é uma zona de ecótono, porém neste caso, entre Cerrado e Floresta Atlântica (Herrmann, 1991).

No nível de espécie e gênero, grande parte das comunidades apresenta pelo menos um representante de alguma espécie de *Didelphis*, com apenas duas únicas instâncias onde mais de uma espécie aparecem simultaneamente. Quando elevado o nível taxonômico, vê-se que é muito mais comum a coexistência entre espécies da tribo Didelphini. Assim, quanto menos específica a classificação taxonômica, maior é o nível de coexistência. Uma vez que os seres são mais diferentes, eles também lidam com diferentes adaptações evolutivas. Isso faz com que a conservação de traços morfológicos e filogenéticos seja menor e que eles sejam suficientemente diferentes ecologicamente para que não exista a exclusão por competição, fato este que permite a alopatria.

Esses padrões são consistentes com a ideia de substituição ecológica entre táxons estreitamente aparentados, um fenômeno que pode ser explicado pela tendência de espécies filogeneticamente próximas ocuparem nichos semelhantes (Wiens; Graham, 2005; Losos, 2008). O compartilhamento de traços ecológicos por ancestralidade comum (Blomberg et al., 2003) implica que espécies do mesmo gênero possam ocupar funções ecológicas similares em diferentes contextos ambientais.

Quanto mais se eleva o nível taxonômico, maior é a partição de nicho e a substituição entre táxons tende a diminuir, uma vez que marsupiais conseguem tanto aumentar quanto diminuir a partição de seu nicho trófico, processo visível principalmente em ambientes com diferenças notáveis em produtividade. (Ribeiro et

al., 2019, Bubadué, 2021). O estudo encontra resultados que possuem base na literatura uma vez que, áreas com alta heterogeneidade ou perturbação de habitat, como, fragmentos de Floresta Atlântica ou mosaicos de Cerrado (Fa_Perdizes e Fa_Peti) suportam maior diversidade de didelfídeos e coexistência mais frequente em nível tribal (Bovendorp et al., 2017, Owen et al., 2018).

Espécies de tribos diferentes, no entanto, podem coexistir mesmo quando possuem características ecológicas muito semelhantes. Resultados de Kuhnen et al., 2017 evidenciam que estudos utilizando isótopos podem contrariar pressupostos estabelecidos sobre, por exemplo, hábitos alimentares. No artigo, *M. nudicaudatus* (Metachirini) e *D. aurita* (Didelphini), que são marsupiais em simpatria, são mostrados como organismos que na verdade têm uma alta sobreposição de nicho entre si, uma vez que podem ser categorizados como competidores por recursos alimentares. No entanto, em decorrência da segregação espacial sazonal que permeia suas ecologias, a competição direta é impedida.

Dentro de *Didelphini*, *Didelphis* e *Philander* aparecem quase sempre coexistindo, isto é, um não necessariamente parece estar ausente na presença do outro. Na literatura, ambos são identificados como co-ocorrentes em uma variedade de ecossistemas (Forero-Medina; Vieira, 2009; Santori et al., 2015). Embora compartilhem recursos alimentares e padrões de atividade, as interações entre as duas podem ser moderadas pela plasticidade ecológica de cada gênero, o que inclui principalmente preferências de dieta e microhabitat (Vieira; De Almeida Cunha, 2008). Por exemplo, *D. aurita* tende a se alimentar mais pequenos invertebrados e frutas caídas, enquanto *P. opossum* pode ser mais influenciado por uma estratégia de forrageamento mais arbórea em áreas com densa cobertura vegetal (Santori et al., 2015).

A distribuição de *Chironectes*, diferente dos resultados encontrados, não se limita à Amazônia, embora a região represente uma parte significativa de sua distribuição. A distribuição conhecida é considerada disjunta, englobando áreas da América do Sul que vão além da Amazônia, incluindo partes do Cerrado e áreas de Mata Atlântica (Brandão et al., 2015). Adicionalmente, a filogenia do gênero *Chironectes* implica que a adaptação desse gênero ocorreu como resposta à colonização de ambientes aquáticos, aos quais ele é comumente associado, e à oportunidade de ocupação de um nicho específico, o que é refletido em suas

características anatômicas, como o pêlo adaptado à água e os pés palmados (Damasceno; Astúa, 2016).

Caluromys e *Caluromysiops* são encontrados principalmente em florestas tropicais e subtropicais das Américas, o que é consistente com os resultados para localidades de Didelphidae (Julien-Laferrière, 1991, Bastidas-Dominguez, 2021). Ao elevar o nível de espécie para gênero, não parece haver uma clara substituição entre espécies conforme as localidades, uma vez que em três localidades, Am_Cunucunuma, Am_Cashu e Am_Mcse, existe mais de uma espécie de *Caluromys* simultaneamente. Embora as três espécies possam coexistir na mesma área geográfica, suas preferências por diferentes alturas na vegetação e microsituações, como a preferência por locomoção no dossel em vez do sub-bosque, sugerem que cada uma ocupa um nicho ligeiramente distinto e permite sua coexistência através da especialização em diferentes estratos (Hannibal; Cáceres, 2010, Pelayo-Martínez et al., 2023.)

Casos comparáveis ocorrem com *Gracilinanus agilis*, presente na Amazônia e amplamente na Caatinga, mas substituído na Floresta Atlântica por outra espécie de mesmo gênero *G. microtarsus*. Esse padrão de alopatria entre espécies próximas pode decorrer de limitações ecológicas, pressões competitivas ou histórico evolutivo (Peterson et al., 1999; Cadotte et al., 2010). Azevedo et al. (2022) utilizam a discussão sobre a partição de recursos entre *G. agilis* e *G. microtarsus* e revelam que, *G. microtarsus* seja encontrado predominantemente na Floresta Atlântica, *G. agilis* ocorre amplamente em regiões secas, como o Cerrado e áreas de Caatinga no Brasil, o que explica essa divisão presente nos resultados. A substituição entre táxons aparentados é frequentemente interpretada como indício de que a filogenia atua como filtro, onde diferentes ambientes selecionam membros de determinadas linhagens com base em traços herdados (Cavender-Bares et al., 2009).

Estes achados confirmam parcialmente a hipótese de que a substituição entre espécies aparentadas é frequente ao longo de diferentes biomas, refletindo um padrão de substituição filogenética. No entanto, este padrão não é universal: ocorre de forma clara em alguns gêneros (como *Gracilinanus* e *Didelphis*) e menos evidente em outros (como *Caluromys*), sugerindo que a força dos filtros ambientais e a história evolutiva das linhagens atuam em intensidades distintas conforme o táxon e o bioma.

7. CONCLUSÃO

Diante dos dados reunidos sobre a composição das comunidades de didelfídeos na América do Sul, observou-se que diferentes biomas tendem a abrigar conjuntos distintos de espécies, o que evidencia a existência de um padrão de diferenciação regional. As análises de similaridade entre localidades revelaram que as comunidades tendem a se organizar de maneira coerente com as condições ambientais de cada região, sendo mais semelhantes entre localidades de um mesmo bioma e mais distintas entre biomas contrastantes. Notou-se também que, conforme se eleva o nível taxonômico, a clareza da diferenciação por bioma diminui, e novos agrupamentos mais similares se formam fora da ótica regional. Ao integrar a filogenia às análises de composição, há forte indício de substituição por espécies congênicas ou de mesma tribo entre diferentes regiões.

Esses resultados sugerem que a estrutura das comunidades de didelfídeos não é aleatória, mas responde a filtros ambientais e históricos que selecionam linhagens adaptadas a condições específicas, como já apontado por Graham & Fine (2008) e Swenson (2011). Assim, a filogenia contribui de forma decisiva para explicar a configuração composicional das comunidades ao longo dos diferentes biomas sul-americanos, revelando a importância de considerar tanto o histórico evolutivo quanto os fatores ecológicos atuais na compreensão da montagem de comunidades.

8. REFERÊNCIAS

- ALLESINA, S.; TANG, S. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, v. 483, n. 7388, p. 205-208, 2012.
- ALMEIDA, A. J.; TORQUETTI, C. G.; TALAMONI, S. A. Use of space by neotropical marsupial *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia: Didelphidae) in an urban forest fragment. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 25, p. 214-219, 2008.
- ANAND, M. et al. Ecological systems as complex systems: challenges for an emerging science. *Diversity*, v. 2, n. 3, p. 395-410, 2010.
- ARDENTE, N. et al. Mammalia, didelphimorphia, didelphidae, *Glironia venusta* Thomas, 1912 and *Chironectes minimus* (Zimmermann, 1780): distribution extension for eastern Amazonia. *Check List*, v. 9, n. 5, p. 1104-1107, 2013.
- ASTÚA, D.; CHEREM, J. J.; TETA, P. Taxonomic checklist of living American marsupials. In: American and Australasian marsupials: an evolutionary, biogeographical, and ecological approach. *Cham: Springer International Publishing*, 2023. p. 1-48.
- AZEVEDO, C. de S. et al. Is resource partitioning between two sympatric species of *Gracilinanus* (Didelphimorphia: Didelphidae) related to trophic and spatial niches?. *Mammalia*, v. 86, n. 6, p. 570-580, 2022.
- BASTIDAS-DOMÍNGUEZ, M. C. et al. Primeros registros del género *Caluromys* (Didelphimorphia: Didelphidae) para el departamento del Quindío, y aclaraciones sobre los registros de Colombia. *Mammalogy Notes*, v. 7, n. 2, p. 218-218, 2021.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R. Ecology: from individuals to ecosystems. *Blackwell Publishing*. 2006.
- BIRKS, H. J. B. Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography. In: *Annales zoologici fennici*. v. 24, n. 3, p. 165-177. 1987.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND JR, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.
- BOSCHMAN, L. M. Andean mountain building since the Late Cretaceous: A paleoelevation reconstruction. *Earth-Science Reviews*, v. 220, p. 103640, 2021.
- BOVENDORP, R. S. et al. Atlantic small-mammal: a dataset of communities of rodents and marsupials of the Atlantic forests of South America. *Ecology*, v. 98, n. 11, p. 2981, 2017.

- BRANDÃO, M. V. et al. New records of *Chironectes minimus* (Zimmermann, 1870) (Didelphimorphia, Didelphidae) from central Brazil, with comments on its distribution pattern. *Mammalia*, v. 79, n. 3, p. 363-368, 2015.
- BUBADUÉ, J. et al. Niche partitioning in small mammals: interspecific and biome-level analyses using stable isotopes. *Journal of Mammalogy*, v. 102, n. 5, p. 1235-1248, 2021.
- BURGIN, C. J. et al. How many species of mammals are there?. *Journal of Mammalogy*, v. 99, n. 1, p. 1-14, 2018.
- CÁCERES, N. C.; MACHADO, A. O. Spatial, dietary and temporal niche dimensions in ecological segregation of two sympatric, congeneric marsupial species. *The Open Ecology Journal* v. 6, n. 1, p. 10-23, 2013.
- CÁCERES, N. C. Population ecology and reproduction of the white-eared opossum *Didelphis albiventris* (Mammalia, Marsupialia) in an urban environment of Brazil. *Ciência e Cultura* (São Paulo), v. 52, n. 3, p. 171-174, 2000.
- CAMBEFORT, Y. Biogeography and evolution. *Dung beetle ecology*, p. 51-68, 1991.
- CARDILLO, M. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 366, n. 1577, p. 2545-2553, 2011.
- CARRILLO, J. D. et al. Disproportionate extinction of South American mammals drove the asymmetry of the Great American Biotic Interchange. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 117, n. 42, p. 26281-26287, 2020.
- CASTRO, M. C.; DAHUR, M. J.; FERREIRA, G. I. S. Amazonia as the origin and diversification area of Didelphidae (Mammalia: Metatheria), and a review of the fossil record of the clade. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 28, n. 3, p. 583-598, 2021.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.
- CERQUEIRA, R. The distribution of *Didelphis* in south america (Polyprotodontia, Didelphidae). *Journal of Biogeography*, p. 135-145, 1985.
- CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. *University of Chicago Press*, 2009.
- CHENG, H. et al. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature communications*, v. 4, n. 1, p. 1411, 2013.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

CRUZ, P. et al. Landscape use by two opossums is shaped by habitat preferences rather than by competitive interactions. *Journal of mammalogy*, v. 100, n. 6, p. 1966-1978, 2019.

CONNELL, J. H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, v. 122, n. 5, p. 661-696, 1983.

COSTA, L. P.; PATTON, J. L. Diversidade e limites geográficos e sistemáticos de marsupiais brasileiros. In: COSTA, L. P.; PEREIRA, L. G.; TADDEI, V. A. (Org.). *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. Londrina: Sociedade Brasileira de Mastozoologia, p. 321-341, 2006.

DA COSTA-PINTO, A. L. et al. Small mammals from the Caatinga: A dataset for the Brazilian semiarid biome. *Ecology*. 2023.

DAMASCENO, E. M.; ASTÚA, D. Geographic variation in cranial morphology of the Water Opossum *Chironectes minimus* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalian Biology*, v. 81, n. 4, p. 380-392, 2016.

DARWIN, C. The Origin of Species, 1859-1959. *Bios*, v. 30, n. 2, p. 67-72, 1959.

DOMINGO, L. et al. The Great American Biotic Interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine Pampas fossil mammals. *Scientific reports*, v. 10, n. 1, p. 1608, 2020.

FAURBY, S.; SVENNING, J. The asymmetry in the Great American Biotic Interchange in mammals is consistent with differential susceptibility to mammalian predation. *Global Ecology and Biogeography*, v. 25, n. 12, p. 1443-1453, 2016.

FIGUEIREDO, M. S. L. et al. Abundance of small mammals in the Atlantic Forest (ASMAF): a data set for analyzing tropical community patterns. *Ecology*, v. 98, n. 11, p. 2981, 2017.

FISCHER, A. G. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, v. 14, n. 1, p. 64-81, 1960.

FOLKE, C. Resilience: The emergence of a perspective for social–ecological systems analyses. *Global environmental change*, v. 16, n. 3, p. 253-267, 2006.

FORERO-MEDINA, Germán; VIEIRA, Marcus Vinícius. Perception of a fragmented landscape by neotropical marsupials: effects of body mass and environmental variables. *Journal of Tropical Ecology*, v. 25, n. 1, p. 53-62, 2009.

GALETTI, M. et al. Trophic niche differentiation in rodents and marsupials revealed by stable isotopes. *PLoS One*, v. 11, n. 4, e0152494, 2016.

GAUSE, G. F. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams & Wilkins, 163 p. 1934.

GILLER, P. (Ed.). Niche theory In: Community structure and the niche. *Springer Science & Business Media*, p. 8-20, 2012.

GOULD, S. J. The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology*, v. 6, n. 1, p. 96-118, 1980.

HAIGH, J.; SMITH, J. M. Can there be more predators than prey?. *Theoretical Population Biology*, v. 3, n. 3, p. 290-299, 1972.

HANNIBAL, W.; CÁCERES, N. C. Use of vertical space by small mammals in gallery forest and woodland savannah in south-western Brazil. *Mammalia*, Berlin; New York, v. 74, n. 3, p. 247-255, 2010.

HARDIN, G. The competitive exclusion principle: an idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science*, v. 131, n. 3409, p. 1292-1297, 1960.

HERRMANN, G. *Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos em áreas secundárias da Mata Atlântica*. Belo Horizonte: UFMG, 1991.

HERSHKOVITZ, P. The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. *The Quarterly Review of Biology*, v. 44, n. 1, p. 1-70, 1969.

HILLEBRAND, H. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, v. 163, n. 2, p. 192-211, 2004.

HOLLING, C. S. et al. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 4, 1973.

HOORN, C. et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, v. 330, n. 6006, p. 927-931, 2010.

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, v. 19, n. 1, p. 166-172, 2005.

HUTCHINSON, E. G. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415-427, 1957.

HWANG, C.; YANG, M.; HUNG, W. New similarity measures of intuitionistic fuzzy sets based on the Jaccard index with its application to clustering. *International Journal of Intelligent Systems*, v. 33, n. 8, p. 1672-1688, 2018.

INKSCAPE. *Inkscape: Draw freely*. Version 1.3. [S. l.]: The Inkscape Team, 2024.

JARAMILLO, C. et al. Evolution of the Isthmus of Panama: biological, paleoceanographic and paleoclimatological implications. *Mountains, climate and biodiversity*, v. 4, p. 323-338, 2018.

JULIEN-LAFERRIÈRE, D. Foraging strategies and food partitioning in the neotropical frugivorous mammals *Caluromys philander* and *Potos flavus*. *Journal of Zoology*, v. 247, n. 1, p. 71-80, 1999.

JULLIARD, R. et al. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology letters*, v. 9, n. 11, p. 1237-1244, 2006.

KAWECKI, T. J. Accumulation of deleterious mutations and the evolutionary cost of being a generalist. *The American Naturalist*, v. 144, n. 5, p. 833-838, 1994.

KUCZYNSKI, L.; GRENOUILLET, G. Community disassembly under global change: Evidence in favor of the stress-dominance hypothesis. *Global Change Biology*, v. 24, n. 9, p. 4417-4427, 2018.

KUHNEN, V. V. et al. Diet overlap and spatial segregation between two neotropical marsupials revealed by multiple analytical approaches. *PLoS One*, v. 12, n. 7, p. e0181188, 2017.

LEIBOVICH, N. et al. Phenomenology and dynamics of competitive ecosystems beyond the niche-neutral regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 119, n. 43, p. 1-11, 2022.

LEVIN, S. A. Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *BioScience*, v. 55, n. 12, p. 1075-1079, 2005.

LOSOS, J. B. Adaptive radiation, ecological opportunity, and evolutionary determinism: American Society of Naturalists EO Wilson Award address. *The American Naturalist*, v. 175, n. 6, p. 623-639, 2010.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters*, v. 11, n. 10, p. 995-1003, 2008.

LUO, Z. et al. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. *Nature*, v. 476, n. 7361, p. 442-445, 2011.

MACARTHUR, R. H. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 1, n. 1-2, p. 19-30, 1969.

MACHAC, A. et al. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, v. 34, n. 3, p. 364-371, 2011.

MACHADO, F. S. Diversidade arbórea e microestrutura de hábitat para pequenos mamíferos em fragmentos florestais. *Revista da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, ISSN 1808-0413. p. 78, 2015.

MACHADO, F. S.; GREGORIN, R.; MOUALLEM, P. S. B. Small mammals in high altitude phytophysionomies in southeastern Brazil: are heterogeneous habitats more diverse?. *Biodiversity and Conservation*, v. 22, p. 1769-1782, 2013.

MEAD, A. Review of the development of multidimensional scaling methods. *Journal of the Royal Statistical Society: Series D (The Statistician)*, v. 41, n. 1, p. 27-39, 1992.

MITCHELL, K. J. et al. Molecular phylogeny, biogeography, and habitat preference evolution of marsupials. *Molecular biology and evolution*, v. 31, n. 9, p. 2322-2330, 2014.

NARWANI, A. et al. Using phylogenetics in community assembly and ecosystem functioning research. *Functional Ecology*, v. 29, n. 5, p. 589-591, 2015.

NAVARRO, G.; LUEBERT, F.; MOLINA, J. South American terrestrial biomes as geocomplexes: a geobotanical landscape approach. *Vegetation Classification and Survey*, v. 4, p. 75-114, 2023.

NAVARRO, G.; MOLINA, J. A. A novel biome concept and classification system based on bioclimate and vegetation—a Neotropical assay. *Vegetation Classification and Survey*, v. 2, p. 159-175, 2021.

O'DEA, A. et al. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, v. 2, n. 8, p. e1600883, 2016.

OWEN, R. D. et al. Composition and characteristics of a diverse didelphid community (Mammalia: Didelphimorphia) in sub-tropical South America. *Occasional Papers (Texas Tech University Museum)*, v. 2018, p. 358, 18 dez. 2018.

PATRICK, L. E.; S., Richard D. Phylogenetic community structure of North American desert bats: influence of environment at multiple spatial and taxonomic scales. *Journal of Animal Ecology*, v. 85, n. 4, p. 1118-1130, 2016.

PAVAN, S. E. Short-tailed opossums genus *Monodelphis*: Patterns of phenotypic evolution and diversification. In: *American and Australasian Marsupials: An Evolutionary, Biogeographical, and Ecological Approach*. Cham: Springer International Publishing, 2023. p. 537-557.

PAVAN, S. E.; VOSS, R. S. A revised subgeneric classification of short-tailed opossums (Didelphidae: Monodelphis). *American Museum Novitates*, v. 2016, n. 3868, p. 1-44, 2016.

PELAYO-MARTÍNEZ, J. et al. Daily activity of threatened canopy mammals in a private protected natural area of tropical southeastern Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, v. 94, 2023.

PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; SÁNCHEZ-CORDERO, V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, v. 285, n. 5431, p. 1265-1267, 1999.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2025.

REAL, R.; VARGAS, J. M. The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity. *Systematic biology*, v. 45, n. 3, p. 380-385, 1996.

RENFREE, M. B. Marsupials: placental mammals with a difference. *Placenta*, v. 31, p. S21-S26, 2010.

RIBEIRO, J. F. et al. Habitat type and seasonality influence the isotopic trophic niche of small mammals in a neotropical savanna. *Hystrix*, v. 30, n. 1, p. 30, 2019.

RIVA, F. et al. Toward a cohesive understanding of ecological complexity. *Science advances*, v. 9, n. 25, eabq4207, 2023.

ROBINSON, J. G.; REDFORD, K. H. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *The American Naturalist*, v. 128, n. 5, p. 665-680, 1986.

ROMANUK, T. N. et al. Robustness trade-offs in model food webs: invasion probability decreases while invasion consequences increase with connectance. In: Advances in ecological research. *Academic Press*, 2017. p. 263-291.

RULL, V. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in ecology & evolution*, v. 26, n. 10, p. 508-513, 2011.

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. Why are there fewer marsupials than placentals? On the relevance of geography and physiology to evolutionary patterns of mammalian diversity and disparity. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 20, p. 279-290, 2013.

SANTORI, R. T. et al. Inter and intraspecific differences in food resources selection and use in captive *Philander frenatus* and *Didelphis aurita* (Didelphimorphia; Didelphidae). *Oecologia Australis*, v. 19, 2015.

SANTORI, R. T.; LESSA, L. G.; ASTÚA, Diego. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação*, v. 2, p. 385-406, 2012.

SCLATER, P. L. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 2, n. 7, p. 130-136, 1858.

SILVA-NETO, F. de C.; PAVAN, S. E.; ASTÚA, D. Evolution, divergence, and convergence in the mandibles of opossums (Didelphidae, Didelphimorphia). *Current Zoology*, v. 70, n. 4, p. 488-504, 2024.

STREILEIN, K. E. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. IV. Habitat selection. *Annals of Carnegie Museum*, v. 51, p. 331-343, 1982.

TORRES, J. M.; ANJOS, E. A. C.; FERREIRA, C. M. M. Frugivoria por morcegos filostomídeos (Chiroptera, Phyllostomidae) em dois remanescentes urbanos de cerrado em Campo Grande, Mato Grosso do Sul. *Iheringia. Série Zoologia*, v. 108, p. e2018002, 2018.

ULLOA-ULLOA, C. et al. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science*, v. 358, n. 6370, p. 1614-1617, 2017.

VAMOSI, S. M., HEARD, S. B., VAMOSI, J. C. & WEBB, C. O. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular ecology*, v. 18, n. 4, p. 572-592, 2009.

VERMA, V.; AGGARWAL, R. K. A comparative analysis of similarity measures akin to the Jaccard index in collaborative recommendations: empirical and theoretical perspective. *Social Network Analysis and Mining*, v. 10, n. 1, p. 43, 2020.

VIEIRA, M. V.; DE ALMEIDA CUNHA, A. Scaling body mass and use of space in three species of marsupials in the Atlantic Forest of Brazil. *Austral Ecology*, v. 33, n. 7, p. 872-879, 2008.

VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, v. 118, n. 2972, p. 558-560, 1926.

VOSS, R. S. An annotated checklist of recent opossums (Mammalia: Didelphidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 455, n. 1, p. 1-76, 2022.

VOSS, R. S.; EMMONS, L. H. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, n. 230, 1996.

VOSS, R. S.; JANSA, S. A. Opossums: an adaptive radiation of New World marsupials. *Johns Hopkins University Press*, p. 154-168, 2021.

VOSS, R. S.; JANSA, S. A. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 2009, n. 322, p. 1-177, 2009.

VOSS, R. S.; JANSA, S. A. The Great American Biotic Interchange. In: Opossums: an adaptive radiation of New World marsupials. *Johns Hopkins University Press*, p. 21-28, 2021.

VRBA, E. S. Ecology in relation to speciation rates: some case histories of Miocene-Recent mammal clades. *Evolutionary Ecology*, v. 1, p. 283-300, 1987.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WICKHAM, H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. *Springer-Verlag*, 2016.

WICKELMAIER, Florian. *An introduction to MDS*. Sound Quality Research Unit, Aalborg University, 46 p. 2003.

WIENS, J.J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 36, n. 1, p. 519-539, 2005.

Gêneros	Am_LaSelva	Am_Colorado	Am_Kartabo	Am_Arataye	Am_Cunucunuma	Am_Mcse	Am_Xingu	Am_Balta	Am_Cashu	Am_Cuzcco	Ca_Angico	Ca_Negreiros	Ca_Castanho
<i>Glironia</i>									X				
<i>Caluromys</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			
<i>Caluromysiops</i>									X				
<i>Chironectes</i>	X	X	X	X	X			X	X			X	
<i>Didelphis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			
<i>Lutreolina</i>													
<i>Philander</i>	X	X		X		X	X	X	X				
<i>Metachirus</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X			
<i>Marmosa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X
<i>Monodelphis</i>					X	X	X	X	X	X		X	X
<i>Gracilinanus</i>									X				
<i>Marmosops</i>						X	X	X	X				
<i>Thylamys</i>									X				

Tabela 4. Lista de presença de gêneros de didelfídeos nas determinadas localidades, cada registro corresponde a pelo menos um gênero.

Tribos	Am_LaSelva	Am_Colorado	Am_Kartabo	Am_Arataye	Am_Cunucunuma	Am_Mcse	Am_Xingu	Am_Balta	Am_Cashu	Am_Cuzcco	Ca_Angico	Ca_Negreiros	Ca_Castanho
<i>Glironiinae</i>									X				
<i>Caluromyinae</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			
<i>Didelphinae (Didelphini)</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	
<i>Didelphinae (Metachirini)</i>	X	X	X	X			X	X	X	X			
<i>Didelphinae (Marmosini)</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X
<i>Didelphinae (Thylamyini)</i>				X		X	X	X	X	X		X	X

Tabela 5. Lista de presença de tribos de didelfídeos nas determinadas localidades, cada registro corresponde a pelo menos uma tribo.

Espécies	Am_LaSelva	Am_Colorado	Am_Kartabo	Am_Arataye	Am_Cunucunuma	Am_Mcse	Am_Xingu	Am_Balta	Am_Cashu	Am_Cuzco	Ca_Angico	Ca_Negreiros	Ca_Castanho
<i>Giffonia venusta</i>	X								X				
<i>Caluromys derbianus</i>		X											
<i>Caluromys lanatus</i>					X	X	X	X	X	X			
<i>Caluromys philander</i>			X		X								
<i>Caluromysyriops irrupta</i>									X				
<i>Chironectes minimus</i>	X	X	X	X	X			X			X	X	
<i>Didelphis albiventris</i>													
<i>Didelphis aurita</i>													
<i>Didelphis marsupialis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			
<i>Lutreolina crassicaudata</i>					X								
<i>Philander andersoni</i>								X					
<i>Philander mcilhennyi</i>								X					
<i>Philander opossum</i>	X	X		X		X	X	X	X				
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X			
<i>Marmosa alstoni</i>	X												
<i>Marmosa demerarae</i>				X	X	X	X	X	X	X			
<i>Marmosa isthmica</i>													
<i>Marmosa mexicana</i>	X							X	X	X			
<i>Marmosa murina</i>				X	X	X	X	X	X	X			
<i>Marmosa paraguayana</i>													
<i>Marmosa robinsoni</i>													
<i>Monodelphis adusta</i>													X
<i>Monodelphis americana</i>													
<i>Monodelphis brevicaudata</i>													
<i>Monodelphis dimidiata</i>													
<i>Monodelphis domestica</i>													
<i>Monodelphis iheringi</i>											X	X	X
<i>Monodelphis kunsi</i>													
<i>Monodelphis pinocchio</i>													
<i>Monodelphis scalops</i>													
<i>Gracilinanus agilis</i>													
<i>Gracilinanus microtarsus</i>								X	X	X	X	X	X
<i>Marmosops incanus</i>													
<i>Marmosops noctivagus</i>													X
<i>Marmosops parvidens</i>								X	X	X	X	X	X
<i>Marmosops paulensis</i>													
<i>Marmosops pinheiroi</i>													
<i>Thylamys velutinus</i>													

Tabela 6. Lista de presença de espécies de didelídeos nas determinadas localidades,

cada registro corresponde a pelo menos uma espécie.