

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA SÉRIE MOLAR
INFERIOR EM DIDELFÍDEOS (MAMMALIA)**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Luíza Zuchetto Magnus

**Santa Maria, RS, Brasil
2014**

**ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA SÉRIE MOLAR INFERIOR
EM DIDELFÍDEOS (MAMMALIA)**

Luíza Zuchetto Magnus

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS),
como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal.

Orientador: Prof. Dr. Nilton Carlos Cáceres

**Santa Maria, RS, Brasil
2014**

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Zuchetto Magnus, Luíza
Análise morfométrica da série molar inferior em didelfídeos (Mammalia) / Luíza Zuchetto Magnus.-2014.
56 p.; 30cm

Orientador: Nilton Carlos Cáceres
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2014

1. Marsupiais 2. Evolução 3. Morfometria Geométrica I. Carlos Cáceres, Nilton II. Título.

**Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal**


A Comissão Examinadora, abaixo assinada,
aprova a Dissertação de Mestrado

**ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA SÉRIE MOLAR INFERIOR EM
DIDELFÍDEOS (MAMMALIA)**

elaborada por
Luíza Zuchetto Magnus

como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal

COMISSÃO EXAMINADORA:


Nilton Carlos Cáceres, Dr. (UFSM)
(Presidente/Orientador)


Daniela Sanfelice, Dra. (IFRS)


Diego Astua de Moraes, Dr. (UFPE)

Santa Maria, 24 de fevereiro de 2014.

**Dedico aos meus pais, Claudia e Gilberto,
pelo incentivo, apoio e carinho.**

AGRADECIMENTOS

Agradeço principalmente ao meu orientador professor Dr. Nilton C. Cáceres, pela ajuda sempre presente, paciência e todos os ensinamentos divididos para que esta pesquisa se realizasse.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pela bolsa a mim concedida durante o período de realização deste estudo.

A professora Sonia Cechin, ex-coordenadora do PPG Biodiversidade Animal, pela ajuda e atenção.

Aos curadores dos museus Mario de Vivo e David Flores, pela ótima receptividade e disponibilidade prestada.

Ao Dr. José Ricardo I. Ribeiro, pelos ensinamentos compartilhados apesar de todos os contratempos.

Ao secretário do PPG Sidnei Cruz, pelo imenso auxílio quando requisitado.

Ao Dr. Diego Astúa de Moraes, pelos comentários enriquecedores, disponibilidade e contribuição ao longo deste caminho.

Aos colegas de laboratório de Ecologia e Biogeografia da Universidade Federal de Santa Maria; em especial Bárbara, Jamile e Renan, por estarem presentes nas minhas coletas de dados e partilharem momentos de convivência; aos pós-graduandos Geruza, Jonas, Edvaldo e Tchesco por ajudarem sempre quando necessário, e principalmente à Renata, que além de estar presente em todos os momentos desde o início, se tornou uma grande amiga e uma enorme companheira de “indiadas”.

A todos os meus amigos (principalmente minha amiga Bruna Braun), pela amizade nos momentos bons e ruins, e que me ajudaram direta ou indiretamente.

Aos demais colegas do PPG Biodiversidade Animal.

Ao meu namorado Luís, por toda confiança no meu trabalho, pelas alegrias proporcionadas, pelo ânimo em continuar seguindo em frente diante das dificuldades, e por sempre me fazer acreditar que tudo é possível.

E por fim, o imprescindível agradecimento à minha família, meus pais e irmão, que nos momentos mais difíceis nunca me deixaram cair. Obrigada por terem me apoiado sempre em todas as decisões e acreditarem em mim. Amo vocês!

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA SÉRIE MOLAR INFERIOR EM DIDELFÍDEOS (MAMMALIA)

AUTORA: LUÍZA ZUCHETTO MAGNUS

ORIENTADOR: NILTON CARLOS CÁCERES

Local e data da de Defesa: Santa Maria, 24 de fevereiro de 2014.

Os molares tribosfênicos são considerados grandes inovações dos mamíferos e se relacionam com diversas estruturas e variáveis as quais podem explicar a sua adaptação. O objetivo deste estudo foi verificar a importância da relação do tamanho corporal, da forma mandibular e da dieta, sob enfoque filogenético, no conjunto dos quatro molares inferiores dos marsupiais didelfídeos. Análises de morfometria geométrica da forma dos molares inferiores foram realizadas em 261 espécimes, 130 fêmeas e 131 machos, contemplando no total 14 gêneros e 37 espécies da família Didelphidae. Vinte e quatro marcos anatômicos foram estimados para descrever a forma dos molares; vinte e três para a mandíbula. O tamanho corporal foi estimado a partir de valores de tamanho molar (lnCS) e a dieta foi categorizada através de dados da literatura. Todas as análises foram realizadas separadamente para fêmeas e machos devido ao dimorfismo sexual. Regressões foram realizadas entre a forma dos molares e as variáveis tamanho corporal, forma mandibular e dieta. Uma análise de Partição de Variância foi aplicada para testar a porção de explicação de cada variável. E controlando o efeito filogenético sobre a forma, o método utilizado foi o de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS). Para fêmeas a dieta apresenta grande influência sobre os molares (30.1%), seguido do tamanho corporal (9.3%) e forma mandibular (2.7%); enquanto para machos a dieta também possui muita influência (31.4%), o tamanho corporal (10.3%) e a forma mandibular (5.3%). A conformação dos molares devido a dieta mostrou maior deformidade, em um gradiente, evidenciando para espécies mais faunívoras/onívoras um aumento em tamanho de área do primeiro ao quarto molar (m4 maior) e espécies frugívoras/onívoras uma diminuição nos mesmos (m4 menor). Na Partição de Variância, a dieta foi mais explicativa para fêmeas (18.6%) e a forma mandibular (13.8%), bem como a interação dessa com a dieta para machos (19.3%). A explicação da dieta para ambos os sexos, apesar de significativa, apresenta forte influência da proximidade filogenética, enquanto a forma mandibular de ambos e tamanho corporal de machos não apresentam essa influência na sua explicabilidade. A maior diferença nos resultados para os sexos evidencia os hábitos de vida distintos, e o quanto essas pressões influenciam de formas variadas fêmeas e machos. Já a variação da forma molar não uniforme expõe o já constatado na literatura de que didelfídeos não apresentam uma dieta totalmente exclusiva. Sendo assim, é possível perceber a importância dos molares em expressar tanto a função quanto a história filogenética.

Palavras-chave: Morfometria Geométrica. Adaptação Alimentar. Partição de Variância. Método Comparativo Filogenético.

ABSTRACT

Master Dissertation

Post-Graduation in Animal Biodiversity

Universidade Federal de Santa Maria

MORPHOMETRIC ANALYSIS OF LOWER MOLAR TEETH IN DIDELPHIDS (MAMMALIA)

AUTHOR: LUÍZA ZUCHETTO MAGNUS

ADVISOR: NILTON CARLOS CÁCERES

Tribosphenic molars are considered major innovations of mammals and are related to different structures and variables that may explain their adaptation. The aim of this study was to verify the relationship of body size, mandible shape and diet variables and all four molars of didelphid marsupials in a phylogenetic approach. Geometric morphometric analysis of shape of the lower molars were performed on 261 specimens, 130 females and 131 males, containing a total of 14 genera and 37 species of the Didelphidae family. Twenty-four anatomical landmarks were used to describe the shape of the molars, and twenty-three for the mandible. The body size was estimated from values of molar size (lnCS) and diet was categorized through the literature. All analyzes were performed separately for males and females due to sexual dimorphism. Regressions were performed between the shape of molars and the explanatory variables body size, mandible shape and diet. An analysis of Variation Partitioning was applied to test the explanation portion of each variable. The phylogenetic effect on shape was controlled in such analyses with the method of phylogenetic generalized least squares (PGLS). For females the diet has a major influence on the molars (30.1%), followed by body size (9.3%) and mandibular shape (2.7%), whereas for males the diet has also a lot of influence (31.4%), body size (10.3%) and mandibular shape (28.5%). The configuration of molars due to diet showed greater deformity in a gradient, showing increased size from the first to the fourth molar area (greater m4) for more faunivorous/omnivorous species and, contrarily, a decrease in size toward the lower m4 for frugivorous/omnivorous species. Variation Partitioning in the diet was more explanatory for females (18.6%) and mandibular shape (13.8%); and the interaction of mandibular shape with diet was more important for males (19.3%). The explanation of diet for both sexes, although significant, has a strong influence of phylogenetic relatedness, while both mandibular shape and body size for males show no such influence of phylogeny. The great difference in the results for both sexes highlights the importance of life style influencing differentially females and males. The variation of the non-uniform molar shape exposes what is already seen in the literature: that didelphids have not a fully exclusive diet. Thus, it is possible to realize the importance of molars in both function and phylogenetic history.

Keywords: Geometric Morphometrics. Feeding Adaptation. Variation Partitioning. Phylogenetic Comparative Method.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Disposição dos 23 marcos anatômicos na mandíbula.....	21
Figura 2 – Disposição dos 24 marcos anatômicos nos quatro molares; e nomenclatura da anatomia dentária utilizada no estudo.....	21
Figura 3 – Gráficos de dispersão dos valores de RW1 e RW2. Grades de deformação mostram as deformações da forma em relação à média para os extremos positivos e negativos dos eixos de deformações relativas. (a) fêmeas; (b) machos.....	27
Figura 4 – Grades de deformações da forma para fêmeas. InCS dos molares (a); PC1 da mandíbula (b); dieta (c).....	29
Figura 5 – Grades de deformações da forma para machos. InCS dos molares (a); PC1 da mandíbula (b); dieta (c).....	29
Figura 6 – Gráficos demonstrativos dos três fatores analisados na partição de variância. (A) fêmeas; (B) machos.....	31

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Dieta dos gêneros de Didelphidae, categorizada em ordem decrescente de faunivoria, obtidas da literatura; e tamanho corporal para distâncias das fotografias, P (pequeno), M (médio) e G (grande).....	20
Tabela 2 – Amostragem de espécies de Didelphidae.....	24
Tabela 3 – Partição de Variância com a forma dos quatro molares inferiores como variável dependente e tamanho corporal (lnCS molares), forma mandibular e dieta como variáveis independentes. (a) fêmeas; (b) machos.....	30
Tabela 4 – Análises de PGLS para fêmeas e machos de Didelphidae utilizando-se matrizes de covariância filogenética para testar a associação entre a forma dos molares e as variáveis tamanho corporal (lnCS molares), forma mandibular e dieta.....	32

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	11
REFERÊNCIAS	12
ARTIGO 1 - ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA SÉRIE MOLAR INFERIOR EM DIDELFÍDEOS (MAMMALIA)	15
INTRODUÇÃO	15
MATERIAL E MÉTODOS	19
Coleta de dados	19
Tratamento de dados	22
Análise de dados	23
Análises filogenéticas	23
RESULTADOS	24
DISCUSSÃO	33
CONCLUSÃO	37
REFERÊNCIAS	37
APÊNDICES	47

INTRODUÇÃO GERAL

A Ordem Didelphimorphia inclui apenas a família Didelphidae, a mais rica em espécies de marsupiais neotropicais atuais, abrangendo 18 gêneros e 100 espécies, sendo considerada uma das irradiações intactas de marsupiais do Novo Mundo (ROSSI et al., 2012). Estudos morfológicos evidenciam características distinguíveis para os marsupiais, como a morfologia craniana (ASTÚA, 2009; SEBASTIÃO e MARROIG, 2013) e a dentária (CIFELLI, 1993; LUO et al., 2011). Algumas características que marcam o grupo dos marsupiais são a inovação e a diversificação devido ao surgimento dos molares tribosfênicos (UNGAR, 2010).

Os dentes constituem a principal estrutura de mastigação em mamíferos e a forma oclusal desempenha um papel importante na divisão dos alimentos (STRAIT, 1997). Por exemplo, quanto maior for a área de superfície exposta a um alimento de uma dada massa, mais rápido e completamente esse será dividido (KAY e SHEINE 1979; MOORE e SANSON 1995). Os dentes ainda podem ser resultado de um papel adaptativo e/ou podem refletir a história filogenética do grupo (CAUMUL e POLLY, 2005). Algumas características dos alimentos são capazes de informar sua relação com essa estrutura. A exemplo, é provável que o consumo de alimentos duros tem selecionado para um dente mais forte (EVANS et al., 2005). Diferentes formas e tamanhos de molares podem ter efeitos diferentes na transmissão de forças para os alimentos, independentemente das forças musculares geradas pela mastigação (HOGUE, 2008). Portanto, os estudos que abordam os dentes são importantes já que a investigação dos padrões de forma molar, principalmente através do estudo das funções das cúspides, exemplificam a interação do indivíduo com as características que o cercam (WHITE, 2009).

Assim como os dentes, a mandíbula também é uma estrutura funcional para a mastigação em mamíferos (HERRING, 1993) e deve ser considerada quando se investigam possíveis adaptações relacionadas à conformação dentária. Além disso, a mandíbula pode ser um forte indicador do tipo de alimentação (MELORO, 2011), como também são os dentes (LUCAS et al., 2008). Muitas vezes estruturas do crânio, bem como mandíbulas, são mais influenciadas pela filogenia do que adaptações ecológicas (MELORO e O'HIGGINS, 2011), o que pode se estender para outras estruturas, como os dentes, sendo relevante considerar ambas abordagens.

Do mesmo modo, outras variáveis são relacionadas com a dentição. Por exemplo, já foi demonstrado que a dieta influencia na forma dos molares, assim como o tamanho corporal

(CAUMUL e POLLY, 2005). Os hábitos alimentares podem ser estudados no nível evolutivo, funcional e comportamental (FERRY-GRAHAM et al., 2002). Também é demonstrado que a dieta pode estar relacionada a forma dos molares, como frugívoros com molares estreitos e insetívoros com molares largos (KAY, 1975). Do mesmo modo, o tamanho corporal é relacionado com os molares de marsupiais (GORDON, 2003) e por isso deve ser igualmente investigado nesses estudos.

Visto que as três variáveis (tamanho corporal, dieta e forma mandibular) são constatadas na literatura como possíveis influências para os molares, o presente estudo, apresentado na forma de um artigo, tem como objetivo analisar a influência de cada variável na forma do conjunto dos quatro molares inferiores de marsupiais didelfídeos e avaliá-las à luz da história filogenética.

REFERÊNCIAS

ASTÚA, D. Evolution of scapula size and shape in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). **Evolution**, v. 63, n. 9, p. 2438-2456, 2009.

CAUMUL, R.; POLLY, P. D. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (Marmota, Rodentia). **Evolution**, v. 59, n. 11, p. 2460-2472, 2005.

CIFELLI, R. L. Early Cretaceous mammal from North America and the evolution of marsupial dental characters. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 90, n. 20, p. 9413-9416, 1993.

EVANS, A. R. Connecting morphology, function and tooth wear in microchiropterans. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 85, n. 1, p. 81-96, 2005.

FERRY-GRAHAM, L. A.; BOLNICK, D. I.; WAINWRIGHT, P. C. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, n. 2, p. 265-277, 2002.

GORDON, C. L. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 10, n. 1-2, p. 1-21, 2003.

HERRING, S. W. Functional morphology of mammalian mastication. **American Zoologist**, v. 33, n. 3, p. 289-299, 1993.

HOGUE, A. S. Mandibular corpus form and its functional significance: evidence from marsupials. In: VINYARD, C.; RAVOSA, M. J.; WALL, C. (Eds.). **Primate craniofacial function and biology**. Springer US, p. 329-356, 2008.

KAY, R. F. The Functional Adaptations of Primate Molar Teeth. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 43, n. 2, p. 195-215, 1975.

KAY, R. F.; SHEINE, W. S. On the relationship between chitin particle size and digestibility in the primate *Galago senegalensis*. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 50, n. 3, p. 301-308, 1979.

LUCAS, P. W.; CONSTANTINO, P.; WOOD, B. A.; LAWN, B. R. Dental enamel as a dietary indicator in mammals. **BioEssays**, v. 30, n. 4, p. 374-285, 2008.

LUO, Z. X.; YUAN, C. X.; MENG, Q. J.; JI, Q. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. **Nature**, v. 476, n. 7361, p. 442-445, 2011.

MELORO, C. Feeding habits of Plio-Pleistocene large carnivores as revealed by the mandibular geometry. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 2, p. 428-446, 2011.

MELORO, C.; O'HIGGINS, P. Ecological Adaptations of Mandibular Form in Fissiped Carnivora. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 18, n. 3, p. 185-200, 2011.

MOORE, S. J.; SANSON, G. D. A comparison of the molar efficiency of two insect-eating mammals. **Journal of Zoology**, v. 235, n. 2, p. 175-192, 1995.

ROSSI, R.; CARMIGNOTTO, A. P.; OLIVEIRA, M. V. B.; MIRANDA, C. L.; CHEREM, J. Diversidade e diagnose de espécies de marsupiais brasileiros. In: CÁCERES, N. C. (Ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 23-74, 2012.

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

STRAIT, S. G. Tooth use and the physical properties of food. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 5, n. 6, p. 199-211, 1997.

UNGAR, P. **Mammal teeth**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2010. 320p.

WHITE, J. Geometric Morphometric Investigation of Molar Shape Diversity in Modern Lemurs and Lorises. **The Anatomical Record**, v. 292, p. 701-719, 2009.

ARTIGO 1

ANÁLISE MORFOMÉTRICA DA SÉRIE MOLAR INFERIOR EM DIDELFÍDEOS (MAMMALIA)

Luíza Zuchetto Magnus e Nilton Carlos Cáceres

INTRODUÇÃO

Os marsupiais são mamíferos não-placentários que apresentam dentes heterodontes, e a maior parte de seus representantes é caracterizada pela condição fenestrada do palato duro (EISENBERG e REDFORD, 1999). A distribuição atual dos marsupiais é peculiar: um grupo é restrito à região da Australásia e um outro, às Américas. No Novo Mundo foram registrados até o momento representantes de três ordens de marsupiais atuais e duas extintas (OLIVEIRA e GOIN, 2012), sendo os Didelphimorphia compreendem o ordem mais diversa (EISENBERG e REDFORD, 1999). Constituído apenas pela família Didelphidae, esse grupo é monofilético (PATTON et al., 1996; VOSS e JANSÁ, 2009), evidenciado por caracteres morfológicos (e.g. morfologia espermática e padrão mamário) (JANSÁ e VOSS, 2005) e moleculares (e.g. gene *Irbp*) (JANSÁ e VOSS, 2000; 2005). Representam 18 gêneros e cerca de 100 espécies descritas (VOSS e JANSÁ, 2009; ROSSI et al., 2012) e, no Brasil, constituem cerca de 56 espécies, compreendidas em 15 gêneros (PAGLIA et al., 2012; ROSSI et al., 2012).

Os didelfídeos possuem tamanhos corporais variados, podendo haver gêneros com representantes relativamente pequenos e com massa corpórea reduzida (menor que 30 g), como espécies de *Monodelphis* Burnett, 1830, bem como representantes maiores, podendo pesar até 3500 g, como *Didelphis* Linnaeus, 1758 (GARDNER, 2008; CÁCERES et al., 2012a). Ocupam diversos ambientes, principalmente os florestados (VIEIRA e MONTEIRO-FILHO, 2003), mas podem ocorrer em cerrados e campos (GARDNER, 2008). De modo geral, esses marsupiais exibem hábitos alimentares que variam de uma preferência acentuada tendendo à faunivoria (consomem insetos e pequenos vertebrados) até a frugivoria (ASTÚA et al., 2003). No entanto,

não foi registrado até o momento um grupo com uma dieta exclusiva (VIEIRA e ASTÚA, 2003). Representantes de espécies de hábitos mais terrícolas tendem a uma dieta mais faunívora e/ou onívora, enquanto os de hábito mais arborícola tendem a uma dieta mais frugívora (VIEIRA, 2006). Apesar dessas tendências gerais, é provável que fatores como o custo de forrageamento (LESSA e GEISE, 2010) e palatabilidade do alimento possam estar influenciando a escolha de itens alimentares (OWEN, 1982; LEINER e SILVA, 2007).

Quando são abordados hábitos alimentares, faz-se necessário associar o aparato bucal (dentes e mandíbulas) com ferramentas que auxiliam em um melhor desempenho na hora da alimentação (COOKE, 2011). Mamíferos, de maneira geral, possuem uma complexa variedade de formas dentárias (UNGAR, 2010), o que incita até estimar qual seria a forma funcional “ideal” dos dentes (EVANS e SANSON, 2003). Os molares chamados tribosfênicos, por exemplo, formam uma estrutura complexa com funções versáteis e são considerados uma grande inovação, tendo levado à diversificação basal de marsupiais e placentários (LUO, 2007). A dentição dos marsupiais, que inclui três pré-molares e quatro molares (uma configuração que surgiu no início do Cretáceo) (CIFELLI, 1993), torna-se de grande interesse quando se estuda evolução dentária, seja quanto à forma ou ao tamanho. Na dentição tribosfênica inferior dos marsupiais é possível reconhecer um trigonídeo formado pelas três principais cúspides: paracônido, protocônido e metacônido. Na região posterior está o talonídeo, também constituído por três cúspides: hipocônido, entocônido e dististílido (hipoconúlido) (MYERS et al., 2013).

Os dentes são fortemente relacionados com a alimentação e, como tal, são expostos a modificações importantes que podem ser relacionadas com a dieta desses animais (MUIZON e LANGE-BADRÉ, 1997). Há indicação de que a altura da cúspide e a conformação da área molar estão associadas à dieta nos mamíferos (EVANS et al., 2007; COOKE, 2011; DAMUTH e JANIS, 2011), e as cúspides dos dentes são muitas vezes exploradas para um entendimento maior sobre evolução dentária (POLLY, 2004; LAZZARI, 2008; WHITE, 2009). Primatas e alguns marsupiais frugívoros da Australásia, por exemplo, tendem a apresentar dentes relativamente menores (tanto em tamanho quanto em área) do que faunívoros (STRAIT, 1993), e primatas faunívoros apresentam maior complexidade dos molares do que os frugívoros (SHEA, 1983; UNGAR, 1998; STRAIT, 2001).

A dieta pode ser uma importante variável preditora da evolução de diferentes formas e tamanhos de mandíbula e de diferentes configurações da dentição em didelfídeos. Apesar de não ser uma regra, se considerarmos, por exemplo, o processo coronóide, sua condição larga em didelfídeos é encontrada naqueles representantes que apresentam dieta preferencialmente

carnívora (RAIA, 2004; SANTORI et al., 2012). Por outro lado, a condição mais estreita do processo coronóide parece estar relacionada a indivíduos de hábitos preferencialmente frugívoros (ASTÚA et al., 2003). Os dentes podem indicar o principal tipo de alimento constituinte da dieta de um mamífero (INGLES, 1965; EVANS et al., 2007; LUCAS et al., 2008) e, se essa relação for verdadeira, poder-se-ia considerar a forma da dentição molar como variável resposta de certos hábitos alimentares em mamíferos didelfídeos. Além disso, se o tamanho corporal também estiver associado a dieta dos didelfídeos, ela poderia da mesma forma ser uma variável preditora, variando com a forma dos molares (GORDON, 2003; MENDOZA et al., 2006; RAIA et al., 2010). Entretanto, como a forma dos molares reflete o entrelaçamento dos dentes através da oclusão durante a mastigação (POLLY et al., 2005), esta estaria menos sujeita a uma variância fenotípica influenciada pelo meio (estímulos ambientais) do que a mandíbula (CAUMUL e POLLY, 2005). Assim, já que uma das funções primárias da mandíbula de um mamífero é a de transmitir as forças geradas pelos músculos mastigatórios para a comida através dos dentes (HOGUE, 2008), ou seja, a adaptação alimentar sofre influência das estruturas secundárias envolvidas no processamento de alimentos (mandíbulas e dentes) (PIRAS et al., 2010; MELORO, 2012), estima-se que os molares possam estar sendo influenciados pela forma da mandíbula.

Para o estudo de variações da forma dos molares sem os efeitos indesejáveis da posição, orientação e tamanho, o uso de métodos que analisem coordenadas cartesianas de marcos anatômicos oriundos de um mapeamento de pontos correspondentes (hipótese de “homologia operacional” segundo MONTEIRO e REIS (1999)), os quais retêm toda a informação geométrica necessária para explorar a estrutura dessas formas e sua variabilidade, é uma boa alternativa. Diferenças entre formas podem ser estimadas a partir da Análise Generalizada de Procrustes (*Generalized Procrustes Analysis – GPA*) (DRYDEN e MARDIA, 1998), que pode ser considerada como um dos pilares da Morfometria Geométrica (BOOKSTEIN, 1991; SLICE, 2007). Muitos resultados com esse método demonstram eficazmente as regiões de mudanças na forma e, sobretudo, reconstróem e restituem graficamente essas diferenças (ROHLF e MARCUS, 1993).

Diversos estudos em mamíferos apontam resultados significativos — quando associados a aspectos ecológicos, funcionais e evolutivos —, seja com todo crânio, mandíbula ou dentição (ASTÚA et al., 2000; MARCUS et al., 2000; CAUMUL e POLLY, 2005; WROE e MILNE, 2007; MELORO et al., 2008; RAIA et al., 2010). E, quando se aborda a forma e o tamanho, verifica-se que estão fortemente sujeitas à ação de inércia filogenética devido à ancestralidade comum, o que significa que espécies estreitamente relacionadas tendem a

apresentar similaridades (GREENACRE e VRBA, 1984; CAUMUL e POLLY, 2005; KLINGENBERG e GIDASZEWSKI, 2010), como parece ser o caso do desenvolvimento da mandíbula ao longo da evolução dos mamíferos (MICHAUX et al., 2008; RIVALS et al., 2008; PREVOSTI et al., 2011), bem como da massa corpórea em vertebrados (v. ABOUHEIF, 1999).

Caso exista um forte sinal filogenético na forma dessas estruturas através das linhagens de Didelphidae, representantes de espécies proximamente relacionados terão formas mais similares entre si do que com outros não relacionados e isso indicará a presença de inércia filogenética atuando na evolução dessas estruturas. Se ainda os molares tribosfênicos — que fazem parte da diversificação dos marsupiais — assumiram funções versáteis conforme admitido por LOPATIN e AVERIANOV (2006) e LUO (2007), permitindo um melhor aproveitamento do alimento e aprimoramento dos hábitos alimentares, a variação da sua configuração poderá ser uma importante aliada no entendimento da evolução alimentar dos marsupiais.

Partindo dos pressupostos acima, o presente estudo objetiva verificar como a dentição molar (conjunto de quatro molares inferiores) evoluiu entre os representantes dos gêneros de Didelphidae. Para tanto, os objetivos específicos são: 1) verificar a influência do tamanho corporal sobre a forma dos molares, avaliando se o aumento do tamanho corporal em Didelphidae está associado a uma modificação na forma dos molares; 2) estimar o quanto a forma mandibular controla a forma dos molares, partindo do pressuposto que ambas são diretamente relacionadas e constituem o aparato bucal; 3) testar se hábitos preferencialmente faunívoros e frugívoros influenciam a forma dos molares; e por fim 4) examinar se a evolução da configuração da forma dos molares de Didelphidae está associada com as três variáveis preditoras (tamanho corporal, forma da mandíbula e os hábitos alimentares), levando-se em conta o efeito da inércia filogenética. Nossas hipóteses assumem que haverá uma forte relação de todas as três variáveis com a forma dos molares, sendo os molares maiores e mais largos em espécies faunívoras, com mandíbulas mais robustas e largas e maior tamanho corporal. Essa possível relação decorre do fato de que gêneros de maior tamanho corporal, como *Lutreolina*, tendem mais à faunivoria e gêneros menores em tamanho, como *Gracilinanus* e *Marmosops*, tendem mais à frugivoria; e o parentesco poderia influenciar no modo como os dentes se modificaram através do tempo entre espécies aparentadas, sofrendo influência da herança evolutiva, como nos gêneros de maior tamanho e fortemente aparentados (e.g. *Didelphis*, *Philander* e *Lutreolina*) (VOSS e JANSA, 2009).

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

Pelo menos duas espécies de cada gênero não monotípico de Didelphidae foram usadas para o mapeamento de pontos bidimensionais correspondentes nas mandíbulas e nos molares estudados. O maior número de espécimes dos sexos masculino e feminino, quando disponíveis, foi considerado a fim de se levar em conta o efeito do dimorfismo sexual. A existência de dimorfismo sexual foi avaliada a partir de um teste t com os tamanhos de mandíbula e dos molares, a partir dos dados de lnCS (tamanho do centróide) para cada sexo das espécies (exceto espécies que não possuíam ao menos um espécime de cada sexo ou apenas um espécime de um sexo), bem como através de uma Análise de Variância Multivariada (MANOVA) dois-fatores para a forma dos molares (com os fatores sexo, espécies e interação sexo \times espécies). Caso detectado dimorfismo, indivíduos do sexo masculino e feminino serão tratados separadamente. Os espécimes são provenientes das coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP), do Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil (MN), do *Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Buenos Aires, Argentina (MACN) e da Coleção de mamíferos da Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil (UFSM). Somente indivíduos adultos foram examinados (erupção completa do quarto molar superior).

Todas as mandíbulas e dentes molares foram fotografados a uma distância focal padronizada. Os quatro molares inferiores de cada espécime foram alinhados e fotografados em vista oclusal com auxílio de lupa de modo que a superfície oclusal fosse paralela com a lente da lupa (aumento de 1.0 x para gêneros de tamanho grande; 1.6 x para gêneros médios e 2.25 x para gêneros pequenos – Tabela 1). Foram utilizados exemplares com o menor nível de desgaste possível das cúspides dos molares. A posição da mandíbula foi padronizada para a melhor aquisição dos dados conforme ZELDITCH et al. (2004), isto é, fotografias tiradas em vista lateral, com os dentes posicionados em uma linha horizontal, sempre do lado esquerdo da mandíbula em plano horizontal, exceto em poucos casos quando estas estavam danificadas (imagens-espelho do lado direito foram computadas) (distância de 5 cm para gêneros de tamanho grande; 2 cm para gêneros médios e 1 cm para gêneros pequenos – Tabela 1). Utilizou-se uma barra de escala posicionada próxima ao modelo para obter informações de tamanho dos

espécimes para mandíbula e, para a vista oclusal dos molares, os espécimes foram fotografados em cima de uma grade quadriculada (1 mm) e o nível de distorção nas fotografias foi averiguado pela mensuração dessas quadrículas nas laterais e centro em 10 fotos aleatórias ($t = -0.010$; g.l. = 18; $p = 0.992$). Dessa forma, foi observado que não houve distorção em qualquer parte das fotos (laterais em relação ao centro). Com esta padronização, assume-se que qualquer erro que possa ter sido introduzido através do procedimento é insignificante ou inconsistente sobre a amostra (MULLIN e TAYLOR, 2002).

Tabela 1 – Dieta dos gêneros de Didelphidae, categorizada em ordem decrescente de faunivoria, obtidas da literatura; e tamanho corporal para distâncias das fotografias, P (pequeno), M (médio) e G (grande).

Gênero	Dieta ^{1,2}	Tamanho ^{2,3}
<i>Glironia</i> Thomas, 1912	1	P
<i>Caluromys</i> Allen, 1900	1	G
<i>Gracilinanus</i> Gardner e Greighton, 1989	2	P
<i>Marmosops</i> Matschie, 1916	2	P
<i>Marmosa</i> Gray, 1821	2	P/M
<i>Didelphis</i> Linnaeus, 1758	3	G
<i>Hyladelphys</i> Voss, Lunde e Simmons, 2001	4	P
<i>Cryptonanus</i> Voss, Lunde e Jansa, 2005	4	P
<i>Thylamys</i> Gray, 1843	4	P
<i>Monodelphis</i> Burnett, 1830	4	P
<i>Metachirus</i> Burmeister, 1854	4	M
<i>Philander</i> Brisson, 1762	4	G
<i>Lutreolina</i> Thomas, 1910	5	G
<i>Chironectes</i> Illiger, 1811	5	G

Gradiente de dieta: de (5) faunívoro/onívoro até (1) frugívoro/onívoro. ¹ VIEIRA e ASTÚA, 2003; ² PAGLIA et al., 2012; ³ GARDNER, 2008.

Para a obtenção da configuração média da mandíbula e das cúspides da série molar inferior de cada espécime, isto é, “indivíduos” com uma forma de consenso da mandíbula e dos molares para o táxon, retirou-se os efeitos da posição, orientação e tamanho. A partir disso, 23 marcos anatômicos na mandíbula (ASTÚA, 2010), e 24 para o grupo de molares, foram digitalizados (Figura 1 e 2) com auxílio do programa tpsDig2 v. 2.16 (ROHLF, 2010a). Os marcos anatômicos 1-12 e 19-23 da mandíbula descrevem o corpo mandibular, e os marcos anatômicos 13-18 descrevem o ramo mandibular (Figura 1). Aspectos relevantes como a forma mandibular e o grau de profundidade da mandíbula tanto abaixo da série molar quanto posteriormente, bem como as posições do côndilo mandibular e do processo coronóide foram

considerados. Os marcos 1-5, 7-11, 13-17 e 19-23 dos molares representam os cênulos, e os marcos 6, 12, 18, 24 representam os conúlidos (Figura 2).

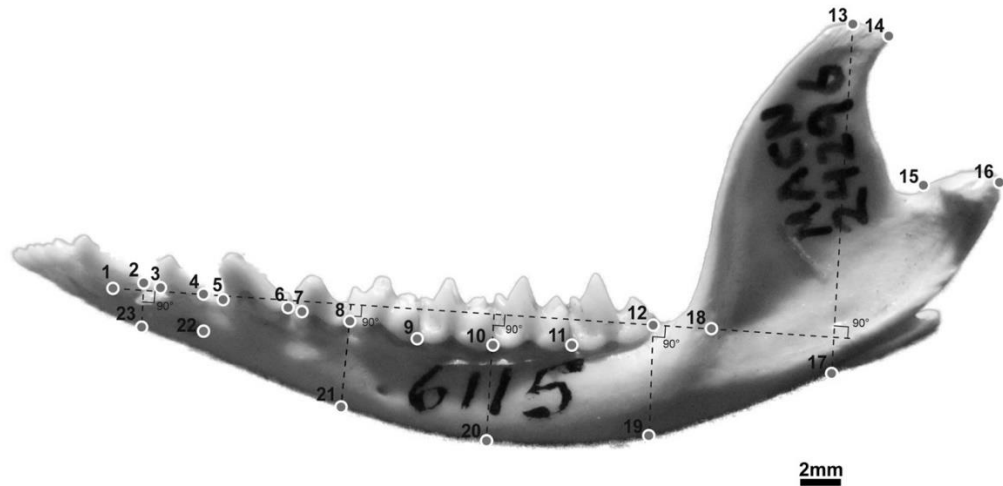


Figura 1 – Disposição dos 23 marcos anatômicos na mandíbula de um espécime de *Metachirus nudicaudatus*.

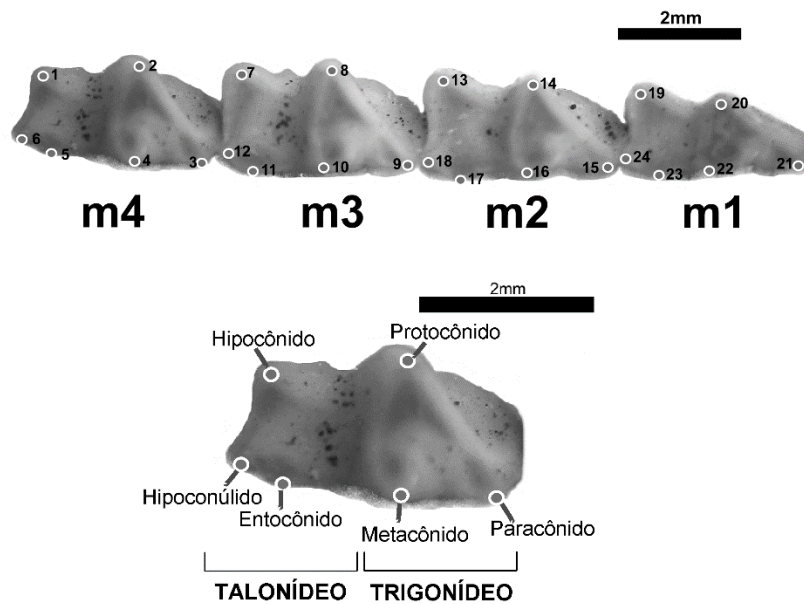


Figura 2 – Disposição dos 24 marcos anatômicos nos quatro molares de um espécime de *Metachirus nudicaudatus* em vista oclusal; e nomenclatura da anatomia dentária utilizada no estudo (quarto molar - m4).

Tratamento de dados

Optou-se por utilizar cada espécime aqui visto que cada indivíduo usualmente é proveniente de localidades distintas (ver Apêndice A). A partir da sobreposição única generalizada dos pontos estimados dos marcos anatômicos, escalonados a partir do tamanho do centróide (CS), foi obtida uma configuração de referência pela rotação desses pontos de tal forma a minimizar os quadrados de suas distâncias (distâncias de Procrustes), conforme a Análise Generalizada de Procrustes (*GPA – generalized Procrustes analysis*) (ROHLF e SLICE, 1990; DRYDEN e MARDIA, 1998), com o auxílio do programa tpsRelw v. 1.49 (ROHLF, 2010b). Essa configuração de referência corresponde a pontos de tangência no espaço tangente ao espaço de forma não euclidiano de Kendall (MONTEIRO e REIS, 1999; COUETTE et al., 2005), os quais podem ser usados em técnicas estatísticas multivariadas convencionais.

‘Para dados de dieta, seguiu-se de acordo com a classificação de VIEIRA e ASTÚA (2003), com exceção de *Hyladelphys* e *Cryptonanus* (PAGLIA et al., 2012). A dieta foi categorizada em um gradiente a partir dos gêneros mais faunívoros/onívoros (alimentando-se de insetos e pequenos vertebrados), passando pelos mais generalistas e finalizando até frugívoros/onívoros, classificados em cinco níveis (Tabela 1). Essa categorização foi feita devido à falta de estudos mais significativos em relação ao consumo dos itens alimentares das espécies de didelfídeos (LESSA e GEISE, 2010).

A variável "tamanho do centróide" (CS) da mandíbula, utilizando o logaritmo natural (lnCS), é assumida como estimador do tamanho corporal (RAIA et al., 2010), porém também é descrito que o tamanho do centróide da dentição pode ser um importante estimador do tamanho corporal (GORDON, 2003; RAIA e MEIRE, 2006). Dessa maneira, uma análise de correlação de Pearson entre o tamanho da mandíbula (lnCS) e o tamanho dos molares (lnCS) foi utilizada para verificar o grau de colinearidade entre elas.

Para uma descrição da variabilidade nos pontos no espaço de forma tangente, uma análise dos componentes principais (PCA) da matriz de covariância de suas coordenadas foi realizada com o intuito de se obter novos eixos onde os dados podem ser representados (v. KLINGENBERG e GIDASZEWSKI, 2010), utilizando-se também o programa tpsRelw v. 1.49 (ROHLF, 2010b). Os eixos dos componentes principais (chamados ‘deformações relativas’, RW - *relative warps*) descrevem a forma tanto da mandíbula quanto do conjunto dos quatro molares.

Análise de dados

Para testar a hipótese de que as espécies diferem na forma dos molares, uma Análise de Variância Multivariada (MANOVA) foi aplicada, utilizando valores dos primeiros dois RWs para os dois sexos e espécies que possuíssem ao menos dois espécimes.

Uma regressão linear simples foi utilizada para testar se o tamanho corporal (lnCS dos molares), a forma mandibular (primeiro eixo de deformação relativa - PC1) e a dieta influenciam a forma dos molares (variável dependente). Após, uma análise de correlação multivariada foi realizada entre a variável independente forma mandibular e a variável dependente forma dos molares. As regressões foram realizadas através do programa tpsRegr v. 1.38 (ROHLF, 2011) e tpsPLS v. 1.18 (ROHLF, 2006), respectivamente.

Uma análise de Partição de Variância (DESDEVISES et al., 2003) foi aplicada para quantificar a porção da variância explicada por cada grupo de variáveis isoladamente ou relacionadas umas com as outras. A partição de variância computa regressões múltiplas multivariadas de um número de variáveis independentes, sobre um número de variáveis dependentes, envolvendo uma série de regressões lineares seguidas por subtrações (RAIA et al., 2010). Utilizamos, assim, a variável forma dos molares (42 variáveis de forma – componentes principais) como variável dependente e as variáveis independentes tamanho corporal (lnCS molares), forma da mandíbula (componentes principais), e dieta (cinco categorias). A partição de variância foi executada usando o pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2011) através do programa R *Development Core Team* (2012).

Análises filogenéticas

Para análises envolvendo filogenia, controlando o efeito filogenético sobre forma, uma hipótese filogenética foi construída a partir da literatura. Artigos de VOSS e JANSÁ (2009) e de CARDILLO et al. (2004) foram utilizados como base, além de PINE et al. (2013) para *Monodelphis* (Apêndice B). A árvore foi construída com auxílio do programa Mesquite 2.75 (MADDISON e MADDISON, 2011). A datação dos nós foi extraída da compilação de HEDGES et al. (2006) e KUMAR e HEDGES (2011). Os comprimentos dos braços foram baseados nas idades mínimas estimadas. Os nós não datados foram espaçados igualmente entre

os nós datados utilizando o algoritmo *bladj* (*branch length adjustment*; WEBB et al., 2008) – no programa *Phylocom*. Como foram utilizados os espécimes como base referência para a filogenia, politomias dentro de cada espécie foram empregadas quando havia mais de um espécime na árvore.

O método escolhido para investigar a relação entre o tamanho corporal (lnCS molares), a forma mandibular e a dieta considerando a relação filogenética entre as espécies foi o de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS), para o qual matrizes de covariância foram extraídas de cada topologia filogenética usando o módulo PhyloCov, com o auxílio do programa NTSYSpc 2.21f (ROHLF, 2009). A análise de PGLS incorpora a matriz filogenética de covariância como um termo de erro para a regressão. Este teste é equivalente a computar os contrastes independentes de forma independente para os dois blocos de variáveis de forma e re-executar uma análise de PLS (MELORO et al., 2011).

RESULTADOS

Foram fotografados 261 crânios de indivíduos adultos de 14 gêneros (dentre os 18 gêneros da família), contemplando 37 espécies da família Didelphidae. O número amostrado de fêmeas e machos foi de 29 e 36, respectivamente, sendo sendo 130 espécimes de fêmeas (média: 3.513; amplitude de variação: 0-10) e 131 espécimes de machos (média: 3.540; amplitude de variação: 0-11) (Tabela 2).

Tabela 2 – Amostragem de espécies de Didelphidae.

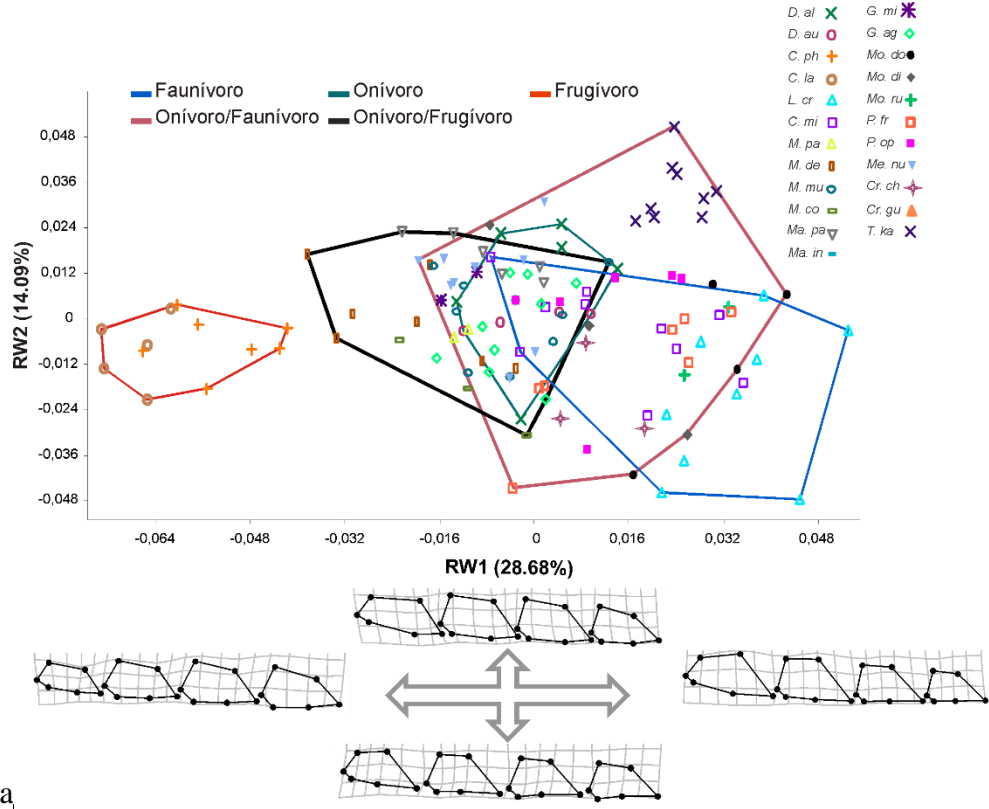
(continua)				
Gêneros	Espécies	N _{fêmeas}	N _{machos}	N _{total}
<i>Caluromys</i>				
	<i>Caluromys lanatus</i>	5	4	9
	<i>Caluromys philander</i>	7	5	12
<i>Philander</i>				
	<i>Philander opossum</i>	6	8	14
	<i>Philander frenatus</i>	7	4	11
<i>Chironectes</i>				
	<i>Chironectes minimus</i>	10	5	15
<i>Cryptonanus</i>				
	<i>Cryptonanus guahybae</i>	1	2	3
	<i>Cryptonanus chacoensis</i>	3	7	10

				(conclusão)
Gêneros	Espécies	N _{fêmeas}	N _{machos}	N _{total}
<i>Didelphis</i>				
	<i>Didelphis albiventris</i>	6	6	12
	<i>Didelphis aurita</i>	4	5	9
<i>Glironia</i>				
	<i>Glironia venusta</i>	0	1	1
<i>Gracilianus</i>				
	<i>Gracilinanus agilis</i>	10	11	21
	<i>Gracilinanus microtarsus</i>	2	2	4
<i>Lutreolina</i>				
	<i>Lutreolina crassicaudata</i>	9	10	19
<i>Marmosa</i>				
	<i>Marmosa constantiae</i>	3	1	4
	<i>Marmosa murina</i>	8	8	16
	<i>Marmosa robinsoni</i>	1	1	2
	<i>Marmosa demerarae</i>	7	5	12
	<i>Marmosa paraguayana</i>	2	1	3
<i>Marmosops</i>				
	<i>Marmosops paulensis</i>	6	3	9
	<i>Marmosops incanus</i>	1	5	6
	<i>Marmosops noctivagus</i>	1	1	2
<i>Metachirus</i>				
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	9	11	20
<i>Monodelphis</i>				
	<i>Monodelphis domestica</i>	4	4	8
	<i>Monodelphis kunsii</i>	0	1	1
	<i>Monodelphis dimidiata</i>	3	3	6
	<i>Monodelphis scalops</i>	0	1	1
	<i>Monodelphis rubida</i>	2	1	3
	<i>Monodelphis brevicaudata</i>	1	1	2
	<i>Monodelphis iheringi</i>	1	0	1
	<i>Monodelphis americana</i>	0	1	1
<i>Thylamys</i>				
	<i>Thylamys macrurus</i>	0	1	1
	<i>Thylamys venustus</i>	1	1	2
	<i>Thylamys pallidior</i>	1	1	2
	<i>Thylamys karimii</i>	9	7	16
	<i>Thylamys elegans</i>	0	1	1
	<i>Thylamys pusillus</i>	0	1	1
<i>Hyladelphys</i>				
	<i>Hyladelphys kalinowskii</i>	0	1	1
TOTAL		130	131	261

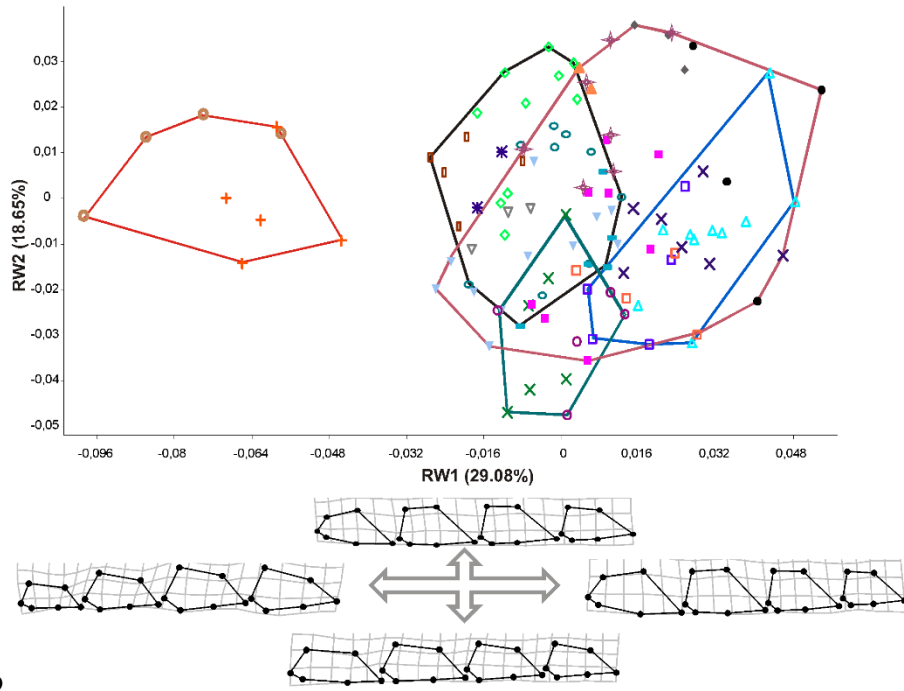
O dimorfismo sexual (resultado do teste t) foi significativo para as espécies *Caluromys philander* ($t = -3.262$; g.l. = 10; $p = 0.008$), *Gracilinanus agilis* ($t = -2.294$; g.l. = 19; $p = 0.033$) e *Marmosa murina* ($t = -2.154$; g.l. = 14; $p = 0.049$) em dados de mandíbula; e para a espécie *Chironectes minimus* ($t = 34.966$; g.l. = 13; $p = < 0.001$) em dados de molares. Já a MANOVA dois-fatores com dados de forma molar, o fator sexo não foi significativo ($F = 0.004$; $p = 1$), mas para o fator espécie ($F = 28.072$; $p < 0.001$) e para a interação dos dois fatores (sexo x espécie) os resultados foram significativos ($F = -23.642$; $p < 0.001$). Assim, partindo da implicação de que algumas espécies possuem dimorfismo sexual em relação ao tamanho e a interação dos fatores quanto à forma, tratamos todas as análises seguintes separadamente para machos e fêmeas.

A correlação de Pearson indicou forte colinearidade entre lnCS de mandíbula e de molares ($r_s = 0.967$, $n = 130$, $p < 0.001$, fêmeas; $r_s = 0.950$, $n = 131$, $p < 0.001$, machos), corroborando a ideia de que ambas são equivalentes, e por isso, optamos por utilizar nas análises os valores dos molares como estimadores do tamanho corporal.

As primeiras 22 deformações relativas (RWs) da PCA dos dados dos molares cumulativamente explicam 95% da variância total tanto para fêmeas quanto para machos. As primeiras duas deformações relativas cumulativamente explicam 42.76% da variância total dos molares em fêmeas e 47.73% em machos. A primeira deformação relativa (28.68% fêmeas, 29.08% machos) *versus* a segunda (14.09% fêmeas, 18.65% machos) evidencia diferenças em relação aos hábitos alimentares e a forma dos molares (Figuras 3a, b). A variação da forma dos molares associada aos valores de RW1 indica diferenças na série molar dos didelfídeos. Espécies fêmeas e machos de *Caluromys* (*C. lanatus* e *C. philander*) em um extremo de valores negativos exibem ao longo da série molar o quarto molar (m4) mais estreito e o primeiro molar (m1) mais largo, e o contrário para valores positivos (fêmeas e machos: *Lutreolina crassicaudata*, *Monodelphis domestica*, *M. rubida* e *Thylamys karimii*). Para valores negativos de RW2, as espécies apresentam a série molar mais alongada e estreita (fêmeas: *L. crassicaudata*, *Philander frenatus* e *Cryptonanus chacoensis*; machos: *D. albiventris* e *D. aurita*), enquanto que para valores positivos os molares são mais largos e maiores (fêmeas: *T. karimii*; machos: *C. chacoensis* e *M. dimidiata*).



a



b

Figura 3 – Gráficos de dispersão dos valores de RW1 e RW2. Grades de deformação mostram as deformações da forma em relação à média para os extremos positivos e negativos dos eixos de deformações relativas. (a) fêmeas; (b) machos. Legendas: *D. al* (*Didelphis albiventris*); *D. au* (*D. aurita*); *C. ph* (*Caluromys philander*); *C. la* (*C. lanatus*); *L. cr* (*Lutreolina crassicaudata*); *C. mi* (*Chironectes minimus*); *M. pa* (*Marmosa paraguayana*); *M. de* (*M. demerarae*); *M. mu* (*M. murina*); *M. co* (*M. constantiae*); *Ma. pa* (*Marmosops paulensis*); *Ma. in* (*M. incanus*); *G. mi* (*Gracilinanus microtarsus*); *G. ag* (*G. agilis*); *Mo. do* (*Monodelphis domestica*); *Mo. di* (*M. dimidiata*); *Mo. ru* (*M. rubida*); *P. fr* (*Philander frenatus*); *P. op* (*P. opossum*); *Me. nu* (*Metachirus nudicaudatus*); *Cr. ch* (*Cryptonanus chacoensis*); *Cr. gu* (*C. guahybae*); *T. ka* (*Thylamys karimii*).

A MANOVA realizada para fêmeas evidenciou diferenças significativas de forma entre as espécies (Wilk's lambda = 0.058, $F_{40, 200} = 15.73$, $p < 0.001$) (Apêndice C), assim como para machos (Wilk's lambda = 0.037, $F_{38, 188} = 20.65$, $p < 0.001$) (Apêndice D). Dessa forma, é possível perceber para ambos os sexos que existe grande diferença principalmente entre diferentes gêneros, mas algumas vezes espécies dentro do mesmo gênero mostram-se mais similares entre si (Figuras 3a, b).

As análises de regressão mostraram influências significativas do tamanho corporal (Wilks' Lambda = 0.127, $F = 13.300$, $df = 44, 85$, $p < 0.001$), explicando 9.33% do total da variância, forma mandibular (Wilks' Lambda = 0.512, $F = 1.843$, $df = 44, 85$, $p = 0.008$) com explicação de 2.75% do total da variância e dieta (Wilks' Lambda = 0.004, $F = 3.672$, $df = 220, 408.3$, $p < 0.001$), explicando 30.07% do total da variância, sobre a forma dos molares em fêmeas. Resultados similares foram observados para machos, com o tamanho corporal (Wilks' Lambda = 0.174, $F = 9.306$, $df = 44, 86$, $p < 0.001$) explicando 10.30% do total da variância, forma mandibular (Wilks' Lambda = 0.415, $F = 2.756$, $df = 44, 86$, $p < 0.001$) com explicação de 5.28% do total da variância e dieta (Wilks' Lambda = 0.006, $F = 3.386$, $df = 220, 413.3$, $p < 0.001$) explicando 31.39% do total da variância dos dados de forma dos molares. Grades de deformação de valores de tamanho corporal (lnCS molar) apresentaram a maior diferença no primeiro (m1) e quarto (m4) molares, evidenciando molares mais largos em espécies menores, enquanto espécies maiores apresentaram molares mais estreitos (Figuras 4a, 5a). As grades de deformação relacionadas à forma mandibular indicaram molares mais largos em um extremo (similar ao fator dieta, ver abaixo, e o contrário do fator tamanho) e m4 não tão reduzidos (quando comparado ao fator dieta), porém as deformações são menos pronunciadas (Figuras 4b, 5b). Já a deformação molar relacionada à dieta sugere que espécies com um hábito alimentar mais frugívoro tendem a apresentar alargamento do quarto molar (m4) em direção ao primeiro molar (m1 – mais largo) e espécies com um hábito mais faunívoro tendem a um estreitamento

do quarto molar (m4) em direção ao primeiro molar (m1 – mais estreito), tanto para fêmeas quanto para machos (Figuras 4c, 5c).

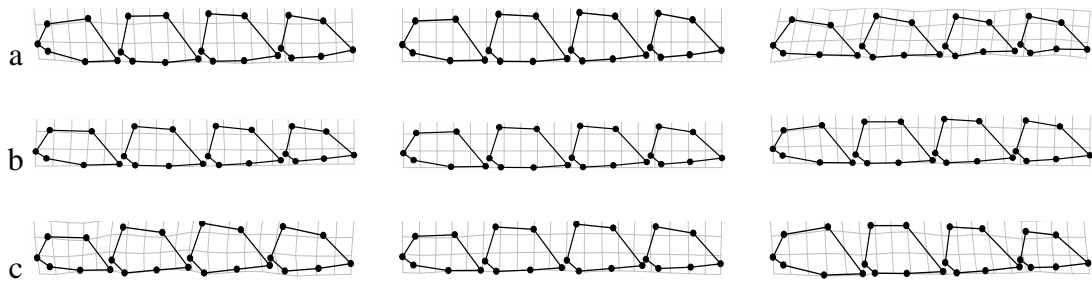


Figura 4 – Grades de deformações para fêmeas da forma prevista a partir do mínimo (esquerdo, 2.090), médio (centro, 2.692) e máximo (direito, 3.490) valores de lnCS dos molares (N = 130) (a). Grades de deformações da forma prevista a partir do mínimo (esquerdo, -0.075), médio (centro, -0.002) e máximo (direito, 0.094) valores de PC1 da mandíbula (N = 130) (b). E grades de deformação de acordo com a dieta, do mais frugívoro (esquerdo) ao mais faunívoro (direita) (c). Ordem dos molares: da esquerda (quarto molar - m4) para direita (primeiro molar - m1).

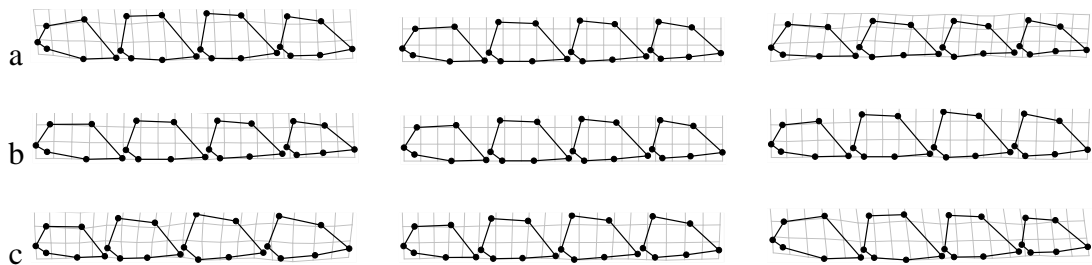


Figura 5 – Grades de deformações para machos da forma prevista a partir do mínimo (esquerdo, 1.880), médio (centro, 2.659) e máximo (direito, 3.470) valores de lnCS dos molares (N = 131) (a). Grades de deformações da forma prevista a partir do mínimo (esquerdo, -0.079), médio (centro, 0.001) e máximo (direito, 0.087) valores de PC1 da mandíbula (N = 131) (b). E grades de deformação de acordo com a dieta, do mais frugívoro (esquerdo) ao mais faunívoro (direita) (c). Ordem dos molares: da esquerda (quarto molar - m4) para direita (primeiro molar - m1).

A PLS entre as formas dos molares e mandibular extraiu 42 vetores de deformações singulares. O primeiro e o segundo vetor explicam, respectivamente, 67 e 22% da variação de forma dos molares influenciados pela forma mandibular para fêmeas. Para machos, o primeiro e o segundo vetor explicam, respectivamente, 67 e 21%.

Através da partição de variância, a dieta de fêmeas é evidenciada como explicação da maior proporção de variância da forma (Adj R^2 dieta componente isolado = 18.62%, $p < 0.005$, Tabela 3a). Para machos, a forma da mandíbula mostrou maior explicação de variância da forma (Adj R^2 forma da mandíbula componente isolado = 13.84%, $p < 0.005$, Tabela 3b). Em ambos, o efeito do tamanho corporal (lnCS molar) não apresentou efeito significativo na sua porcentagem de explicação (Tabela 3). Curiosamente, a dieta para machos explicou pouco (4%), mas quando em interação com a forma mandibular elas explicaram juntas 19.28% da variação da forma dos molares. Já essa interação para fêmeas mostrou-se mais baixa (6%) e a forma mandibular sozinha explicou 9.02%, ou seja, menos do que a explicação para machos (Tabela 3b) (Figuras 6a, 6b).

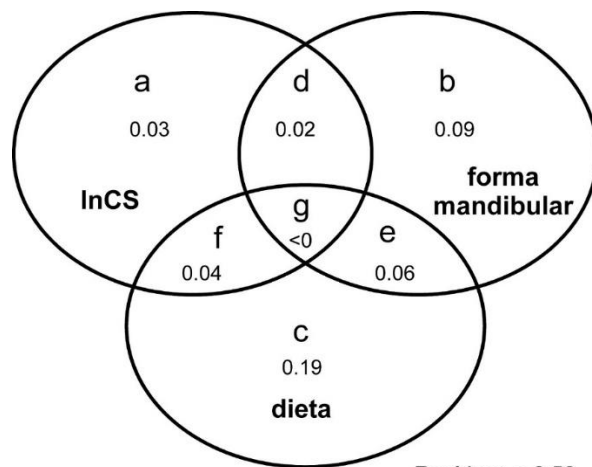
Tabela 3 – Partição de Variância com a forma dos quatro molares inferiores como variável dependente e tamanho corporal (lnCS molares), forma mandibular e dieta como variáveis independentes. Os valores de p são do teste de significância de F após 1000 permutações. A significância está em negrito. (a) fêmeas; (b) machos.

a

	Df	R²	Adj.R²	F	p
[a+d+f+g] = lnCS	1	0.09311	0.08603	13.142	< 0.005
[b+d+e+g] = forma mandibular	42	0.43802	0.16671	1.6145	< 0.005
[c+e+f+g] = dieta	4	0.30075	0.27837	28.313	< 0.005
[a+b+d+e+f+g] = lnCS + forma	43	0.48975	0.23463	1.9197	< 0.005
[a+c+d+e+f+g] = lnCS + dieta	5	0.35655	0.33061	25.494	< 0.005
[b+c+d+e+f+g] = forma + dieta	46	0.60887	0.39210	2.1507	< 0.005
[a+b+c+d+e+f+g] = todos	47	0.63187	0.42088	2.6392	< 0.005
Frações individuais					
[a] = lnCS forma + dieta	1		0.02878	11.913	< 0.005
[b] = forma lnCS + dieta	42		0.09027	1.3931	< 0.005
[c] = dieta lnCS + forma	4		0.18625	17.624	< 0.005
[a+d] = lnCS dieta	1		0.05224	18.749	< 0.005
[a+f] = lnCS forma	1		0.06792	8.7199	< 0.005
[b+d] = forma dieta	42		0.11373	1.4322	< 0.005
[b+e] = forma lnCS	42		0.14860	1.5917	< 0.005
[c+e] = dieta lnCS	4		0.24458	34.414	< 0.005
[c+f] = dieta forma	4		0.22539	14.302	< 0.005

b

	df	R²	Adj.R²	F	p
[a+d+f+g] = lnCS	1	0.11669	0.10985	17.042	< 0.005
[b+d+e+g] = forma mandibular	42	0.61176	0.42646	3.3015	< 0.005
[c+e+f+g] = dieta	4	0.31404	0.29226	24.815	< 0.005
[a+b+d+e+f+g] = lnCS + forma	43	0.62599	0.44113	3.3864	< 0.005
[a+c+d+e+f+g] = lnCS + dieta	5	0.36981	0.34460	24.740	< 0.005
[b+c+d+e+f+g] = forma + dieta	46	0.66056	0.47468	3.3277	< 0.005
[a+b+c+d+e+f+g] = todos	47	0.66992	0.48301	3.4045	< 0.005
Frações individuais					
[a] = lnCS forma + dieta	1		0.00833	3.1574	< 0.005
[b] = forma lnCS + dieta	42		0.13842	2.0014	< 0.005
[c] = dieta lnCS + forma	4		0.04188	2.1904	< 0.005
[a+d] = lnCS dieta	1		0.05234	20.848	< 0.005
[a+f] = lnCS forma	1		0.01468	3.3111	< 0.005
[b+d] = forma dieta	42		0.18242	2.5231	< 0.005
[b+e] = forma lnCS	42		0.33129	2.8207	< 0.005
[c+e] = dieta lnCS	4		0.23475	28.770	< 0.005
[c+f] = dieta forma	4		0.04823	2.3316	< 0.005

A₁

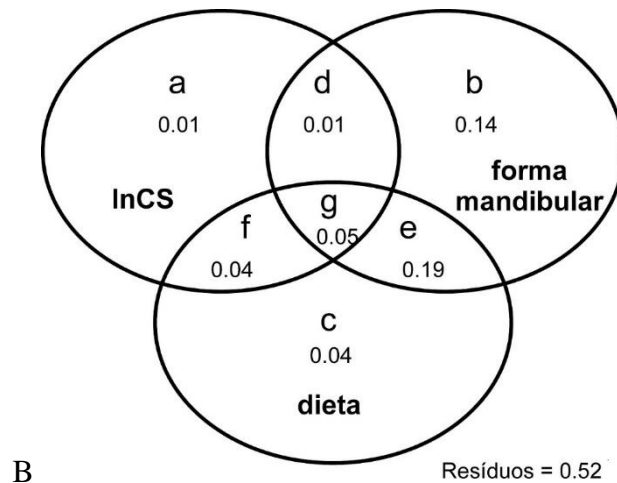


Figura 6 – Gráficos demonstrativos dos três fatores analisados na partição de variância, ilustrando ambas as contribuições individuais para explicar a variância da forma e seus componentes interativos. (A) fêmeas; (B) machos.

A análise de PGLS mostrou que a relação entre a forma dos molares e a variável dieta não é significativa para os dois sexos. Isso mostra que esta relação dos molares de didelfídeos é influenciada pelo efeito da ancestralidade compartilhada. O oposto é verdadeiro para a forma mandibular em fêmeas e machos, assim como para o tamanho corporal em machos, ambos apresentando significativa tendência dessas variáveis não serem influenciadas pela proximidade filogenética ao explicarem a variação da forma dos molares (Tabela 4).

Tabela 4 – Análises de PGLS para fêmeas e machos de Didelphidae utilizando-se matrizes de covariância filogenética para testar a associação entre a forma dos molares e as variáveis tamanho corporal (lnCS molares), forma mandibular e dieta. Valores de $p < 0.05$ indicados em negrito.

	Wilks' Lambda	F_s	df1	df2	p
Fêmeas					
Tamanho corporal	0.686	0.885	44	85	0.668
Forma mandibular	0.000	1.707	1848	1676	6.43E-11
Dieta	0.784	0.093	220	408	1
Machos					
Tamanho corporal	0.540	1.666	44	86	0.022
Forma mandibular	0.000	1.940	1848	1706	5.55E-16
Dieta	0.558	0.234	220	413	1

DISCUSSÃO

Uma das grandes novidades evolutivas foi o desenvolvimento de molares tribosfênicos, os quais são a base para muitas adaptações dentárias que vemos hoje nos mamíferos (UNGAR, 2010). A forma desses molares em didelfídeos mostrou aqui que podem estar sob influência da proximidade filogenética, e essas nem sempre são fáceis de compreender devido a sua complexidade, mas também devido a influência de variáveis como dieta e forma da mandíbula.

Marsupiais didelfídeos são evidenciados na literatura como animais que apresentam dimorfismo sexual sobre diversas características, seja relacionado ao crânio ou ao tamanho corporal (CÁCERES e MONTEIRO-FILHO, 1999; ASTÚA et al., 2000; LORETTO e VIEIRA, 2008; GALLIEZ et al., 2009; ASTÚA, 2010). O resultado encontrado neste estudo corrobora essa distinção, evidenciando para algumas espécies que o tamanho e a forma dos molares também são distintos entre machos e fêmeas. Possivelmente essa diferenciação seja afetada sobretudo pela dieta e forma mandibular, podendo significar prioridades distintas relacionadas a hábitos de vida de cada sexo (CÁCERES et al., 2012b).

A própria forma dos molares também confirmou a separação dos grupos estudados, a qual em ambos os sexos corroborou a existência de diferenças entre as espécies e uma ainda maior entre os gêneros (Apêndice C, D; Figuras 3a, b). Isso denota uma importância no estudo da dentição, em específico dos molares, para uma melhor diferenciação e separação de espécies (e.g. roedores – JANZEKOVIC e KRYSTUFEK, 2004; MACHOLÁN, 2006). Essa ressalva se deve principalmente quando através da observação de outras características (morfológicas ou comportamentais) ou apenas da dieta (sendo muito homogênea, sem grandes diferenças) não os distingue. Apesar da confirmação de diferenças nas espécies neste estudo, possivelmente algumas encontradas em relação a variáveis (e.g. dieta) ao longo das análises sejam pela questão de que espécies mais próximas filogeneticamente tendem a ser mais similares das que as distantes (PAGEL, 1999). Ou seja, o parentesco das espécies muitas vezes mascara a influência da variável.

Diferenças na dieta podem ser percebidas pela forma dos molares em um padrão tanto para fêmeas quanto para machos. Espécies mais frugívoras, como as do gênero *Caluromys*, ficam separadas do restante quando observados os valores de RW1 (deformação relativa com maior explicação), apresentando um alargamento gradual da série molar, do quarto (o menor) ao primeiro molar (Figura 3a, b). A separação para o outro extremo também é observada para

gêneros mais faunívoros, como alguns espécimes do gênero *Lutreolina* e *Chironectes*, os quais apresentam estreitamento gradual da série molar (m4 ao m1) e, de maneira geral, possuem toda a série molar mais larga do que os frugívoros. Esse resultado corrobora o já constatado na literatura para outros grupos de mamíferos, tais como alguns primatas e morcegos, até marsupiais da Australásia (STRAIT, 1993). As categorias intermediárias, como esperado, a exemplo de espécies onívoras do gênero *Didelphis*, interpõem-se bem ao meio dos valores de forma (RW1), descrevendo poucas mudanças ao longo da série molar já que os gêneros generalistas se alimentam de uma variedade ampla de alimentos (SANTORI et al., 2012).

Os resultados das análises de forma relacionadas às diversas variáveis preditoras se mostram significativos, destacando-se a variável dieta como importante explanadora da forma dos molares, seguida do tamanho corporal e por último da forma mandibular, tanto para fêmeas quanto para machos. A visualização desses resultados em grades de deformação retificam que espécies maiores tendem a possuir molares estreitos e espécies menores molares mais largos, com uma área maior, ao contrário do esperado. Esse resultado confirma o já encontrado por algumas pesquisas com mamíferos no qual o primeiro molar (m1) de espécies grandes possui menor área relativa (CREIGHTON, 1980), mostrando que em determinadas vezes a alometria sobre uma característica pode ser negativa. A forma mandibular se mostrou pouco explicativa, possivelmente pela questão dos dentes estarem influenciando mais a mandíbula e não o contrário (e. g. RAIÁ et al., 2010; MELORO et al., 2011). Já a dieta corroborou o padrão molar descrito acima.

Espécies frugívoras de mamíferos, de uma forma geral, possuem molares relativamente menores e mais curtos do que as faunívoras (KAY, 1975; STRAIT, 1993). Possivelmente o gradiente de tamanho molar encontrado neste estudo possa servir como uma explicação mais clara de como é a relação dos molares com a alimentação em didelfídeos. Isso sugere que o gradiente seja devido aos faunívoros apresentarem uma aptidão maior para cortar e rasgar os alimentos do que os frugívoros (COVERT, 1986), ou seja, precisariam de uma área menor principalmente em dentes mais à frente da boca (m1) para rasgar a comida (VAN VALKENBURGH, 1999) e os posteriores (m4) mais largos para poder “quebrar” alimentos mais rígidos (e.g. invertebrados de corpo duro), já que se verifica que a força da mordida aproximadamente dobra a partir do canino anterior em direção aos molares posteriores (THOMASON, 1991; DUMONT e HERREL, 2003). Já frugívoros possuem uma diminuição de área nos molares posteriores da boca (m4) porque, pela grande proporção de frutos, eles não necessitam de uma grande força para mastigação (KAY, 1975), assim talvez eles apresentem uma área maior nos molares anteriores para caso necessitem se alimentar de frutas um pouco

mais rígidas ou arredondadas. As espécies generalistas de didelfídeos apresentam pouca “complexidade” quando comparadas a outras guildas alimentares (EVANS et al., 2007; SANTANA et al., 2011), sendo assim precisariam de uma forma intermediária para se alimentar dos diferentes alimentos.

Principalmente, os resultados encontrados podem variar do descoberto em outros estudos (KAY, 1975; STRAIT, 1993), os quais definem um padrão único e sem gradiente dos molares, porque até o momento não fora descrita nenhuma espécie de marsupial didelfídeo possuidor de uma dieta totalmente específica (ASTÚA et al., 2003), não sendo preciso um dente com um padrão de configuração exato para somente um tipo de dieta. Ao passo que a relação entre forma dos molares com as duas variáveis tamanho corporal e dieta não deve ser tão direta, já que espécies grandes não são somente faunívoras, como as espécies do gênero *Caluromys* que possuem relativamente maior porte e são consideradas frugívoras (SANTORI et al., 2012).

Um dos resultados mais interessantes do estudo, quando abordamos as relações das variáveis preditoras e suas interações para explicação da variância da forma molar, é que os resultados obtidos para fêmeas e machos foram inversos. Para fêmeas, a dieta teve grande explicação e também a forma mandibular, porém menos. A interação da dieta e da mandíbula também foi importante, mas ainda pouco comparada a forma mandibular sozinha. O oposto ocorre para machos, a forma da mandíbula é a variável que mais explica e secundariamente a dieta. Já a interação da dieta e da mandíbula possuem explicação ainda maior do que a própria forma mandibular sozinha. Única similaridade para ambos os sexos foi que o tamanho corporal não apresentou explicação expressiva sobre a variação da forma. Uma das razões para esse resultado pode ser devido a hábitos de vida diferentes de cada sexo, tanto dentro de cada espécie como para a família Didelphidae (GENTILE et al., 2012), além do próprio dimorfismo sexual, com machos comumente maiores do que fêmeas (CÁCERES et al., 2012b). O movimento de fêmeas de *D. aurita*, por exemplo, parece ser determinado pela disponibilidade de recursos enquanto que o de machos pela estação reprodutiva, apresentando também uma área de movimentação maior nessa época (CÁCERES, 2003; LORETTO e VIEIRA, 2005). As pressões hormonais em períodos reprodutivos podem influenciar diferentemente machos e fêmeas de uma mesma espécie, sendo assim, fêmeas apresentam maior fidelidade a partes específicas de suas áreas de vida, enquanto a movimentação de machos se baseia na busca de fêmeas para acasalamentos durante a estação reprodutiva (RYSER, 1992). Essa busca dos machos por fêmeas muitas vezes resulta em confrontos entre eles através de mordidas (SUNQUIST et al., 1987; RYSER, 1992; GONZALÉZ e CLARAMUNT, 2000), o que pode estar relacionado com a importância da mandíbula como variável explanadora. Dessa maneira,

fêmeas são muito mais relacionadas à busca de alimentos em grande parte do tempo, a medida que machos muitas vezes possuem a dieta como elemento secundário.

Controlando a filogenia, a forma mandibular foi a variável que apresentou efeito mais forte sobre a forma dos quatro molares, ou seja, antes ela possuía uma influência baixa, mas essa influência se intensifica quando a filogenia é controlada. Isso ratifica que essa estrutura explica muito bem a variação dos dentes por ela mesma, em ambos os sexos, mesmo em valores baixos, e não porque as espécies estão filogeneticamente próximas. O mesmo acontece para o tamanho corporal em machos, que apesar de estar afetando pouco os molares, apresenta papel importante na evolução das mudanças de forma na família, principalmente pelo fato de apresentarem tamanho corporal maior do que fêmeas em Didelphidae (CÁCERES et al., 2012a). Esse dimorfismo deve ser destacado já que para os mamíferos em geral o tamanho corporal é um fator de grande variação e investimento em machos, trazendo-lhes benefícios, enquanto que as fêmeas investem mais em reprodução (ISAAC, 2005). No entanto, essa relação do tamanho corporal com molares não é tão simples de avaliar, já que se pode levar em conta a taxa metabólica do animal e não somente o tamanho em si (GOULD, 1975). De tal modo, a mandíbula sempre deve ser considerada em estudos envolvendo dentição já que reflete adaptação à função mastigatória e hábitos alimentares (MELORO e O'HIGGINS, 2011), e o tamanho corporal, que é um grande indicador de fatores fisiológicos e ecológicos claramente distintos em machos e fêmeas de didelfídeos (CÁCERES et al., 2012a). A dieta sozinha foi a variável que se mostrou inefetiva para explicar a porção de variância da forma, bem como o tamanho corporal de fêmeas, o que corrobora o fato da proximidade filogenética controlar as semelhanças devido a essas variáveis. Assim, observa-se que a filogenia não é um processo, mas ratifica aqui que espécies filogeneticamente próximas são similares em suas formas (RAIA et al., 2010). O ambiente apresenta então papel de menor importância sobre os didelfídeos, ou seja, as mudanças dos molares também envolvem uma resposta adaptativa às mudanças alimentares, já que são indicadoras do alimento que é processado (UNGAR, 2010) e portanto não devem ser ignoradas.

Assim, a dieta aqui se mostrou importante em apresentar correlações e diferenciações significativas com o conjunto dos quatro molares, evidenciando um gradiente na área molar, mesmo que essa relação sofra forte influência filogenética. Essa constatação pode ratificar uma rede de entendimento não só para os marsupiais didelfídeos, nos quais o padrão relacionado à alimentação não é inteiramente aparente, mas principalmente para outros grupos de marsupiais e mamíferos, para os quais uma dieta mais específica é evidenciada. Logo, a forma dos molares

é um importante fator discriminante e reflete a função, ou seja, adaptação às variáveis do meio, porém não pode ser totalmente entendida fora do seu contexto filogenético (UNGAR, 2010).

CONCLUSÃO

Todas as variáveis estudadas foram significantes em relação à adaptação dos molares inferiores dos marsupiais didelfídeos, mesmo que ainda algumas menos que outras. A dieta foi a variável que mais proporcionou entendimento e clareza em sua relação com os molares, corroborando uma tendência a espécies com dieta faunívora apresentar molares anteriores menores e posteriores maiores e o contrário para a frugívora. Também foi possível uma melhor discriminação entre as espécies a partir da própria forma dos molares, separando espécies mais frugívoras e faunívoras. O tamanho corporal não teve tanta importância, mas em machos se mostra um pouco mais relevante, já que este apresenta papel mais significativo sobre eles levando a tamanhos corporais maiores do que fêmeas. A forma mandibular apresenta forte efeito em machos, também confirmando seu papel relacionado a hábitos de vida diferentes, podendo muitas vezes machos confrontarem outros machos através de mordidas em disputas por acasalamento. A relação de parentesco mostrou que ela influencia as características do grupo estudado, retendo aspectos da sua morfologia dental ancestral, já que possui influência principalmente na dieta. Assim, sempre que a dentição é estudada, precisa-se levar em conta o papel de sua função, bem como da relação filogenética, não podendo ser separados pois ambos podem apresentar implicações significativas para a compreensão do todo.

REFERÊNCIAS

ABOUHEIF, E. A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. **Evolutionary Ecology Research**, v. 1, n. 8, p. 895-909, 1999.

ASTÚA, D. Cranial sexual dimorphism in New World marsupials and a test of Rensch's rule in Didelphidae. **Journal of Mammalogy**, v. 91, n. 4, p. 1011-1024, 2010.

ASTÚA, D.; HINGST-ZAHER, E.; MARCUS, L. F.; CERQUEIRA, R. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials. **Hystrix**, v. 10, n. 2, p. 115-130, 2000.

ASTÚA, D.; SANTORI, R. T.; FINOTTI, R.; CERQUEIRA, R. Nutritional and fiber contents of laboratory-established diets of neotropical opossums (Didelphimorphia, Didelphidae). In: JONES, M.; DICKMAN, C.; ARCHER, M. (Eds.). **Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials**. SIRO Publishing, Melbourne, Victoria, Australia, p. 225-233, 2003.

BOOKSTEIN, F. L. **Morphometric tools for landmarks data: geometry and biology**. New York, Cambridge University Press, 1991. 456p.

CÁCERES, N. C. Use of the space by the opossum *Didelphis aurita* Wied-Newied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 2, p. 315-322, 2003.

CÁCERES, N. C.; GRAIPEL, M. E.; CHEREM, J. J. Amostragem de marsupiais. In: CÁCERES, N. C. (Ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 113-128, 2012a.

CÁCERES, N. C.; PREVEDELLO, J. A.; LORETTO, D. Uso do Espaço por Marsupiais: Fatores Influentes sobre Área de Vida, Seleção de Habitat e Movimentos. In: CÁCERES, N. C. (Ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 327-346, 2012b.

CÁCERES, N. C.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Tamanho corporal em populações naturais de *Didelphis* (Mammalia: Marsupialia) do Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, p. 461-469, 1999.

CARDILLO, M.; BININDA-EMONDS, O. R. P.; BOAKES, E.; PURVIS, A. A species-level phylogenetic supertree of marsupials. **Journal of Zoology**, v. 264, p. 11-31, 2004.

CAUMUL, R.; POLLY, P. D. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). **Evolution**, v. 59, n. 11, p. 2460-2472, 2005.

CIFELLI, R. L. Early Cretaceous mammal from North America and the evolution of marsupial dental characters. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 90, p. 9413-9416, 1993.

COOKE, S. B. Paleodiet of extinct platyrrhines with emphasis on the Caribbean forms: three-dimensional geometric morphometrics of mandibular second molars. **The Anatomical Record**, v. 294, p. 2073-2091, 2011.

COUETTE, S.; ESCARGUEL, G.; MONTUIRE, S. Constructing, bootstrapping, and comparing morphometric and phylogenetic trees: A case study of new world monkeys (Platyrrhini, Primates). **Journal of Mammalogy**, v. 86, n. 4, p. 773-781, 2005.

COVERT, H. H. Biology of Early Cenozoic primates. In: SWINDLER, D. R.; ERWIN, J. (Eds.). **Comparative Primate Biology, V. 1**. Alan R. Liss, New York, p. 335-359, 1986.

CREIGHTON, G. K. Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals. **Journal of Zoology**, v. 191, n. 4, p. 435-443, 1980.

DAMUTH, J.; JANIS, C. M. On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. **Biological Reviews**, v. 86, p. 733-758, 2011.

DESDEVISES, Y.; LEGENDRE, P.; AZOUZI, L.; MORAND, S. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. **Evolution**, v. 57, p. 2647-2652, 2003.

DRYDEN, I. L.; MARDIA, K. V. **Statistical shape analysis**. New York, John Wiley and Sons, 1998. 247p.

DUMONT, E. R.; HERREL, A. The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. **Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. 13, p. 2117-2123, 2003.

EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. **Mammals of the Neotropics, Vol. 3: The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**. University of Chicago Press, Chicago, 1999, 609p.

EVANS, A. R.; SANSON, G. D. The tooth of perfection: functional and spatial constraints on mammalian tooth shape. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 78, p. 173-191, 2003.

EVANS, A. R.; WILSON, G. P.; FORTELIUS, M.; JERNVALL, J. High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. **Nature**, v. 445, p. 78-81, 2007.

GALLIEZ, M.; LEITE, M. D. S.; QUEIROZ, T. L.; FERNANDEZ, F. A. D. S. Ecology of the water opossum *Chironectes minimus* in Atlantic forest streams of southeastern Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 90, p. 93-103, 2009.

GARDNER, A. L. **Mammals of South America, Vol. 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats**. University of Chicago Press, Chicago, 2008, 690p.

GENTILE, R.; TEIXEIRA, B. R.; BERGALLO, H. G. Dinâmica populacional de marsupiais brasileiros. In: CÁCERES, N. C. (Ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 327-346, 2012.

GONZÁLEZ, E. M.; CLARAMUNT, S. Behaviors of captive short-tailed opossums, *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847) (Didelphimorphia, Didelphidae). **Mammalia**, v. 64, n. 3, p. 271-286, 2000.

GORDON, C. L. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 10, n. 1-2, p. 1-21, 2003.

GOULD, S. J. On the Scaling of Tooth Size in Mammals. **American Zoologist**, v. 15, n. 2, p. 353-362, 1975.

GREENACRE, M. J.; VRBA, E. S. Graphical display and interpretation of antelope census data in African wild life areas, using correspondence analysis. **Ecology**, v. 65, n. 3, p. 984-997, 1984.

HEDGES, S. B.; DUDLEY, J.; KUMAR, S. TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. **Bioinformatics**, v. 22, p. 2971-2972, 2006.

HOGUE, A. S. Mandibular corpus form and its functional significance: evidence from marsupials. In: VINYARD, C.; RAVOSA, M. J.; WALL, C. E. (Eds.). **Primate craniofacial function and biology**. New York, Springer, p. 329-356, 2008.

INGLES, L. G. **Mammals of the Pacific states: California, Oregon, and Washington**. Stanford University Press, 1965. 506p.

ISAAC, J. L. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. **Mammal Review**, v. 35, n. 1, p. 101-115, 2005.

JANSA, S. A.; VOSS, R. S. Phylogenetic relationships of the marsupial genus *Hyladelphys* based on nuclear gene sequences and morphology. **Journal of Mammalogy**, v. 86, n. 5, p. 853-865, 2005.

JANSA, S. A.; VOSS, R. S. Phylogenetic Studies on Didelphid Marsupials I .Introduction and Preliminary Results from Nuclear IRBP Gene Sequences. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 7, v 1, p. 43-77, 2000.

JANZEKOVIC, F.; KRYSTUFEK, B. Geometric morphometry of the upper molars in European wood mice *Apodemus*. **Folia Zoologica**, v. 53, n. 1, p. 47-55, 2004.

KAY, R. F. The Functional Adaptations of Primate Molar Teeth. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 43, n. 2, p. 195-215, 1975.

KLINGENBERG, C. P.; GIDASZEWSKI, N. A. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. **Systematic Biology**, v. 59, n. 3, p. 245-261, 2010.

KUMAR, S.; HEDGES, S. B. TimeTree2: species divergence times on the iPhone. **Bioinformatics**, v. 27, p. 2023-2024, 2011.

LAZZARI, V.; TAFFOREAU, P.; AGUILAR, J-P.; MICHAUX, J. Topographic maps applied to comparative molar morphology: the case of murine and cricetine dental plans (Rodentia, Muroidea). **Paleobiology**, v. 34, n. 1, p. 46-64, 2008.

LEINER, N. O.; SILVA, W. R. Seasonal variation in the diet of the brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in a montane atlantic forest area, southeastern Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 88, n. 1, p. 158-164, 2007.

LESSA, G. L.; GEISE, L. Hábitos alimentares de marsupiais didelfídeos brasileiros: Análise do estado de conhecimento atual. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 4, p. 901-910, 2010.

LOPATIN, A. V.; AVERIANOV, A. O. An aegialodontid upper molar and the evolution of mammal dentition. **Science**, v. 313, p. 1092, 2006.

LORETTO, D.; VIEIRA, M. V. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). **Journal of Mammalogy**, v. 86, p. 188-194, 2005.

LORETTO, D.; VIEIRA, M. V. Use of space by the marsupial *Marmosops incanus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Atlantic Forest, Brazil. **Mammalian Biology**, v. 73, p. 255-261, 2008.

LUCAS, P. W.; CONSTANTINO, P.; WOOD, B. A.; LAWN, B. R. Dental enamel as a dietary indicator in mammals. **BioEssays**, v. 30, n. 4, p. 374-285, 2008.

LUO, Z.-X. Transformation and diversification in early mammal evolution. **Nature**, v. 450, p. 1011-1019, 2007.

MACHOLÁN, M. A geometric morphometric analysis of the shape of the first upper molar in mice of the genus *Mus* (Muridae, Rodentia). **Journal of Zoology**, v. 270, n. 4, p. 672-681, 2006.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. 2011. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75**. Disponível em <http://mesquiteproject.org>.

MARCUS, L.; HINGST-ZAHER, E.; ZAHER, H. Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. **Hystrix**, v. 11, n. 1, p. 27-47, 2000.

MELORO, C. Mandibular shape correlates of tooth fracture in extant Carnivora: implications to inferring feeding behaviour of Pleistocene predators. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 106, n. 1, p. 70-80, 2012.

MELORO, C.; O'HIGGINS, P. Ecological Adaptations of Mandibular Form in Fissiped Carnivora. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 18, n. 3, p. 185-200, 2011.

MELORO, C.; RAIA, P.; CAROTENUTO, F.; COBB, S. N. Phylogenetic signal, function and integration in the subunits of the carnivoran mandible. *Evolutionary Biology*, v. 38, n. 4, p. 465-475, 2011.

MELORO, C.; RAIA, P.; PIRAS, P.; BARBERA, C.; O'HIGGINS, P. The shape of mandibular corpus in large fissiped carnivores: allometry, function and phylogeny. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 154, p. 832-845, 2008.

MENDOZA, M.; JANIS, C. M.; PALMQVIST, P. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. **Journal of Zoology (London)**, v. 270, p. 90-101, 2006.

MICHAUX, J.; HAUTIER, L.; SIMONIN, T.; VIANEY-LIAUD, M. Phylogeny, adaptation and mandible shape in Sciuridae (Rodentia, Mammalia). **Mammalia**, v. 72, n. 4, p. 286-296, 2008.

MONTEIRO, L. R.; REIS, S. F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Ribeirão Preto, Holos, 1999. 198 p.

MUIZON, C.; LANGE-BADRÉ, B. Carnivorous dental adaptations in tribosphenic mammals and phylogenetic reconstruction. **Lethaia**, v. 30, n. 4, p. 353-366, 1997.

MULLIN, S. K.; TAYLOR, P. J. The effects of parallax on geometric morphometric data. **Computers in Biology and Medicine**, v. 32, p. 455-464, 2002.

MYERS, P.; ESPINOSA, R.; PARR, C. S.; JONES, T.; HAMMOND, G. S.; DEWEY, T. A. 2013. **The Animal Diversity Web** (online). Disponível em <http://animaldiversity.org>.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; WAGNER, H. **vegan: Community Ecology Package**, 2011.

OLIVERIA, E. V.; GOIN, F. J. Marsupiais do início do Paleógeno no Brasil: diversidade e afinidades. In: CÁCERES, N. C. (Ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 275-307, 2012.

OWEN, J. **Feeding Strategy. Survival in the wild**. Chicago: Chicago University Press, 1982. 160p.

PAGLIA, A. P.; FONSECA, G. A. B.; RYNALDS, A. B.; HERRMANN, G.; AGUIAR, L. M. S.; CHIARELLO, A. G.; LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; SICILIANO, S.; KIERULFF, M. C. M.; MENDES, S. L.; TAVARES, V. da C.; MITTERMEIER, R. A.; PATTON, J. L. **Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil**. 2ª Edição, Occasional Papers in Conservation Biology, No. 6. Conservation International, Arlington, VA, 2012, 76 p.

PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. n. 6756, p. 877-884, 1999.

PATTON, J. L.; REIS, S. F.; DA SILVA, M. N. F. Relationships among didelphid marsupials based on sequence variation in the mitochondrial cytochrome B gene. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 3, n. 1, p. 3-29, 1996.

PINE, R. H.; FLORES, D. A.; BAUER, K. The second known specimen of *Monodelphis unistriata* (Wagner) (Mammalia: Didelphimorphia), with redescription of the species and phylogenetic analysis. **Zootaxa**, v. 3640, n. 3, p. 425-441, 2013.

PIRAS, P.; MAIORINO, L.; RAIA, P.; MARCOLINI, F.; SALVI, D.; VIGNOLI, L.; KOTSAKIS, T. Functional and phylogenetic constraints in Rhinocerotinae craniodental morphology. **Evolutionary Ecology Research**, v. 12, n. 8, p. 897-928, 2010.

POLLY, P. D. On the simulation of the evolution of morphological shape: multivariate shape under selection and drift. **Palaeontologia Electronica**, v. 7, n. 2, 2004.

POLLY, P. D.; LE COMBER, S. C.; BURLAND, T. M. On theocclusal fit of tribosphenic molars: are we underestimating species diversity in the Mesozoic? **Journal of Mammalian Evolution**, v. 12, n.1-2, p. 283-299, 2005.

PREVOSTI, F. J.; TURAZZINI, G. F.; ERCOLI, M. D.; HINGST-ZAHER, E. Mandible shape in marsupial and placental carnivorous mammals: a morphological comparative study using geometric morphometrics. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 164, n. 4, p. 836-855, 2011.

R Development Core Team. 2012. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponível em <http://www.R-project.org/>.

RAIA, P. Morphological correlates of tough food consumption in large land carnivores. **Italian Journal of Zoology**, v. 71, n. 1, p. 45-50, 2004.

RAIA, P.; CAROTENUTO, F.; MELORO, C.; PIRAS, P.; PUSHKINA, D. The shape of contention: Adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. **Evolution**, v. 64, n. 5, p. 1489-1503, 2010.

RAIA, P.; MEIRI, S. The island rule in large mammals: paleontology meets ecology. **Evolution**, v. 60, n. 8, p. 1731-1742, 2006.

RIVALS, F.; SCHULZ, V.; KAISER, T. M. Climate-related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14–12) at the Caune de l’Arago France. **Paleobiology**, v. 34, n. 1, p. 117-127, 2008.

ROHLF, F. J. **NTSYS-pc v. 2.21f. Numerical taxonomy and multivariate analysis system**. Exeter Publication, New York, USA, 2009.

ROHLF, F. J. **tpsDig2, Version 2.16**. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, 2010a.

ROHLF, F. J. **tpsPLS, Version 1.18**. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, 2006.

ROHLF, F. J. **tpsRegr, Version 1.38**. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, 2011.

ROHLF, F. J. **tpsRelw, Version 1.49**. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, 2010b.

ROHLF, F. J.; MARCUS, L. F. A revolution in morphometrics. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993.

ROHLF, F. J.; SLICE, D. E. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. **Systematic Biology**, v. 39, n. 1, p. 40-59, 1990.

RYSER, J. The mating system and male mating success of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. **Journal of Zoology**, v. 228, n. 1, p. 127-139, 1992.

ROSSI, R.; CARMIGNOTTO, A. P.; OLIVEIRA, M. V. B.; MIRANDA, C. L.; CHEREM, J. Diversidade e diagnose de espécies de marsupiais brasileiros. In: CÁCERES, N. C. (Ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 23-74, 2012.

SANTANA, S. E.; STRAIT, S.; DUMONT, E. R. The better to eat you with: functional correlates of tooth structure in bats. **Functional Ecology**, v. 25, n. 4, p. 839-847, 2011.

SANTORI, R. T.; LESSA, L. G.; ASTÚA, D. Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. In: CÁCERES, N. C. (Ed.). **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 385-406, 2012.

SHEA, B. T. Size and diet in the evolution of African ape craniodental form. **Folia Primatologica**, v. 40, p. 32-68, 1983.

SINGLETON, M.; ROSENBERGER, A. L.; ROBINSON, C.; O'NEILL, R. Allometric and metameric shape variation in Pan mandibular molars: a digital morphometric analysis. **The Anatomical Record**, v. 294, n. 2, p. 322-334, 2011.

SLICE, D. E. Geometric Morphometrics. **Annual Review of Anthropology**, v. 36, n. 1, p. 261-281, 2007.

STRAIT, S. G. Dietary reconstruction in small bodied omomyoids. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 21, p. 322-334, 2001.

STRAIT, S. G. Differences in occlusal morphology and molar size in frugivores and faunivores. **Journal of Human Evolution**, v. 25, p. 471-184, 1993.

SUNQUIST, Mel E.; AUSTAD, S. N.; SUNQUIST, F. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). **Journal of Mammalogy**, v. 68, n. 1, p. 173-176, 1987.

THOMASON, J. J. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. **Canadian Journal of Zoology**, v. 69, n. 9, p. 2326-2333, 1991.

UNGAR, P. Dental allometry, morphology, and wear as evidence for diet in fossil primates. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 6, p. 205-217, 1998.

UNGAR, P. **Mammal teeth**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2010. 320p.

VAN VALKENBURGH, B. Major patterns in the history of carnivorous mammals. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 27, n. 1, p. 463-493, 1999.

VIEIRA, E. M.; ASTÚA, D. Carnivory and insectivory in neotropical marsupials. In: JONES, M.; DICKMAN, C.; ARCHERS, M. (Eds). **Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials**. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia, p. 267-280, 2003.

VIEIRA, E. M.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 5, p. 501-507, 2003.

VIEIRA, M. V. 2006. Locomoção, morfologia e uso do habitat em marsupiais neotropicais: uma abordagem ecomorfológica. In: CÁCERES, N. C.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. (Eds.).

Os Marsupiais do Brasil: Biologia, ecologia e evolução. Editora da UFMS, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, p. 145-158, 2006.

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. 322, p. 1-177, 2009.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. 2008. **Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution. Version 4.0.1.** Disponível em <http://www.phylodiversity.net/phylocom/>.

WHITE, J. Geometric Morphometric Investigation of Molar Shape Diversity in Modern Lemurs and Lorises. **The Anatomical Record**, v. 292, p. 701-719, 2009.

WROE, S.; MILNE, N. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. **Evolution**, v. 61, n. 5, p. 1251-1260, 2007.

ZELDITCH, M. L.; SWIDERSKI, D. L.; SHEETS, H. D.; FINK, W. L. **Geometric morphometrics for biologists: a primer.** Elsevier, 2004. 416p.

APÊNDICES

Apêndice A – Amostras a partir das quais as fotografias foram tiradas estão listadas abaixo. Siglas das instituições: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, (MZUSP); Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil (MN); Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina (MACN); e Coleção de mamíferos da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM). Ld = localidade desconhecida.

Caluromys lanatus – Fêmeas: MZUSP 4530 (Itacoatiara, AM, Brasil), 4531 (Boiuçu, PA, Brasil), 4883 (Boiuçu, PA, Brasil), 8975 (Ld), 27390 (UHE Samuel, RO, Brasil). Machos: MZUSP 2529 (Montaña de la Sierra, Merida, Venezuela), 3766 (Ld), 4533 (Boiuçu, PA, Brasil), 4534 (Boiuçu, PA, Brasil).

Caluromys philander – Fêmeas: MZUSP 3173 (Muritiba, MA, Brasil), 10030 (Santa Tereza, ES, Brasil), 11607 (Goiânia, GO, Brasil), 11610 (Ld), 11611 (Ld), 21283 (Cachoeira do Espelho, Rio Xingu, PA, Brasil); UFSM 203 (Mineiros, GO, Brasil). Machos: MZUSP 11592

(Fordlândia, PA, Brasil), 11597 (Fordlândia, PA, Brasil), 11599 (Fordlândia, PA, Brasil), 11600 (Ld), 11680 (Fordlândia, PA, Brasil).

Chironectes minimus – Fêmeas: MZUSP 4644 (Cametá, PA, Brasil), 4657 (Cametá, PA, Brasil), 4659 (Cametá, PA, Brasil), 4669 (Cametá, PA, Brasil), 4672 (Cametá, PA, Brasil), 4673 (Cametá, PA, Brasil), 4755 (Cametá, PA, Brasil), 4762 (Cametá, PA, Brasil), 16545 (Cametá, PA, Brasil); UFSM 31 (Sidrolândia, MS, Brasil). Machos: MZUSP 4654 (Cametá, PA, Brasil), 4658 (Cametá, PA, Brasil), 4837 (Cametá, PA, Brasil), 6701 (Assis, SP, Brasil), 7793 (Rio Jacaré-Guaçu, Boa Esperança, SP, Brasil).

Cryptonanus chacoensis – Fêmeas: MACN 22448 (Santo Tomé, Corrientes, Argentina), 22468 (Ld), 24624 (Campana, Buenos Aires, Argentina). Machos: MACN 22446 (Las Heras, Corrientes, Argentina), 24625 (San Fernando, Buenos Aires, Argentina), 22457 (Ld), 22463 (Ld), 24607 (Orán, Salta, Argentina), 24608 (Campana, Buenos Aires, Argentina), 24621 (San Pedro, Jujuy, Argentina).

Cryptonanus guahybae – Fêmeas: UFSM 591 (Rio Grande, RS, Brasil). Machos: UFSM 600 (Rio Grande, RS, Brasil), 541GE.

Didelphis albiventris – Fêmeas: MACN 23178 (Ld); MZUSP 2605 (Vila Nova, BA, Brasil), 4096 (Buenópolis, MG, Brasil), 4098 (Canabrava, GO, Brasil), 16536 (Fazenda Batente, PE, Brasil), 28803 (Baitaporã, MS, Brasil). Machos: MZUSP 2604 (Ld), 3111 (Ld), 3779 (Campo Grande, MS, Brasil), 4133 (Cana Brava, GO, Brasil), 7039 (São Domingos, MT, Brasil), 16538 (Fazenda Batente, PE, Brasil).

Didelphis aurita – Fêmeas: MZUSP 3019 (Ld), 9647 (Cotia, SP, Brasil), 17510 (Ld), 17511 (Ld). Machos: MZUSP 2990 (Ld), 2992 (Ld), 3708 (Itatiba, SP, Brasil), 6546 (Ld), 9643 (Varjão da Guaratuba, SP, Brasil).

Glironia venusta – Machos: MN 75062 (Floresta Nacional de Carajás, PA, Brasil).

Gracilinanus microtarsus – Fêmeas: MZUSP 12739 (Ld), 32654 (Ld). Machos: MZUSP 30752 (Ld), 32659 (Ld).

Gracilinanus agilis – Fêmeas: MZUSP 2027 (Ld), 30470 (Ld), 30478 (Ld), 30485 (Ld), 30494 (Ld), 34706 (Ld); UFSM 311 (Aragarças, GO, Brasil), 509 (Aquidauana, MS, Brasil), 112 (Dois Irmãos do Buriti, MS, Brasil), 224 (Dois Irmãos do Buriti, MS, Brasil). Machos: MZUSP 4120 (Ld), 30468 (Ld), 30488 (Ld), 30495 (Ld); UFSM 85 (Três Lagoas, MS, Brasil), 86 (Três

Lagoas, MS, Brasil), 207 (Dois Irmãos do Buriti, MS, Brasil), 208 (Dois Irmãos do Buriti, MS, Brasil), 211 (Dois Irmãos do Buriti, MS, Brasil), 220 (Aquidauana, MS, Brasil), 257 (Dois Irmãos do Buriti, MS, Brasil).

Hyladelphys kalinowskii – Machos: MN 20918 (Manaus, AM, Brasil).

Lutreolina crassicaudata – Fêmeas: MACN 4937 (Marcos Juaréz, Córdoba, Argentina), 13266 (Morón, Buenos Aires, Argentina), 13285 (Ld), 19191 (Pergamino, Buenos Aires, Argentina), 24761 (Pilcomayo, Formosa, Argentina), 24762 (Capital, Santa Fé, Argentina), 24769 (Pergamino, Buenos Aires, Argentina); MZUSP 233 (Cana Brava, GO, Brasil), 4283 (Ribeirão Preto, SP, Brasil). Machos: MACN 32197 (Pilar, Buenos Aires, Argentina), 13265 (Morón, Buenos Aires, Argentina), 13713 (Mburucuyá, Corrientes, Argentina); MZUSP 14 (Campo Grande, MS, Brasil), 343 (Buenópolis, MG, Brasil), 2945 (Ld), 3674 (Franca, SP, Brasil), 12748 (Ribeirão Preto, SP, Brasil), 31005 (Ld); UFSM 182 (Mineiros, GO, Brasil).

Marmosa constantiae – Fêmeas: MACN 20704 (Santa Victoria, Salta, Argentina); UFSM 6 (Bonito, MS, Brasil), 13 (Bonito, MS, Brasil). Machos: MACN 14750 (Pocho, Córdoba, Argentina).

Marmosa demerarae – Fêmeas: MZUSP 11765 (Belém, PA, Brasil), 11767 (Capim, PA, Brasil), 21286 (Rio Xingu, PA, Brasil), 21289 (Rio Xingu, PA, Brasil), 21290 (Rio Xingu, PA, Brasil), 21292 (Rio Xingu, PA, Brasil), 21294 (Ld). Machos: MZUSP 11766 (Ld), 20074 (Ld), 21287 (Rio Xingu, PA, Brasil), 21291 (Rio Xingu, PA, Brasil), 21293 (Rio Xingu, PA, Brasil).

Marmosa murina – Fêmeas: MZUSP 7607 (Ld), 11826 (Fordlândia, PA, Brasil), 11830 (Ld), 17074 (Ld), 21298 (Ld), 32535 (Ld), 32536 (Ld); UFSM 186 (Mineiros, GO, Brasil). Machos: MZUSP 1704 (Fazenda Batente, PE, Brasil), 11827 (Ld), 11828 (Ld), 32533 (Ld); UFSM 185 (Mineiros, GO, Brasil), 292 (Piranhas, GO, Brasil), 306 (Alto Araguaia, MT, Brasil), 307 (Alto Araguaia, MT, Brasil).

Marmosa paraguayana – Fêmeas: MZUSP 33081 (Ld), 33082 (Ld). Machos: MZUSP 33083 (Ld).

Marmosa robinsoni – Fêmeas: MZUSP 964 (Baitaporã, MS, Brasil). Machos: MZUSP 965 (Fazenda Batente, PE, Brasil).

Marmosops incanus – Fêmeas: MZUSP 27306 (Capão Bonito, SP, Brasil). Machos: MZUSP 9939 (Matipoá, MG, Brasil), 32546 (Ld), 32548 (Ld), 32549 (Ld), 32558 (Ld).

Marmosops noctivagus – Fêmeas: MZUSP 17121 (Ld). Machos: MZUSP 5646 (Ld).

Marmosops paulensis – Fêmeas: MZUSP 30628 (Ld), 30632 (Ld), 30640 (Ld), 30743 (Ld), 30755 (Ld), 30769 (Ld). Machos: MZUSP 29169 (Capão Bonito, SP, Brasil), 29185 (Sumidouro, RJ, Brasil), 31136 (Ld).

Metachirus nudicaudatus – Fêmeas: MACN 24296 (Montecarlo, Misiones, Argentina); MZUSP 471 (São Domingos, MT, Brasil), 8965 (Ld), 9785 (Piedade, SP, Brasil), 9865 (Matipoá, MG, Brasil), 10205 (Ld), 17018 (Ld), 17022 (Ld), 27228 (Ld). Machos: MZUSP 1874 (Itatiba, SP, Brasil), 3489 (Ld), 3490 (Ld), 8964 (Ld), 9782 (Ld), 10204 (Boraceia, SP, Brasil), 22351 (BR 174, marco de fronteira BV8, RR, Brasil), 23766 (Ld), 27229 (Capão Bonito, SP, Brasil), 27230 (Capão Bonito, SP, Brasil), 29193 (Ld).

Monodelphis americana – Machos: MZUSP 10206 (Cotia, SP, Brasil).

Monodelphis brevicaudata – Fêmeas: MZUSP 20082 (Ld). Machos: MZUSP 20093 (Ld).

Monodelphis dimidiata – Fêmeas: MACN 24618 (Pergamino, Buenos Aires, Argentina); MZUSP 25 (Ld), 2563 (Ld). Machos: MACN 24593 (Pergamino, Buenos Aires, Argentina); MZUSP 30698 (Ld), 30726 (Ld).

Monodelphis domestica – Fêmeas: MZUSP 1705 (Ld), 1711 (Ld), 16613 (Ld); UFSM 10 (Bonito, MS, Brasil). Machos: MZUSP 1706 (Ld), 1710 (Ld), 30553 (Ld); UFSM 29 (Bodoquena, MS, Brasil).

Monodelphis kunyi – Machos: UFSM 167 (Dois Irmãos do Buriti, MS, Brasil).

Monodelphis iheringi – Fêmeas: MZUSP 6674 (Ld).

Monodelphis rubida – Fêmeas: MZUSP 1523 (Ld), 3418 (Ld). Machos: MZUSP 1185 (Ld).

Monodelphis scalops – Machos: MZUSP 30702 (Ld).

Philander frenatus – Fêmeas: MACN 24280 (Eldorado, Misiones, Argentina), 24727 (Guaraní, Misiones, Argentina); MZUSP 3513 (Matipoá, MG, Brasil), 3514 (Matipoá, MG, Brasil), 6207 (Santa Tereza, ES, Brasil), 31116 (Piedade, SP, Brasil), 31616 (Ortigueira, PR, Brasil). Machos: MZUSP 9465 (Ld), 9839 (Cotia, SP, Brasil), 9840 (Ortigueira, PR, Brasil), 33080 (Piedade, SP, Brasil).

Philander opossum – Fêmeas: MACN 14342 (Bermejo, Chaco, Argentina); MZUSP 4543 (Cametá, PA, Brasil), 17030 (Fordlandia, PA, Brasil), 17073 (Cametá, PA, Brasil), 17085

(Teresinha, AP, Brasil), 21306 (Cachoeira do Espelho, Brasil). Machos: MACN 20742 (Pilcomayo, Formosa, Argentina); MZUSP 20038 (Seringal Oriente, prox a Villa Taumaturgo, AC, Brasil), 21307 (Cachoeira do Espelho, Brasil), 21309 (Cachoeira do Espelho, Brasil), 21314 (Ld), 25454 (Boca do Bacajá, PA); UFSM 309 (Barra do Garças, MT, Brasil), 310 (Aragarças, GO, Brasi).

Thylamys elegans – Machos: MZUSP 385 (Ld).

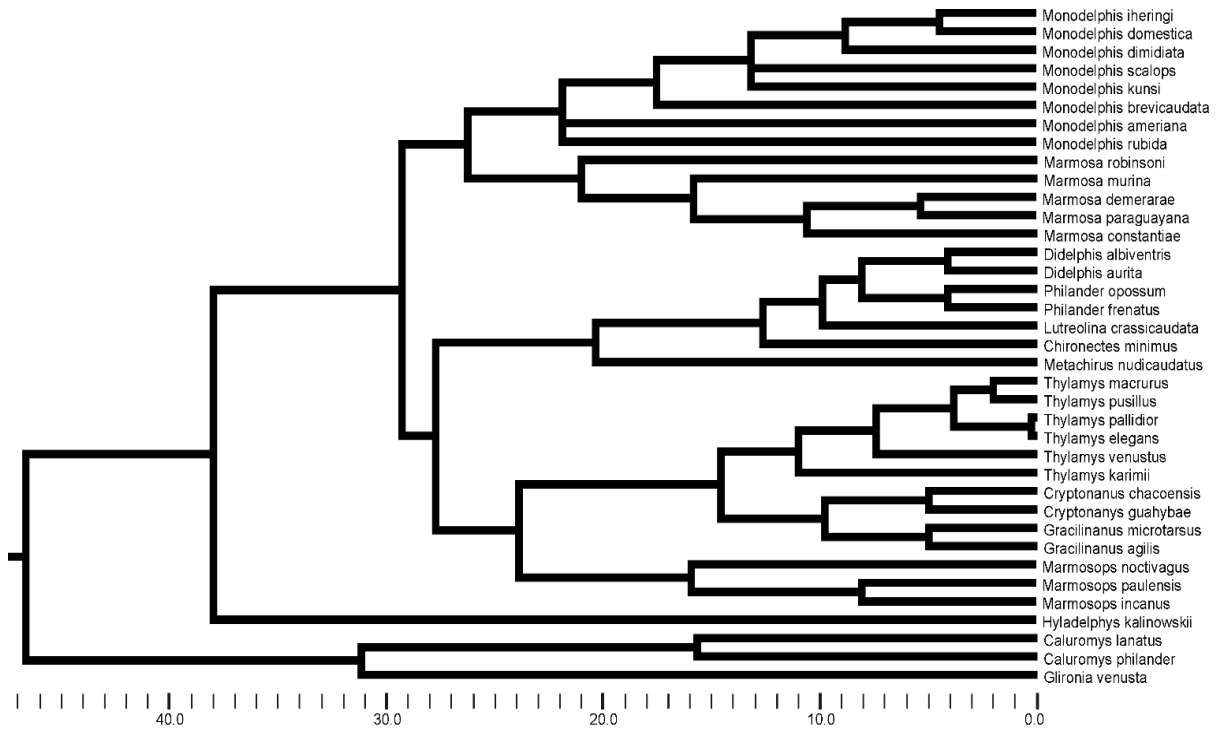
Thylamys karimii – Fêmeas: MZUSP 30571 (Ld), 32220 (Ld), 32250 (Ld), 32557 (Ld), 32562 (Ld), 32575 (Ld), 32577 (Ld), 32578 (Ld), 32581 (Ld). Machos: MZUSP 32222 (Ld), 32225 (Ld), 32226 (Ld), 32227 (Ld), 32230 (Ld), 32231 (Ld), 32572 (Ld).

Thylamys macrurus – Machos: UFSM 5 (Bonito, MS, Brasil).

Thylamys pallidior – Fêmeas: MACN 24620 (San Rafael, Mendoza, Argentina). Machos: MACN 24611 (Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina).

Thylamys pusillus – Machos: MACN 14955 (Torquinst, Buenos Aires, Argentina).

Thylamys venustus – Fêmeas: MACN 19429 (Ledesma, Jujuy, Argentina). Machos: MACN 24609 (Yerba Buena, Tucumán, Argentina).



Apêndice B – Hipótese filogenética das espécies utilizadas da família Didelphidae construída a partir da literatura. Tempo em milhões de anos (Ma).

Apêndice C – Comparações pareadas de MANOVA com base em variáveis de forma dos molares para fêmeas. Acima da diagonal valores de p. Abaixo da diagonal p-valores após as correções de Bonferroni. Valores significativos estão em negrito.

	<i>C. la</i>	<i>C. ph</i>	<i>C. mi</i>	<i>Cr. ch</i>	<i>D. al</i>	<i>D. au</i>	<i>G. ag</i>	<i>G. mi</i>	<i>L. cr</i>	<i>M. co</i>	<i>M. de</i>	<i>M. mu</i>	<i>M. pa</i>	<i>Ma. pa</i>	<i>Me. nu</i>	<i>Mo. di</i>	<i>Mo. do</i>	<i>Mo. ru</i>	<i>P. fr</i>	<i>P. op</i>	<i>T. ka</i>
<i>C. la</i>	-	1	8,1E-01	0,125	0,005	0,070	0,000	1	2,4E-01	0,586	0,035	0,000	1	0,010	0,001	0,143	0,007	0,302	0,000	0,001	5,0E-01
<i>C. ph</i>	1	-	3,7E-01	0,041	0,003	0,044	0,000	1	4,2E-02	0,526	0,142	0,001	1	0,010	0,001	0,053	0,001	0,059	9,9E+00	0,001	1,1E-01
<i>C. mi</i>	7,8E-01	3,7E-01	-	1	1	1	1	1	0,111	1	0,007	1	1	0,244	0,091	1	1	1	1	1	0,021
<i>Cr. ch</i>	0,125	0,041	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,189
<i>D. al</i>	0,005	0,003	1	1	-	1	1	1	0,008	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,182
<i>D. au</i>	0,070	0,044	1	1	1	-	1	1	0,104	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,227
<i>G. ag</i>	0,000	0,000	1	1	1	1	-	1	0,000	1	1	1	1	1	1	1	0,124	1	0,850	1	0,001
<i>G. mi</i>	1	1	1	1	1	1	1	-	0,191	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,946
<i>L. cr</i>	2,4E-01	4,2E-02	0,111	1	0,008	0,104	0,000	0,191	-	0,098	6,1E+00	0,001	0,315	0,001	6,4E+00	1	1	1	1	0,257	0,000
<i>M. co</i>	0,586	0,526	1	1	1	1	1	1	0,098	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,039
<i>M. de</i>	0,035	0,142	0,007	1	1	1	1	1	6,1E+00	1	-	1	1	1	1	1	0,037	0,757	0,025	0,163	0,000
<i>M. mu</i>	0,000	0,001	1	1	1	1	1	1	0,000	1	1	-	1	1	1	1	0,263	1	1	1	0,004
<i>M. pa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0,315	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	0,512
<i>Ma. pa</i>	0,010	0,010	0,244	1	1	1	1	1	0,000	1	1	1	1	-	1	1	0,292	1	0,211	1	0,048
<i>Me. nu</i>	0,000	0,001	0,091	1	1	1	1	1	6,4E+00	1	1	1	1	1	-	1	0,049	1	0,078	1	0,002
<i>Mo. di</i>	0,143	0,053	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1
<i>Mo. do</i>	0,007	0,001	1	1	1	1	0,124	1	1	1	0,037	0,263	1	0,292	0,049	1	-	1	1	1	0,321
<i>Mo. ru</i>	0,302	0,059	1	1	1	1	1	1	1	1	0,757	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1
<i>P. fr</i>	0,000	9,9E+00	1	1	1	1	0,850	1	1	1	0,025	1	1	0,211	0,078	1	1	1	-	1	0,013
<i>P. op</i>	0,001	0,001	1	1	1	1	1	1	0,257	1	0,163	1	1	1	1	1	1	1	1	-	0,397
<i>T. ka</i>	4,9E-01	1,1E-01	0,020	0,189	0,183	0,227	0,001	0,946	0,000	0,039	0,000	0,004	0,511	0,048	0,002	1	0,322	1	0,013	0,397	-

Apêndice D – Comparações pareadas de MANOVA com base em variáveis de forma dos molares para machos. Acima da diagonal valores de p. Abaixo da diagonal p-valores após as correções de Bonferroni. Valores significativos estão em negrito.

	<i>C. la</i>	<i>C. ph</i>	<i>C. mi</i>	<i>Cr. ch</i>	<i>Cr. gu</i>	<i>D. al</i>	<i>D. au</i>	<i>G. ag</i>	<i>G. mi</i>	<i>L. cr</i>	<i>M. de</i>	<i>M. mu</i>	<i>Ma. in</i>	<i>Ma. pa</i>	<i>Me. nu</i>	<i>Mo. di</i>	<i>Mo. do</i>	<i>P. fr</i>	<i>P. op</i>	<i>T. ka</i>
<i>C. la</i>	-	1	0,002	0,000	1	0,001	0,004	5,6E+00	1	3,0E-02	0,055	4,6E+00	0,005	0,364	4,4E-01	0,128	0,007	0,012	5,0E+00	5,6E+00
<i>C. ph</i>	1	-	0,002	0,001	1	0,002	0,004	0,000	1	4,0E-02	0,253	0,000	0,006	0,566	4,0E+00	0,079	0,004	0,009	0,000	5,7E-01
<i>C. mi</i>	0,002	0,002	-	0,257	1	1	1	0,003	1	1	0,089	0,321	1	1	0,240	1	1	1	1	1
<i>Cr. ch</i>	0,000	0,001	0,257	-	1	0,095	0,141	1	1	0,002	0,798	1	1	1	0,169	1	0,312	0,428	1	0,065
<i>Cr. gu</i>	1	1	1	1	-	1	1	1	1	0,204	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>D. al</i>	0,001	0,002	1	0,095	1	-	1	0,007	1	0,010	0,228	0,876	1	1	1	0,471	0,180	1	1	0,253
<i>D. au</i>	0,004	0,004	1	0,141	1	1	-	0,005	1	0,169	0,179	0,509	1	1	1	1	0,820	1	1	1
<i>G. ag</i>	5,6E+00	0,000	0,004	1	1	0,007	0,005	-	1	2,1E-01	1	1	0,112	1	0,036	1	0,002	0,009	0,013	0,000
<i>G. mi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	-	0,059	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,749
<i>L. cr</i>	3,0E-02	4,0E-02	1	0,00	0,204	0,011	0,169	2,1E-01	0,059	-	0,000	0,000	0,301	0,028	4,1E+00	0,156	1	1	0,080	1
<i>M. de</i>	0,055	0,253	0,089	0,798	1	0,228	0,179	1	1	0,000	-	1	0,675	1	0,507	1	0,069	0,207	0,080	0,006
<i>M. um</i>	4,6E+00	0,000	0,321	1	1	0,876	0,509	1	1	0,000	1	-	1	1	1	1	0,040	0,442	1	0,023
<i>Ma. in</i>	0,005	0,006	1	1	1	1	1	0,112	1	0,301	0,675	1	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ma. pa</i>	0,364	0,566	1	1	1	1	1	1	1	0,028	1	1	1	-	1	1	1	1	1	0,446
<i>Me. nu</i>	4,4E-01	4,0E+00	0,240	0,169	1	1	1	0,036	1	4,1E+00	0,507	1	1	1	-	0,107	0,004	0,321	1	0,004
<i>Mo. di</i>	0,128	0,07883 6	1	1	1	0,471	1	1	1	0,156	1	1	1	1	0,107	-	1	1	1	1
<i>Mo. do</i>	0,007	0,004	1	0,312	1	0,180	0,820	0,002	1	1	0,069	0,040	1	1	0,004	1	-	1	0,495	1
<i>P. fr</i>	0,012	0,009	1	0,428	1	1	1	0,009	1	1	0,207	0,442	1	1	0,321	1	1	-	1	1
<i>P. op</i>	5,0E+00	0,000	1	1	1	1	1	0,013	1	0,080	0,080	1	1	1	1	1	0,495	1	-	1
<i>T. ka</i>	5,6E+00	5,7E-01	1	0,066	1	0,253	1	0,000	0,749	1	0,006	0,023	1	0,446	0,004	1	1	1	1	-

Apêndice E – Numeração e descrição dos *landmarks* (L); (a) Mandíbula e (b) Molares.

a

L	Definição
1	Base do canino inferior, do lado voltado para os incisivos, no ponto onde o dente se encontra com o dentário
2	Base do canino inferior, do lado voltado para a serie pré-molar, no ponto onde o dente se encontra com o dentário
3	Base do primeiro pré-molar, do lado voltado para o canino, no ponto onde o dente se encontra com o dentário
4	Base do primeiro pré-molar, do lado voltado para o segundo pré-molar, no ponto onde o dente se encontra com o dentário
5	Base do segundo pré-molar, do lado voltado para o primeiro pré-molar, no ponto onde o dente se encontra com o dentário
6	Base do segundo pré-molar, do lado voltado para o terceiro pré-molar, no ponto onde o dente se encontra com o dentário
7	Base do terceiro pré-molar, do lado voltado para o segundo pré-molar, no ponto onde o dente se encontra com o dentário
8	Base do terceiro pré-molar e do primeiro molar inferior, no ponto onde os dentes se encontram com o dentário (extremidade anterior da série molar)
9	Base do primeiro molar inferior e do segundo molar inferior, no ponto onde os dentes se encontram com o dentário
10	Base do segundo molar inferior e do terceiro molar inferior, no ponto onde os dentes se encontram com o dentário
11	Base do terceiro molar inferior e do quarto molar inferior, no ponto onde os dentes se encontram com o dentário
12	Base posterior do quarto molar inferior, no ponto onde o dente se encontra com o dentário (extremidade posterior da série molar)
13	Extremidade superior do processo coronóide
14	Extremidade posterior do processo coronóide
15	Extremidade anterior do processo condilar
16	Extremidade posterior do processo condilar
17	Extremidade inferior da fossa massetérica (reta perpendicular com o Landmark 13)
18	Extremidade anterior da fossa massetérica (reta que passa pelo canino inferior e quarto molar)
19	Ponto perpendicular à base posterior do quarto molar inferior, na base inferior do dentário
20	Ponto perpendicular à base do segundo e terceiro molar, na base inferior do dentário
21	Ponto perpendicular à base do terceiro pré-molar e do primeiro molar inferior, na base inferior do dentário
22	Ponto mais posterior do forame mental
23	Ponto perpendicular à base do canino inferior, do lado voltado para a serie pré-molar, na base inferior do dentário

b

L	Definição
1	Hipocônido do quarto molar
2	Protocônido do quarto molar
3	Paracônido do quarto molar
4	Metacônido do quarto molar
5	Entocônido do quarto molar
6	Dististílido (hipoconúlido) do quarto molar
7	Hipocônido do terceiro molar
8	Protocônido do terceiro molar
9	Paracônido do terceiro molar
10	Metacônido do terceiro molar
11	Entocônido do terceiro molar
12	Dististílido (hipoconúlido) do terceiro molar
13	Hipocônido do segundo molar
14	Protocônido do segundo molar
15	Paracônido do segundo molar
16	Metacônido do segundo molar
17	Entocônido do segundo molar
18	Dististílido (hipoconúlido) do segundo molar
19	Hipocônido do primeiro molar
20	Protocônido do primeiro molar
21	Paracônido do primeiro molar
22	Metacônido do primeiro molar
23	Entocônido do primeiro molar
24	Dististílido (hipoconúlido) do primeiro molar