

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
MUSEU NACIONAL

Arianna Rocha Camardella

**Relações Filogenéticas da Subfamília Didelphinae:
Padrões de Variação da Morfologia Crânio-dentária
(Marsupialia: Didelphidae)**

Orientador: Leandro O. Salles

Dissertação apresentada à Coordenação de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas – Zoologia

RIO DE JANEIRO

1999

Arianna Rocha Camardella

**Relações Filogenéticas da Subfamília Didelphinae:
Padrões de Variação da Morfologia Crânio-dentária
(Marsupialia: Didelphidae)**

Banca Examinadora:

**Prof. João Alves de Oliveira (MN/UFRJ)
(Presidente da Banca)**

Prof. José Carlos Nogueira (UFMG)

Prof. Marcus Vinícius Vieira (IB/UFRJ)

Rio de Janeiro, 03 de Dezembro de 1999

Trabalho realizado no Setor de Mastozoologia, Departamento de Vertebrados
do Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro

Orientador: Prof. Leandro de Oliveira Salles
Departamento de Vertebrados, Museu Nacional
Universidade Federal do Rio de Janeiro

FICHA CATALOGRÁFICA

CAMARDELLA, Arianna Rocha

Relações Filogenéticas da Subfamília Didelphinae: Padrões de Variação da Morfologia Crânio-dentária (Marsupialia: Didelphidae). Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 1999. xix, 142 p.

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Didelphidae 2. Sistemática 3. Morfologia crânio-dentária

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional

II. Teses

Agradecimentos

Agradeço em primeiro lugar ao meu orientador, Leandro O. Salles, principalmente pelo grande incentivo, desde o início dos trabalhos.

O apoio dos meus colegas, do laboratório de Mastozoologia do Museu Nacional, foi sem dúvida fundamental. Especificamente em relação a preparação desta dissertação, agradeço à minha companheira “marsupióloga” Maria Fernanda Abreu, à excelente revisora dos meus terríveis erros de português Patrícia Guedes, e ao meu amigo Guilherme Augusto, por seu apoio sempre bem vindo. As figuras foram desenhadas pelo também amigo Jair da Silva. Agradeço também à Cláudia Russo que participou gentilmente da revisão final do manuscrito.

Os curadores, Luiz Flamarion e João Alves, e os técnicos, Stella Franco e Carlos Caetano, do setor de mastozoologia do museu nacional, forneceram sempre todo o auxílio necessário à condução deste trabalho.

Agradeço aos curadores das coleções paleontológicas do Museo de La Plata, Rosendo Pascual e Marcelo Reguero, e do Museo Argentino de Ciencias Naturales, Dr. Bonaparte, por terem me recebido com tamanha gentileza.

Agradeço aos curadores das coleções do American Museum of Natural History, do Field Museum of Natural History e do University of California Museum of Vertebrate Zoology, que autorizaram o empréstimo de parte do material examinado.

Agradeço à Coordenação de Pós-Graduação, especialmente à Anete e ao Prof. Miguel Angel Monné. Este projeto foi realizado com o auxílio financeiro do CNPq, através do programa de bolsas de mestrado.

Por fim, agradeço ao meu namorado Eduardo, pelo incansável companheirismo em todos os momentos, e agradeço a minha mãe, por ser uma pessoa maravilhosa que me ensinou e me incentivou durante toda a minha vida.

RESUMO

Esta dissertação avalia as relações filogenéticas entre os gêneros viventes e fósseis da Subfamília Didelphinae a partir de uma metodologia cladista. Quatro opções de enraizamento foram avaliadas em diferentes conjuntos de análises: *Caluromys* (Caluromyinae, Didelphidae), *Sparassocynus* (Sparassocynidae), *Caenolestes* (Caenolestidae) e *Dromiciops* (Microbiotheriidae). Um total de 146 caracteres cranianos e dentários, todos interpretados como não-ordenados, foram utilizados nas análises de parcimônia realizadas utilizando-se a opção heurística (*branch swapping*) m* bb* do programa Hennig86. A análise mais abrangente, contemplando a totalidade de caracteres e táxons, é aquela enraizada com *Dromiciops*. Como resultado desta análise, quando implementada a ponderação sucessiva de caracteres, emergem três árvores mais parcimoniosas, com índice de consistência 0,56 e de retenção 0,83. Ressalta-se, entretanto, que os cladogramas resultantes de todos os conjuntos de análises apresentam relações filogenéticas semelhantes, com dois clados principais. O primeiro apresenta estrutura idêntica em todas as análises (*Micoureus* (*Marmosa* (*Marmosops* (*Gracilinanus*, *Thylamys*))). O segundo clado reúne *Lestodelphys*, *Monodelphis*, as formas fósseis (*Thylophorops*, *Hyperdidelphys*, *Thylatheridium* e *Zygolestes*) e os grandes didelfíneos viventes (*Lutreolina* (*Chironectes* (*Didelphis*, *Philander*))), porém as relações filogenéticas entre esses ramos é incongruente nas diferentes análises. O gênero *Metachirus* apresenta posicionamento instável em relação a estes dois clados. Estes resultados corroboram a existência de um grupo monofilético que reúne os grandes didelfíneos (Tribo Didelphini *sensu* McKenna & Bell, 1998). No entanto, contrariam a proposta de que todos os pequenos didelfídeos formariam um grupo monofilético (Tribo Monodelphini *sensu* McKenna & Bell, 1998).

ABSTRACT

Phylogenetic Relationships of the Subfamily Didelphinae (Marsupialia: Didelphidae): Patterns of Craniodental Morphology

This thesis used a cladistic analysis to evaluate the phylogenetic relationships among living and fossil genera of the Subfamily Didelphinae. Four different genera were used as outgroups: *Caluromys* (Caluromyinae, Didelphidae), *Sparassocynus* (Sparassocynidae), *Caenolestes* (Caenolestidae) e *Dromiciops* (Microbiotheriidae). A total of 146 cranial and dental characters were utilized in the analysis, that was performed using the branch swapping m* bb* option of the program Hennig86. Three most parsimonious trees (consistency index 0,56 and retention index 0,83) were found after applying successive weighting to the analysis with *Dromiciops* as the outgroup, comprising, thus, the totality of characters and taxa examined. All analyses yielded cladograms with similar topologies, showing two main clades. The first clade included all small didelphids, with exception of *Lestodelphys* e *Monodelphis*: (*Micoureus* (*Marmosa* (*Marmosops* (*Gracilinanus*, *Thylamys*)))), The second clade encompassed *Lestodelphys*, *Monodelphis*, the fossil taxa (*Thylophorops*, *Hyperdidelphys*, *Thylatheridium* e *Zygolestes*), and all the large didelphids (*Lutreolina* (*Chironectes* (*Didelphis*, *Philander*)))), but the phylogenetic relationships between these branches are still unclear. Furthermore, the genus *Metachirus* showed an ambiguous position in relation to these two main clades. These results corroborate the monophyly of the large didelphids (Tribe Didelphini *sensu* McKenna & Bell, 1997), but they dispute the proposal that all small didelphids form a monophyletic group (Tribe Monodelphini *sensu* McKenna & Bell, 1998).

Key words: Didelphinae, systematics, cranial and dental morphology

Sumário

Capítulo I - Introdução.....	1
1.1. Considerações Gerais.....	1
1.2. Universo Focal.....	3
1.3. Referências de Enraizamento.....	7
1.4. Objetivos.....	10
Capítulo II - Histórico Taxonômico.....	11
Capítulo III - Material e Métodos.....	14
3.1. Material.....	14
3.2. Métodos Filogenéticos.....	14
3.3. Terminologia das Estruturas Dentárias e Cranianas.....	17
Capítulo IV - Resultados.....	23
4.1. Lista de Caracteres.....	23
4.2. Análise de Parcimônia.....	50
4.3. Principais Clados e Sinapomorfias.....	61
4.4. Séries de Transformação.....	63
Capítulo V - Discussão.....	102
5.1. Grupos-externos.....	102
5.2. Didelfíneos Fósseis.....	104
5.3. Didelfíneos: Inter-relações Filogenéticas.....	106
5.4. O Monofiletismo do Gênero <i>Marmosops</i>	111
5.5. Relações Infra-genéricas em <i>Thylamys</i> , <i>Gracilinanus</i> e <i>Monodelphis</i>	112
Capítulo VI - Conclusão.....	115
Referências Bibliográficas.....	118
Apêndice 1: Exemplares Examinados.....	125
Apêndice 2: Matriz Total.....	139

Índice de Figuras

Figura 1: Propostas de classificação dos didelfíneos.....	6
Figura 2: Classificação de McKenna & Bell.....	9
Figura 3: Nomenclatura das estruturas dos molares de didelfídeos.....	19
Figura 4: Nomenclatura das estruturas dos pré-molares.....	20
Figura 5: Nomenclatura das estruturas cranianas.....	21
Figura 6: Nomenclatura das estruturas cranianas e mandibulares.....	22
Figura 7: Consenso da Análise I sem ponderação.....	53
Figura 8: Consenso da Análise I com ponderação.....	54
Figura 9: Consenso da Análise II sem ponderação.....	55
Figura 10: Consenso da Análise II com ponderação.....	56
Figura 11: Consenso da Análise III sem ponderação.....	57
Figura 12: Consenso da Análise III com ponderação.....	58
Figura 13: Consenso da Análise IV sem ponderação.....	59
Figura 14: Consenso da Análise IV com ponderação.....	60
Figura 15: Séries dentárias superiores de <i>Thylamys</i> e <i>Lutreolina</i>	94
Figura 16: Séries dentárias superiores de <i>Dromiciops</i> e <i>Marmosops</i>	95
Figura 17: Região occipital de <i>Micoureus</i> e <i>Gracilinanus</i>	96
Figura 18: Região rostral de <i>Marmosops</i> e <i>Lutreolina</i>	97
Figura 19: Incisivos inferiores de <i>Caluromys</i> e <i>Chironectes</i>	98
Figura 20: Pré-molares inferiores de <i>Metachirus</i> e <i>Didelphis</i>	99
Figura 21: Molares inferiores de <i>Lutreolina</i> , <i>Thylamys</i> e <i>Monodelphis</i>	100
Figura 22: Processos mandibulares de <i>Philander</i> e <i>Marmosa</i>	101

CAPÍTULO I - INTRODUÇÃO

1.1. Considerações Gerais

Os marsupiais formaram um dos principais componentes da fauna de mamíferos terrestres da América do Sul durante a maior parte do Cenozóico, atingindo uma diversidade total de 16 famílias, incluindo 95 gêneros fósseis (MARSHALL *et al.*, 1990). Atualmente, os membros viventes deste grupo constituem apenas uma pequena fração dessa grande fauna, correspondendo a menos de 10 % da fauna atual de mamíferos neotropicais (CREIGHTON, 1984).

As propostas taxonômicas correntes reconhecem três grupos distintos de marsupiais viventes do Novo Mundo, os quais correspondem às seguintes ordens: Microbiotheria (considerada como Superordem em MCKENNA & BELL, 1997), com uma única espécie vivente (*Dromiciops gliroides*); Paucituberculata, apresentando três gêneros e sete espécies viventes; e Didelphimorphia, que reúne a grande maioria das formas viventes de marsupiais americanos (GARDNER, 1993; SPRINGER *et al.*, 1994; MCKENNA & BELL, 1997).

A Ordem Didelphimorphia inclui ainda um grande número de formas fósseis e encontra-se distribuída através de uma ampla extensão temporal, com o fóssil mais antigo datando do final do Cretáceo (cerca de 75 milhões de anos antes do presente) (MARSHALL *et al.*, 1990; MCKENNA & BELL, 1997). Representantes fósseis desta ordem foram encontrados na América do Norte, Europa, Ásia e África, no entanto, a maior de suas radiações adaptativas foi confinada à América do Sul, desde o princípio do Cenozóico (REIG *et al.*, 1987; MARSHALL *et al.*, 1990). Os Didelphimorphia viventes somam 15 gêneros e cerca de 65 espécies (GARDNER, 1993). Todos esses gêneros atuais

são conhecidos apenas de um passado relativamente recente (Mioceno inferior) e restritos ao continente americano (REIG *et al.*, 1987; MARSHALL *et al.*, 1990; GOIN, 1995).

Os didelfimórfios são na maior parte habitantes dos trópicos úmidos sul-americanos. Apenas poucas espécies modernas encontram-se a América do Norte, ou habitam em florestas temperadas e estepes do sul da América do Sul, ou ainda o deserto da costa oeste e o altiplano do Peru e Bolívia. A maioria das espécies ocorre no mosaico de habitats a leste dos Andes e norte do Trópico de Capricórnio (EMMONS, 1997).

Esses marsupiais apresentam uma considerável diversidade morfológica e ecológica. As formas recentes incluem desde animais de tamanho médio, tais como os gambás (*Didelphis*), pesando mais que 2 Kg, até animais muito pequenos, como algumas espécies do gênero *Monodelphis*, que podem pesar somente 15 g. Esses marsupiais exploram muitos nichos ecológicos, compreendendo espécies de frugívoros arbóreos, onívoros e carnívoros terrestres, um carnívoro semi-aquático, pequenos onívoros arbóreos, e pequenos insetívoros terrestres. Pouco se conhece da biologia das espécies de menor porte, mas aparentemente todos os didelfimórfios são animais noturnos e solitários (EISENBERG, 1989; REDFORD & EISENBERG, 1992).

A composição da Ordem Didelphimorphia tem sofrido constantes alterações, principalmente no que diz respeito aos grupos fósseis (APLIN & ARCHER, 1987; REIG *et al.*, 1987; MARSHALL *et al.*, 1990; MCKENNA & BELL, 1997). Todas as espécies viventes desta ordem são tradicionalmente consideradas como pertencentes à Família Didelphidae, e geralmente estão divididas em duas subfamílias, Caluromyinae e Didelphinae (REIG *et al.*, 1987; GARDNER, 1993). A Subfamília Caluromyinae é composta por apenas cinco espécies, distribuídas em três gêneros, *Caluromys*, *Caluromysiops* e *Glironia*. A Subfamília Didelphinae inclui 12 gêneros e cerca de 60 espécies (GARDNER, 1993).

Tendências atuais de reformulação da classificação da Família Didelphidae favorecem sub-divisões infra-familiares (REIG *et al.*, 1987; MARSHALL *et al.*, 1990; KIRSCH & PALMA, 1995), ou ainda a proposição de novas famílias (HERSHKOVITZ, 1992). De uma forma geral, esses estudos concordam com a separação dos caluromiíneos em um táxon à parte, divergindo quanto às hipóteses de relações filogenéticas entre os gêneros de didelfíneos (ver Figura 1 e Capítulo II). Nessa dissertação, utilizo como referência a proposta taxonômica de MCKENNA & BELL (1997), tanto no que diz respeito à estrutura interna da Família Didelphidae quanto ao arranjo dos táxons supra-familiares (ver Figura 1 e Item 1.3).

1.2. Universo Focal

A sistemática da Subfamília Didelphinae foi estudada por vários autores (por ex. CREIGHTON, 1984; REIG *et al.*, 1987; HERSHKOVITZ, 1992; KIRSCH & PALMA, 1995; PATTON *et al.*, 1996), no entanto, as classificações propostas nesses trabalhos são bastante distintas em conteúdo, evidenciando um desacordo em relação à concepção da história filogenética do grupo (ver Figura 1 e Capítulo II).

Analizando essas propostas taxonômicas, observa-se que o monofiletismo do grupo de grandes cuícas e gambás (Tribo Didelphini *sensu* MCKENNA & BELL, 1997) é amplamente corroborado. As principais divergências são observadas nas relações filogenéticas entre os pequenos didelfíneos e no posicionamento de *Metachirus*. Este gênero é incluído por alguns autores no grupo dos grandes didelfíneos (GOIN, 1995; KIRSCH & PALMA, 1995; PATTON *et al.*, 1996), enquanto que HERSHKOVITZ (1992) propõe a associação de *Metachirus* aos pequenos didelfíneos e, ainda, outras propostas o

consideram um táxon à parte desses dois grupos (REIG *et al.*, 1987; MCKENNA & BELL, 1997).

As relações filogenéticas entre as formas de pequenos didelfíneos é uma questão especialmente controversa. Tradicionalmente, esses gêneros são considerados componentes de um agrupamento coeso e externo aos grandes didelfíneos (CREIGHTON, 1984; REIG *et al.*, 1987; GOIN, 1995; MCKENNA & BELL, 1997), porém o monofiletismo deste grupo não foi corroborado por estudos recentes que utilizaram técnicas moleculares (*e.g.* KIRSCH & PALMA, 1995; PATTON *et al.*, 1996). As questões que se apresentam dizem respeito não somente ao contexto das relações entre esses gêneros, como também destes em relação ao grupo dos grandes didelfíneos. Adicionalmente, o próprio caráter monofilético de alguns desses gêneros de pequenos didelfíneos está sendo questionado (KIRSCH & PALMA, 1995; MUSTRANGI & PATTON, 1997).

Devido a essas questões, a Subfamília Didelphinae foi selecionada como foco do presente estudo, que avalia através de uma metodologia cladista as relações filogenéticas entre os componentes desta subfamília, centrando-se principalmente nas espécies viventes de pequenos didelfíneos (Tribo Monodelphini, *sensu* MCKENNA & BELL, 1997). Deste modo, são analisados todos os gêneros viventes e fósseis incluídos na Subfamília Didelphinae: *Marmosa* (Recente, Américas); *Marmosops* (Recente, América do Sul); *Gracilinanus* (Recente, América do Sul); *Monodelphis* (Pleistoceno Superior - Recente, América do Sul e Central); *Thylatheridium* (Mioceno Superior - Pleistoceno Inferior, América do Sul); *Thylamys* (Plioceno Inferior - Recente, América do Sul); *Lestodelphys* (Pleistoceno Inferior - Recente, América do Sul); *Micoureus* (Mioceno Médio - Recente, América do Sul e Central); *Zygolestes* (Plioceno Inferior, América do Sul); *Metachirus* (Pleistoceno Superior - Recente, América do Sul e Central); *Hyperdidelphys* (Mioceno

Inferior - Plioceno Inferior, América do Sul); *Lutreolina* (Mioceno Inferior - Recente, América do Sul); *Philander* (Plioceno Inferior - Recente, Américas); *Chironectes* (Plioceno Inferior - Recente, Américas); *Thylophorops* (Plioceno Superior, América do Sul); e *Didelphis* (Pleistoceno Médio - Recente, Américas).

A proposta taxonômica de MCKENNA & BELL (1997), utilizada como base para o presente estudo, inclui as espécies de *Marmosops* no gênero *Marmosa*, porém, para os testes filogenéticos desenvolvidos aqui, estes gêneros são a princípio considerados como entidades distintas (GARDNER, 1993; MUSTRANGI & PATTON, 1997). Além disso, vários outros gêneros fósseis são classificados por esses autores como Didelphinae *incertae sedis*, os quais não foram considerados nesta análise devido à incerteza quanto à sua posição taxonômica, visto que são tidos por outros autores como táxons externos a Subfamília Didelphinae (ver REIG *et al.*, 1987; MARSHALL *et al.*, 1990; GOIN, 1991; GOIN, 1995). Assim, interpreta-se que neste estágio inicial do programa de pesquisa filogenética, cujo foco principal são os didelfíneos viventes, não seja adequada a inclusão desses táxons tão diferenciados morfologicamente.

HERSHKOVITZ (1992)	KIRSCH & PALMA (1995)	GOIN (1995)	MCKENNA & BELL (1997)
DIDELPHIDAE <i>Chironectes</i> <i>Didelphis</i> <i>Lutreolina</i> <i>Philander</i>	DIDELPHIDAE Didelphinae Didelphini <i>Chironectes</i> <i>Didelphis</i> <i>Lutreolina</i> <i>Philander</i>	DIDELPHIDAE Didelphinae Didelphini <i>Chironectes</i> <i>Didelphis</i> <i>Lutreolina</i> <i>Philander</i> <i>Thylophorops</i> † <i>Hyperdidelphys</i> †	DIDELPHIDAE Didelphinae Didelphini <i>Chironectes</i> <i>Didelphis</i> <i>Lutreolina</i> <i>Philander</i> <i>Thylophorops</i> † <i>Hyperdidelphys</i> †
MARMOSIDAE Metachirinae <i>Metachirus</i>	Metachirini <i>Metachirus</i>	Metachirini <i>Metachirus</i>	Metachirini <i>Metachirus</i>
Marmosinae <i>Gracilinanus</i> <i>Marmosa</i> <i>Marmosops</i> <i>Micoureus</i>	Marmosinae Marmosini <i>Marmosa</i> <i>Micoureus</i> Monodelphini <i>Monodelphis</i>	Marmosinae Marmosini <i>Gracilinanus</i> <i>Marmosa</i> <i>Marmosops</i> <i>Micoureus</i> Lestodelphyinae <i>Lestodelphys</i>	Monodelphini Monodelphina <i>Gracilinanus</i> <i>Marmosa</i> <i>Marmosops</i> <i>Micoureus</i> <i>Lestodelphys</i> Thylamyinae Thylamyini <i>Lestodelphys</i> <i>Thylamys</i> Marmosopsini <i>Gracilinanus</i> <i>Marmosops</i>
Monodelphinae <i>Monodelphis</i>			
Lestodelphyinae <i>Lestodelphys</i>			
Thylamyinae <i>Thylamys</i>			

Figura 1: Propostas recentes de classificação para os didelfíneos. A proposta de MCKENNA & BELL (1997) é utilizada como base no presente estudo.

1.3. Referências de Enraizamento

Tomando-se por base a maioria dos arranjos taxonômicos e filogenéticos propostos para os didelfídeos, seria natural a utilização de algum gênero da Subfamília Caluromyinae como referência de enraizamento no estudo das relações filogenéticas dos Didelphinae. No entanto, entre as análises encontradas na literatura existe uma grande variação quanto aos grupos-externos utilizados para a polarização dos caracteres.

Os estudos filogenéticos que se basearam principalmente em caracteres morfológicos utilizaram diferentes grupos-externos: CREIGHTON (1984) enraizou seu esquema filogenético da Família Didelphidae com o gênero *Dromiciops* (Família Microbiotheriidae, Ordem Microbiotheria); REIG *et al.* (1987) utilizaram um ancestral hipotético em uma análise mais ampla (Ordem Didelphimorphia). Em sua análise molecular, PATTON *et al.* (1996) utilizaram dois táxons externos, um Caenolestidae (Ordem Paucituberculata) e um Peroryctidae (Ordem Peramelia), para enraizar a Família Didelphidae. Em seus resultados, *Caluromys* e *Glironia* (Subfamília Caluromyinae) aparecem inseridos entre os didelfíneos. Apenas Kirsch e colaboradores (KIRSCH & PALMA, 1995; KIRSCH *et al.*, 1997) utilizaram *Caluromys* como grupo-externo, em suas proposições filogenéticas baseadas em técnicas de hibridização de DNA.

Para tornar o presente estudo mais diretamente comparável aos anteriores e para testar a influência da escolha do grupo-externo na análise dos didelfíneos, além do enraizamento com *Caluromys* três outras opções de grupo-externo são avaliadas. Tomando-se por base a classificação de MCKENNA & BELL (1997), estas opções representam várias categorias taxonômicas, cada vez mais abrangentes (ver Figura 2). Como representante de cada um desses táxons foi utilizado um gênero. Os critérios para a seleção deste foram: preferencialmente um representante vivente, afim de que todos os

caracteres pudessem ser diagnosticados; e que apresentasse um posicionamento basal, com o objetivo de minimizar as chances de lidar com expressões muito diferenciadas dos caracteres estudados. Quando um grupo-externo mais abrangente é utilizado, os grupos-externos menos abrangentes são adicionados à matriz para que sua posição em relação aos Didelphinae seja avaliada, desta forma o comportamento de cada grupo-externo é avaliado para o conjunto de caracteres utilizado no presente estudo.

Assim, quatro gêneros foram utilizados como grupos-externos, representando quatro diferentes categorias taxonômicas:

- *Caluromys*. Representante da Subfamília Caluromyinae, grupo-irmão vivente de Didelphinae (MARSHALL *et al.*, 1990; KIRSCH *et al.*, 1997);
- *Sparassocynus*. Único gênero da extinta Família Sparassocynidae, grupo-irmão de Didelphidae, compondo com esta a Ordem Didelphimorphia (REIG *et al.*, 1987; MARSHALL *et al.*, 1990; GOIN, 1995);
- *Caenolestes*. Representante vivente da Ordem Paucituberculata, considerada o grupo-irmão dos didelfimórfios, que juntamente com Sparassodonta compõem a Magnordem Ameridelphia (MARSHALL *et al.*, 1990; MCKENNA & BELL, 1997);
- *Dromiciops*. Único gênero vivente da Família Microbiotheriidae, representante basal vivente da Magnordem Australidelphia (MARSHALL, 1982; MARSHALL *et al.*, 1990; HERSHKOVITZ, 1995, 1999; SPOTORNO *et al.*, 1997).

COORTE MARSUPIALIA**Magnordem AUSTRALIDELPHIA**

Ordem Microbiotheria

Família Microbiotheriidae**Magnordem AMERIDELPHIA**

Ordem SPARASSODONTA

Ordem PAUCITUBERCULATA

Família Caenolestidae

Ordem DIDELPHIMORPHIA

Família † Sparassocynidae

Família Didelphidae

Subfamília **Didelphinae** (grupo-interno)Subfamília **Caluromyinae**

Subfamília † Alphadontinae

Subfamília † Peralectinae

Subfamília † Herpetotheriinae

Subfamília † Eobrasiliinae

Subfamília † Derorhynchinae

Figura 2: Resumo da classificação proposta por MCKENNA & BELL (1997) para os marsupiais, mostrando em negrito as categorias taxonômicas utilizadas no presente trabalho.

1.4. Objetivos

O presente estudo pretende contribuir para uma melhor compreensão dos padrões filogenéticos pertinentes à história evolutiva dos marsupiais sul-americanos. Neste sentido, os principais objetivos são:

1. Apreciar o conteúdo informativo do sistema tribosfênico presente na dentição de marsupiais sul-americanos, para fins de reconstrução filogenética;
2. Analisar as relações filogenéticas existentes entre os gêneros de didelfíneos viventes e fósseis;
3. Testar o monofiletismo do grupo de pequenos didelfíneos (Tribo *Monodelphini sensu MCKENNA & BELL*, 1997);
4. Analisar as relações entre espécies dos gêneros de pequenos didelfíneos, avaliando o seu monofiletismo;
5. Avaliar a influência da utilização dos diferentes grupos-externos na análise das relações filogenéticas entre as formas da Subfamília *Didelphinae*.

CAPÍTULO II – HISTÓRICO TAXONÔMICO

O trabalho clássico de SIMPSON (1945) reconhece seis superfamílias como as unidades taxonômicas básicas da diversidade de marsupiais recentes e fósseis. Com exceção dos caenolestídeos, todos os marsupiais sul-americanos viventes são alocados na Superfamília Didelphoidea, e agrupados em uma única subfamília (Didelphinae). No entanto, nenhuma inferência quanto às relações entre os gêneros de didelfídeos é feita pelo autor.

A primeira classificação que se diferencia significativamente da proposta por SIMPSON (1945) em relação aos marsupiais sul-americanos foi a de KIRSCH (1977). Seus estudos foram os primeiros a refletir o conhecimento sobre dados de serologia para inferir relações entre os marsupiais viventes. Neste trabalho, *Dromiciops* é considerado componente de uma família separada dos didelfídeos (Microbiotheriidae). Este autor propõe ainda a subdivisão da Família Didelphidae nas subfamílias Caluromyinae e Didelphinae.

SZALAY, em 1982 (também SZALAY, 1994), propõe dois grupos monofiléticos principais para os marsupiais, as Coortes Ameridelphia e Australidelphia. Este trabalho pela primeira vez relaciona *Dromiciops*, juntamente com os táxons fósseis de Microbiotheriidae, às formas australianas. Seu esquema filogenético é construído com base no estudo da morfologia dos ossos tarsais.

CREIGHTON (1984), em sua tese não publicada, analisou as relações filogenéticas entre os didelfídeos recentes com base em caracteres morfológicos e dados citogenéticos. Sua hipótese filogenética corrobora a separação dos Caluromyinae e sugere relações entre os gêneros de Didelphinae, apesar de não propôr novos agrupamentos taxonômicos para estes. Dois grupos monofiléticos basais são apresentados dentro dos didelfíneos – um

composto pelos grandes didelfíneos (*Didelphis*, *Philander*, *Chironectes* e *Lutreolina*) e outro com *Metachirus* como forma basal do grupo de pequenos didelfíneos. Sua análise aponta *Thylamys* e *Lestodelphys* como grupos-irmãos, com *Monodelphis* e *Marmosa lato sensu* (composto por espécies que atualmente estão divididas nos gêneros *Micoureus*, *Gracilinanus*, *Marmosops* e *Marmosa stricto sensu*) sucessivamente relacionados a estes.

REIG *et al.* (1985, 1987) estudaram as formas recentes e fósseis da Ordem Didelphimorphia, com base na utilização combinada de análises cromossômicas, serológicas e morfológicas. Esses autores propõem a classificação de *Sparassocynus* em uma família separada (Sparassocynidae), que compõe com Didelphidae a Superfamília Didelphoidea. Neste trabalho, a Subfamília Didelphinae é pela primeira vez subdividida em tribos: Didelphini, compreendendo as formas de grande porte; Marmosini, unindo os pequenos didelfíneos; e Metachirini, composta apenas pelo gênero *Metachirus*.

Em 1992, HERSHKOVITZ propõe um rearranjo da taxonomia dos didelfídeos viventes com a criação de novas famílias e subfamílias. A Família Didelphidae é restringida às formas de grandes didelfídeos, enquanto todas as formas pequenas foram colocadas na Família Marmosidae, juntamente com *Metachirus*. Esta nova família é composta pela Subfamília Marmosinae, contendo os gêneros *Gracilinanus*, *Marmosa*, *Marmosops* e *Micoureus*, e mais quatro subfamílias monotípicas, Thylamyinae, Lestodelphyinae, Monodelphinae e Metachirinae (Figura 1).

A proposta taxonômica mais recente baseada em caracteres morfológicos é a de GOIN (1995, 1997). Este autor considera os caluromiíneos como uma família separada e divide os didelfíneos em duas subfamílias. Sua hipótese posiciona *Metachirus* como grupo-irmão dos grandes didelfíneos, compondo com estes a Subfamília Didelphinae, e reúne todas as formas pequenas na Subfamília Marmosinae. Dentre os marmosíneos viventes,

este autor separa apenas o gênero *Monodelphis* em uma tribo à parte das outras formas de pequeno porte (Figura 1).

KIRSCH & PALMA (1995), com base em estudos de hibridização de DNA, propuseram um arranjo taxonômico bastante diferente para esses gêneros. Este estudo corrobora a proximidade filogenética de *Metachirus* com os grandes didelfíneos. No entanto, o agrupamento dos pequenos didelfíneos é pela primeira vez considerado não-monofilético, e dividido em duas subfamílias: Thylamyinae, composta por *Gracilinanus*, *Marmosops*, *Lestodelphys* e *Thylamys*; e Marmosinae, compreendendo os gêneros *Marmosa*, *Micoureus* e *Monodelphis* (Figura 1).

PATTON *et al.* (1996) examinaram as relações entre didelfídeos com base na variação de seqüências no gene mitocondrial do citocromo B utilizando, porém, apenas nove dos quinze gêneros viventes de didelfídeos. Em geral, este trabalho corroborou os resultados de KIRSCH & PALMA (1995), no que concerne às relações entre os didelfíneos. Esses autores enfatizam que não existe suporte molecular para a maioria das mudanças taxonômicas propostas por HERSHKOVITZ (1992).

MCKENNA & BELL (1997) propõem uma classificação baseada na compilação do conhecimento atual sobre as relações filogenéticas das diferentes ordens de mamíferos. Desta maneira, esta classificação é vista no presente estudo apenas como uma tentativa de consenso entre as diferentes propostas presentes na literatura, e utilizada como base para referências taxonômicas (Figura 1). Esta classificação é bastante conservativa em relação aos didelfídeos, mantendo as formas viventes divididas apenas nas subfamílias Didelphinae e Caluromyinae. A Subfamília Didelphinae é dividida em três tribos, seguindo a proposta de REIG *et al.* (1987). O posicionamento dos táxons fósseis é baseado principalmente nos trabalhos de MARSHALL e colaboradores (MARSHALL, 1987; MARSHALL *et al.*, 1990) e GOIN (1991, 1995).

CAPÍTULO III – MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

A coleção de marsupiais do Museu Nacional (MN), Rio de Janeiro, foi utilizada como base para o estudo das formas recentes. Exemplares de outras instituições foram utilizados para a inclusão de espécies viventes e fósseis não representadas na coleção do Museu Nacional: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo ; *Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* (MACN), Buenos Aires (Argentina); *Museo de La Plata* (MLP), La Plata (Argentina); *American Museum of Natural History* (AMNH), Nova Iorque (Estados Unidos); *Field Museum of Natural History* (FMNH), Chicago (Estados Unidos); *University of California Museum of Vertebrate Zoology* (MVZ), Berkeley (Estados Unidos).

O material examinado no presente estudo encontra-se listado em anexo (Apêndice 1).

3.2. Métodos Filogenéticos

Os métodos empregados na construção de hipóteses filogenéticas para a Subfamília Didelphinae baseiam-se exclusivamente na metodologia cladística (*e. g.* HENNIG, 1966; NELSON & PLATNICK, 1981; WILEY, 1981; RIEPPEL, 1988). Esta metodologia compreende, de uma forma geral, duas fases: 1) fase hipotético-dedutiva, e 2) fase indutiva. A fase 1 consiste essencialmente na formulação de hipóteses de homologia primária (PINNA, 1991). Estas hipóteses são reunidas em uma matriz de caracteres relativa

ao universo da diversidade estudada, incluindo táxons (grupos-externos ou *outgroups*) que serão interpretados como referência de enraizamento (NIXON & CARPENTER, 1993). Na fase 2 são conduzidos testes de congruência entre as homologias primárias reunidas na matriz de caracteres (RIEPPEL, 1988). Esses testes são implementados através de análises de parcimônia (FARRIS, 1983), que visam minimizar o número de hipóteses de homoplasia na elaboração de um diagrama hierárquico, o qual deve sumariar as inter-relações filogenéticas entre os táxons incluídos na matriz.

A formulação de caracteres morfológicos baseou-se na apreciação de padrões de variação da osteologia craniana e dentária. A opção pela utilização desses caracteres como fonte de informação filogenética é justificada pela inclusão das formas fósseis nesta análise. Esta avaliação implica somente na observação em lupa dos exemplares de coleção.

Como já explicitado anteriormente (ver Capítulo I), foram escolhidos como táxons terminais (grupo-interno) os gêneros viventes e fósseis (†) incluídos na Subfamília Didelphinae, os quais encontram-se listados a seguir:

<i>Didelphis</i>	<i>Metachirus</i>	<i>Thylamys</i>	<i>Thylatheridium</i> †
<i>Philander</i>	<i>Marmosa</i>	<i>Gracilinanus</i>	<i>Zygolestes</i> †
<i>Chironectes</i>	<i>Marmosops</i>	<i>Lestodelphys</i>	<i>Thylophorops</i> †
<i>Lutreolina</i>	<i>Micoureus</i>	<i>Monodelphis</i>	<i>Hyperdidelphys</i> †

Sendo o foco principal deste estudo as relações filogenéticas entre os pequenos didelfíneos (Tribo Monodelphini *sensu* MCKENNA & BELL, 1997), categorias infra-genéricas foram utilizadas como táxons terminais para a avaliação da maior diversidade possível deste grupo e, paralelamente, testar o monofiletismo de alguns de seus gêneros. A

seleção das entidades específicas para representar esses gêneros segue um critério exclusivamente de ordem prática, relativo à disponibilidade destas nas coleções estudadas.

A fim de controlar uma possível variação intra-espécifica, os exemplares examinados foram sexados e sua idade foi avaliada considerando-se a eupção e o desgaste dos dentes. Para cada espécie utilizada como táxon terminal foram observados indivíduos de ambos os性os. Para a avaliação dos caracteres cranianos apenas indivíduos considerados adultos (apresentando todos os molares irrompidos e com algum desgaste) foram utilizados. Para a avaliação dos caracteres dentários foram observados também indivíduos juvenis, sempre que disponíveis, a fim de acessar os molares decíduos e avaliar o efeito do desgaste sobre a topologia da coroa dentária.

Devido à falta de consenso na literatura corrente sobre qual seria o grupo-externo ideal para uma análise filogenética dos Didelphinae, como referido anteriormente, são testadas quatro hipóteses de enraizamento: *Caluromys*, *Sparassocynus*, *Caenolestes* e *Dromiciops*. Estes gêneros representam diferentes níveis de universalidade e são adicionados seqüencialmente à análise, a fim de que se possa avaliar a influência da escolha do grupo-externo na determinação das relações filogenéticas entre os didelfíneos. Desta forma, são implementadas as seguintes análises:

- Análise I: grupo-externo *Caluromys*
- Análise II: grupo-externo *Sparassocynus*
- Análise III: grupo-externo *Caenolestes*
- Análise IV: grupo-externo *Dromiciops*, incluindo todos os táxons examinados

As matrizes de caracteres geradas foram submetidas a algoritmos que selecionam os arranjos hierárquicos mais parcimoniosos para cada conjunto de dados analisado. A fim de dar maior liberdade ao sistema, todos os caracteres foram considerados como não-

ordenados. Dada a complexidade das matrizes analisadas, não foi factível submetê-las a algoritmos exatos, tendo sido realizadas buscas heurísticas das árvores mais parcimoniosas. Embora a busca heurística não garanta que a árvore mais parcimoniosa (ou que todas as árvores mais parcimoniosas) venha a ser encontrada, experimentos demonstram que algoritmos de rearranjo de ramos (*branch swapping*) obtêm resultados satisfatórios (DARLU & TASSY, 1993). Neste estudo, foi utilizada a combinação dos comandos m*bb* do programa Hennig86 (versão 1.5) (FARRIS, 1988), conduzido através do programa de interface Tree Gardener (versão 2.0) (RAMOS, 1997). Na impossibilidade de uma busca exaustiva, esta combinação é considerada a melhor alternativa heurística do programa Hennig86 (PLATNICK, 1989).

A fim de diminuir o número de árvores mais parcimoniosas a serem consideradas, foi implementada a opção de ponderação sucessiva dos caracteres (FARRIS, 1969) do programa Hennig86. O objetivo da ponderação é atribuir pesos menores aos caracteres homoplásticos que causam conflito entre os dados e, assim, resultar em um menor número de árvores mais parcimoniosas que as obtidas com a análise não-ponderada. Estes pesos são atribuídos em função dos índices (CI e RI) obtidos na análise não-ponderada (AMORIM, 1997). As árvores encontradas para cada análise foram resumidas em árvores de consenso estrito, que incluem somente os componentes presentes em todas as árvores mais parcimoniosas. As alternativas de otimização dos caracteres sobre estas árvores foram interpretadas com auxílio do programa Clados (versão 1.2) (NIXON, 1992).

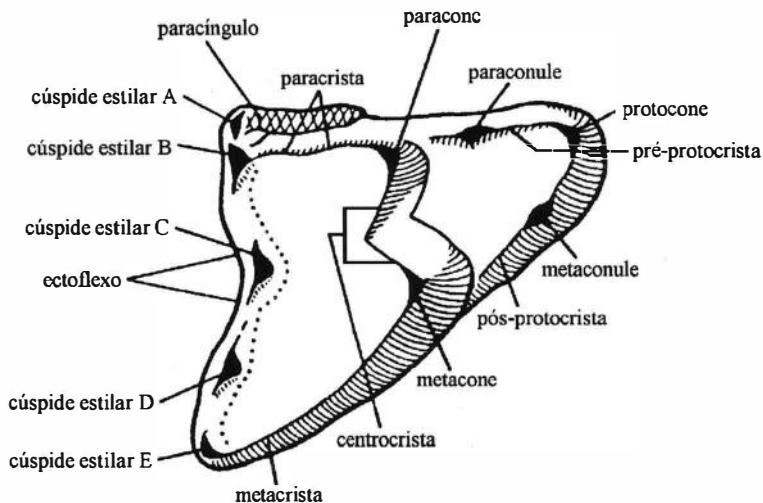
O reconhecimento dos estados não segue uma lógica específica de polarização, não sendo feita nenhuma referência à condição encontrada nos grupos-externos, portanto o estado zero de um determinado caráter não é necessariamente o estado plesiomórfico.

3.3. Terminologia das Estruturas Dentárias e Cranianas

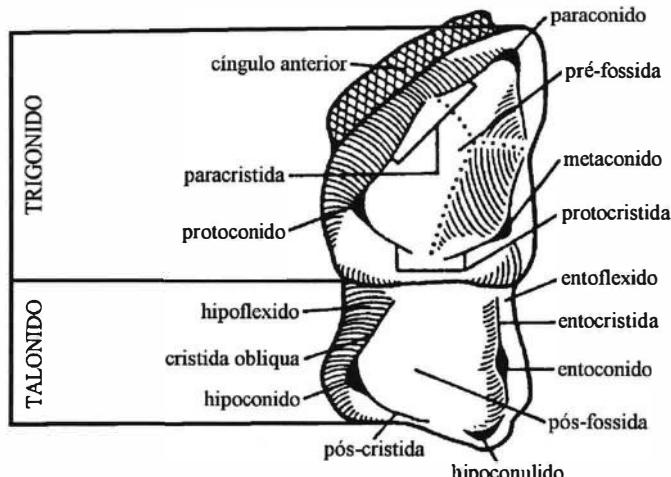
O sistema nomenclatural utilizado para designar cada dente isoladamente é estritamente descritivo, sendo esses simplesmente numerados do anterior ao posterior (CLEMENS, 1979; LUCKETT, 1993). Para facilitar a referência às séries dentárias, são utilizadas letras maiúsculas para designar os dentes superiores e letras minúsculas para os dentes inferiores. Desta forma, I1-5, C, P1-3, DP3 e M1-4 correspondem respectivamente aos dentes incisivos, canino, pré-molares, pré-molar decíduo e molares superiores, e i1-4, c, p1-3, dp3 e m1-4 aos mesmos dentes referentes à série dentária inferior. A terminologia utilizada para a estrutura da coroa dos molares foi modificada a partir de REIG *et al* (1987) (Figura 3). A homologia das cúspides dos pré-molares (Figura 4) e a denominação de outras estruturas dentárias e cranianas (Figuras 5 e 6) segue a proposta de HERSHKOVITZ (1992, 1999).

O gênero *Caenolestes* apresenta uma redução no número de incisivos superiores e inferiores, associada a uma drástica modificação na morfologia destes (MARSHALL, 1980). Portanto, não são atribuídas homologias quanto a identidade dos incisivos entre os caenolestídeos e os didelfídeos, sendo considerado o estado de *Caenolestes* como indeterminado para a maioria dos caracteres referentes aos incisivos.

ANTERIOR

L
A
B
I
A
LL
I
N
G
U
A
L

MOLAR SUPERIOR DIREITO



MOLAR INFERIOR ESQUERDO

Figura 3: Nomenclatura das estruturas da coroa dos molares de marsupiais, em vista oclusal, modificada a partir de REIG *et al.* (1987).

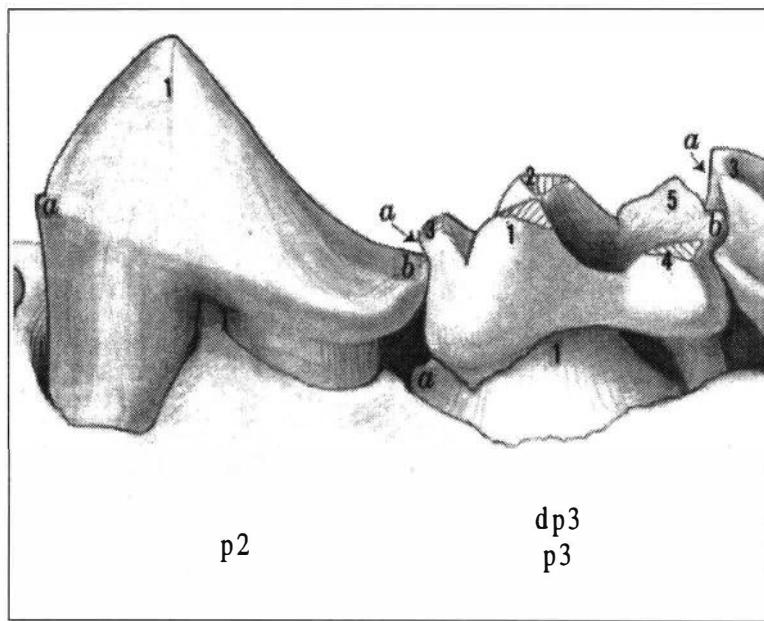
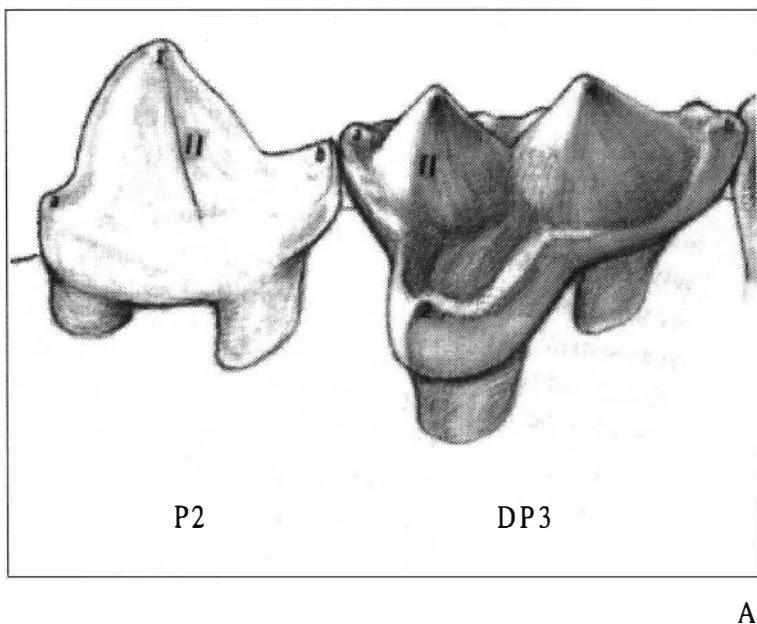


Figura 4: Nomenclatura das estruturas dos pré-molares de marsupiais, modificada a partir de HERSHKOVITZ (1999). Legenda: (A) pré-molares superiores (vista lingual): 1- paracone; 2- protocone; 4- metacone; II- epicrista; a- cúspide estilar A; b- cúspide estilar E. (B) pré-molares inferiores (vista labial): 1- protoconido; 2- metaconido; 3- paraconido; 4- hipoconido; 5- entoconido; a- paraestilido; b- hipoconulido.

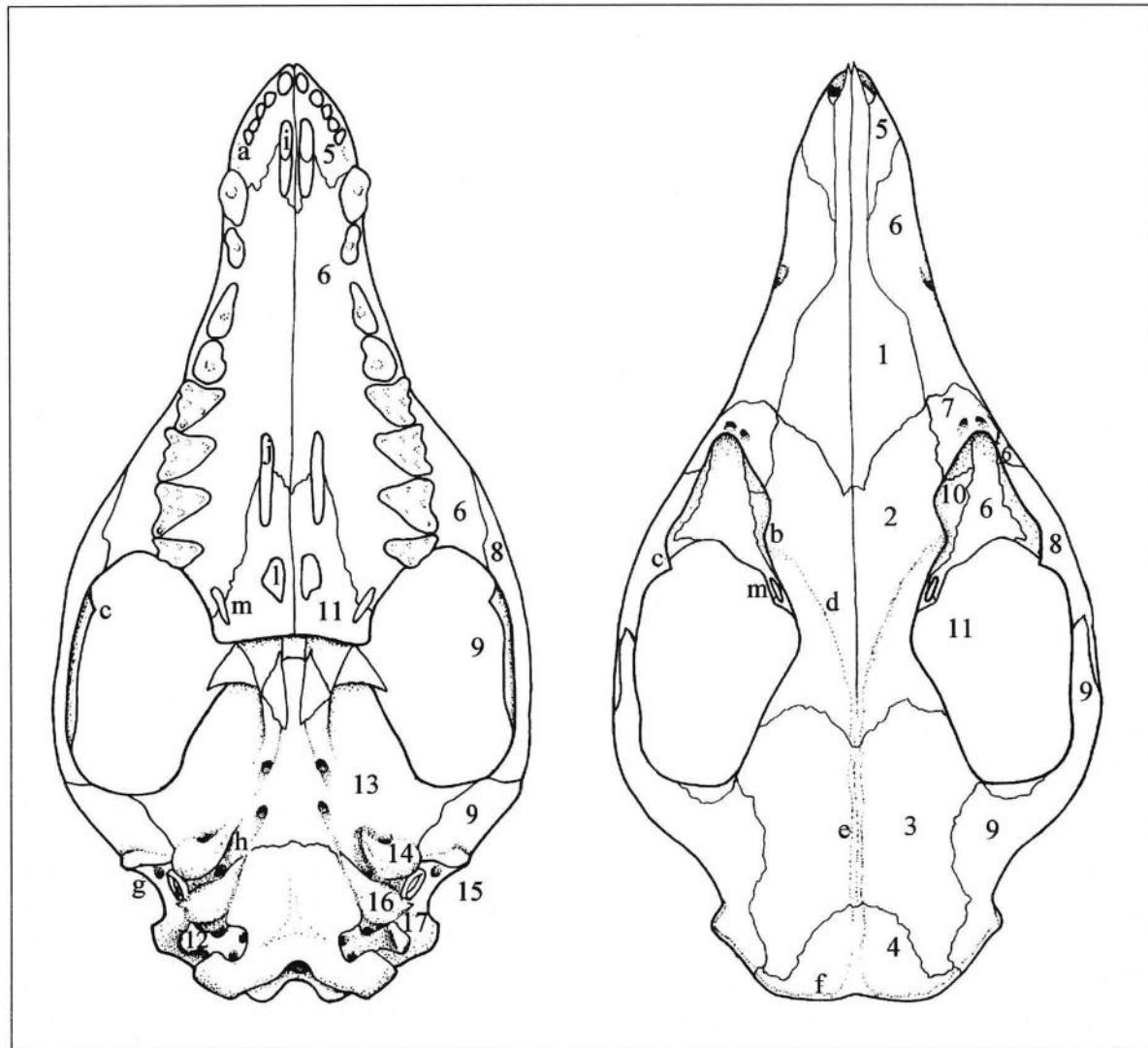


Figura 5: Nomenclatura das estruturas cranianas referidas no presente estudo, modificada a partir de HERSHKOVITZ (1992). Crânio em visão ventral e dorsal. Legenda: **1-** nasal; **2-** frontal; **3-** parietal; **4-** occipital; **5-** pré-maxilar; **6-** maxilar; **7-** lacrimal; **8-** jugal; **9-** parte escamosa do temporal; **10-** esfenóide; **11-** palatino; **12-** processo paraoccipital; **13-** alisfenóide; **14-** asa timpânica do esfenóide; **15-** ectotimpânico; **16-** parte petrosa do temporal; **17-** mastóide; **a-** fossa canina; **b-** processo pós-orbital superior; **c-** processo pós-orbital inferior; **d-** crista temporal; **e-** crista sagital; **f-** crista lambdoidal; **g-** forame pós-glenóide; **h-** fissura petrotimpânica; **i-** forame incisivo; **j-** forame maxilopalatino; **l-** forame posteromedial; **m-** forame posterolateral.

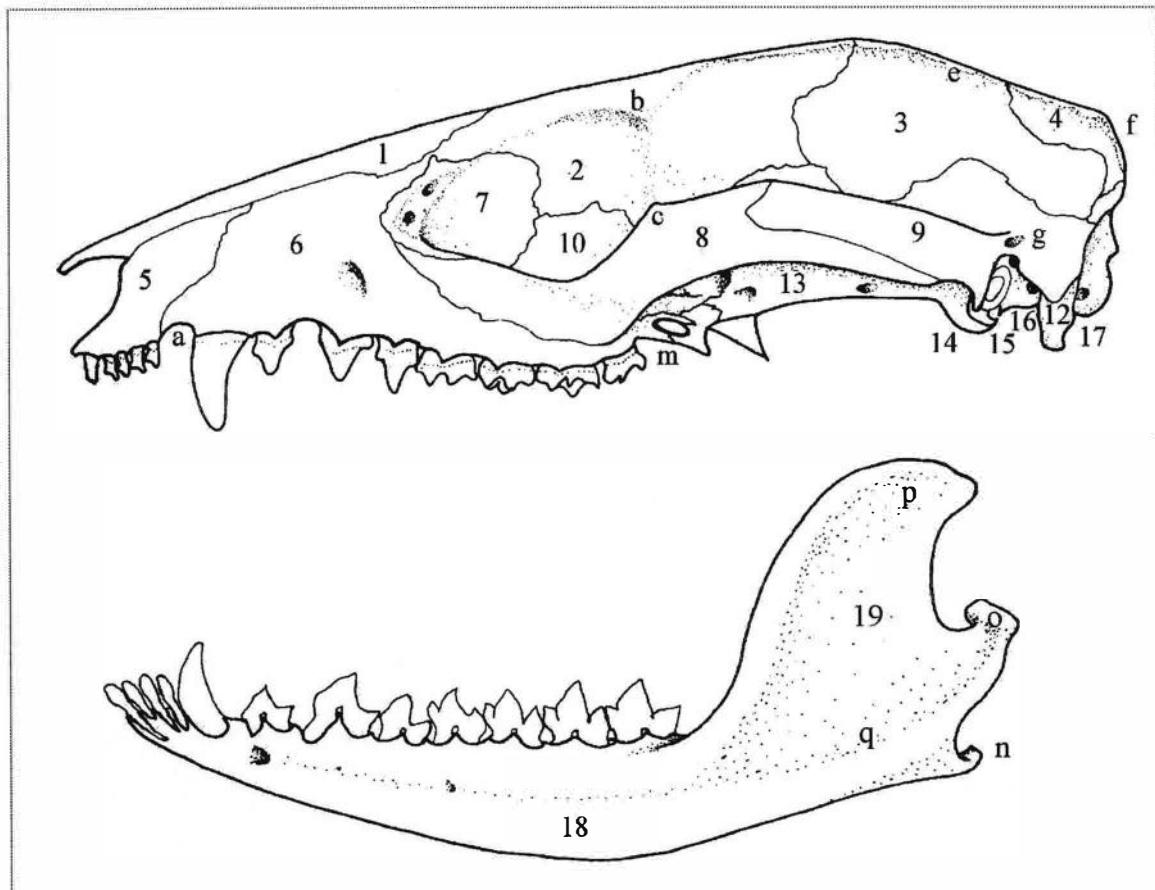


Figura 6: Nomenclatura das estruturas cranianas e mandibulares, em vista lateral, referidas no presente estudo, modificada a partir de HERSHKOVITZ (1992). Legenda: **1-** nasal; **2-** frontal; **3-** parietal; **4-** occipital; **5-** pré-maxilar; **6-** maxilar; **7-** lacrimal; **8-** jugal; **9-** parte escamosa do temporal; **10-** esfenóide; **11-** palatino; **12-** processo paraoccipital; **13-** alisfenóide; **14-** asa timpânica do esfenóide; **15-** ectotimpânico; **16-** parte petrosa do temporal; **17-** mastóide; **18-** ramo horizontal do dentário; **19-** ramo ascendente do dentário; **a-** fossa canina; **b-** processo pós-orbital superior; **c-** processo pós-orbital inferior; **d-** crista temporal; **e-** crista sagital; **f-** crista lambdoidal; **g-** forame pós-glenóide; **h-** fissura petrotimpânica; **i-** forame incisivo; **j-** forame maxilopalatino; **l-** forame posteromedial; **m-** forame posterolateral; **n-** processo angular; **o-** processo articular; **p-** processo coronóide; **q-** linha massetérica inferior.

CAPÍTULO IV – RESULTADOS

A partir da avaliação de estruturas dentárias e cranianas foi proposto um total de 146 caracteres, dos quais a grande maioria é inédita. A seguir são apresentados os caracteres e respectivos estados reconhecidos no presente estudo. Como já explicitado nos Métodos, a seqüência de estados de caráter não segue nenhum padrão de polarização, portanto, o estado zero de um determinado caráter não é necessariamente o estado plesiomórfico.

4.1. Lista de Caracteres

Série dentária superior

1 - Forma dos incisivos :

(0) coniforme

(1) espatulada

2 - Posição dos incisivos anteriores:

(0) sem diastema entre I1 e I2

(1) diastema distinto entre I1 e I2

3 - Altura relativa da coroa do I1:

(0) I1 consideravelmente maior que I2

(1) I1 pouco maior que I2

4 - Largura relativa da coroa dos I1 e I2:

- (0) I1 e I2 aproximadamente iguais em largura
- (1) I2 distintamente mais largo que I1

5 - Largura relativa dos incisivos I2-5:

- (0) I5 mais estreito antero-posteriormente que I4
- (1) largura das coroas praticamente igual
- (2) largura das coroas aumentam do I2 ao I5

6 - Desenvolvimento dos caninos:

- (0) pouco desenvolvidos
- (1) muito desenvolvidos

7 - Presença de cúspides acessórias nos caninos:

- (0) ausentes
- (1) presentes

8 - Desenvolvimento do diastema entre os incisivos e os caninos:

- (0) pequeno
- (1) desenvolvido

9 - Tamanho relativo do P1:

- (0) extremamente reduzido, do tamanho de um incisivo
- (1) muito reduzido
- (2) pouco reduzido, não tão menor que P2-3

10 - Forma do P1:

- (0) cônico ou laminar
- (1) com o paracone deslocado anteriormente

11 – Presença de cíngulo labial no P1:

- (0) ausente
- (1) presente

12 - Presença de cíngulo lingual no P1:

- (0) ausente
- (1) presente

13 – Presença de cúspide estilar A no P1:

- (0) ausente
- (1) presente

14 - Presença de cúspide estilar E no P1:

- (0) ausente
- (1) presente

15- Presença de diastema entre o canino e o P1:

- (0) P1 e C em contato, diastema ausente
- (1) presença de pequeno diastema entre P1 e canino

16 - Desenvolvimento de diastema entre P1 e P2:

- (0) pequeno
- (1) desenvolvido

17 - Altura relativa da coroa dos P2 e P3:

- (0) P2 mais alto que P3
- (1) P2 de altura semelhante a P3
- (2) P2 mais baixo que P3

18 - Largura relativa do paracone dos P2 e P3:

- (0) P2 mais largo que P3
- (1) P2 de largura semelhante a P3
- (2) P2 mais estreito que P3

19 - Desenvolvimento relativo da base da coroa dos P2 e P3:

- (0) base do P2 mais desenvolvida que do P3
- (1) desenvolvimento semelhante
- (2) base do P3 mais desenvolvida

20 – Desenvolvimento do cíngulo labial no P2:

- (0) ausente
- (1) incompleto
- (2) completo

21 – Desenvolvimento do cíngulo lingual no P2:

- (0) ausente
- (1) incompleto
- (2) completo

22 - Presença de cúspide estilar A no P2:

- (0) ausente
- (1) presente

23 - Desenvolvimento da epicrista no P2:

- (0) ausente ou reduzida
- (1) desenvolvida, formando uma região postero-lingual côncava

24 - Forma dos P2-3:

- (0) em forma de lâmina
- (1) cônicos

25 - Dimensão lábio-lingual dos P2-3:

- (0) largos
- (1) relativamente estreitos

26 – Desenvolvimento do cíngulo labial no P3:

- (0) ausente
- (1) incompleto
- (2) completo

27 - Desenvolvimento do cíngulo lingual no P3:

- (0) ausente
- (1) incompleto
- (2) completo

28 - Presença de cúspide estilar A no P3:

- (0) ausente
- (1) presente

29 - Presença de cúspide estilar E no P3:

- (0) ausente
- (1) presente

30 – Desenvolvimento da epicrista no P3:

- (0) ausente ou reduzida
- (1) desenvolvida, formando uma região postero-lingual côncava

31 - Alinhamento da série pré-molar:

- (0) desalinhada, P3 com a região anterior voltada lingualmente
- (1) alinhada

32 – Tamanho relativo do DP3 (Figura 15):

- (0) sub-igual ao M1
- (1) muito menor que M1

33 – Desenvolvimento do DP3:

- (0) pequena redução da concha estilar na região anterior
- (1) concha estilar bastante reduzida, cúspide estilar B ausente

34 - Tamanho relativo dos molares M1-3 (Figura 16):

- (0) aumentam de tamanho ao longo da série
- (1) M3 é o menor, M1 igual ou maior que M2

35 - Forma dos molares M1-3:

- (0) muito comprimidos antero-posteriormente
- (1) não tão comprimidos antero-posteriormente
- (2) relativamente largos

36 – Desenvolvimento do ectoflexus no M3 (Figura 15):

- (0) ausente
- (1) pouco pronunciado
- (2) bastante desenvolvido

37 - Presença de sulco na parede labial dos molares:

- (0) presente entre B e D
- (1) sem sulco

38 - Comprimento do paracíngulo dos molares:

- (0) presente apenas na região anterior
- (1) ocupando toda a lateral do paracone

39 - Largura do paracíngulo dos molares:

(0) largo

(1) estreito

40 – Desenvolvimento da pré-protocrista dos molares:

(0) conectada ao paracíngulo

(1) estendendo-se lateralmente ao paracone

(2) formando um sulco lingual ao paracone

(3) conectada ao paracone

41 - Desenvolvimento da pós-protocrista dos molares:

(0) formando um cíngulo posterior

(1) estendendo-se lateralmente ao metacone

(2) formando um sulco lingual ao metacone

42 - Altura relativa do protocone dos molares:

(0) muito baixo (menor do que paracone)

(1) baixo (sub-igual ao paracone)

(2) alto (sub-igual ao metacone)

43 - Largura da porção lingual do protocone dos molares:

(0) afilada

(1) alargada

44 – Desenvolvimento lábio-lingual do protocone dos molares (Figura 15):

- (0) contraído em direção aos paracone e metacone
- (1) alongado lingualmente

45 - Tamanho relativo do paracone e do metacone nos M1-3:

- (0) paracone muito reduzido em relação ao metacone
- (1) paracone pouco reduzido
- (2) paracone e metacone sub-iguais

46 - Distância entre paracone e metacone nos molares

- (0) separados
- (1) aproximados

47 - Presença de paraconule:

- (0) ausente
- (1) presente em pelo menos um dos molares

48 – Presença de metaconule:

- (0) ausente
- (1) presente em pelo menos um dos molares

49 – Posição e desenvolvimento da paracrista nos M1-3:

- (0) ligada a cúspide estilar B
- (1) ligada a concha entre as cúspides estilares A e B
- (2) pequena, não atingindo a concha estilar
- (3) ligada a ponta paraestilar

50 - Desenvolvimento da região metaestilar dos molares:

- (0) pouco desenvolvida
- (1) muito desenvolvida

51 - Forma da centrocrista, em vista oclusal (Figura 16):

- (0) quase reta, não se aproxima da concha estilar
- (1) em forma de U, aproximando-se da concha estilar

52 – Desenvolvimento da concha estilar:

- (0) ausente ou reduzida
- (1) estreita
- (2) alargada

53 – Desenvolvimento da cúspide estilar B, em relação ao paracone:

- (0) B menor que o paracone
- (1) alturas semelhantes
- (2) B maior que o paracone

54 – Desenvolvimento da cúspide estilar D, em relação a B:

- (0) D pequena, menor que B
- (1) D e B aproximadamente do mesmo tamanho
- (2) D bem desenvolvida, maior que B

55 - Presença da cúspide estilar D no M3:

- (0) ausente
- (1) presente

56 - Presença da cúspide estilar C:

- (0) ausente em todos os molares
- (1) presente em ao menos um dos molares
- (2) sempre presente em todos os molares

57 – Posição da cúspide estilar C nos M1-3:

- (0) geminada a cúspide estilar D
- (1) isolada, em posição central

58 – Forma da cúspide estilar C:

- (0) dupla
- (1) simples

59 – Largura lábio-lingual do M4 (Figura 16):

- (0) M4 com largura semelhante ao M3
- (1) M4 com largura visivelmente menor que os outros molares

60 – Comprimento antero-posterior do M4:

- (0) M4 pouco reduzido em comprimento
- (1) M4 muito comprimido antero-posteriormente

61 - Desenvolvimento relativo do paracone e metacone no M4:

- (0) paracone e metacone sub-iguais
- (1) metacone visivelmente reduzido
- (2) metacone muito reduzido ou ausente

62 - Presença de paracíngulo no M4:

- (0) ausente
- (1) presente

63 - Desenvolvimento da concha estilar no M4:

- (0) muito reduzida ou ausente
- (1) presente e com cúspides

Morfologia craniana

64 - Desenvolvimento do rostro:

- (0) curto
- (1) alongado e afilado

65 - Proporção entre o comprimento anterior do nasal e da pré-maxila (Figura 18):

- (0) nasal mais longo ou do mesmo tamanho
- (1) pré-maxila mais longa

66 - Desenvolvimento do alargamento posterior do nasal:

- (0) ausente ou reduzido
- (1) desenvolvido

67 - Desenvolvimento das cristas sagital e temporal:

- (0) ausentes
- (1) pouco desenvolvidas
- (2) muito desenvolvidas, crista sagital estendendo-se até o frontal

68 - Desenvolvimento do processo pós-orbital superior:

- (0) reduzido ou ausente
- (1) desenvolvido em forma laminar
- (2) muito desenvolvido em forma de ponta

69 - Desenvolvimento do processo pós-orbital inferior:

- (0) pouco desenvolvido
- (1) muito desenvolvido

70 - Desenvolvimento da crista lambdoidal (Figura 17):

- (0) reduzida ou ausente
- (1) desenvolvida

71 - Desenvolvimento da órbita:

- (0) grandes
- (1) pequenas

72 - Forma da caixa craniana:

- (0) larga, arredondada
- (1) com constricção na região anterior

73 – Desenvolvimento da fossa canina (Figura 18):

- (0) desenvolvida, com dobra evidente em vista lateral
- (1) sem dobra, reta

74 – Posição relativa da pré-maxila na região média do forame incisivo:

- (0) pré-maxila no mesmo plano que palatino
- (1) pré-maxila se insere mais dorsalmente ao palatino

75 - Desenvolvimento do forame incisivo:

- (0) muito desenvolvido, estendendo-se até a região do P2
- (1) estendendo-se até o canino
- (2) reduzido, estendendo-se até o I5

76 – Desenvolvimento do forame posterolateral do palatino:

- (0) pequena
- (1) grande

77 - Desenvolvimento do forame posteromedial:

- (0) ausente
- (1) pequena
- (2) grande

78 - Desenvolvimento do forame maxilopalatino:

(0) pequena

(1) grande

79 - Desenvolvimento do forame lateral:

(0) ausente

(1) pequena

(2) grande

80 - Forma da extremidade posterior do palatino:

(0) evidentemente côncava

(1) aproximadamente reta

81 - Comprimento do palatino posterior ao M4:

(0) pequeno (menor que o M3)

(1) médio (tamanho de um M3)

(2) grande (maior que o M3)

82 - Desenvolvimento do processo antero-medial da asa timpânica do esfenóide:

(0) ausente ou reduzido

(1) pequeno, fino

(2) desenvolvido

83 - Forma da asa timpânica do esfenóide:

- (0) arredondada, desenvolvida
- (1) achatada

84 - Proximidade entre a asa do esfenóide e a parte petrosa do temporal:

- (0) muito separados, ectotimpânico formando o assoalho da bula
- (1) próximos, ectotimpânico visível ventralmente
- (2) fusionados, ectotimpânico não é visível ventralmente

85 - Desenvolvimento da fissura petrotimpânica:

- (0) pequena
- (1) desenvolvida

86 - Desenvolvimento do processo paraoccipital (Figura 17):

- (0) ausente ou vestigial
- (1) pequeno
- (2) desenvolvido

87 - Desenvolvimento do mastóide

- (0) longo, encostando na bula auditiva
- (1) pequeno, não encostando na bula auditiva

88 – Desenvolvimento da sutura entre mastóide e occipital:

- (0) fusionada
- (1) aberta

89 – Presença de abertura entre parietal, mastóide e occipital (Figura 17):

- (0) ausente, ossos fusionados
- (1) presente

90 - Posição do forame pós-glenóide:

- (0) voltado ventralmente
- (1) visível lateralmente

Série dentária inferior

91 - Posição de implantação do i2:

- (0) alvéolo em linha com os i1 e i3
- (1) alvéolo do i2 mais lingual, desalinhado

92 - Tamanho relativo dos incisivos i1-4:

- (0) diminuem progressivamente do i1 até o i4
- (1) aproximadamente do mesmo tamanho

93 - Forma da face labial da coroa dos incisivos:

- (0) alargada antero-posteriormente
- (1) circular

94 - Forma da base lingual dos incisivos (Figura 19):

- (0) com protuberância projetando-se linguo-posteriormente
- (1) pequena e lobular, incisivos cilíndricos

95 - Forma dos caninos:

- (0) cônicos, semelhantes aos superiores
- (2) retangulares em vista lateral e comprimidos lábio-lingualmente

96 - Presença de cúspides acessórias nos caninos:

- (0) ausentes
- (1) presentes

97 - Desenvolvimento do diastema entre os incisivos e os caninos:

- (0) ausente
- (1) presente

98 - Tamanho do p1:

- (0) muito reduzido, do tamanho de um incisivo
- (1) reduzido
- (2) não tão menor que p2 ou p3

99 - Forma do p1:

- (0) retangular em vista lateral, protoconido com marcante deslocamento anterior
- (1) protoconido com pequeno deslocamento anterior

100 - Presença de paraestilido no p1 (Figura 20):

- (0) ausente
- (1) presente

101 – Desenvolvimento do diastema entre canino e p1:

(0) ausente

(1) presente

102 - Desenvolvimento do diastema entre os p1 e p2:

(0) reduzido

(1) desenvolvido

103 - Altura relativa dos p2 e p3:

(0) p2 mais alto que p3

(1) p2 de altura semelhante a p3

(2) p2 mais baixo que p3

104 - Largura relativa dos p2 e p3:

(0) p2 mais largo que p3

(1) p2 de largura semelhante a p3

(2) p2 mais estreito que p3

105 – Presença de diastema entre p2 e p3:

(0) ausente

(1) presente

106 - Forma dos p2-3:

(0) coroa retangular em vista lateral, com o protoconido deslocado anteriormente

(1) bastante triangulares, com protoconido pouco deslocado anteriormente

107 – Desenvolvimento do cíngulo labial no p2:

- (0) ausente
- (1) incompleto

108 – Desenvolvimento do cíngulo lingual no p2:

- (0) ausente
- (1) incompleto
- (2) completo

109 - Presença de paraestilido no p2:

- (0) ausente
- (1) presente

110 - Dimensão lábio-lingual dos p2-3:

- (0) largos
- (1) relativamente estreitos

111 – Desenvolvimento do cíngulo labial no p3:

- (0) ausente
- (1) incompleto
- (2) completo

112 – Desenvolvimento do cíngulo lingual no p3:

- (0) ausente
- (1) incompleto
- (2) completo

113 - Presença de paraestilido no p3:

- (0) ausente
- (1) presente

114 - Diferenciação das cúspides no dp3 (Figura 21):

- (0) todas as cúspides diferenciadas
- (1) metaconido ausente
- (2) hipoconulido ausente

115 - Comprimento antero-posterior do talonido nos m1-3:

- (0) talonido mais comprido ou igual ao trigonido
- (1) talonido mais curto que trigonido

116 - Largura lábio-lingual do talonido nos m1-3:

- (0) talonido mais estreito ou sub-igual ao trigonido
- (1) talonido mais largo

117 - Altura relativa do trigonido nos m1-3:

- (0) trigonido muito mais alto que talonido
- (1) trigonido pouco mais alto que talonido
- (2) trigonido baixo, altura semelhante a do talonido

118 - Forma do trigonido dos molares:

- (0) largo lábio-lingualmente, e curto antero-posteriormente
- (1) mais comprido que largo, ou com lados iguais

119 - Largura do cíngulo anterior:

- (0) fino, reduzido
- (1) largo
- (2) muito desenvolvido, bem côncavo

120 - Posição de inserção do cíngulo anterior no paraconido:

- (0) começando labial à borda anterior do paraconido
- (1) começando na borda do paraconido, unido ao paraestilido

121 - Presença de prolongamento posterior do cíngulo anterior (ectocíngulo):

- (0) cíngulo estendendo-se até a região anterior do protoconido
- (1) cíngulo estendendo-se até o hipoconido

122 - Posição relativa do paraconido:

- (0) aproximado do metaconido
- (1) deslocado anteriormente, distante do metaconido

123 - Forma do paraconido:

- (0) cônico e reto
- (1) com a base recurvada para a região anterior, recobrindo parte do dente anterior

124 - Desenvolvimento relativo do protoconido:

- (0) muito desenvolvido
- (1) não tão maior que as outras cúspides do trigonido

125 - Desenvolvimento relativo do paraconido nos molares:

- (0) paraconido reduzido, evidentemente menor que metaconido
- (1) paraconido desenvolvido, aproximando-se do tamanho do metaconido

126 - Orientação da protocristida nos m2-4:

- (0) perpendicular ao eixo da série molar
- (1) formando um ângulo distintamente oblíquo com o eixo da série molar

127 - Distância entre protoconido e metaconido:

- (0) próximos, parte posterior do trigonido com parede alta
- (1) separados, com protocristida funda

128 - Forma da cristida obliqua (Figura 21):

- (0) se conectando a base do protoconido na região labial
- (1) mais obliqua, se conectando a base do protoconido em uma posição mais lingual

129 – Altura relativa do hipoconido nos m1-3:

- (0) desenvolvido, mais alto ou igual ao entoconido
- (1) mais baixo que o entoconido

130 - Projeção do hipoconido para a região labial nos m1-3 (Figura 21):

- (0) muito mais projetado que o protoconido
- (1) pouco projetado
- (2) igual ao protoconido

131 - Forma do hipoconido nos m1-3:

- (0) alongado antero-posteriormente
- (1) cônico

132 - Tamanho relativo do hipoconulido:

- (0) hipoconulido com desenvolvimento semelhante ao entoconido
- (1) hipoconulido reduzido

133 - Tamanho relativo do entoconido:

- (0) entoconido bem desenvolvido, semelhante ao paraconido
- (1) entoconido é a cúspide mais alta do talonido
- (2) entoconido reduzido

134 - Forma do entoconido:

- (0) cônico
- (1) entoconido alongado antero-posteriormente, em forma de lâmina

135 - Desenvolvimento do entoflexido:

- (0) pouco desenvolvido, base do entoconido unida à base do metaconido
- (1) muito desenvolvido, existe um dobra evidente entre entoconido e metaconido

136 – Tamanho relativo do m4:

- (0) muito reduzido
- (1) menor e mais estreito que o m3
- (2) tamanho semelhante ao do m3

137 - Desenvolvimento do talonido do m4:

- (0) muito reduzido, unicuspídeo ou bicuspídeo
- (1) reduzido, mas tricuspídeo
- (2) tricuspídeo, com desenvolvimento semelhante ao dos outros molares

138 – Posição relativa do hipoconulido no m4:

- (0) geminado ao entoconido
- (1) medial, formando uma ponta posterior independente

Mandíbula

139 - Forma geral do processo coronóide (Figura 22):

- (0) alargada
- (1) afilada

140 – Alongamento posterior do processo coronóide (Figura 22):

- (0) alongado, estendendo-se mais posteriormente que o processo articular
- (1) curto, terminando anteriormente ao processo articular

141 - Ângulo formado entre o ramo horizontal e o ramo ascendente mandibular:

- (0) cerca de 90°
- (1) evidentemente mais aberto

142 - Desenvolvimento da linha massetérica inferior:

- (0) pouco desenvolvido
- (1) muito desenvolvido, com alargamento evidente

143 – Posição relativa dos ramos ascendentes (em vista dorsal):

- (0) aproximadamente paralelos
- (1) com porções superiores marcadamente divergentes

144 - Angulação da região posterior do dentário:

- (0) dobra reduzida, processo articular pouco mais alto que a série dentária
- (1) dobra acentuada, processo articular muito mais alto que a série dentária

145 - Forma do processo angular:

- (0) alargado
- (1) afilado

146 – Posição do processo angular em relação ao ramo mandibular:

- (0) processo articular pouco inflexionado, aproximadamente vertical
- (1) processo articular muito inflexionado

4.2. Análise de Parcimônia

São apresentados a seguir os resultados referentes aos conjuntos de análises realizadas com as quatro opções de enraizamento, como já explicitado na Introdução (Capítulo I) e nos Métodos (item 3.2). Estes resultados foram obtidos com a aplicação da combinação de *branch swapping m*bb** do programa Hennig86, sendo implementada ponderação sucessiva e apresentada a árvore de consenso para cada conjunto de análises. A matriz, com o total de caracteres e táxons utilizados, encontra-se em anexo (Apêndice 2).

Em todas estas opções o grupo-interno inclui os mesmos táxons de didelfíneos, sendo sucessivamente modificado apenas pela inclusão do grupo-externo da análise anterior. Dos quatro conjuntos de análises, o único que apresenta o conjunto total de informações levantadas neste trabalho é a Análise IV. Nas outras análises, alguns caracteres não apresentaram variação de estado entre os táxons-terminais, sendo portanto retirados da matriz.

Análise I

Grupo-externo: *Caluromys*

Número de táxons no grupo-interno: 31

Número de caracteres analisados: 139 (retirados os caracteres 1, 2, 8, 62, 75, 91 e 93)

Resultados:

Sem ponderação: 9 árvores – 517 passos, ci 34, ri 68

consenso – 536 passos, ci 32, ri 66

Com ponderação: 1 árvore – 933 passos, ci 58, ri 85

A árvore de consenso estrito da análise sem ponderação (Figura 7) não apresenta incongruências em relação àquela encontrada com a implementação da ponderação sucessiva (Figura 8), apenas aparece com maior número de politomias. A única exceção refere-se ao gênero *Marmosops*, que emerge como um grupo monofilético na primeira árvore e forma uma seqüência parafilética na segunda.

Análise II

Grupo-externo: *Sparassocynus*

Número de táxons no grupo-interno: 32

Número de caracteres analisados: 139 (retirados os caracteres 1, 2, 8, 62, 75, 91 e 93)

Resultados:

Sem ponderação: 96 árvores – 529 passos, ci 33, ri 68

consenso – 591 passos, ci 29, ri 62

Com ponderação: 12 árvores – 928 passos, ci 58, ri 86

consenso – 933 passos, ci 58, ri 86

A árvore sem ponderação sucessiva (Figura 9) é expressivamente menos resolvida do que a obtida após a ponderação (Figura 10), posicionando todas as formas fósseis na politomia basal. O gênero *Marmosops* aparece com as mesmas topologias observadas na Análise I.

Análise III

Grupo-externo: *Caenolestes*

Número de táxons no grupo-interno: 33

Número de caracteres analisados: 142 (retirados os caracteres 2, 62, 91 e 93)

Resultados:

Sem ponderação: 54 árvores – 570 passos, ci 32, ri 66

consenso – 593 passos, ci 31, ri 64

Com ponderação: 15 árvores – 984 passos, ci 54, ri 81

consenso – 987 passos, ci 54, ri 81

As duas árvores de consenso apresentam estrutura totalmente correspondente, apenas aquela não ponderada (Figura 11) aparece menos resolvida que a árvore obtida após a ponderação sucessiva (Figura 12).

Análise IV

Grupo-externo: *Dromiciops*

Número de táxons no grupo-interno: 34

Número de caracteres analisados: 146

Resultados:

Sem ponderação: 111 árvores – 603 passos, ci 31, ri 66

consenso – 647 passos, ci 29, ri 62

Com ponderação: 3 árvores – 962 passos, ci 56, ri 83

consenso – 962 passos, ci 56, ri 83

Da mesma forma que nas análises I e II, a única incongruência entre as duas árvores de consenso estrito (Figuras 13 e 14) é o esquema de relações entre as espécies de *Marmosops*.

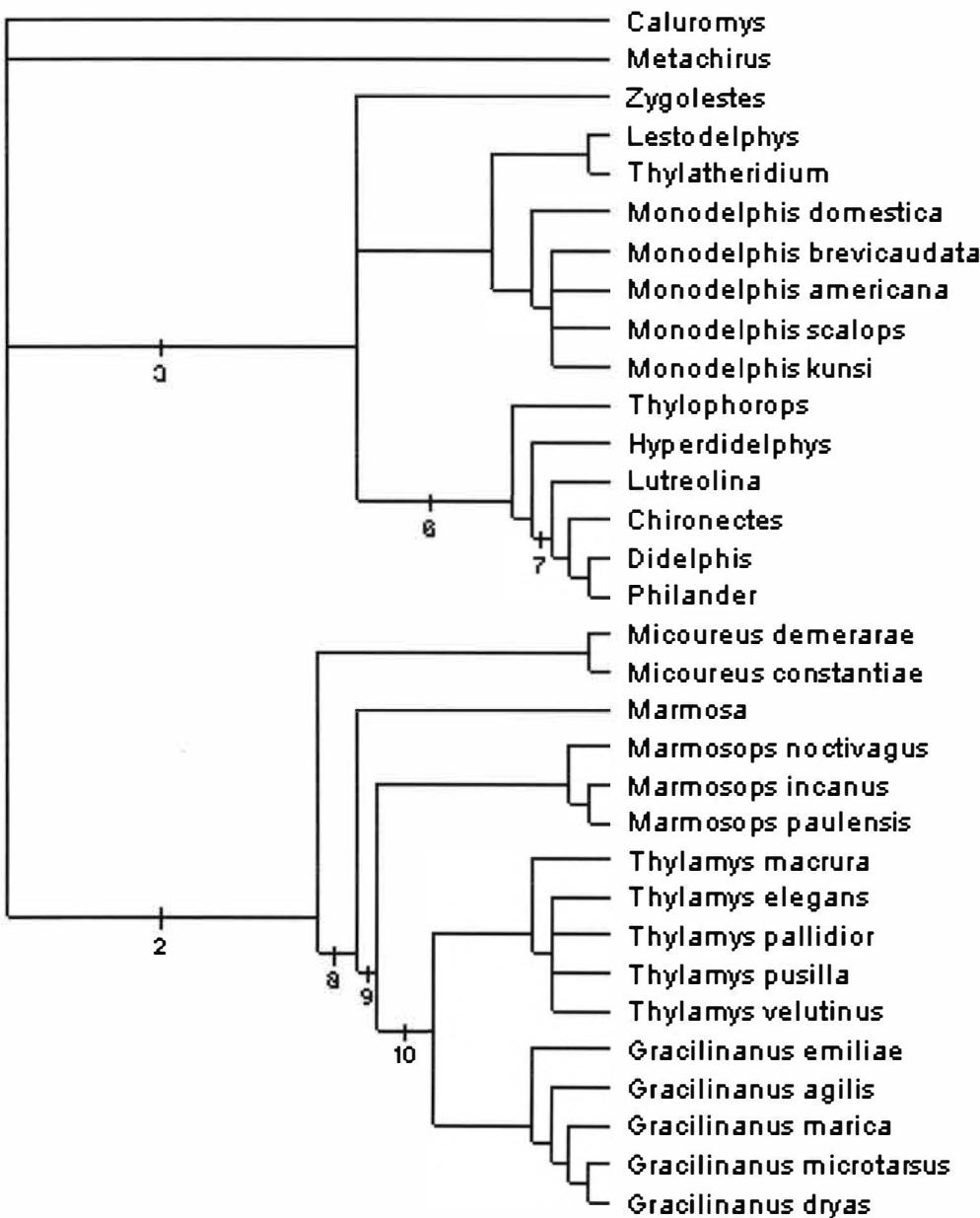


Figura 7: Análise I, sem ponderação

Consenso - 536 passos, ci 32, ri 66

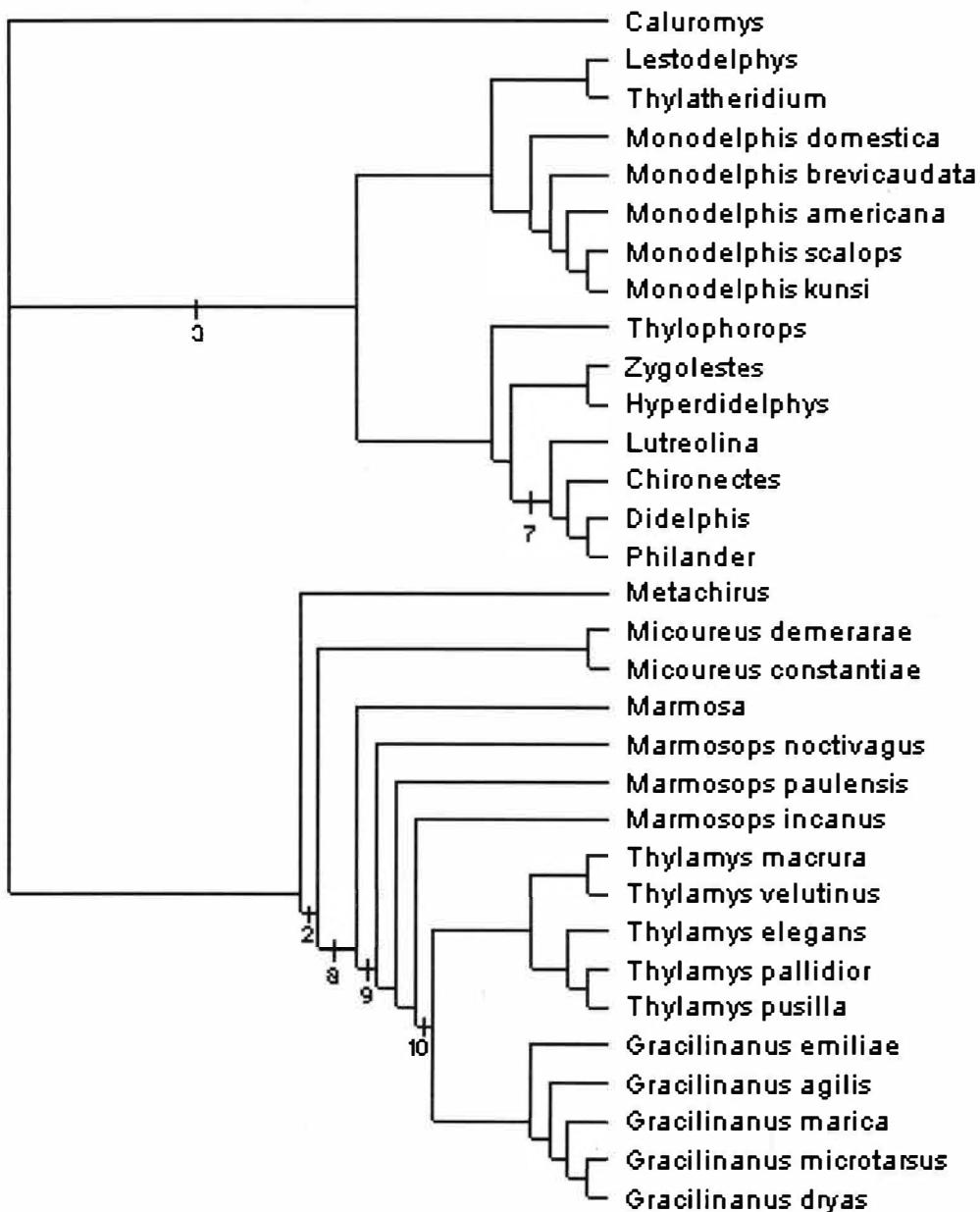


Figura 8: Análise I, com ponderação sucessiva

1 árvore - 933 passos, ci 58, ri 85

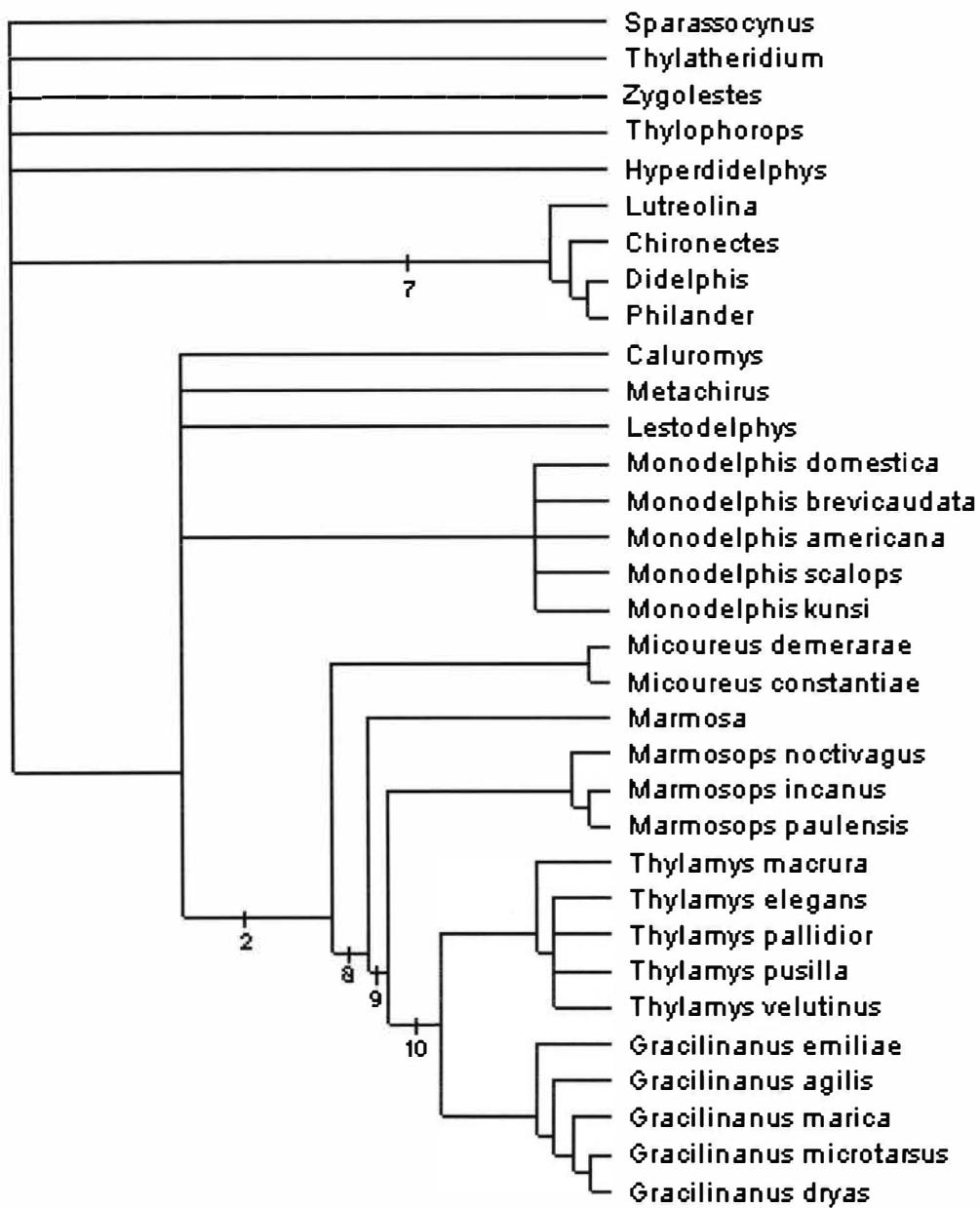


Figura 9: Análise II, sem ponderação

Consenso - 591 passos, ci 29, ri 62

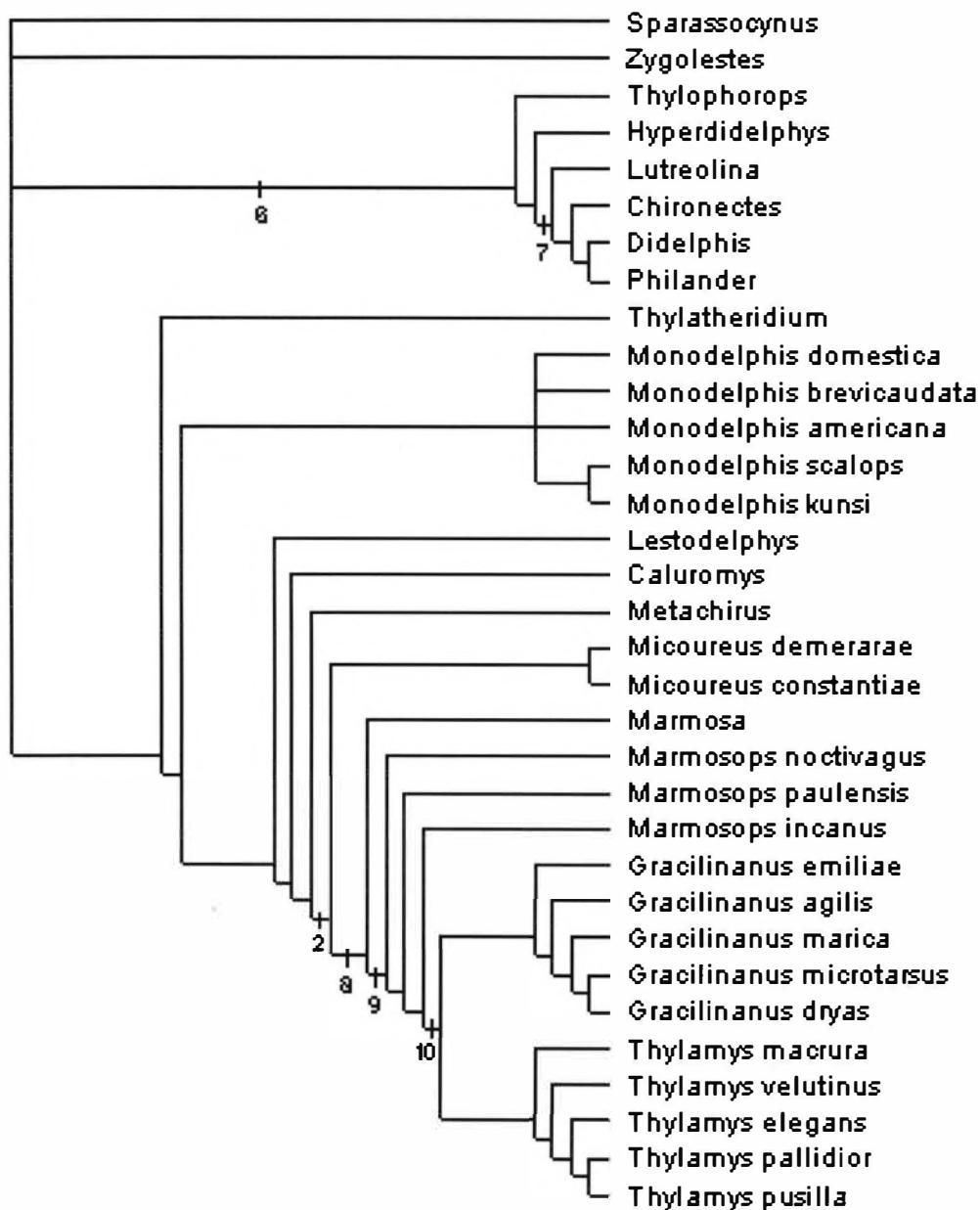


Figura 10: Análise II, com ponderação sucessiva

Consenso - 933 passos, ci 58, ri 86

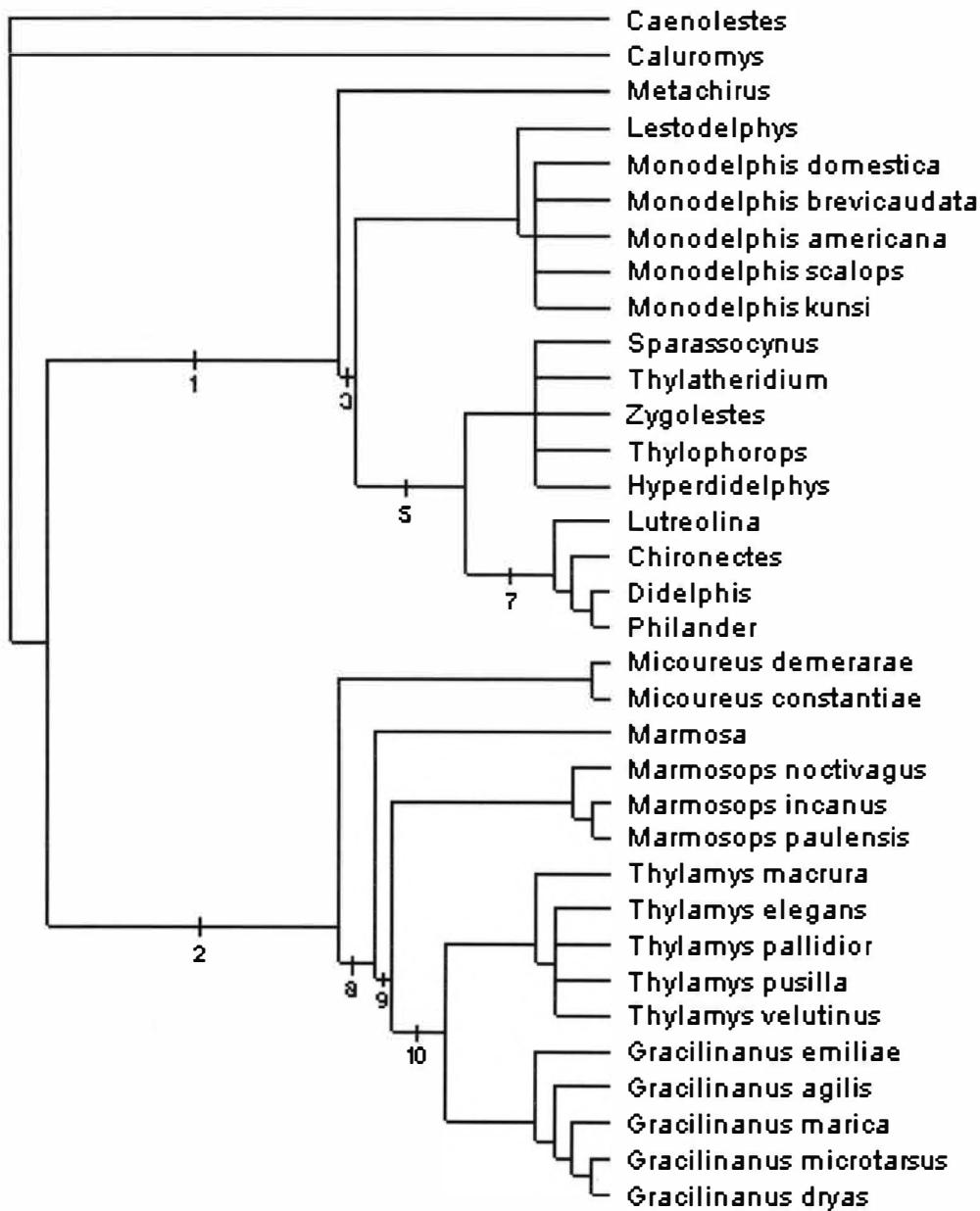


Figura 11: Análise III, sem ponderação

Consenso - 593 passos, ci 31, ri 64

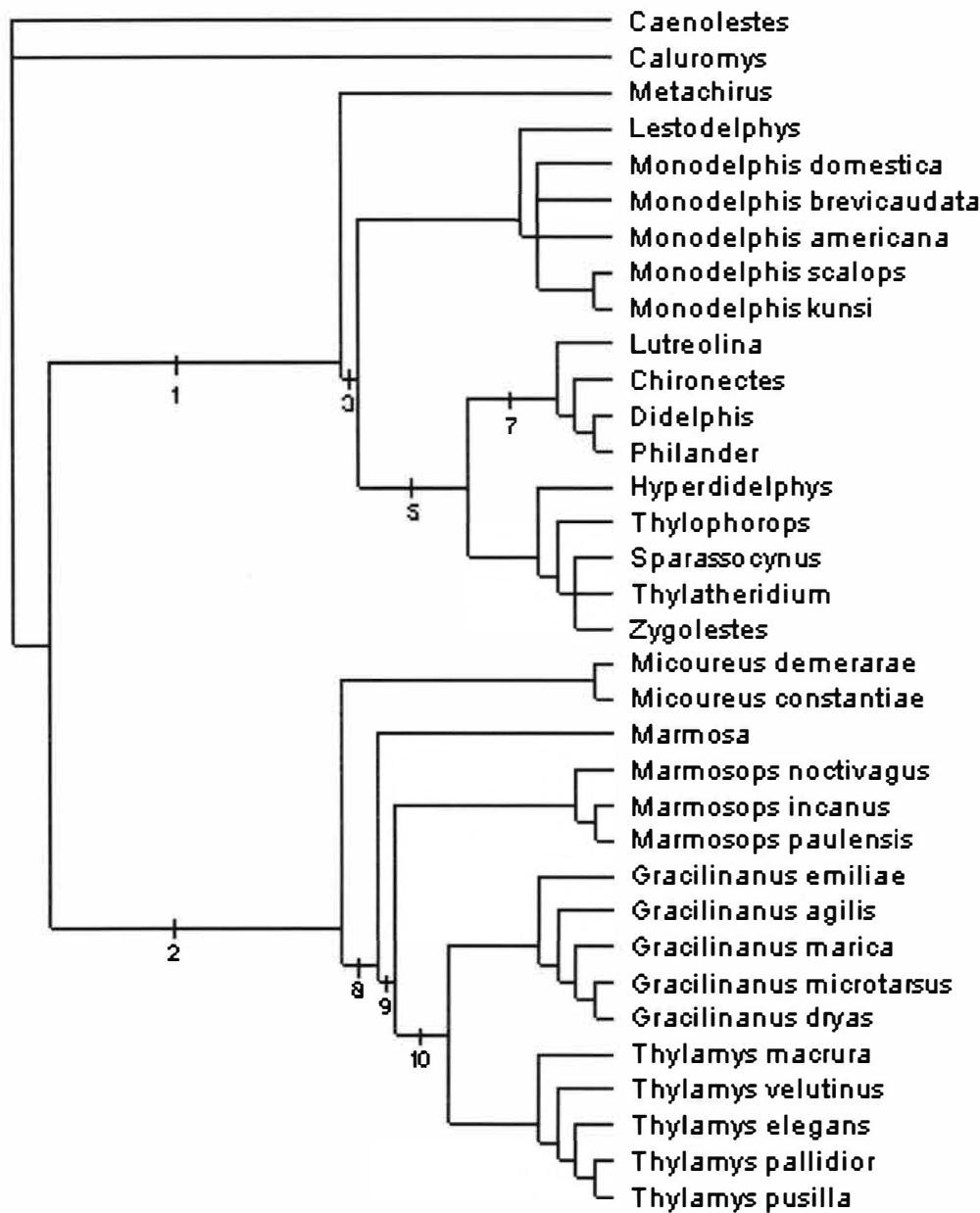


Figura 12: Análise III, com ponderação sucessiva

Consenso - 987 passos, ci 54, ri 81

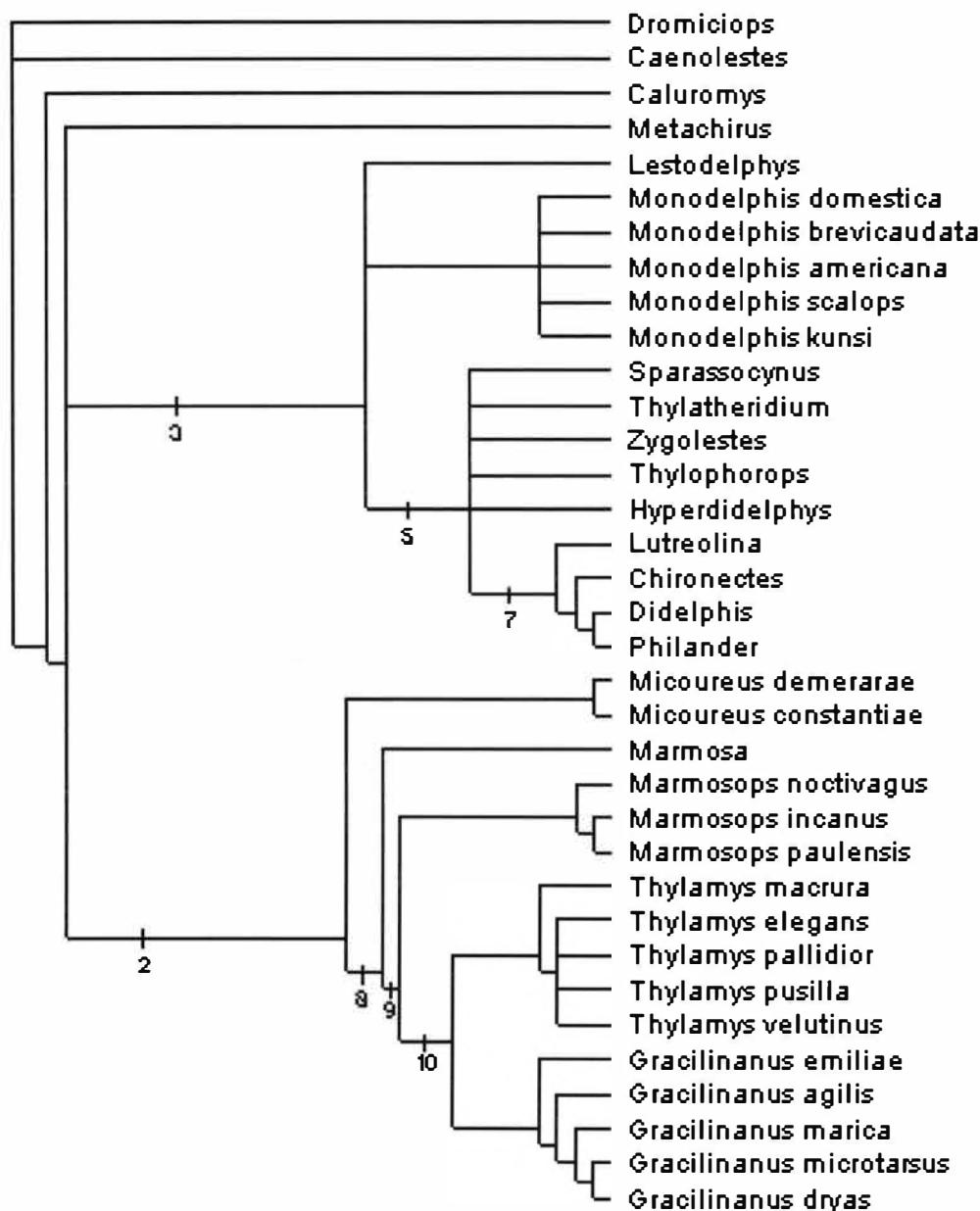


Figura 13: Análise IV, sem ponderação

Consenso - 647 passos, ci 29, ri 62

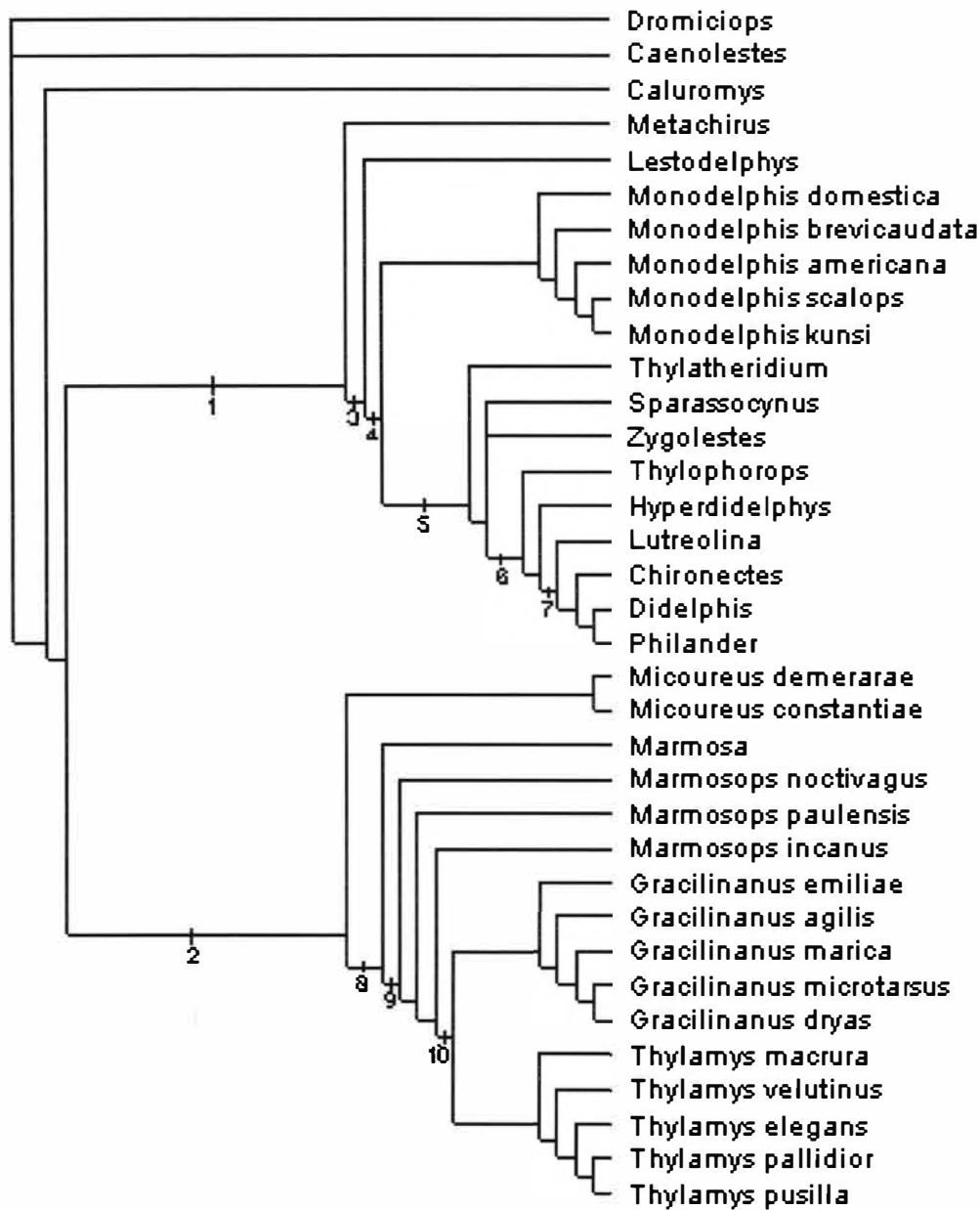


Figura 14: Análise IV, com ponderação sucessiva

Consenso - 962 passos, ci 56, ri 83

4.3. Principais Clados e Sinapomorfias

Como a Análise IV inclui todos os táxons e caracteres examinados no presente estudo ela será vista como a principal hipótese filogenética. Desta forma, a otimização de caracteres e a análise das sinapomorfias que sustentam os principais clados será baseada na árvore de consenso estrito da opção com ponderação sucessiva da Análise IV (Figura 14).

A seguir, são apresentados os principais clados resultantes desta análise, os quais serão discutidos no próximo capítulo. Os caracteres que sustentam cada clado são listados, os caracteres que apresentam mais de uma alternativa de otimização estão marcados em negrito. Os números entre parênteses indicam a transformação de estados ocorrida no determinado nó. Algumas destas sinapomorfias são ilustradas nas figuras no final deste capítulo (Figuras 15 a 22).

Família Didelphidae: 1 (1-0); **2** (0-1); 8 (0-1); 9 (2-1); 15 (1-0); **19** (2-1); 26 (1-2); 45 (2-1); 52 (0-1); **56** (0-2); **60** (1-0); **62** (0-1); **63** (0-1); **65** (1-0); 67 (0-1); 70 (0-1); 77 (2-0); 78 (1-0); 81 (0-1); 85 (0-1); **91** (0-1); **92** (0-1); 97 (0-1); 102 (0-1); 103 (2-0); 128 (0-1); 136 (0-1); 142 (0-1).

Subfamília Didelphinae: 3 (1-0); 5 (0-2); **10** (0-1); 13 (0-1); **14** (0-1); **25** (0-1); **31** (1-0); 34 (1-0); **36** (0-1); **48** (0-1); **49** (1-0); 51 (0-1); 55 (0-1); 59 (1-0); 80 (0-1); **90** (0-1); 98 (0-1); **101** (0-1); **106** (1-0); **109** (0-1); **130** (0-1); **131** (0-1); 136 (1-2); **146** (0-1).

Clado 1 (*Metachirus*, Clado 3): **6** (0-1); **37** (1-0); **38** (1-0); 40 (0-2); 44 (1-0); 56 (2-0); **69** (1-0); **74** (0-1); 116 (1-0); 117 (1-0); **134** (0-1).

Clado 2 (*Micoureus*, Clado 8): **27** (1-2); **61** (0-1); **65** (0-1); **85** (0-1); 114 (0-1); **115** (0-1); **118** (0-1); **123** (0-1); **124** (0-1); 137 (2-1); 140 (1-0).

Clado 3 (*Lestodelphys*, Clado 4): 26 (2-1); **31** (0-1); 35 (2-1); **39** (1-0); 40 (2-3); 46 (0-1); **60** (0-1); 63 (1-0); 73 (1-0); 95 (1-0); 96 (1-0); 103 (0-2); **106** (0-1); **115** (0-1); 127 (1-0); 130 (1-2); 133 (0-1); 137 (2-0); 141 (1-0).

Clado 4 (*Monodelphis*, Clado 5): 19 (0-1); **38** (0-1); **53** (0-1); 61 (0-2); 65 (0-1); 67 (1-2); **72** (0-1); 111 (0-1); 124 (0-1); 133 (1-2); 139 (1-0).

Clado 5 (*Thylatheridium*, *Sparassocynus*, *Zygolestes*, Clado 6): 12 (1-0); 15 (0-1); 20 (0-1); 21 (0-1); 22 (1-0); **32** (1-0); **39** (0-1); **50** (0-1); 68 (0-2); **84** (0-1); 86 (1-2); 97 (1-0); 99 (0-1); 101 (1-0); **102** (1-0); **143** (1-0).

Clado 6, Tribo Didelphini (*Thylophorops*, *Hyperdidelphys*, Clado 7): 23 (0-1); 25 (1-0); 30 (0-1); 42 (1-2); **45** (1-0); 46 (1-0); **50** (1-0); 71 (0-1); 81 (1-2); **102** (0-1); 105 (1-0); 133 (2-1).

Clado 7 (*Lutreolina*, *Chironectes*, *Didelphis*, *Philander*): 5 (2-1); 13 (0-1); 15 (1-0); **16** (0-1); **22** (0-1); 27 (1-0); **50** (0-1); 61 (2-1); **92** (1-0); 100 (1-0); 101 (0-1); 109 (1-0); 110 (1-0); **137** (1-2).

Clado 8 (*Marmosa*, Clado 9): 33 (0-1); 35 (2-1); 52 (1-2); **60** (0-1); 64 (0-1); 70 (1-0); 86 (1-0); **89** (0-1); 119 (1-0); 145 (0-1).

Clado 9 (*Marmosops*, Clado 10): 4 (0-1); 16 (0-1); 20 (2-1); **42** (1-0); 50 (0-1); 53 (0-1); 58 (0-1); 65 (1-0); 67 (1-0); 76 (0-1); 78 (0-1); 82 (0-2); 97 (1-0); 98 (1-2); 116 (1-0).

Clado 10 (*Gracilinanus*, *Thylamys*): 4 (1-0); 16 (1-0); 35 (1-0); 36 (1-2); 46 (0-1); **63** (1-0); 64 (1-0); 82 (2-1); **102** (1-0); **104** (1-0); **105** (1-0); 130 (1-0).

4.4. Séries de Transformação

Caráter 1 (ci 100, ri 100)

Incisivos superiores com forma de cone, sem um alargamento expressivo da porção distal. É uma sinapomorfia da Família Didelphidae.

Caráter 2 (ci 100, ri 100)

A presença de um diastema distinto entre os I1 e I2 superiores é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. *Caenolestes* tem estado indeterminado “?” devido a redução no número de incisivos superiores.

Caráter 3 (ci 100, ri 100)

A presença de I1 conspicuamente maior que os I2-5 é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae. Em *Caenolestes* este caráter é indeterminado.

Caráter 4 (ci 25, ri 25)

É um caráter muito homoplástico. A presença de um I1 consideravelmente mais fino que o I2 surge independentemente em *Metachirus*, *Lestodelphys*, e no Clado 9, com uma reversão ao estado plesiomórfico no Clado 10. Em *Caenolestes* é indeterminado.

Caráter 5 (ci 66, ri 83)

A diminuição da largura da coroa ao longo da série de incisivos superiores é o estado plesiomórfico. O aumento do I2 ao I5 é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae. A presença de incisivos superiores com largura igual ao longo da série é uma sinapomorfia dos grandes didelfíneos viventes (Clado 7).

Caráter 6 (ci 33, ri 84)

Caninos superiores muito desenvolvidos aparecem independentemente em *Caluromys* e no Clado 1. Este caráter pode também ser visto como uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com reversão para o estado plesiomórfico no Clado 2.

Caráter 7 (ci 25, ri 62)

A presença de cúspides acessórias nos caninos superiores surge independentemente em *Metachirus* e no Clado 10, com reversão para o estado plesiomórfico em duas espécies de *Thylamys* (*T. macrura* e *T. pallidior*).

Caráter 8 (ci 100, ri 100)

A presença de um diastema desenvolvido entre os incisivos e os caninos superiores é uma sinapomorfia da Família Didelphidae.

Caráter 9 (ci 100, ri 100)

A grande redução do P1 em relação aos outros pré-molares superiores é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com um estado mais extremo sendo visto apenas em *Caluromys*.

Caráter 10 (ci 50, ri 0)

A presença de P1 com o paracone deslocado anteriormente é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, com um surgimento independente em *Caenolestes*. No entanto, pode ter ocorrido uma má interpretação da morfologia de *Caenolestes*, visto que este gênero apresenta uma morfologia muito diferenciada.

Caráter 11 (ci 50, ri 0) e caráter 12 (ci 50, ri 0)

A presença de cíngulos lingual e labial no P1 superior são homoplasias que surgem independentemente em *Micoureus constantiae* e *Gracilinanus microtarsus*.

Caráter 13 (ci 33, ri 60)

A presença de cúspide estilar A no P1 superior é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, com reversão ao estado plesiomórfico nas formas fósseis para as quais esse dente foi observado (o que pode ser interpretado como decorrente da má preservação dos espécimens).

Caráter 14 (ci 33, ri 0)

A cúspide estilar E no P1 superior pode ser vista como tendo surgido independentemente em *Caenolestes* e na Subfamília Didelphinae, com reversão em *Didelphis*.

Caráter 15 (ci 25, ri 40)

A ausência de um diastema entre o canino superior e o P1 é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com reversão para o estado plesiomórfico em *Metachirus* e algumas formas fósseis.

Caráter 16 (ci 14, ri 25)

Um diastema desenvolvido entre os P1 e P2 superiores surge independentemente em vários táxons (*Caenolestes*, *Caluromys*, *Thylophorops*, *Lutreolina*, *Philander*, *Didelphis*, e nas três espécies de *Marmosops*). Pode ser visto também como uma sinapomorfia da Coorte Ameridelphia apresentando várias reversões.

Caráter 17 (ci 50, ri 80)

A presença de P2 e P3 com alturas semelhantes é uma sinapomorfia do Clado 2. A presença de P2 mais alto que P3 aparece independentemente em *Caluromys* e algumas espécies de *Gracilinanus*.

Caráter 18 (ci 28, ri 58)

P2 e P3 com largura semelhante é uma sinapomorfia do Clado 2, surgindo independentemente também nas espécies de *Monodelphis* e nos gêneros *Chironectes* e *Philander*. Um P2 distintamente mais largo que P3 aparece de forma independente em *Caluromys* e em algumas espécies de *Gracilinanus*.

Caráter 19 (ci 20, ri 42)

O desenvolvimento semelhante da base da coroa dos P2 e P3 é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. A presença de P2 com base mais desenvolvida pode ser vista

como sinapomorfia dos Clados 1 e 8, com várias reversões, ou como múltiplos aparecimentos independentes.

Caráter 20 (ci 16, ri 37)

A presença de cíngulo labial completo no P2 superior pode ser vista como uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com reversão ao estado plesiomórfico (ausência) nas espécies de *Thylamys* e no Clado 1. O cíngulo incompleto aparece nas três espécies de *Marmosops* e em outros táxons independentemente.

Caráter 21 (ci 33, ri 50)

Um cíngulo lingual incompleto surge independentemente em *Caluromys*, *Gracilinanus* e em algumas formas fósseis. O cíngulo completo une duas espécies de *Gracilinanus*.

Caráter 22 (ci 25, ri 40)

A presença de cúspide estilar A no P2 superior é uma sinapomorfia da Coorte Ameridelphia, com reversão em vários táxons do Clado 5.

Caráter 23 (ci 16, ri 58)

Uma epicrista desenvolvida no P2 superior aparece independentemente em *Caenolestes*, *Micoureus*, *Marmosa*, *Monodelphis* e na Tribo Didelphini.

Caráter 24 (ci 50, ri 50)

A forma cônica dos pré-molares superiores P2-3 aparece independentemente em *Hyperdidelphys*, *Didelphis* e *Philander*.

Caráter 25 (ci 25, ri 75)

O alargamento lábio-lingual dos pré-molares superiores P2-3 é uma evidência para o monofiletismo de *Monodelphis* e da Tribo Didelphini. *Caenolestes* e *Caluromys* também apresentam este estado, de forma que P2-3 estreitos pode ser encarada como uma reversão que une a Subfamília Didelphinae.

Caráter 26 (ci 28, ri 68)

A presença de cíngulo labial completo no P3 superior pode ser visto como sinapomorfia da Família Didelphidae, com reversão ao estado plesiomórfico (cíngulo incompleto) no Clado 1. A ausência de cíngulo labial no P3 superior é uma sinapomorfia da Tribo Didelphini.

Caráter 27 (ci 25, ri 64)

O estado plesiomórfico deste caráter é a presença de um cíngulo lingual incompleto no P3 superior. O cíngulo completo é uma sinapomorfia do Clado 2, surgindo independentemente em *Caluromys*. A ausência deste cíngulo é sinapomorfia do Clado 7, ocorrendo independentemente em vários outros táxons.

Caráter 28 (ci 50, ri 80)

A ausência de cúspide estilar A no P3 superior é uma sinapomorfia do Clado 5, com reversão ao estado plesiomórfico (presença da cúspide) em *Lutreolina*.

Caráter 29 (ci 33, ri 33)

A perda da cúspide estilar E no P3 superior ocorre independentemente em *Caenolestes*, *Sparassocynus* e nas duas espécies de *Micoureus*.

Caráter 30 (ci 25, ri 70)

Uma epicrista desenvolvida no P3 superior une as espécies do gênero *Monodelphis* e a Tribo Didelphini, aparecendo independentemente no gênero *Marmosa*.

Caráter 31 (ci 20, ri 71)

O desalinhamento da série pré-molar superior é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, com reversão ao estado plesiomórfico (pré-molares alinhados) no Clado 3.

Caráter 32 (ci 100, ri 100)

Um DP3 superior bem desenvolvido, pouco menor que o M1, é uma sinapomorfia da Tribo Didelphini, porém este caráter não foi observado nas formas fósseis (Figura 15).

Caráter 33 (ci 33, ri 71)

Uma maior redução da concha estilar no DP3 superior, com perda da cúspide estilar B, é uma sinapomorfia do Clado 8 (*Marmosa*, *Marmosops*, *Thylamys* e *Gracilinanus*), tendo surgido independentemente no Clado 7 (grandes didelfíneos viventes).

Caráter 34 (ci 100, ri 100)

O aumento gradativo dos molares M1-3 ao longo da série é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae (Figura 16).

Caráter 35 (ci 33, ri 80)

Molares pouco comprimidos antero-posteriormente aparecem independentemente nos Clados 3 e 8, o estado mais comprimido aparece no Clado 10 (*Gracilinanus* e

Thylamys) e em *Lestodelphys*. Uma reversão ao estado plesiomórfico (molares largos) aparece no clado que une *Sparassocynus* e a Tribo Didelphini.

Caráter 36 (ci 28, ri 37)

Um ectoflexus bem desenvolvido no M3 superior une *Thylamys* e *Gracilinanus*, e aparece independentemente em *Lestodelphys*. A ausência de ectoflexus ocorre apenas em *Caenolestes* e *Caluromys*. O restante dos didelfíneos e *Dromiciops* apresentam um ectoflexus pouco pronunciado, que pode ser visto como uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae (Figura 15).

Caráter 37 (ci 20, ri 66)

A presença de um sulco na parede labial dos molares superiores, marcando a separação entre as cúspides estilares B e D, é uma sinapomorfia do Clado 1, com algumas reversões (*Lestodelphys*, *Thylatheridium* e *Monodelphis kunsi*).

Caráter 38 (ci 83, ri 0)

O comprimento do paracíngulo é um caráter não informativo, já que um paracíngulo curto aparece independentemente em uma espécie de *Thylamys* e nos gêneros *Metachirus* e *Lestodelphys*. Uma outra alternativa de otimização seria interpretar este caráter como uma sinapomorfia do Clado 1, com posterior reversão ao estado plesiomórfico (paracíngulo longo) no Clado 4.

Caráter 39 (ci 14, ri 57)

Um paracíngulo largo reúne os táxons do Clado 3, e também caracteriza as espécies de *Thylamys*. Uma reversão ao estado plesiomórfico (paracíngulo estreito) ocorre em algumas formas fósseis e em *Lutreolina*.

Caráter 40 (ci 33, ri 64)

Este caráter apresenta uma distribuição complicada devido a presença de quatro estados. A pré-protocrista se conectando ao paracíngulo é o estado plesiomórfico. A pré-protocrista ligada ao protocone é uma sinapomorfia do Clado 3. A pré-protocrista se estendendo lateralmente ao protocone une *Marmosops incanus* às espécies de *Thylamys*. A presença de um sulco na parede anterior dos molares superiores aparece independentemente em vários táxons.

Caráter 41 (ci 40, ri 70)

A presença de um cíngulo posterior é sinapomorfia de três espécies de *Gracilinanus*. Uma pós-protocrista estendendo-se lateralmente ao metacone sem formar um cíngulo une as espécies de *Thylamys*, e aparece independentemente nas espécies de *Micoureus*, e em *Lestodelphys* e *Caluromys*.

Caráter 42 (ci 33, ri 66)

Um protocone muito desenvolvido, mais alto do que o metacone, é uma sinapomorfia da Tribo Didelphini, unindo também as espécies de *Thylamys*, além de surgir independentemente em algumas espécies de *Gracilinanus*. Uma grande redução do protocone é uma autapomorfia de *Caenolestes*.

Caráter 43 (ci 33, ri 83)

O afilamento da porção lingual do protocone aparece independentemente no Clado 9 (*Marmosops*, *Gracilinanus* e *Thylamys*) e em *Lestodelphys*.

Caráter 44 (ci 100, ri 100)

A contração do protocone em direção aos paracone e metacone é uma sinapomorfia do Clado 1 (Figura 15).

Caráter 45 (ci 28, ri 50)

A presença de paracone e metacone de tamanhos semelhantes é o estado plesiomórfico. Uma redução do paracone é sinapomorfia da Família Didelphidae. A redução mais extrema do paracone ocorre na Tribo Didelphini (Clado 6), em algumas espécies de *Thylamys* e em *Lestodelphys*.

Caráter 46 (ci 25, ri 78)

A proximidade entre paracone e metacone é sinapomorfia do Clado 10 e do Clado 3, com reversão ao estado plesiomórfico na Tribo Didelphini (Clado 6).

Caráter 47 (ci 11, ri 11)

Um caráter muito homoplástico, a presença de paraconule define apenas o clado *Didelphis-Philander*.

Caráter 48 (ci 14, ri 45)

A presença de metaconule é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, apresentando muitas reversões.

Caráter 49 (ci 50, ri 25)

A paracrista ligada a cúspide estilar B é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae. Os outros estados não definem clados, aparecendo independentemente em vários táxons terminais.

Caráter 50 (ci 16, ri 61)

Uma região metaestilar muito desenvolvida definem os Clados 9 e 5, com aparecimento independente em *Lestodelphys*. A reversão ao estado plesiomórfico (porção metaestilar pouco desenvolvida) une o Clado 6 (Tribo Didelphini).

Caráter 51 (ci 100, ri 100)

A condição da centrocrista próxima a concha estilar (ganhando um formato de U) é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae (Figura 16).

Caráter 52 (ci 33, ri 66)

A presença de uma concha estilar evidente é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. Um maior alargamento da concha estilar define o Clado 8, e aparece independentemente em *Lestodelphys* e em algumas espécies de *Monodelphis*.

Caráter 53 (ci 25, ri 33)

A presença de cúspide estilar B bem desenvolvida define os Clados 1 e 9, com algumas reversões. O maior desenvolvimento desta cúspide aparece independentemente em alguns gêneros da Tribo Didelphini (*Thyloglphorops*, *Chironectes* e *Didelphis*).

Caráter 54 (ci 28, ri 44)

A presença de uma cúspide estilar D reduzida define as espécies do gênero *Gracilinanus*, além de aparecer em vários outros táxons independentemente. A cúspide estilar D muito desenvolvida (maior que a cúspide B) ocorre apenas em algumas espécies de *Monodelphis*.

Caráter 55 (ci 20, ri 33)

A presença de cúspide estilar D diferenciada no M3 é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphini, com reversão em vários táxons do Clado 1.

Caráter 56 (ci 33, ri 75)

A presença de cúspide estilar C é sinapomorfia da Família Didelphinae. A reversão ao estado plesiomórfico (ausência de cúspide C) ocorre no Clado 1 e em algumas espécies de *Thylamys*. Esta cúspide reaparece em alguns táxons do Clado 1, estando presente apenas em alguns molares.

Caráter 57 (ci 50, ri 66)

Este caráter é associado ao anterior, sendo que os táxons com ausência da cúspide estilar C recebem “?” neste e no próximo caráter. Desta forma, pode-se considerar que o estado plesiomórfico é uma cúspide C isolada em posição central, sendo a cúspide C geminada a D condição derivada de *Marmosops noctivagus* e das espécies de *Thylamys*.

Caráter 58 (ci 66, ri 66)

Como uma cúspide C dupla ocorre em *Caluromys*, este é considerado o estado plesiomórfico. A cúspide C simples é uma sinapomorfia do Clado 9, aparecendo independentemente em alguns táxons do Clado 1.

Caráter 59 (ci 100, ri 100)

A presença de um M4 superior com largura lábio-lingual semelhante ao M3 é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae (Figura 16).

Caráter 60 (ci 16, ri 50)

Um M4 relativamente largo antero-posteriormente é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com reversão para o estado plesiomórfico (M4 muito comprimido antero-posteriormente) nos Clados 3 e 8. Um nova reversão ao estado apomórfico ocorre no clado que une *Sparassocynus* à Tribo Didelphini.

Caráter 61 (ci 22, ri 61)

O estado plesiomórfico deste caráter é ambíguo já que os três grupos-externos apresentam estados de caráter diferentes. A presença de paracone e metacone sub-iguais em tamanho no M4 superior (estado 0) pode ser vista como uma sinapomorfia da Família Didelphinae. Um metacone visivelmente reduzido (estado 1) aparece em *Caenolestes* e define os Clados 7 e 2, com uma reversão ao estado 0 neste último, unindo *Marmosops incanus* a *Thylamys* e *Gracilinanus*. Um metacone muito reduzido ou ausente aparece em *Dromiciops*, une as espécies de *Monodelphis*, e aparece independentemente em alguns táxons fósseis.

Caráter 62 (ci 100, ri 100)

A presença de paracíngulo no M4 superior é uma sinapomorfia da Família Didelphidae.

Caráter 63 (ci 14, ri 53)

A presença de concha estilar bem desenvolvida no M4 superior é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com reversão ao estado plesiomórfico nos Clados 1 e 10.

Caráter 64 (ci 33, ri 50)

Um rostro longo e afilado está presente em *Caenolestes* e é uma sinapomorfia do Clado 8, com posterior reversão ao estado plesiomórfico (rostro curto) no Clado 10.

Caráter 65 (ci 14, ri 53)

A presença de um nasal longo em relação a pré-maxila é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. A reversão ao estado plesiomórfico ocorre nos Clados 4 e 2, neste último uma nova reversão (ao estado apomórfico) ocorre unindo o Clado 9 (Figura 18).

Caráter 66 (ci 33, ri 71)

A ausência de alargamento posterior do nasal une *Marmosops paulensis* e *M. incanus* ao gênero *Thylamys*, aparecendo independentemente em *Lestodelphys*.

Caráter 67 (ci 40, ri 80)

A ausência de cristas sagitais e temporais é o estado plesiomórfico. A presença destas cristas é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, e o maior desenvolvimento da

crista sagital é uma sinapomorfia do Clado 4. Uma reversão ao estado plesiomórfico reúne os táxons do Clado 9.

Caráter 68 (ci 66, ri 88)

O desenvolvimento de processo pós-orbital superior em forma de ponta é uma sinapomorfia do Clado 5, ao passo que o desenvolvimento em forma laminar aparece independentemente em *Caluromys* e nas espécies de *Micoureus*.

Caráter 69 (ci 25, ri 72)

A redução do processo pós-orbital inferior é uma sinapomorfia do Clado 1, tendo aparecido independentemente em *Caenolestes* e *Marmosa*. Uma reversão ao estado plesiomórfico (processo bem desenvolvido) ocorre em *Lestodelphys*.

Caráter 70 (ci 33, ri 86)

A presença de crista lambdoidal bem desenvolvida é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. Uma reversão ao estado plesiomórfico (crista ausente ou reduzida) ocorre independentemente no Clado 8 e em *Lestodelphys* (Figura 17).

Caráter 71 (ci 33, ri 66)

Órbitas pequenas são uma sinapomorfia da Tribo Didelphini, ocorrendo independentemente em *Metachirus* e nas espécies de *Micoureus*.

Caráter 72 (ci 50, ri 90)

Uma caixa craniana menos globosa, apresentando um afilamento na porção anterior, pode ser visto como uma sinapomorfia do Clado 1, com reversão em

Lestodelphys. Outra alternativa de otimização é o surgimento independente deste estado em *Metachirus* e no Clado 4.

Caráter 73 (ci 50, ri 90)

A presença de fossas paracaninas bem desenvolvidas é uma sinapomorfia do Clado 3, tendo aparecido independentemente em *Caluromys* (Figura 18).

Caráter 74 (ci 50, ri 90)

A posição mais dorsal da pré-maxila em relação ao palatino na região do forame incisivo é uma sinapomorfia do Clado 1, ocorrendo independentemente em *Caluromys*.

Caráter 75 (ci 100, ri 100)

Um forame incisivo que se estende até o canino é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. Porém o estado plesiomórfico é ambíguo já que os dois gêneros externos a esta apresentam estados diferentes para este caráter, *Dromiciops* tem forame pequeno (estendendo-se apenas até o I5) e *Caenolestes* muito desenvolvido (estendendo-se até o P2).

Caráter 76 (ci 25, ri 80)

A presença de forames posterolaterais grandes é uma sinapomorfia do Clado 9, tendo aparecido independentemente em três gêneros do Clado 1 (*Lestodelphys*, *Chironectes* e *Didelphis*).

Caráter 77 (ci 40, ri 81)

A ausência de forame posteromedial é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, ocorrendo uma reversão para o estado plesiomórfico (fenestra grande) no clado que une *Marmosops paulensis* e *M. incanus* a *Gracilinanus* e *Thylamys*. Uma fenestra posteromedial pequena surge independentemente em *Lestodelphys* e na Tribo Didelphini.

Caráter 78 (ci 20, ri 69)

Uma forame maxilopalatino pouco desenvolvida é sinapomorfia da Família Didelphidae, tendo ocorrido reversão no Clado 9 e em três gêneros do Clado 1 independentemente (*Lestodelphys*, *Thylatheridium* e *Chironectes*).

Caráter 79 (ci 50, ri 75)

A ausência de forame lateral é uma sinapomorfia da Coorte Ameridelphia, com reversão ao estado plesiomórfico (presença de pequena fenestra lateral) em *Thylamys*. O maior desenvolvimento desta fenestra ocorre em quatro espécies de *Gracilinanus*.

Caráter 80 (ci 100, ri 100)

A forma mais reta da extremidade posterior do palato é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae.

Caráter 81 (ci 50, ri 66)

Um palato desenvolvido posteriormente ao M4 é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. Um maior desenvolvimento ocorre em *Metachirus* e na Tribo Didelphini.

Caráter 82 (ci 22, ri 53)

O aparecimento de um processo antero-medial do alisfenóide bem desenvolvido é uma sinapomorfia do Clado 9, uma posterior redução deste processo une as formas do Clado 10. No Clado 1, um processo desenvolvido ocorre em *Metachirus*, enquanto que o estado pouco desenvolvido aparece em outros quatro táxons independentemente.

Caráter 83 (ci 16, ri 37)

A condição da asa timpânica do esfenóide desenvolvida e arredondada é vista como o estado plesiomórfico. A forma achatada aparece independentemente em *Caenolestes*, *Caluromys*, duas espécies de *Marmosops*, em *Metachirus* e na Tribo Didelphini (Clado 6).

Caráter 84 (ci 50, ri 60)

A proximidade entre alisfenóide e petrosal é uma sinapomorfia da Tribo Didelphini, ocorrendo independentemente em *Caluromys* e *Lestodelphys*. Uma bula timpânica com os componentes fusionados é uma autapomorfia de *Dromiciops*.

Caráter 85 (ci 25, ri 62)

Uma fissura petrotimpânica desenvolvida ocorre em *Metachirus*, nas espécies de *Monodelphis* e no Clado 2, com uma reversão ao estado plesiomórfico em *Marmosa*.

Caráter 86 (ci 50, ri 84)

Um processo paraoccipital pequeno é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. A reversão para o estado plesiomórfico (processo ausente ou muito reduzido) ocorre no Clado 8. Um maior desenvolvimento deste processo ocorre em *Metachirus* e no Clado 5 (Figura 17).

Caráter 87 (ci 50, ri 0)

A presença de um mastóide desenvolvido, encostando no petrosal, ocorre independentemente em *Caluromys* e *Lestodelphys*.

Caráter 88 (ci 33, ri 33)

O não fusionamento entre mastóide e occipital é uma sinapomorfia da Tribo Didelphini (Clado 6), ocorrendo também em *Metachirus*.

Caráter 89 (ci 33, ri 84)

A presença de uma abertura na caixa craniana entre parietal, mastóide e occipital é uma sinapomorfia do Clado 8, aparecendo independentemente em algumas espécies de *Monodelphis* (Figura 17).

Caráter 90 (ci 25, ri 0)

Um forame pós-glenóide visível na lateral do crânio é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, tendo aparecido independentemente em *Caenolestes*. Uma reversão ao estado plesiomórfico (forame ventral) ocorre em *Lestodelphys* e *Lutreolina*.

Caráter 91 (ci 100, ri 100)

O alvéolo do I2 inferior com posição mais lingual é visto aqui como uma sinapomorfia da Família Didelphidae. O grupo-externo *Caenolestes* foi considerado para este caráter como indeterminado (?), porém HERSHKOVITZ (1995) considera que este gênero também apresenta o alvéolo desalinhado.

Caráter 92 (ci 20, ri 50)

A diminuição dos incisivos inferiores ao longo da série une as espécies de *Thylamys* e aparece independentemente em *Caluromys*, *Lestodelphys*, *Lutreolina* e *Chironectes*.

Caráter 93 (ci 100, ri 100)

A forma circular da face labial da coroa dos incisivos superiores é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. O gênero *Caenolestes* tem o estado de caráter indeterminado.

Caráter 94 (ci 100, ri 100)

A ocorrência de incisivos inferiores com a base cilíndrica, sem uma protuberância lingual desenvolvida, constitui uma sinapomorfia da Tribo Didelphini (Figura 19).

Caráter 95 (ci 50, ri 92)

Caninos inferiores cônicos e desenvolvidos são uma sinapomorfia do Clado 1, aparecendo independentemente em *Caluromys*.

Caráter 96 (ci 33, ri 81)

A ausência de cúspides acessórias nos caninos inferiores é uma sinapomorfia do Clado 1, com reversão ao estado plesiomórfico (cúspides acessórias presentes) em duas espécies de *Monodelphis* (*M. brevicaudata* e *M. kunsi*).

Caráter 97 (ci 20, ri 55)

A presença de diastema entre os incisivos e os caninos inferiores é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. Uma perda deste diastema ocorre nos Clados 5 e 9.

Caráter 98 (ci 25, ri 50)

A redução do p1 inferior é considerada como uma sinapomorfia da Família Didelphidae. Uma reversão ao estado plesiomórfico (p1 pouco menor que p2-3) ocorre no Clado 9 e de maneira independente em *Metachirus*, *Monodelphis* e *Sparassocynus*. O estado mais reduzido do p1 inferior ocorre em *Caenolestes* e *Caluromys*.

Caráter 99 (ci 100, ri 100)

A forma mais laminar do p1 inferior é uma sinapomorfia do Clado 5 (*Thylatheridium*, *Sparassocynus*, *Zygolestes* e a Tribo Didelphini).

Caráter 100 (ci 100, ri 100)

A perda do paraestilido no p1 inferior é uma sinapomorfia do Clado 7 (grandes didelfíneos viventes) (Figura 20).

Caráter 101 (ci 16, ri 16)

É um caráter muito homoplástico, a perda do diastema entre o canino inferior e o p1 ocorrendo independentemente em *Caenolestes*, *Caluromys*, algumas espécies de *Monodelphis*, e nas formas fósseis. Uma das alternativa de otimização considera a presença de diastema como uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae.

Caráter 102 (ci 11, ri 46)

A presença de diastema desenvolvido entre p1 e p2 inferiores é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com reversão para o estado plesiomórfico ocorrendo no Clado 10 e independentemente em vários táxons do Clado 1. Uma nova reversão para o estado apomórfico une o Clado 6 (Tribo Didelphini).

Caráter 103 (ci 25, ri 45)

A presença de p2 inferior mais alto que p3 é uma sinapomorfia da Família Didelphidae. No Clado 1 ocorre uma reversão ao estado plesiomórfico (p2 mais baixo que p3) com uma posterior reversão para o estado apomórfico na Tribo Didelphini (Clado 6). O estado intermediário deste caráter, p2 e p3 com altura semelhante, aparece em algumas espécies de *Thylamys* e em *Sparassocynus*.

Caráter 104 (ci 33, ri 75)

O estado plesiomórfico deste caráter é p2 e p3 de largura semelhante. Um p2 mais largo que p3 ocorre em *Caluromys*, no Clado 10 e une *Sparassocynus* a Tribo Didelphini. Um p2 mais estreito que p3 ocorre apenas em *Monodelphis scalops* e *Thylophorops*.

Caráter 105 (ci 16, ri 64)

A ausência de diastema entre p2 e p3 inferiores ocorre independentemente em *Caenolestes*, *Micoureus*, *Lestodelphys*, e na Tribo Didelphini e no Clado 10.

Caráter 106 (ci 33, ri 87)

A forma retangular dos pré-molares inferiores é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, com reversão ao estado plesiomórfico (forma de lâmina) no Clado 3 (Figura 20).

Caráter 107 (ci 33, ri 0)

Este é um caráter não informativo, já que a presença de cíngulo labial no p2 inferior ocorre independentemente em três táxons da Subfamília Didelphinae (*Micoureus demerarae*, *Monodelphis karsi* e *Thylatheridium*).

Caráter 108 (ci 100, ri 100)

Este caráter é informativo apenas para a estrutura interna de dois gêneros. A presença de cíngulo lingual incompleto no p2 inferior une as espécies *Monodelphis scalops* e *M. karsi*, enquanto que o cíngulo completo reúne *Gracilinanus microtarsus* e *G. dryas*.

Caráter 109 (ci 33, ri 60)

A presença de paraestilido no p2 inferior é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, que aparece independentemente em *Dromiciops*. Uma reversão ao estado plesiomórfico (ausência de paraestilido) ocorre no Clado 7 (grandes didelfíneos viventes).

Caráter 110 (ci 100, ri 100)

A presença de pré-molares inferiores alargados lábio-lingualmente é uma sinapomorfia do grupo de grandes didelfíneos viventes (Clado 7).

Caráter 111 (ci 28, ri 54)

A ausência de cíngulo labial no p3 inferior é o estado plesiomórfico. Um cíngulo incompleto ocorre independentemente em alguns táxons do Clado 2, e une o Clado 4, com reversão para o estado plesiomórfico no clado que une *Hyperdidelphys* às formas viventes de Didelphini. Cíngulo completo ocorre em *Caluromys* e em uma espécie de *Gracilinanus*.

Caráter 112 (ci 33, ri 20)

Este caráter é pouco informativo para as relações entre os gêneros, o cíngulo lingual incompleto no p3 inferior ocorre independentemente em *Caluromys*, *Thylatheridium* e *Sparassocynus*. Porém, o cíngulo completo define grupos de espécies dentro de *Thylamys* e *Gracilinanus*.

Caráter 113 (ci 100, ri 100)

A ausência de paraestilido no p3 inferior é uma sinapomorfia do clado que une *Hyperdidelphys* aos grandes didelfíneos viventes.

Caráter 114 (ci 100, ri 100)

A perda do metaconido no dp3 inferior é uma sinapomorfia do Clado 2. A perda do hipoconulido define as espécies do gênero *Monodelphis* (Figura 21).

Caráter 115 (ci 12, ri 30)

A presença de talonido mais curto que o trigonido ocorre independentemente nos Clados 2 e 3, com posterior reversão ao estado plesiomórfico ocorrendo independentemente em vários táxos.

Caráter 116 (ci 16, ri 61)

A redução da largura do talonido em relação ao trigonido ocorre nos Clados 1 e 9, com reversão para o estado plesiomórfico (talonido mais largo que trigonido), definindo o gênero *Gracilinanus* e ocorrendo independentemente em alguns outros táxons.

Caráter 117 (ci 33, ri 55)

A presença de trigonidos pouco mais altos que talonidos é o estado plesiomórfico. Trigonidos muito baixos ocorrem apenas em *Caenolestes* e *Caluromys*. O maior desenvolvimento dos trigonidos é uma sinapomorfia do Clado 1, com reversão ao estado plesiomórfico em *Monodelphis*, *Zygodentes* e *Thylophorops*.

Caráter 118 (ci 25, ri 76)

Trigonidos estreitos lábio-lingualmente e compridos ocorrem em *Caluromys* e nos Clados 5 e 2, com reversão ao estado plesiomórfico (trigonidos largos lábio-lingualmente) unindo *Marmosops incanus* à *Thylamys* e *Gracilinanus*.

Caráter 119 (ci 25, ri 60)

O estado plesiomórfico é a presença de um cíngulo anterior fino. O alargamento do cíngulo é uma sinapomorfia da Coorte Ameridelphia. Uma reversão ao estado plesiomórfico ocorre no Clado 8, com uma nova reversão ao estado apomórfico no gênero *Thylamys*. Cíngulos muito desenvolvidos, com forma côncava, são presentes nas espécies de *Monodelphis* examinadas, corroborando assim o monofiletismo desse gênero, ocorrendo de maneira independente em *Lestodelphys* e *Didelphis*.

Caráter 120 (ci 100, ri 100)

A presença de união entre o cíngulo anterior e o paraestilido é uma sinapomorfia do clado que reúne *Chironectes*, *Didelphis* e *Philander*.

Caráter 121 (ci 25, ri 50)

A presença de prolongamento posterior do cíngulo nos molares inferiores ocorre independentemente em *Caenolestes*, *Micoureus*, *Marmosops paulensis* e algumas espécies de *Gracilinanus*.

Caráter 122 (ci 50, ri 0)

Este caráter é não informativo, já que uma proximidade entre metaconido e paraconido ocorre apenas em *Caenolestes* e *Thylamys velutinus*.

Caráter 123 (ci 25, ri 62)

A presença de paraconido com base recurvada para a região anterior é uma sinapomorfia do Clado 2, ocorrendo independentemente em *Caluromys* e nas espécies de *Monodelphis*.

Caráter 124 (ci 12, ri 12)

A redução do tamanho relativo do protoconido ocorre independentemente em *Caluromys* e nos Clados 2 e 4, com posterior reversão ao estado plesiomórfico (protoconido muito maior que as outras cúspides) ocorrendo independentemente em vários táxons.

Caráter 125 (ci 16, ri 54)

Um maior desenvolvimento do paraconido ocorre em *Thylamys* e une os gêneros *Chironectes*, *Philander* e *Didelphis*, aparecendo também em outros táxons independentemente.

Caráter 126 (ci 50, ri 0)

Este caráter não é informativo, já que uma protocristida obliqua ao eixo da série molar ocorre apenas em *Dromiciops* e *Caluromys*.

Caráter 127 (ci 33, ri 81)

A proximidade entre protoconido e metaconido é uma sinapomorfia do Clado 3, ocorrendo também em *Caenolestes*. Uma reversão para o estado plesiomórfico (protoconido e metaconido separados, com protocristida profunda) une *Chironectes*, *Didelphis* e *Philander*.

Caráter 128 (ci 50, ri 88)

Uma cristida obliqua se conectando mais internamente ao trigonido é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, com uma reversão que une *Sparassocynus* e *Zygolestes* à Tribo Didelphini (Figura 21).

Caráter 129 (ci 100, ri 100)

O maior desenvolvimento do hipoconido é uma sinapomorfia das espécies do gênero *Thylamys*.

Caráter 130 (ci 25, ri 71)

A presença de hipoconido muito projetado labialmente é o estado plesiomórfico deste caráter. Uma redução desta projeção ocorre em *Caenolestes* e é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, com reversão ao estado plesiomórfico no Clado 10. O hipoconido não projetando-se labialmente é uma sinapomorfia do Clado 3 (Figura 21).

Caráter 131 (ci 33, ri 330)

A forma cônica do hipoconido é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae, ocorrendo independentemente em *Dromiciops*. Hipoconulido alongado antero-posteriormente ocorre em *Caluromys*, *Caenolestes*, *Didelphis* e *Philander*.

Caráter 132 (ci 50, ri 80)

Um hipoconulido desenvolvido une as espécies de *Monodelphis* e ocorre independentemente em *Lutreolina*.

Caráter 133 (ci 50, ri 85)

Um redução do entoconido ocorre em *Caluromys*, *Lestodelphys* e na Tribo Didelphini. Uma maior redução define as espécies de *Monodelphis* e ocorre independentemente em *Zygolestes*.

Caráter 134 (ci 25, ri 78)

Entoconido alongado antero-posteriormente ocorre de maneira independente em *Caluromys* e no Clado 3. Uma reversão ao estado plesiomórfico (entoconido côncico) ocorre em *Thylatheridium* e *Thylophorops*.

Caráter 135 (ci 16, ri 0)

Este caráter não é informativo, já que o estado apomórfico (entoflexido pouco desenvolvido) ocorre independentemente em vários táxons.

Caráter 136 (ci 50, ri 71)

A presença de m4 de tamanho semelhante ao m3 é uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae. Uma posterior redução do m4 ocorre em *Caluromys*, *Gracilinanus* e *Zygolestes*, porém sem atingir o grau visto nos grupos-externos (estado plesiomórfico).

Caráter 137 (ci 28, ri 66)

A presença de m4 com talonido tricuspidado mas reduzido em relação aos outros molares é o estado plesiomórfico. A maior redução do talonido do m4 é uma sinapomorfia do Clado 3. Um talonido mais desenvolvido, semelhante ao do m3, ocorre independentemente em *Caluromys*, *Micoureus*, *Metachirus* e na Tribo Didelphini (Clado 6).

Caráter 138 (ci 12, ri 22)

Este caráter é muito homoplástico e pouco informativo para o universo da análise, contudo define um grupo de espécies do gênero *Thylamys* e o clado que reúne *Didelphis* e *Philander*.

Caráter 139 (ci 100, ri 100)

O alargamento da porção distal do processo coronóide é uma sinapomorfia do Clado 4 (*Monodelphis*, fósseis e Tribo Didelphini) (Figura 22).

Caráter 140 (ci 50, ri 92)

O alongamento posterior do processo coronóide é uma sinapomorfia do Clado 2, ocorrendo independentemente em *Lestodelphys* (Figura 22)

Caráter 141 (ci 50, ri 92)

Um ângulo mais aberto entre os ramos horizontal e ascendente da mandíbula é uma sinapomorfia da Coorte Ameridelphia. A reversão ao estado plesiomórfico (ângulo com cerca de 90°) ocorre no Clado 3.

Caráter 142 (ci 25, ri 62)

O maior desenvolvimento da linha massetérica inferior é uma sinapomorfia da Família Didelphidae, ocorrendo reversão ao estado plesiomórfico paralelamente em *Metachirus*, *Didelphis* e *Thylamys*.

Caráter 143 (ci 50, ri 75)

O posicionamento paralelo dos ramos ascendentes do dentário é uma sinapomorfia da Tribo Didelphini, aparecendo independentemente em *Metachirus*.

Caráter 144 (ci 50, ri 50)

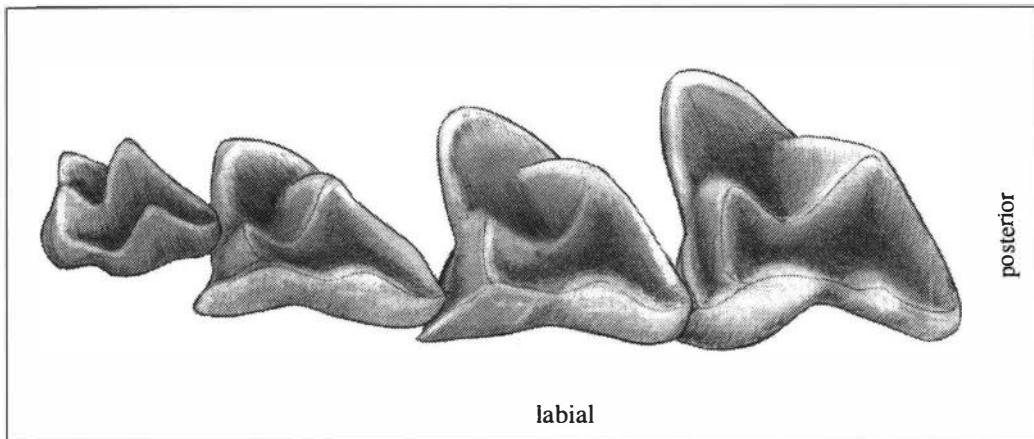
A redução da dobra posterior do dentário, posicionando o processo articular pouco mais dorsal que a série dentária, ocorre em *Caluromys* e nas duas espécies de *Micoureus*.

Caráter 145 (ci 25, ci 70)

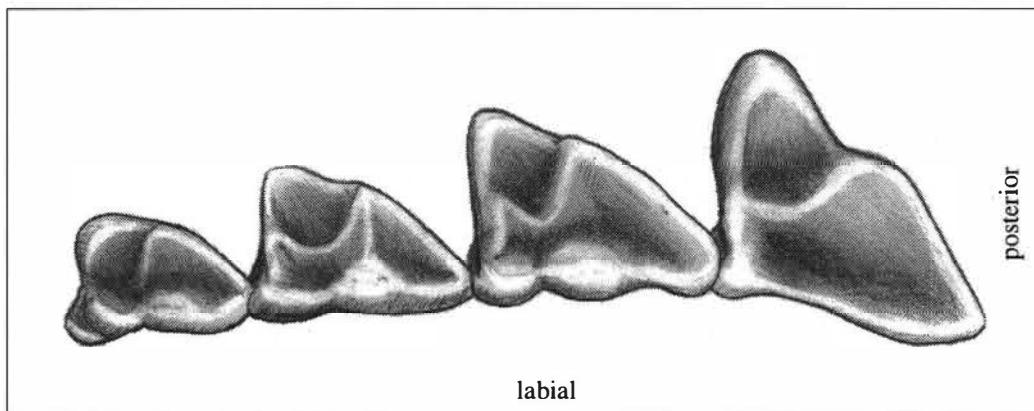
A forma alargada do processo articular é uma sinapomorfia da Coorte Ameridelphia, com reversão ao estado plesiomórfico (processo afilado) em *Lestodelphys*, *Monodelphis* e no Clado 8.

Caráter 146 (ci 50, ri 0)

Este caráter não é informativo, já que um processo articular pouco inflexionado ocorre somente em *Caenolestes* e *Caluromys*. Outra alternativa de otimização é considerar a reversão ao estado plesiomórfico (processo articular muito inflexionado) como uma sinapomorfia da Subfamília Didelphinae.

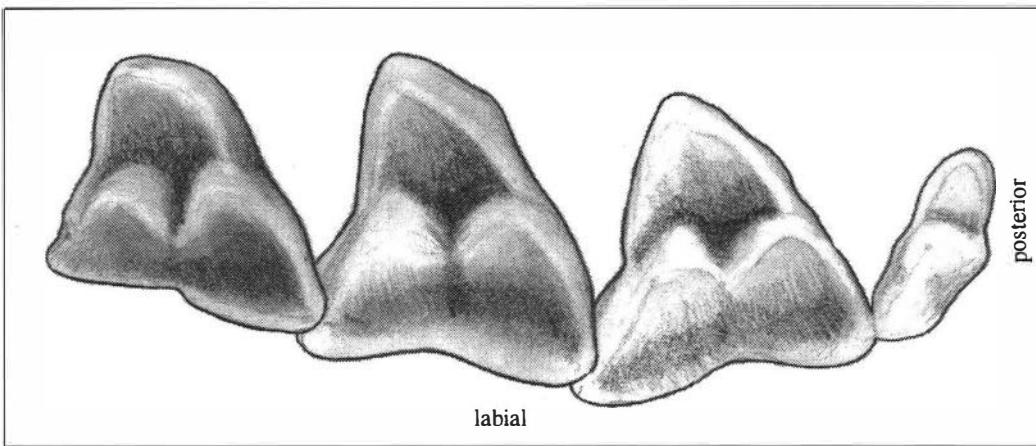


A

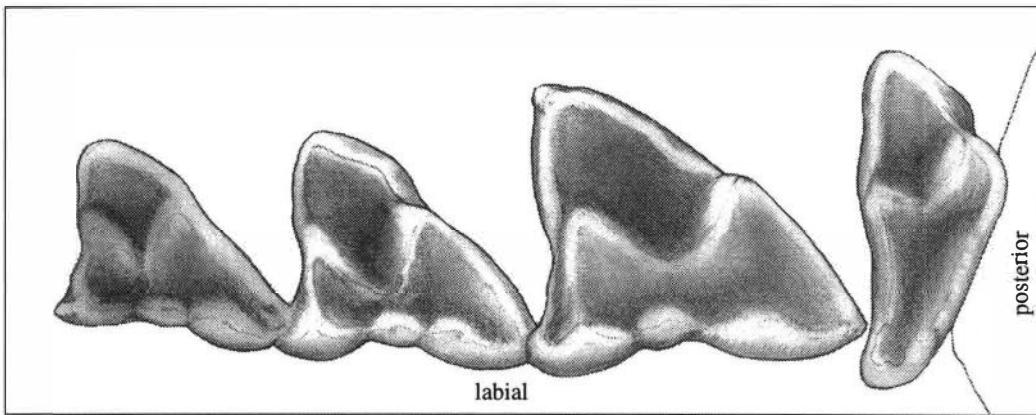


B

Figura 15: Séries dentárias superiores direitas (DP3 a M3), em vista oclusal, de exemplares juvenis de (A) *Thylamys* AMNH 41705 e (B) *Lutreolina* MN 24161. Ilustração de alguns exemplos de caracteres: caráter 32 - (A) DP3 superior muito menor que M1, (B) pouco reduzido; caráter 36 - (A) ectoflexus do M3 desenvolvido, (B) pouco pronunciado; caráter 44 - (A) protocone alongado labio-lingualmente, (B) contraído.

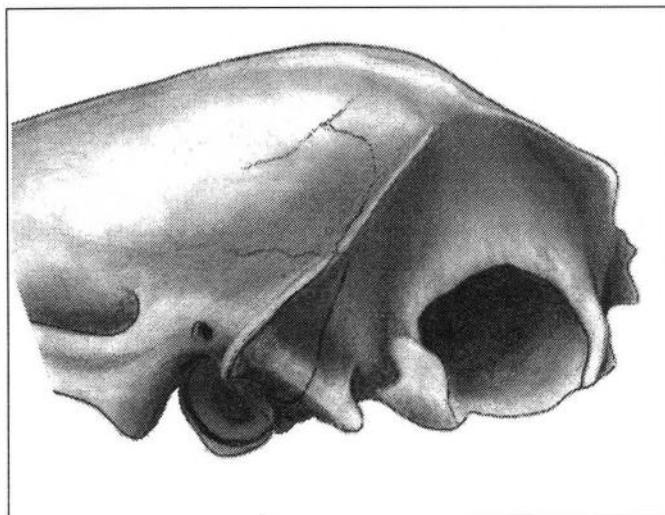


A

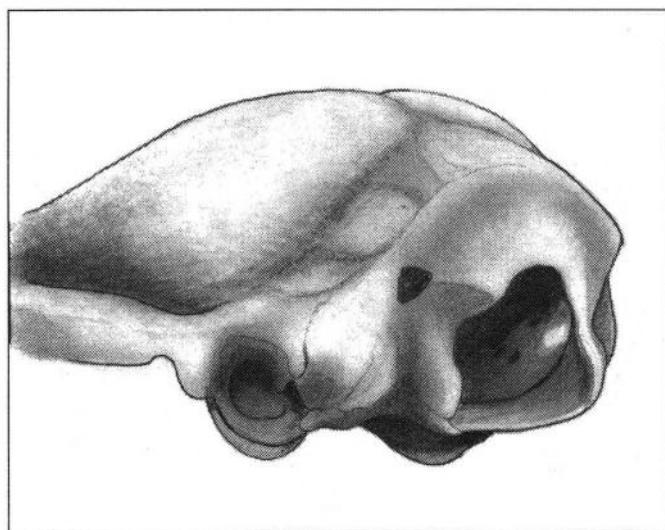


B

Figura 16: Séries molares superiores (M1 a M4) direitas de (A) *Dromiciops* FMNH 50072 e (B) *Marmosops* MN 8630. Ilustração de três sinapomorfias da Subfamília Didelphinae (estados apomórficos em B): M3 maior que M2 (caráter 34), centrocrista em forma de U (caráter 51), e M4 largo labio-lingualmente (caráter 59).



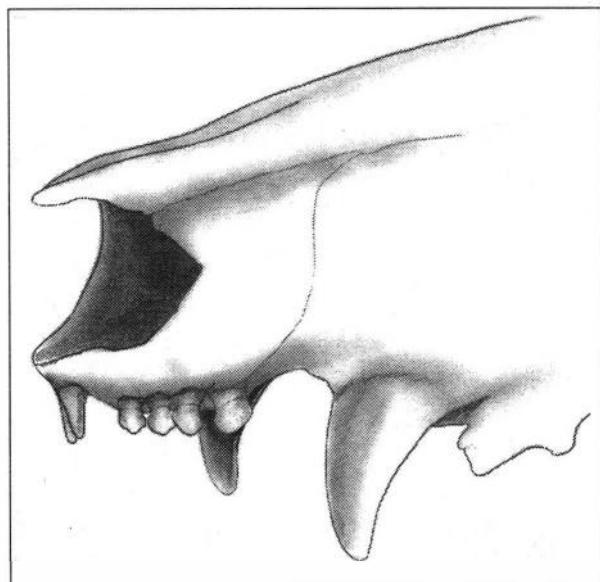
A



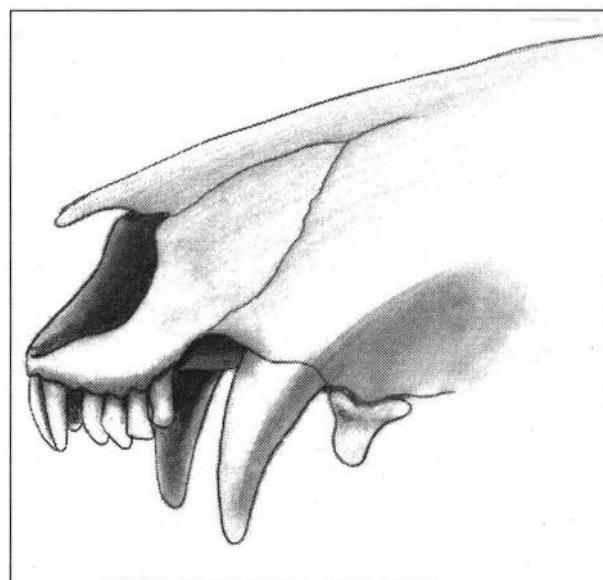
B

Figura 17: Região occipital de (A) *Micoureus* MN 35993 e (B) *Gracilinanus* MN 42987.

Ilustração de três sinapomorfias do Clado 8 (*Marmosa*, *Marmosops*, *Gracilinanus* e *Thylamys*): crista lambdoidal reduzida (Caráter 70), processo paraoccipital reduzido (Caráter 86), abertura entre parietal, mastóide e occipital presente (Caráter 89).



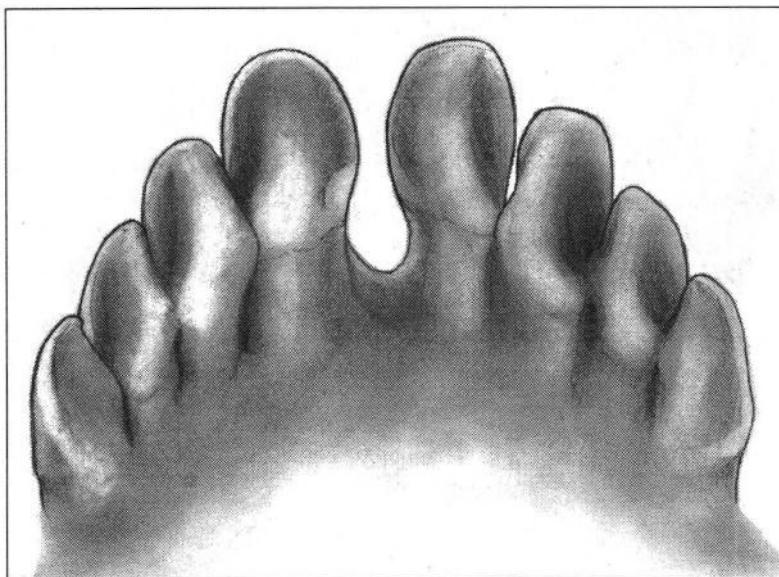
A



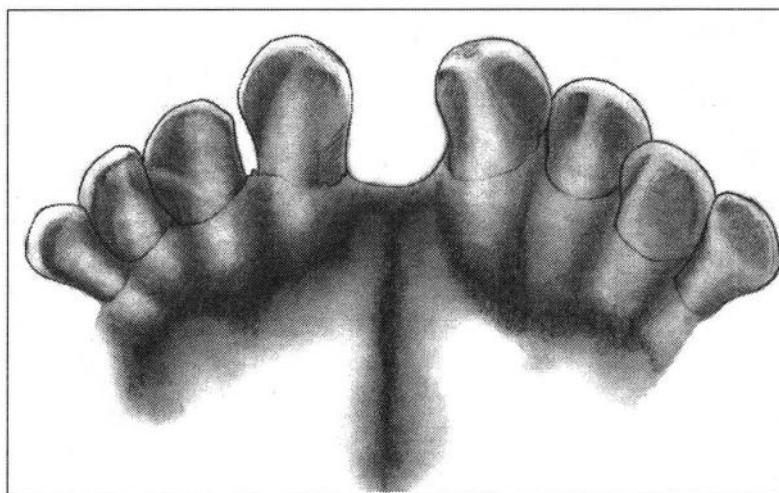
B

Figura 18: Porção rostral de (A) *Marmosops* MN 8630 e (B) *Lutreolina* MN 24161.

Ilustração de exemplos de caracteres incluídos na análise: caráter 65 - (A) nasal longo e (B) nasal curto; caráter 73 - (A) fossa canina reduzida, (B) fossa canina desenvolvida.

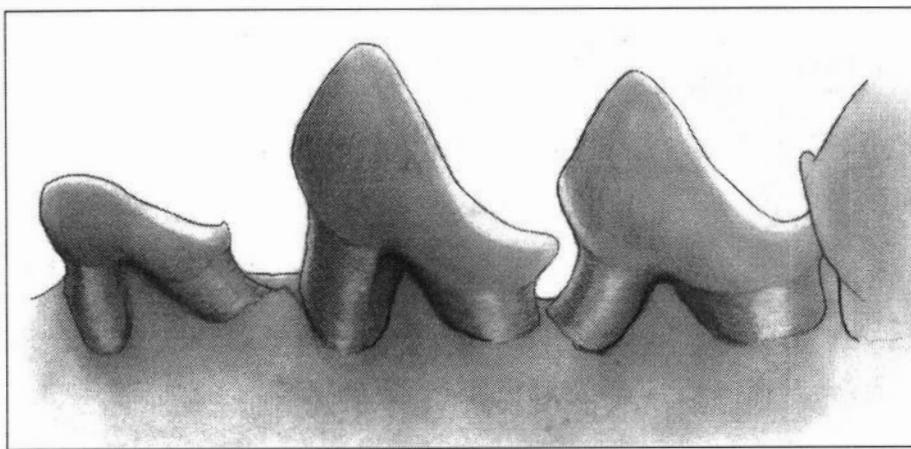


A

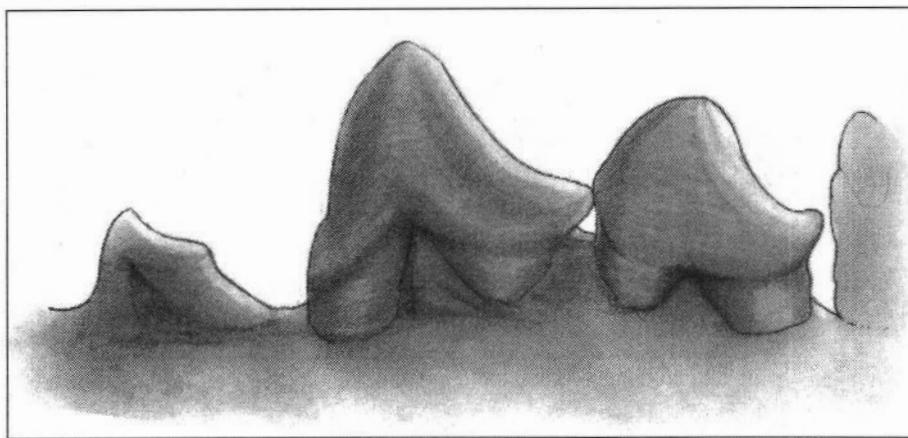


B

Figura 19: Incisivos inferiores de (A) *Caluromys* MN 20963 e (B) *Chironectes* MN 25739, em vista lingual. Ilustração do Caráter 94: (A) incisivos com protuberância lingual desenvolvida, (B) incisivos com protuberância reduzida.



A



B

Figura 20: Pré-molares inferiores esquerdos (p1 a p3), em vista labial, de (A) *Metachirus* MN 42773 e (B) *Didelphis* MN 11419. Ilustração de exemplos de caracteres observados: caráter 100 - (A) paraestilido presente no p1, (B) ausente; caráter 106 - (A) p2-3 retangulares em visão lateral, (B) mais triangulares.

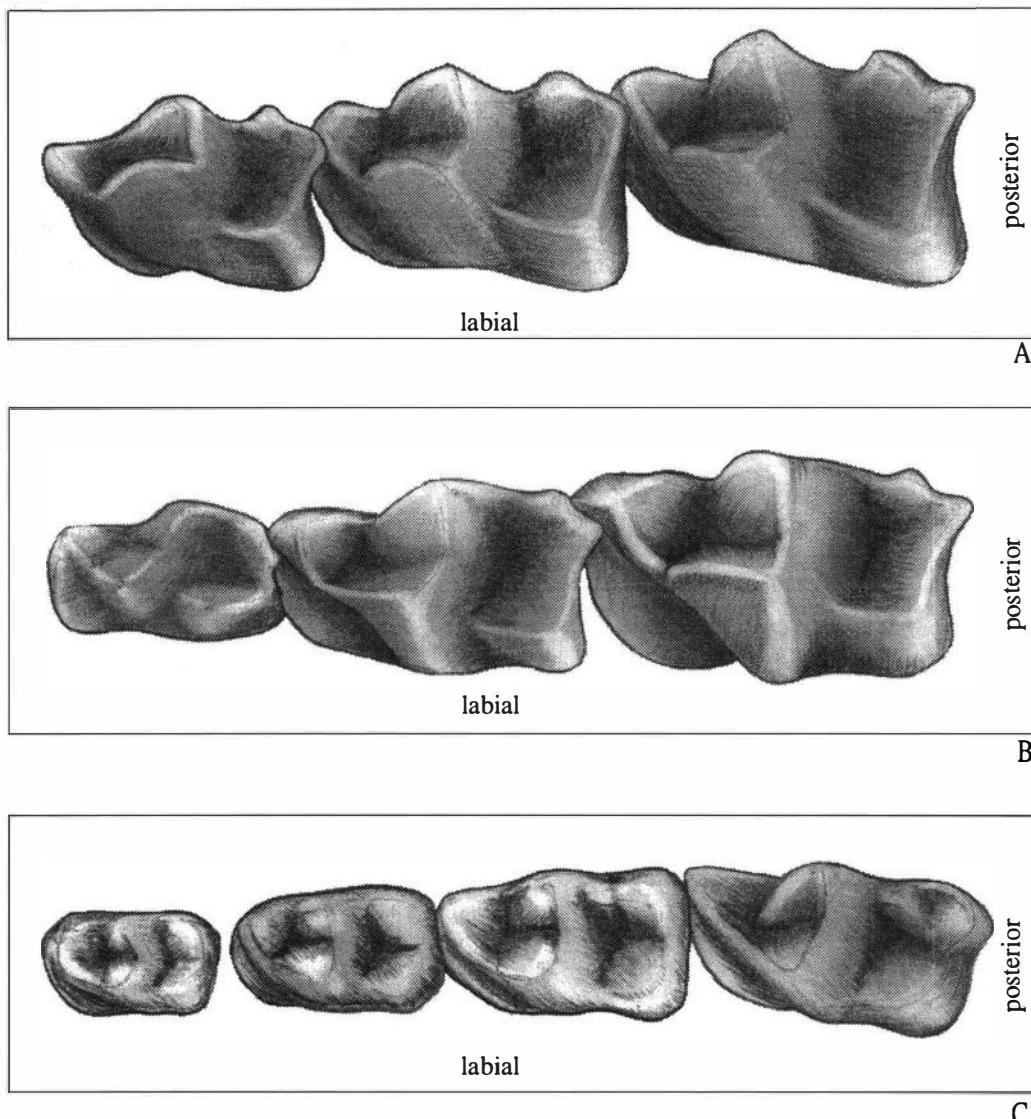


Figura 21: Séries dentárias inferiores esquerdas (DP3 a M3), em vista oclusal, de exemplares juvenis de (A) *Lutreolina* MN 24161, (B) *Thylamys* AMNH 41705 e (C) *Monodelphis* MN 36258. Ilustração de exemplos de caracteres observados: caráter 114 - (A) dp3 inferior com todas as estruturas, (B) ausência do metaconido, e (C) ausência do hipoconulido; caráter 128 - (A) cristida obliqua conectando-se labialmente, (B) e (C) se conectando mais internamente; caráter 130 - (A) hipoconido pouco projetado labialmente, (B) muito projetado, (C) com projeção igual ao protoconido.

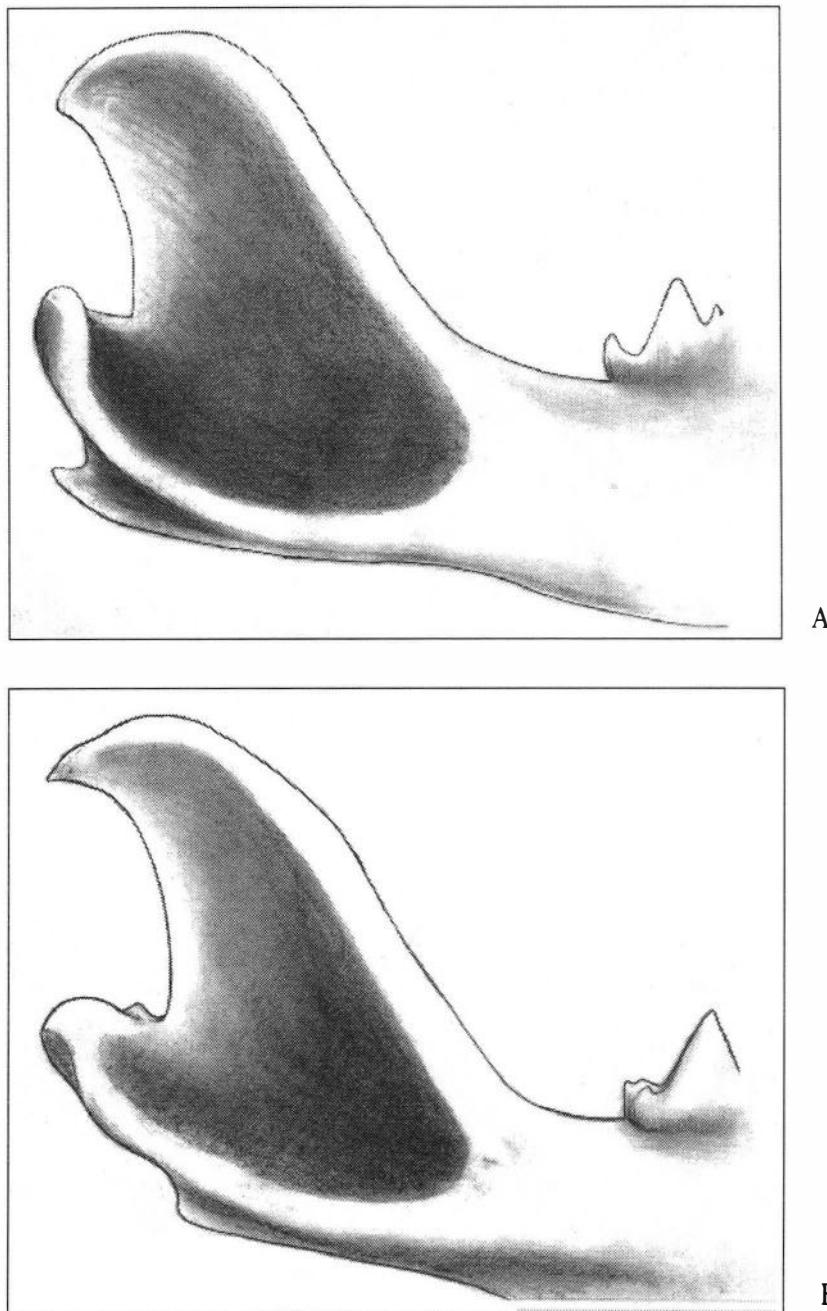


Figura 22: Processos mandibulares, em vista labial, de (A) *Philander* MN 20050 e (B) *Marmosa* MN 10962. Ilustração de exemplos de caracteres observados: caráter 139 - (A) processo coronóide largo, (B) afilado; caráter 140 - (A) processo coronóide curto, (B) alongado posteriormente.

CAPÍTULO V – DISCUSSÃO

A discussão apresentada a seguir baseia-se essencialmente nas hipóteses filogenéticas presentes nas árvores de consenso das análises realizadas com ponderação sucessiva (Figuras 8, 10, 12 e 14).

5.1. Grupos-externos

As análises enraizadas com *Caluromys*, *Caenolestes* e *Dromiciops* (Análises I, III e IV, respectivamente) apresentaram hipóteses filogenéticas muito semelhantes. Além disso, os gêneros *Caluromys* e *Caenolestes* aparecem externos ao clado que reúne todos os didelfíneos, nas análises mais abrangentes em que esses são incluídos como táxons-terminais do grupo-interno. Portanto, o conjunto de dados analisados corrobora a posição taxonômica atualmente aceita para esses grupos.

O gênero *Sparassocynus*, no entanto, emerge nos cladogramas de maneira incongruente com os dados presentes na literatura. Nas duas análises mais abrangentes (Análises III e IV, Figuras 12 e 14) este táxon aparece interno aos didelfíneos, associado às outras formas fósseis e ao grupo dos grandes didelfíneos viventes (Clado 7: *Lutreolina*, *Chironectes*, *Didelphis* e *Philander*). Na análise enraizada com este gênero (Análise II, Figura 10), o clado formado pelos grandes didelfíneos e as formas fósseis (Clado 6) ramifica-se a partir da politomia basal, enquanto que *Caluromys* encontra-se associado ao grupo formado pelos pequenos didelfíneos e *Metachirus*.

Esses resultados colocam em dúvida a permanência de *Sparassocynus* em uma família separada de Didelphidae. É interessante notar que a literatura enfatiza um grande

número de autapomorfias para este gênero, porém em nenhum dos trabalhos é apresentada qualquer sinapomorfia que reúna de maneira consistente todos os didelfídeos e não esteja presente em *Sparassocynus* (MARSHALL *et al.*, 1990; GOIN, 1991, 1995). Por exemplo, MARSHALL *et al.* (1990), em uma análise das relações filogenéticas entre as famílias de marsupiais, argumentam que as sinapomorfias da Família Didelphidae são as mesmas de Didelphoidea, a superfamília que reúne Didelphidae e Sparassocynidae. Portanto, é provável que este táxon seja em realidade um didelfídeo altamente especializado, como sugerido inicialmente por Reig (REIG, 1958; REIG & SIMPSON, 1972).

O presente estudo não apresenta dados que permitam determinar as relações filogenéticas de *Sparassocynus*, visto que não faz parte dos objetivos desta análise, e muitos outros táxons fósseis da Família Didelphidae não foram incluídos na mesma. De qualquer maneira, os resultados das análises enraizadas com este gênero serão ignorados na discussão das relações filogenéticas dos componentes da Subfamília Didelphinae.

Assim, apenas as Análises I, III e IV são discutidas a seguir. Entre essas análises observa-se que os diferentes grupos-externos utilizados não influenciaram na formação dos dois clados principais do grupo-interno (Clados 2 e 3). As diferenças entre os resultados dessas três análises se encontram basicamente em relação ao posicionamento de *Metachirus*, de *Lestodelphys* e dos grupos fósseis, o que é discutido nos itens a seguir. Os índices de consistência e de retenção são também muito semelhantes nessas três análises.

A árvore enraizada com *Caenolestes* (Análise III, Figura 12) é a que apresenta menor resolução, ou seja, um maior número de politomias, e índices de consistência e de retenção mais baixos. Este táxon apresenta uma morfologia bastante diferenciada (acumulando grande número de autapomorfias), de maneira que o estado de caráter para vários dos caracteres formulados foi considerado indeterminado em *Caenolestes*, sendo inseridos como “?” na matriz. No entanto, é interessante notar que, apesar dessas grandes

diferenças morfológicas em relação aos didelfídeos, a hipótese filogenética gerada utilizando-o como grupo-externo não apresentou inconsistências em relação às outras duas análises.

A Análise I, enraizada com *Caluromys*, apresentou os melhores índices e uma única árvore mais parcimoniosa, completamente resolvida, quando implementada a ponderação sucessiva dos caracteres (Figura 8).

Como exposto anteriormente, a Análise IV, enraizada com *Dromiciops*, é a única que contém a totalidade dos caracteres e dos táxons examinados no presente estudo. A árvore de consenso dos três cladogramas mais parcimoniosos, resultantes da implementação de ponderação sucessiva, é bastante resolvida, apresentando uma única politomia, índice de consistência 0,56 e de retenção 0,83 (Figura 14). Este esquema filogenético é considerado como a principal síntese hierárquica da diversidade de marsupiais sul-americanos estudada.

5.2. Didelfíneos Fósseis

Todos os gêneros fósseis incluídos neste trabalho aparecem em todas as análises como componentes de um mesmo clado (Clado 3), que une *Lestodelphys* e *Monodelphis* ao grupo dos grandes didelfíneos. Para os gêneros *Thylophorops*, *Hyperidelphys* e *Thylatheridium* este posicionamento é consistente com os dados presentes na literatura (*e.g.* REIG *et al.*, 1987; GOIN, 1991), o mesmo não ocorrendo no caso de *Zygolestes*.

Os gêneros *Thylophorops* e *Hyperidelphys* aparecem inseridos no clado que reúne os quatro gêneros de grandes didelfíneos viventes (Clado 6). Este posicionamento corrobora a inclusão dos mesmos na Tribo Didelphini, hipótese amplamente aceita na

literatura (REIG *et al.*, 1987; GOIN, 1995; GOIN & PARDIÑAS, 1996; MCKENNA & BELL, 1997). Na Análise IV (Figura 14), *Hyperdidelphys* aparece como grupo-irmão do Clado 7, que reúne as formas de Didelphini viventes (*Lutreolina*, *Chironectes*, *Didelphis* e *Philander*), e *Thylophorops* insere-se imediatamente externo a este. No entanto, esta estrutura não é mantida nas outras duas análises (Figuras 8 e 12), e esta relação é considerada como não satisfatoriamente detalhada no presente estudo.

Thylatheridium aparece em dois posicionamentos distintos nas diferentes análises. Na Análise I emerge como grupo-irmão de *Lestodelphys*, em um clado que inclui ainda as espécies de *Monodelphis* (Figura 8). Nas Análises III e IV (Figuras 12 e 14) aparece associado aos outros fósseis, dentro do clado que reúne os grandes didelfíneos (Clado 5). Este gênero fóssil é atualmente considerado como o grupo-irmão de *Monodelphis* (REIG *et al.*, 1987; GOIN & MONTALVO, 1988; GOIN & REY, 1997). Apesar dos dados aqui apresentados não corroborarem especificamente essa hipótese, sua inclusão em um clado mais abrangente que une *Monodelphis*, *Lestodelphys* e os grandes didelfíneos, não é incongruente com a mesma.

Dos gêneros fósseis incluídos nesta análise, *Zygolestes* é aquele que apresenta uma história taxonômica mais controversa. Originalmente, foi considerado como um caenolestídeo (AMEGHINO, 1898) e posteriormente REIG *et al.* (1987) mencionaram esta espécie como *Didelphimorphia incertae sedis*. Mais recentemente, MARSHALL *et al.* (1990) e GOIN (1997) propuseram sua inclusão na Subfamília Didelphinae, associado ao grupo dos pequenos didelfíneos. Esta última hipótese não é corroborada no presente trabalho, já que em todas as análises *Zygolestes* aparece associado aos outros gêneros fósseis, no clado que compreende os grandes didelfíneos. No entanto, devido ao grande número de caracteres cujo estado não pode ser determinado para este gênero - já que o

único exemplar conhecido apresenta apenas os p2-m4 inferiores e está muito desgastado - não é possível fazer novas inferências a respeito das relações filogenéticas de *Zygolestes*.

5.3. Didelfíneos: Inter-relações Filogenéticas

A existência de um grupo monofilético que inclui todas as formas de pequenos didelfíneos não é corroborada em nenhuma das análises realizadas no presente trabalho. Uma dicotomia basal dentro da Subfamília Didelphinae é apresentada em todos os cladogramas, reunindo em um clado os gêneros *Micoureus*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Gracilinanus* e *Thylamys*, e no outro os gêneros *Monodelphis* e *Lestodelphys* associados aos grandes didelfíneos e aos gêneros fósseis. O gênero *Metachirus* é associado ora a um clado, ora a outro.

O não-monofiletismo do grupo de pequenos didelfíneos foi anteriormente sugerido por Kirsch e colaboradores (KIRSCH & PALMA, 1995; KIRSCH *et al.*, 1997), porém apresentando relações muito diferentes das sugeridas na presente análise. Esses autores sugerem a existência de dois clados de pequenos didelfíneos: um reunindo *Gracilinanus*, *Marmosops*, *Thylamys* e *Lestodelphys*; outro formado por *Monodelphis*, *Micoureus* e *Marmosa*. A respeito da associação entre os principais clados de didelfíneos, esses autores concluem que existe uma falta de resolução quanto às relações de um dos grupos de pequenos didelfíneos, aquele contendo *Gracilinanus*, *Marmosops*, *Thylamys* e *Lestodelphys*. Este grupo poderia estar associado aos grandes didelfíneos ou ser o grupo-irmão do ramo que reúne *Monodelphis*, *Marmosa* e *Micoureus*. O trabalho de PATTON *et al.* (1996) corrobora em parte essa hipótese, porém não inclui em sua análise os gêneros *Gracilinanus*, *Marmosops* e *Thylamys*.

É evidente, portanto, que a composição proposta no presente estudo para os dois clados basais da Subfamília Didelphinae difere significativamente de todas as hipóteses presentes na literatura. As relações filogenéticas internas a esses dois clados principais são discutidas a seguir separadamente, assim como o posicionamento de *Metachirus* em relação aos mesmos.

Clado 2

Este clado apresenta a seguinte estrutura (*Micoureus* (*Marmosa* (*Marmosops* (*Gracilinanus*, *Thylamys*))). Esta se mantém estável em todas as análises, com exceção do gênero *Marmosops*, que, apesar de manter o mesmo posicionamento em relação aos outros táxons, aparece como não-monofilético em algumas análises. Esta última questão será discutida em um item a parte.

A associação entre os gêneros *Micoureus*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Gracilinanus* e *Thylamys* é tradicionalmente aceita, uma vez que as espécies hoje referidas a esses gêneros foram agrupadas inicialmente em um único gênero, *Marmosa lato sensu* (TATE, 1933; CREIGHTON, 1985). Posteriormente, este gênero foi sendo gradativamente desmembrado até que, em 1989, GARDNER & CREIGHTON formalizaram sua divisão nos cinco gêneros atualmente reconhecidos. No entanto, nenhum dos estudos sobre as relações filogenéticas de didelfíneos apresentados na literatura recente consideram esses gêneros como formando um grupo monofilético, sempre inserindo *Monodelphis* e principalmente *Lestodelphys* entre eles.

Verifica-se que não há consenso quanto às inter-relações entre esses pequenos didelfídeos, tendo sido propostos vários agrupamentos distintos. O monofiletismo de um agrupamento reunindo *Micoureus*, *Marmosa*, *Marmosops* e *Gracilinanus* é corroborado pelos trabalhos de CREIGHTON (1984) e HERSHKOVITZ (1992), que consideram

apenas *Thylamys* como um grupo à parte. Já REIG *et al.* (1987) consideram *Thylamys* e *Gracilinanus* como um único gênero (*Thylamys l. s.*), assim como *Marmosa* e *Marmosops* (*Marmosa l. s.*), porém esses táxons não são hipotetizados como grupos-irmãos. O gênero *Micoureus* é considerado basal à todos os pequenos didelfíneos e mais proximamente relacionado à *Marmosa-Marmosops*. Os trabalhos de Kirsch e colaboradores (KIRSCH & PALMA, 1995; KIRSCH *et al.*, 1997) consideram *Gracilinanus* e *Marmosops* como grupos-irmãos, associados ao clado que reúne *Thylamys* e *Lestodelphys*. Os gêneros *Micoureus* e *Marmosa*, por sua vez, formam um clado à parte dos outros pequenos didelfíneos. PATTON *et al.* (1996) analisaram somente três desses gêneros, indicando *Marmosa* e *Micoureus* como grupos-irmãos, e *Marmosops* separado destes, sem uma posição filogenética definida.

Portanto, os resultados encontrados no presente estudo retomam, pela primeira vez, a hipótese de que estes gêneros de pequenos didelfíneos formam um agrupamento monofilético, a parte dos gêneros *Monodelphis* e *Lestodelphys*.

Clado 3

Este clado é constituído pelos gêneros *Lestodelphys* e *Monodelphis*, por todas as formas fósseis incluídas na análise e pelo reconhecido grupo monofilético formado pelos grandes didelfíneos viventes (Clado 7).

O agrupamento amplamente aceito que compreende os grandes didelfíneos viventes é corroborado em todas as hipóteses filogenéticas geradas na presente análise. A estrutura hierárquica dentro deste clado (Clado 7) aparece bastante consistente, apresentando-se idêntica em todas as análises: (*Lutreolina* (*Chironectes* (*Philander*, *Didelphis*))). A proximidade filogenética dos gêneros *Didelphis* e *Philander* já foi corroborada por vários autores (CREIGHTON, 1984; KIRSCH & PALMA, 1995; PATTON *et al.*, 1996;

HERSHKOVITZ, 1997), porém o posicionamento dos outros dois táxons em relação a estes ainda é alvo de debate. A única proposta filogenética recente que inclui esses quatro gêneros é a de KIRSCH & PALMA (1995), e propõe uma maior afinidade de *Lutreolina* com o ramo que reúne *Didelphis* e *Philander*. Os dados aqui apresentados posicionam *Lutreolina* como o gênero mais basal deste clado, e *Chironectes* como grupo-irmão do clado *Didelphis - Philander*.

Como já exposto no item anterior, os gêneros fósseis *Thylophorops* e *Hyperdidelphys* aparecem associados aos grandes didelfíneos viventes na maioria das análises. Assim, o presente trabalho corrobora o monofiletismo e a composição da Tribo Didelphini como proposta por GOIN (1991, 1995) e MCKENNA & BELL (1997).

O gênero *Lestodelphys* aparece em duas topologias distintas dentro do Clado 3. Na Análises I (Figuras 8) emerge como grupo-irmão do gênero *Monodelphis*, e na Análise III (Figura 12) aparece associado ao gênero fóssil *Thylatheridium*, formando com este o grupo-irmão de *Monodelphis*. Na Análise IV (Figura 14) *Lestodelphys* encontra-se numa posição basal dentro do Clado 3, adquirindo a condição de grupo-irmão do clado que reúne *Monodelphis*, as formas fósseis e os Didelphini (Clado 4). A proximidade de *Lestodelphys* com *Monodelphis* e *Thylatheridium* já havia sido sugerida por SIMPSON (1972) e posteriormente por MARSHALL (1977). Recentemente, no entanto, as similaridades dentárias existentes entre esses gêneros foram interpretadas como convergentes, e *Lestodelphys* é considerado como parte do grupo dos outros pequenos didelfíneos, e filogeneticamente mais próximo do gênero *Thylamys* (REIG *et al.*, 1987; KIRSCH & PALMA, 1995; GOIN & REY, 1997).

Em todas as análises, o gênero *Monodelphis* aparece associado à Tribo Didelphini. Esta relação jamais havia sido proposta, porém outros autores já haviam enfatizado a grande divergência existente entre *Monodelphis* e os outros gêneros de pequenos

didelfíneos (KIRSCH & PALMA, 1995; GOIN & REY, 1997). É interessante notar que em sua recente revisão morfológica das afinidades de *Monodelphis*, GOIN & REY (1997) apresentam uma lista de diferenças entre este gênero e os demais pequenos didelfíneos, propondo assim sua separação em tribos distintas. Observa-se que grande parte das características postuladas para *Monodelphis* estão presentes também nos grandes didelfíneos, o que não foi comentado pelos autores.

Por outro lado, os trabalhos com dados moleculares (KIRSCH & PALMA, 1995; PATTON *et al.*, 1996; KIRSCH *et al.*, 1997) são unâimes em afirmar a existência de um agrupamento monofilético que associa *Monodelphis* aos gêneros *Micoureus* e *Marmosa*. No entanto, em duas das análises apresentadas por KIRSCH *et al.* (1997) *Monodelphis* aparece como um gênero independente e basal a todos os outros pequenos didelfíneos. Além disso, estas análises moleculares não incluem a diversidade fóssil, e os dados de PATTON *et al.* (1996) referem-se exclusivamente a sete dos doze gêneros viventes de didelfíneos.

O posicionamento de *Metachirus*

O gênero *Metachirus* aparece como basal ao Clado 3 (*Monodelphis*, *Lestodelphys*, formas fósseis e grandes didelfíneos) nas Análises III e IV (Figuras 12 e 14), no entanto, na Análise I (Figura 8) este gênero aparece como grupo-irmão do Clado 2 (*Micoureus*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Gracilinanus* e *Thylamys*). Nos trabalhos disponíveis na literatura seu posicionamento é igualmente controverso, sendo por alguns autores considerado mais proximamente relacionado aos grandes didelfíneos (KIRSCH & PALMA, 1995; PATTON *et al.*, 1996; GOIN, 1995), por outros compreendido no grupo dos pequenos didelfíneos (*e.g.* HERSHKOVITZ, 1992), ou ainda como parte da politomia basal da Subfamília Didelphinae (REIG *et al.*, 1987).

O ponto em comum entre todas as hipóteses propostas até o momento é o posicionamento basal de *Metachirus* em relação aos didelfíneos. Desta forma, parece que a melhor opção no momento é mantê-lo como um táxon à parte (como fizeram MCKENNA & BELL, 1997), até que as relações entre os outros gêneros de didelfíneos e seu posicionamento em relação a eles estejam melhor esclarecidas.

5.4. O Monofiletismo do Gênero *Marmosops*

As três espécies do gênero *Marmosops* estudadas aparecem em uma seqüência parafilética em duas das três análises (Análises I e IV, Figuras 8 e 14) do presente trabalho, quando implementada a ponderação sucessiva de caracteres. Apenas na análise ponderada enraizada com *Caenolestes* (Análise III, Figura 12) o monofiletismo desse gênero é corroborado. No entanto, em todas as análises nas quais não foi implementada ponderação sucessiva (Figuras 7, 11 e 13), *Marmosops* emerge monofilético, sendo sustentado por quatro sinapomorfias (caracteres 4, 16, 64 e 82) no consenso da Análise IV sem ponderação sucessiva (Figura 13).

O monofiletismo de *Marmosops* foi primeiramente questionado nos trabalhos de Kirsch e colaboradores (KIRSCH & PALMA, 1995; KIRSCH *et al.*, 1997). No entanto, estes avaliam somente duas espécies de *Marmosops*, colocando uma delas (*M. dorothaea*) mais proximamente relacionada à *Gracilinanus* que à outra espécie de *Marmosops* (*M. parvidens*). O trabalho de MUSTRANGI & PATTON (1997), tratando de aspectos filogeográficos de *Marmosops*, não testa o monofiletismo deste gênero, porém aponta para a grande divergência existente entre *M. parvidens* e todas as outras espécies, que formam um grupo monofilético. No presente trabalho *M. parvidens* e *M. dorothaea* não foram

analisados, porém o caráter parafilético deste gênero é em parte subsidiado. Uma análise compreendendo todas as espécies do gênero se faz necessária para que o posicionamento taxonômico dessas espécies possa ser de fato avaliado.

Na classificação de MCKENNA & BELL (1997) o gênero *Marmosops* não é considerado, e os autores alocam as espécies referidas a este gênero dentro de *Marmosa*, porém sem explicitar em que estudo foi baseada tal sinonímia. Essa proposta contraria a hipótese de parafiletismo sugerida pelos trabalhos de Kirsch e colaboradores (KIRSCH & PALMA, 1995; KIRSCH *et al.*, 1997), que consideram *Marmosops* associado à *Gracilinanus*.

Outro ponto a ser ressaltado é a diferenciação morfológica observada entre *M. paulensis* e *M. incanus*. Essas espécies foram sinonimizadas por GARDNER (1993), sendo *M. paulensis* posteriormente revalidada por MUSTRANGI & PATTON (1997), o que é corroborado no presente estudo.

5.5. Relações Infra-genéricas em *Thylamys*, *Gracilinanus* e *Monodelphis*

Esses três gêneros de pequenos didelfídeos têm seu monofletismo corroborado em todos os conjuntos de análises. A resolução das relações filogenéticas dentro de cada um deles será discutida brevemente, porém cabe ressaltar que não houve neste trabalho um esforço específico para o levantamento de caracteres pertinentes a relações filogenéticas infra-genéricas. Além disso, para nenhum dos gêneros todas as espécies reconhecidas foram observadas.

Desses gêneros, *Thylamys* é o único para o qual existem propostas filogenéticas formais na literatura, que no entanto não apreciaram a totalidade das espécies nele

incluídas. As três hipóteses propostas anteriormente são baseadas em dados moleculares (KIRSCH & PALMA, 1995; KIRSCH *et al.*, 1997; PALMA & YATES, 1998) e apresentam-se bastante diferentes entre si. Considerando-se as espécies em comum analisadas, a hipótese filogenética aqui proposta, que aparece consistente em todos os conjuntos de análises, assemelha-se mais àquela de KIRSCH *et al.* (1997), tendo em comum o posicionamento basal de *T. macrura* e um agrupamento formado por *T. elegans*, *T. pusilla* e *T. pallidior*, apesar da estrutura interna deste não ser correspondente. No entanto, além do fato de *T. velutinus* não ter sido analisada em nenhum dos trabalhos anteriores, a espécie *T. elegans* foi dividida por PALMA & YATES (1998) em *T. elegans* e *T. venustus*, o que não foi seguido no presente trabalho. Assim, essas hipóteses tornam-se dificilmente comparáveis, e os caracteres aqui propostos terão que ser reavaliados para as espécies de *Thylamys*, afim de que se possa fazer alguma inferência a respeito das relações entre as espécies deste gênero.

O único trabalho de revisão das espécies do gênero *Gracilinanus* é o de HERSHKOVITZ (1992), no qual as inferências sobre relações filogenéticas entre estas restringem-se ao reconhecimento de três grupos informais. Todas as espécies examinadas no presente estudo foram reunidas por esse autor em um mesmo grupo. A estrutura interna do gênero *Gracilinanus* foi a mesma em todas as análises aqui realizadas, o que aponta para uma consistência desta topologia para o conjunto de caracteres avaliados. Assim, a proposta de relações entre as espécies de *Gracilinanus* apresentada neste trabalho é a seguinte: (*G. emiliae* (*G. agilis* (*G. marica* (*G. microtarsus*, *G. dryas*)))). É interessante notar que as espécies *G. agilis* e *G. microtarsus* aparecem claramente separadas, ao contrário da provável sinonímia entre elas, sugerida anteriormente por alguns autores (HERSHKOVITZ, 1992; GARDNER, 1993).

Monodelphis é o gênero de didelfíneo mais diverso, compreendendo cerca de 15 espécies (GARDNER, 1993). No presente estudo foram incluídas apenas cinco destas espécies, sendo que a única hipótese de relação entre as mesmas corroborada por todas as análises foi a reunião de *M. kundi* e *M. scalops*. Em duas das três análises (Análises I e IV, ver Figuras 8 e 14) a estrutura interna deste gênero aparece totalmente resolvida: (*M. domestica* (*M. brevicaudata* (*M. americana* (*M. scalops*, *M. kundi*)))). A única referência quanto às relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Monodelphis* é o trabalho de KIRSCH *et al.* (1997), porém apenas duas das espécies aqui analisadas também foram estudadas por esses autores, o que torna os resultados incomparáveis.

CAPÍTULO VI – CONCLUSÃO

O resultado que expressa o universo mais abrangente da diversidade de marsupiais examinada no presente estudo é aquele que utiliza o australidélfio *Dromiciops* como referência de enraizamento, ilustrado na Figura 14. Esta hipótese deve ser, portanto, lida como a principal síntese filogenética resultante das análises de parcimônia implementadas no presente estudo. Todavia, as considerações aqui formuladas dizem respeito, de fato, ao conjunto total de cladogramas obtidos, na medida em que o contexto filogenético associado a origem dos Didelphinae é bastante controverso.

Entre o conjunto de hipóteses de reconstrução filogenética da Subfamília Didelphinae que emergem das análises realizadas, destaca-se a consistência de dois grandes clados (Clado 2 e Clado 3): um com a estrutura (*Micoureus* (*Marmosa* (*Marmosops* (*Thylamys*, *Gracilinanus*)))); e outro que reúne *Lestodelphys*, *Monodelphis*, as formas fósseis e os grandes didelfíneos (*Lutreolina* (*Chironectes* (*Philander*, *Didelphis*))). As relações entre os principais ramos definidos neste segundo clado apresentam incongruências entre as diferentes análises, não sendo factível detectar um padrão consistente entre essas topologias. O primeiro clado, que reúne os pequenos didelfíneos com exceção de *Monodelphis* e *Lestodelphys*, apresenta estrutura idêntica em todas as análises, que é singularizada como uma nova hipótese de parentesco entre esses gêneros. O gênero *Metachirus* apresenta posicionamento instável entre as árvores obtidas, podendo se encontrar enraizado na politomia basal ou na base dos dois grandes clados (Clados 2 e 3). Devido a esta incerteza, parece razoável considerar *Metachirus* como um grupo à parte, até que um número maior de evidências sejam acumuladas e possam vir a esclarecer seu posicionamento filogenético entre os demais didelfíneos.

Os principais conflitos das hipóteses do presente trabalho em comparação as anteriormente propostas residem em duas questões: 1) o posicionamento filogenético de *Monodelphis*, se este é parte do grupo de pequenos didelfíneos ou se representa o grupo-irmão dos grandes didelfíneos; e 2) as relações de parentesco de *Lestodelphys*, se é o grupo-irmão de *Thylamys* ou se está filogeneticamente associado a *Monodelphis*. A elucidação do posicionamento filogenético desses dois gêneros possivelmente irá determinar a existência ou não de um grupo monofilético compreendendo os outros pequenos didelfíneos (*Micoureus*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Gracilinanus* e *Thylamys*).

A seguir são sumariadas as principais conclusões do presente trabalho:

- O monofiletismo da Subfamília Didelphinae é corroborado;
- Os gêneros *Dromiciops*, *Caenolestes* e *Caluromys* são táxons externos à Subfamília Didelphinae e sua utilização para enraizamento desta é factível, não gerando hipóteses conflitantes;
- O gênero *Sparassocynus* pode ser em realidade um didelfídeo altamente especializado, sendo necessária uma reavaliação de suas relações filogenéticas;
- A Tribo Didelphini teve sua condição monofilética corroborada, incluindo os gêneros fósseis *Thylophorops* e *Hyperdidelphys*;
- O monofiletismo do grupo de pequenos didelfíneos (Tribo Monodelphini *sensu* MCKENNA & BELL, 1997) não é corroborado;
- As evidências crânio-dentárias apontam para uma proximidade filogenética entre *Monodelphis* e a Tribo Didelphini;
- *Thylatheridium* não tem seu posicionamento como grupo-irmão de *Monodelphis* corroborado, no entanto, estes gêneros aparecem em um grupo monofilético mais amplo, que inclui ainda *Lestodelphys* e a Tribo Didelphini;

- A hipótese de que *Lestodelphys* seria o grupo-irmão de *Thylamys* não é corroborada, este gênero emerge associado à *Monodelphis*, *Thylatheridium* e à Tribo Didelphini;
- A avaliação dos dados cranianos e dentários aponta para o monofiletismo de um grupo formado por *Micoureus*, *Marmosa*, *Marmosops*, *Gracilinanus* e *Thylamys*;
- O não-monofiletismo do gênero *Marmosops* é em parte corroborado, porém uma avaliação de todas as suas espécies se faz necessária;
- O caráter monofilético dos gêneros *Thylamys*, *Gracilinanus* e *Monodelphis* é corroborado para o conjunto de espécies examinadas;
- O gênero *Metachirus* não apresenta posição filogenética consistente no conjunto de análises realizadas, sendo corroborada apenas sua condição basal entre os didelfíneos;
- O posicionamento de *Zygolestes* como parte do grupo de pequenos didelfíneos não foi corroborado, sendo necessária uma reavaliação dos caracteres presentes no único fragmento conhecido para este gênero.

Concluindo, cabe ressaltar que o conjunto de resultados avaliados nessa dissertação fazem parte de um programa de pesquisa mais abrangente sobre a história evolutiva dos marsupiais, centrado no contexto sul-americano. Alguns desdobramentos previstos dentro deste programa referem-se à tentativa de reunir conjuntos maiores de informação, provenientes de diferentes complexos, tais como: morfologia externa, morfologia craniana e dentária, pós-crânio, aparelho reprodutor, cariotípico, DNA, etc. Uma análise deste tipo, chamada de evidência total (*total evidence*), poderá gerar hipóteses de congruência para essa gama diversa de evidências potencialmente independentes, o que deverá contribuir para o melhor esclarecimento da história evolutiva desses marsupiais durante o Cenozóico sul-americano.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, D. S. 1997. Manual de Projetos com Metodologia Filogenética. Pp. 213-220, *in: Elementos Básicos de Sistemática Filogenética. 2^a ed.* (D. S. Amorim, ed.). Holos Editora, Sociedade Brasileira de Entomologia, xviii + 276pp.
- APLIN, K. P. & M. ARCHER. 1987. Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. Pp. xv-lxxii *in: Possums and Opossums: Studies in Evolution* (M. Archer, ed.). Surrey Beatty & Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales: Sydney.
- BARRIEL, V. & P. TASSY. 1998. Rooting with multiple outgroups: consensus versus parsimony. **Cladistics**, **14**: 193-200.
- CLEMENS, W. A., 1979. Marsupialia. Chapter 11 *In: Mesozoic mammals: The first two-thirds of mammalian history* (Lillegraven, J. A., Kielan-Jaworowska, Z., and Clemens, W. A., eds.). Berkeley: University of California Press, pp. 192-220.
- CREIGHTON, G. K. 1984. **Systematic studies on opossums (Didelphidae) and rodents (Cricetidae)**. Unpublished Ph. D. diss., University of Michigan, Ann Arbor, xi + 220 pp.
- CREIGHTON, G. K. 1985. Phylogenetic inference, biogeographic interpretations, and the patterns of speciation in *Marmosa* (Marsupialia: Didelphidae). **Acta Zool. Fennica** **170**: 121-124.
- DARLU, P. & P. TASSY. 1993. **Reconstruction phylogénétique. Conceptes et méthodes**. Masson, Paris, xv + 245 pp.
- EISENBERG, J. F. 1989. **Mammals of the Neotropics**. The University of Chicago Press, Chicago.

- EMMONS, L. 1990. **Neotropical rainforest mammals: a field guide.** Chicago, Univ. Chicago Press.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive approach to character weighting. **Systematic Zoology**, **18**: 374-385.
- FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36 *in: Advances in Cladistics 2. Proceedings of the second meeting of Willi Hennig Society* (N. I. Platnick & V. A. Funk, eds.). Columbia University Press, New York.
- FARRIS, J. S. 1988. **Hennig86 (version 1.5).** Port Jefferson Station, New York.
- GARDNER, A. L. 1993. Order Didelphimorphia. Pp. 15-23, *In: Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. 2nd ed. (D. E. Wilson & D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 1206 pp.
- GARDNER, A. L. & G. K. CREIGHTON. 1989. A new generic name for Tate's (1933) *microtarsus* group of south american mouse opossums (Marsupialia: Didelphidae). **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **102**(1): 3-7.
- GOIN, F. J. 1991. **Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupalia, Didelphimorphia) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana.** Tese de Doutorado, Universidad Nacional de La Plata, 327 pp.
- GOIN, F. J. 1995. Los Marsupiales. *In: Evolucion climatica y biologica de los ultimos cinco millones de años en la Region Pampeana. Un ensayo de correlacion con el Mediterraneo Occidental* (M. T. Alberdi, G. Leone & E. P. Tonni, eds.). Monografias del Museo Nacional de Ciencias Naturales - CSIC, Madrid.
- GOIN, F. J. 1997. Sobre la edad y afinidades de *Zygolestes paranensis* Ameghino, 1898 (Marsupialia, Didelphidae, Marmosinae). **Neotropica**, **43**(109-110): 15-19.

GOIN, F. J. & C. MONTALVO. 1988. Revision sistematica y reconocimiento de una nueva especie del genero *Thylatheridium* Reig (Marsupalia, Didelphidae). **Ameghiniana** **25**(2): 161-167.

GOIN, F. J. & U. F. J. PARDIÑAS. 1996. Revision of species of the genus *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupalia, Didelphidae): their phylogenetic, stratigraphic, and adaptive importance in the Neogene of Southern South America. **Estudios Geologicos (Madrid)**, **52**(5-6): 327-359.

GOIN, F. J. & P. REY. 1997. Sobre las afinidades de *Monodelphis* Burnett, 1830 (Mammalia, Marsupalia, Didelphidae, Marmosidae). **Neotropica (La Plata)**, **43**(109-110): 93-98.

HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, III. University of Illinois Press.

HERSHKOVITZ, P. 1992. The South American Gracile Mouse Opossums, Genus *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupalia): A Taxonomic Review with Notes on General Morphology and Relationships. **Fieldiana, Zoology, New Series**, **70**: 1-56.

HERSHKOVITZ, P. 1995. The staggered marsupial third lower incisor: hallmark of cohort Didelphimorphia, and description of a new genus and species with staggered i3 from the Albian (Lower Cretaceous) of Texas. **Bonn. zool. Beitr.**, **45** (3-4): 153-169.

HERSHKOVITZ, P. 1997. Composition of the family Didelphidae Gray, 1821 (Didelphoidea: Marsupalia), with a review of the morphology and behaviour of the included four-eyed pouched opossums of the genus *Philander* Tiedemann, 1808. **Fieldiana Zoology, New Series** **86**: i-iv, 1-103.

- HERSHKOVITZ, P. 1999. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894. Last of the Microbiotheria (Marsupialia), with a review of the Family Microbiotheriidae. **Fieldiana Zoology, New Series 93:** 1-60.
- KIRSCH, J. A. W., 1977. The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. **Australian Journal of Zoology, Supplementary series, 52:** 1-152.
- KIRSCH, J. A. W., F.-J. LAPOINTE & M. S. SPRINGER. 1997. DNA – hybridization studies of marsupials and their implications for metatherian classification. **Australian Journal of Zoology, 45(3):** 211-280.
- KIRSCH, J. A. W. & R. E. PALMA. 1995. DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials, V. A further estimate of relationships among opossums (Marsupialia: Didelphidae). **Mammalia, 59(3):** 403-425.
- LUCKETT, W. P. 1993. An ontogenetic assessment of dental homologies in therian mammals. Pp. 182-204 *in: Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early Eutherians, and Marsupials* (F. S. Szalay, M. J. Novacek & M. C. McKenna, eds.). Springer - Verlag, New York.
- MARSHALL, L. G. 1977. *Lestodelphys halli*. **Mammalian Species, 81:** 1-3.
- MARSHALL, L. G. 1980. Systematics of the South American Marsupial Family Caenolestidae. **Fieldiana Geology, New Series, 5:** 1-145.
- MARSHALL, L. G. 1982. Systematics of the South American Marsupial Family Microbiotheriidae. **Fieldiana Geology, New Series, 10:** 1-75.
- MARSHALL, L. G. 1987. Systematics of Itaboraian (Middle Paleocene) age “opossum-like” marsupials from the limestone quarry at São José de Itaboraí, Brazil. *In: Possoms and opossums: studies in evolution* (M. Archer, ed.). Sydney: Surrey Beatty and Sons, pp. 91-160.

- MARSHALL, L. G., J. A. CASE & M. O. WOODBURNE. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. Pp. 433-506 *in: Current Mammalogy, Vol. 2* (H. H. Genoways, ed.). Plenum Press, New York.
- MCKENNA, M. C. & S. K. BELL. 1997. **Classification of Mammals Above the Species Level.** Columbia University Press, New York.
- MUSTRANGI, M. A. & J. L. PATTON. 1997. Phylogeography and systematics of the slender mouse opossum *Marmosops* (Marsupialia, Didelphidae). **University of California Publications in Zoology, Volume 130.**
- NELSON, G. & PLATNICK, N. 1981. **Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance.** Columbia University Press, New York.
- NIXON, K. C. 1992. **CLADOS Version 1.2.** L. H. Bailey Hortorium, Cornell University, Ithaca, NY.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1993. On outgroups. **Cladistics, 9:** 413-426.
- PALMA, E. R. & T. L. YATES. 1996. The chromosomes of Bolivian didelphid marsupials. **Ocassional Papers, Museum of Texas Tech University, 162:** 1-20.
- PALMA, R. E. & T. L. YATES. 1998. Phylogeny of southern South American mouse opossums (*Thylamys*, Didelphidae) based on allozyme and chromosomal data. **Zeitschrift für Säugetierkunde, 63:** 1-15.
- PATTON, J. L., S. F. DOS REIS & M. N. DA SILVA. 1996. Relationships among didelphid marsupials based on sequence variation in the mitochondrial cytochrome B gene. **Journal of Mammalian Evolution, 3(1):** 3-29.
- PLATNICK, N. I. 1989. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. **Cladistics, 5:** 121-144.
- RAMOS, T. C. 1997. **Tree Gardener Versão 2.0.** Museu de Zoologia, USP, São Paulo.

REDFORD, K. H. & J. F. EISENBERG. 1992. **Mammals of the Neotropics: the Southern Cone.** Vol 2. University of Chicago Press, Chicago.

REIG, O. A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la formación Chapadmalal. II. Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia (Marsupialia, Didelphidae, Borhyaenidae). **Acta Geol. Liloana** 2: 255-283.

REIG, O. A., A. L. GARDNER, N. O. BIANCHI & J. L. PATTON. 1977. The chromosomes of the Didelphidae (Marsupialia) and their evolutionary significance. **Biological Journal of the Linnean Society**, 9(12): 191-216.

REIG, O.A., J. A. W. KIRSCH, & L. G. MARSHALL. 1985. New conclusions on the relationships of the opossum-like marsupials, with an annotated classification of the Didelphimorphia. **Ameghiniana**, 21(2-4): 335-343.

REIG, O. A., J. A. W. KIRSCH & L. G. MARSHALL. 1987. Systematic relationships of the living and neocenozoic american “opossum-like” marsupials (Suborder Didelphimorphia), with comments on the Cretaceous and Paleogene new world and european metatherians. Pp 1-89 in: **Possums and Opossums: Studies in Evolution** (M. Archer, ed.). Surrey Beatty & Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales: Sydney.

REIG, O. A. & G. G. SIMPSON. 1972. *Sparassocynus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. **Journal of Zoology, London**, 167: 511-539.

RIEPPEL, O. C. 1988. **Fundamentals of comparative biology.** Birkhauser Verlag, Basel. 202pp.

SIMPSON, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 85: 1-350.

- SIMPSON, G. G. 1971. The Evolution of Marsupials in South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências, 43 (Suplemento)**: 103-118.
- SIMPSON, G. G. 1972. Didelphidae from the Chapadmalal Formation in the Museo Municipal de Ciencias Naturales of Mar del Plata. **PuBls. (Rev.) Mus. Mpal. Cienc. Nat., 2(1)**: 1-40.
- SPOTORNO, A. E., J. C. MARIN, M. YÉVENES, L. I. WALKER, R. FERNÁNDEZ-DONOSO, J. PINCHEIRA, M. S. BERRÍOS & R. E. PALMA. 1997. Chromosome divergences among American marsupials and the Australian affinities of the American *Dromiciops*. **Journal of Mammalian Evolution, 4(4)**: 259-269
- SPRINGER, M. S., M. WESTERMAN & J. A. W. KIRSCH. 1994. Relationships among orders and families of marsupials based on 12S ribosomal DNA sequences and the timing of the marsupial radiation. **Journal of Mammalian Evolution, 2**: 85-115.
- SZALAY, F. S. 1982. A new appraisal of the marsupial phylogeny and classification. Pp. 621-640 *in: Carnivorous Marsupials* (M. Archer, ed.). Royal Zoological Society, New South Wales, Sydney.
- SZALAY, F. S. 1994. **Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters**. Cambridge University Press, New York.
- TATE, G. H. H. 1933. A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*, with a discussion of the adaptive radiation of the murine opossums (*Marmosa*). **Bulletin of the American Museum of Natural History, 66**: 1-250.
- WILEY, E. O. 1981. **Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics**. Wiley, New York. 439pp.

APÊNDICE 1

Lista de Exemplares Examinados

Espécies Viventes

Caenolestes convelatus.

MN 24640 (fêmea, adulta): Guarumos Ocidente, Via Mindo-Rio Branco, Ecuador.

Caenolestes sp.

MN 24641 (macho, adulto): Serro Pimbás, Cordilheira Oriental, Ecuador.

Caluromys lanatus

MN 1222 (macho, adulto): Pocinho, Mato Grosso do Sul, Brasil; MN 1223 (fêmea, adulta): Mato Grosso, Brasil; MN 4599 (fêmea, adulta), MN 20963 (macho, jovem): Anápolis, Goiás, Brasil.

Caluromys philander

MN10434 (fêmea, adulta), MN10436 (macho, adulto): Rio de Janeiro, Brasil.

Chironectes minimus

MN 1281 (fêmea, adulto), MN 10507 (macho, adulto): Rio de Janeiro, Brasil; MN 25738 (macho, adulto): Muriqui, Rio de Janeiro, Brasil; MN 25739 (macho, jovem): Serra do Navio, Amapá, Brasil.

Didelphis albiventris

MN 1482 (fêmea, jovem), MN 6732 (macho, adulto): Crato, Ceará, Brasil; MN 11419 (fêmea, adulto): Ilhéus, Bahia, Brasil; MN 22949 (fêmea, adulta): Serrinha, Bahia, Brasil.

Didelphis aurita

MN 42776 (macho, adulto), MN 43966 (fêmea, adulta): Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil.

Didelphis marsupialis

MN 4535 (fêmea, adulto), MN 4569 (macho, adulto): Ilha de Marajó, Pará, Brasil.

Didelphis virginiana

MN 30171 (sexo não identificado, adulto): Kansas, EUA.

Dromiciops gliroides

MLP 88021411 (sexo não identificado, jovem); FMNH 22672 (fêmea, adulto), FMNH 50072 (macho, adulto): Malleco, La Araucania, Chile.

Gracilinanus agilis

MN 11493 (macho, jovem): Ilhéus, Bahia, Brasil; MN 17164 (macho, adulto): Garanhuns, Pernambuco, Brasil; MN 27942 (macho, jovem): Pesqueira, Pernambuco, Brasil; MN 24710 (macho, adulto): Anápolis, Goiás, Brasil; MN 36201 (sexo não identificado, adulto), MN 36256 (sexo não identificado, jovem), MN 36279 (sexo não identificado, adulto), MN 36865 (sexo não identificado, adulto): UHE Serra da Mesa, Goiás, Brasil; MN 42979 (macho, adulto), MN 42981 (macho, adulto) MN 42982 (macho, adulto), MN 42987

(fêmea, adulta): Terezina de Goiás, Goiás, Brasil; MN 42825 (fêmea, jovem): Tinguá, Nova Iguaçu, Rio de Janeiro, Brasil; MN 42842 (macho, adulto), MN 42845 (sexo não identificado, adulto): Araçui, Minas Gerais, Brasil; AMNH 133227 (macho, adulto), AMNH 133230 (fêmea, adulto): Maracajú, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Gracilinanus dryas

FMNH 70981 (macho, adulto): Bogotá, Cundinamarca, Colombia.

Gracilinanus emiliae

MN 1494 (macho, adulto), MN 1495 (macho, adulto): Crato, Ceará, Brasil; MN 27346 (fêmea, adulto): Guaranhuns, Pernambuco, Brasil; MN 36215 (sexo não identificado, adulto), MN 36216 (sexo não identificado, adulto), MN 36305 (sexo não identificado, adulto), MN 36526 (sexo não identificado, jovem): UHE Serra da Mesa, Goiás, Brasil.

Gracilinanus marica

AMNH 21329 (fêmea, adulta), AMNH 24326 (macho, adulto): Mérida, Venezuela.

Gracilinanus microtarsus

MN 1257 (macho, adulto): Minas Gerais, Brasil; MN 2193 (fêmea, adulta): Volta Grande, Minas Gerais, Brasil; MN 7570 (fêmea, adulta): Além Paraíba, Minas Gerais, Brasil; MN 31396 (fêmea, jovem): Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil; MN 31445 (fêmea, adulta): Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil; MN 1260 (fêmea, adulta), MN 7218 (macho, adulto), MN 7241 (macho jovem), MN 7243 (macho, adulto): Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil; MN 8275 (fêmea, adulta): Papucaia, Rio de Janeiro, Brasil; MN 17162 (fêmea jovem), MN 17163 (macho, adulto) MN 17168 (fêmea jovem), MN 17169 (fêmea): Garanhuns,

Pernambuco, Brasil; MN 17165 (fêmea jovem): Pesqueira, Pernambuco, Brasil; MN 17166 (macho, adulto): Serrinha, Bahia, Brasil; MN 17171 (fêmea, adulta): Crato, Ceará, Brasil; MN 26038 (macho, adulto): Brejo Santo, Ceará, Brasil; MN 27808 (macho, adulto): Missão Velha, Ceará, Brasil; MN 7265 (sexo não identificado, jovem): sem localidade.

Gracilinanus sp.

MN 17174 (fêmea, adulta): Assare, Ceará, Brasil; MN 42988: (fêmea jovem) São João da Baliza, Roraima, Brasil; AMNH 167851: (fêmea adulta); Jujuy, Yuto, Argentina; AMNH 209152 (fêmea adulta): Boca del Rio Baures, Beni, Bolívia.

Lestodelphys halli

MACN 31236 (sexo não identificado, adulto): Rio Negro, Argentina; MVZ 159324 (fêmea adulta): Dept. Godoy Cruz, Mendoza, Argentina; MLP 87-V-5-2-6 (sexo não identificado, adulto), MLP 3151 (macho adulto): Argentina.

Lutreolina crassicaudata

MN 20977 (fêmea, jovem): Maracaju, Mato Grosso do Sul, Brasil; MN 24161 (fêmea, jovem), MN 43910 (macho, adulto): Campinas, São Paulo, Brasil; MN 24455 (fêmea, adulta): Americana, São Paulo, Brasil; MN 24451 (fêmea, adulta), MN 24452 (macho, adulto): Buenos Aires, Argentina.

Marmosa murina

MN 1254 (macho, jovem): Pará, Brasil; MN 4465 (macho, adulto): Maracaju, Mato Grosso do Sul, Brasil; MN 4786 (macho, adulto), MN 24676 (macho adulto), MN 24680 (macho): Anápolis, Goiás, Brasil; MN 5611 (macho, adulto): Pau Gigante, Espírito Santo, Brasil;

MN 34499 (fêmea, adulta): Linhares, Espírito Santo, Brasil; MN 7572 (macho, adulto): Araguari, Minas Gerais, Brasil; MN 24675 (macho, adulto): Paracatu, Minas Gerais, Brasil; MN 8198 (macho, adulto): Recife, Pernambuco, Brasil; MN 8670 (macho, jovem), MN 8671 (fêmea, adulta), MN 10962 (macho adulto), MN 11112 (fêmea adulta): Ilhéus, Bahia, Brasil; MN 20211 (macho, jovem): Serra do Navio. Amapá, Brasil; MN 24671 (fêmea, jovem): Viçosa, Alagoas, Brasil.

Marmosops incanus

MN 7224 (fêmea, adulta), MN 7242 (macho, adulto): Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil; MN 29420 (macho, jovem): Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil; MN 7882 (fêmea, jovem): Além Paraíba, Minas Gerais, Brasil; MN 13377 (macho, jovem): Conceição do M. D., Minas Gerais, Brasil; MN 31399 (fêmea, adulta): Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil; MN 33838 (macho): Fabião, Minas Gerais, Brasil; MN 8606 (fêmea, jovem), MN 8607 (fêmea adulta), MN 8630 (macho, adulto): Ilhéus, Bahia, Brasil; MN 31417 (macho, adulto): Itabuna, Bahia, Brasil; MN 31423 (macho, jovem), MN 31461 (fêmea, adulta): Porto Seguro, Bahia, Brasil; MN 31428 (macho, adulto), MN 31466 (macho adulto): Santa Tereza, Espírito Santo, Brasil; MN 33836 (fêmea, adulta), MN 34500 (fêmea, adulta): Linhares, Espírito Santo, Brasil.

Marmosops paulensis

MN 29815 (macho, adulto), MN 29816 (fêmea, adulta): Caparaó, Minas Gerais, Brasil; MN 31369 (macho, adulto), MN 31380 (macho, adulto): Sumidouro, Rio de Janeiro, Brasil.

Marmosops noctivagus

MN 1267 (fêmea, adulta): Aripuanam, Mato Grosso, Brasil; AMNH 72567 (fêmea, adulta): La Paz, Ticunhuaya, Bolívia; AMNH 262402 (macho, adulto): Pando, Palmira, Bolívia.

Metachirus nudicaudatus

MN 5612 (fêmea, jovem), MN 10445 (fêmea, adulta): Rio de Janeiro, Brasil; MN 42773 (macho, adulto): Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil; MN 8281 (fêmea, adulta): Dois Irmãos, Pernambuco, Brasil; MN 42977 (macho, adulto): Ilha Arapiranga, Pará, Brasil; MN 50668 (macho, adulto): Arequemes, Rondônia, Brasil.

Micoureus constantiae

MACN 20704 (fêmea, adulta): Salta, Argentina; AMNH 209158 (fêmea, adulta): R. Itenez, Beni, Bolívia; AMNH 264923 (fêmea, adulta): Cochabamba, Bolívia.

Micoureus demerarae

MN 10003 (fêmea, adulta): Bonfim, Bahia, Brasil; MN 11261 (sexo não identificado, adulto), MN 11267 (sexo não identificado, adulto), MN 29478 (macho adulto): Ilhéus, Bahia, Brasil; MN 11674 (macho, adulto): Alto Tapajós, Mato Grosso, Brasil; MN 17173 (macho, jovem): Crato, Ceará, Brasil; MN 24670 (fêmea, adulta): São Felipe, Goiás, Brasil; MN 28510 (sexo não identificado, jovem): UHE Samuel, Rondônia, Brasil; MN 30387 (macho): Caruaru, Pernambuco, Brasil; MN 35970 (sexo não identificado, adulto): UHE Serra da Mesa, Goiás; AMNH 92876 (fêmea, adulta): Parintins, Amazonas, Brasil.; AMNH 95516 (fêmea, jovem): Rio Tapajóz, Pará, Brasil; AMNH 96656 (macho, adulto): Rio Tocantins, Pará, Brasil.

Monodelphis adusta

AMNH 47189 (macho, adulto): Zamora, Ecuador; AMNH 67275 (fêmea, adulta) Pastaza, Ecuador; AMNH 75232 (macho, adulto): Guaicarmo, Colombia.

Monodelphis americana

MN 6102 (fêmea, adulta): Parati, Rio de Janeiro, Brasil; MN 20971 (macho, adulto): Passos, Minas Gerais, Brasil.

Monodelphis brevicaudata

MN 20222 (fêmea, adulta), MN 24547 (macho, adulto): Serra do Navio, Amapá, Brasil; MZUSP 12207 (macho, adulto): Parque Nacional de Tapajós, Pará, Brasil; MZUSP 20093 (macho, jovem): Floresta Nacional do Jamari, Rondônia, Brasil; AMNH 92879 (macho, adulto), AMNH 93973 (macho, jovem), AMNH 94161 (fêmea, jovem): Rio Amazonas, Amazonas, Brasil; AMNH 94901 (macho, adulto), AMNH 94903 (fêmea, adulta): Rio Tapajós, Pará, Brasil; AMNH 135157 (macho, adulto): Los Canales, Naiguata, Venezuela.

Monodelphis dimidiata

MN 1312 (macho, adulto): Rio Grande do Sul, Brasil; MN 46571 (fêmea, adulta): Nadir Figueiredo, São Paulo, Brasil; MN 24605 (macho, adulto): Pergaminho, Buenos Aires, Argentina.

Monodelphis domestica

MN 16406 (macho, adulto), MN 16416 (fêmea, adulta): Jardim, Ceará, Brasil; MN 16446 (fêmea, jovem): Palmeira dos Índios, Alagoas, Brasil; MN 36027 (sexo não identificado, adulto), MN 36028 (sexo não identificado, adulto), MN 36125 (sexo não identificado,

jovem), MN 36129 (sexo não identificado, adulto), MN 36203 (sexo não identificado, adulto), MN 36269 (sexo não identificado, adulto), MN 36654 (sexo não identificado, jovem): UHE Serra da Mesa, Goiás, Brasil.

Monodelphis emiliae

MN 1299 (macho, adulto): Tapajós, Pará, Brasil; MN 1300 (fêmea, adulta): em localidade, Brasil.

Monodelphis iheringi

MN 1307 (macho, adulto): Lagoa Juparanã, Espírito Santo, Brasil; MN 1308 (macho, adulto): Restinga de Marambaia, Rio de Janeiro, Brasil; MN 10988 (fêmea, adulta): Paraibuna, São Paulo, Brasil; MZUSP 1521 (sexo não identificado, adulto); MZUSP 6674 (sexo não identificado, adulto): São Paulo, Brasil.

Monodelphis kunsi

MN 36265 (sexo não identificado, adulto), MN 36404 (sexo não identificado, adulto), MN 36416 (sexo não identificado, adulto), MN 36450 (sexo não identificado, adulto), MN 36502 (sexo não identificado, adulto), MN 36514 (sexo não identificado, jovem): UHE Serra da Mesa, Goiás, Brasil; MN 46571 (fêmea, adulta): Nadir Figueiredo, São Paulo, Brasil; MZUSP 480 (macho, adulto): Piracicaba, São Paulo, Brasil.

Monodelphis rubida

MN 1313 (sexo não identificado, jovem), MN 1314 (macho, adulto), MN 46570 (macho, adulto): Chapado dos Veadeiros, Goiás, Brasil; MN 24550 (macho, adulto), MN 24551

(macho, adulto): Jaguaquara, Bahia, Brasil; MZUSP 51660 (macho adulto), MZUSP 1523 (fêmea, adulta): UHE Alto Jatapu, São João da Baliza, Roraima, Brasil.

Monodelphis scalops

MN 1301 (macho, adulto), MN 7247 (macho, adulto): Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil;
MN 6419 (macho, adulto): Parati, Rio de Janeiro, Brasil.

Monodelphis sorex

MN 23869 (fêmea, adulta): Piquete, São Paulo, Brasil; MZUSP 6611 (fêmea, adulta): Ibiti, São Paulo, Brasil; MZUSP 7434 (sexo não identificado, adulto): Pinhal, São Paulo, Brasil; MZUSP 2793 (macho, adulto): Serra de Macaé, Rio de Janeiro, Brasil.

Monodelphis theresa

MN 1309 (fêmea, adulta), MN 1310 (fêmea, adulta): Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

Philander opossum

MN 1236 (sexo não identificado, jovem): Piratuba, Pará, Brasil; MN 4581 (fêmea, adulta), MN 4601 (macho, adulto): Anápolis, Goiás, Brasil; MN 5588 (fêmea, adulta), MN 31462 (macho adulto): Santa Tereza, Espírito Santo, Brasil; MN 13494 (macho, adulto), MN 13498 (fêmea, adulta): Conceição do M. D., Minas Gerais, Brasil; MN 20019 (macho, jovem), MN 20050 (fêmea, adulta): Serra do Navio, Amapá, Brasil.

Thylamys elegans

MACN 20731 (macho, adulto): Santa Victoria, Salta, Argentina; AMNH 41705 (fêmea, jovem), AMNH 41709 (macho, jovem): Sierra de Tucumán, Tucumán, Argentina; AMNH

261246 (fêmea, adulta): Porvenir, Chuquisaca, Bolívia; AMNH 263551 (fêmea, adulta), AMNH 263552 (macho jovem): Monteagudo, Chuquisaca, Bolívia; FMNH 35014 (fêmea, adulta): Concepcion, Tucumán, Argentina; FMNH 50972 (macho, adulto): Cercado, Cochabamba, Bolívia; FMNH 162507 (macho, adulto): Narvaez, Tarija, Bolívia.

Thylamys macrura

MZUSP 3782 (macho, adulto): Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil; FMNH 26760 (sexo não identificado, adulto): sem localidade, Paraguai.

Thylamys pallidior

AMNH 256979 (fêmea, adulta): Orán, Salta, Argentina; FMNH 51003 (fêmea, adulta): Balneário de Jesus, Arequipa, Peru.

Thylamys pusilla

MZUSP 19899 (sexo não identificado, adulto): Rondônia, Brasil; MACN 13837 (sexo não identificado, adulto): Las Coloradas, Neuquén, Argentina.

Thylamys velutinus

MN 36250 (sexo não identificado, jovem), MN 36285 (sexo não identificado, jovem), MN 36405 (sexo não identificado, adulto): UHE Serra da Mesa, Goiás, Brasil.

Espécies Fósseis

Hyperdidelphys inexpectata

MACN 1615 (Tipo), MACN 421-A, MACN 11654: Monte Hermoso, Argentina, Montehermosense (Plioceno); MLP 91-III-1-57: Quequén Salado, Argentina. Montehermosense (Fm. Irene); MLP 329: Argentina, Chapadmalense (Plioceno).

Hyperdidelphys parvula

MACN 7920 (tipo de *Cladodidelphys parvula*): Monte Hermoso, Argentina, Montehermosense; MLP 974: Paso Otero, Argentina, Chapadmalense inferior; MLP 91-III-1-86, MLP 57-VII-23-50, MLP 76-IV-21-3-4: Quequén Salado, Argentina, Montehermosense (Fm. Irene).

Hyperdidelphys pattersoni

MACN 8889: Valle de Santa María, Argentina. Huayqueriense; MLP 87-XI-20-5: Huayqueriense (Mioceno).

Lestodelphys halli

MACN 10081: Argentina, Pampeano; MACN 19663: Província de Buenos Aires, Fm. Pampeana, Piso Marplatense, Subpiso Sarrandense (Pleistoceno inferior); MACN Med-1: Sítio Arqueológico La Martita (28° 24' S e 69° 15' O), Província Santa Cruz, idade 330 +/- 90 anos do presente.

Lestodelphys juga

MLP 77-V-11-1: Córdoba, Argentina, Pleistoceno; MLP 63-VII-25-1: Argentina, Ensenadense (Fm. Miramar); MLP 84-X-21-1: Argentina, Sitio Arqueológico (Holoceno); MACN 1329: Argentina; MACN 6408 (réplica): Argentina, Ensenadense.

Micoureus laventicus

MLP 39273 (réplica do tipo): Colombia, Fm. Honda, Mioceno.

Sparassocynus bahiae

MACN 7947, MACN 15403, MLP 11-92 (réplica do tipo): Monte Hermoso, Argentina; MACN 9957: Quequen Salado, Argentina, Araucanense.

Sparassocynus derivatus

MACN 17909: Playa los Lobos e Las Palomas, formação Chapadmalal nível 4, Argentina.

Sparassocynus sp.

MACN 9594: Monte Hermoso, Argentina, Chapadmalense; MACN 9849: Quequen Salado, Argentina, Araucanense parte superior; MACN 9936: Arroyo Indio Rico, Argentina, Araucanense; MACN 10564: Quequen Grande, Argentina, Chapadmalense; MACN 19498: Loberia, Argentina, Fm. Uorohué.

Thylamys contrerasi

MLP 87-XI-16-1: Monte Hermoso, Argentina Montehermosense (nível inferior); MLP 94-II-1-121: Argentina, Fm. Irene nível 3; MACN 9963 (réplica): Argentina, Montehermosense (Irenense).

Thylamys zetti

MLP 66-XII-13-3 (tipo): Arroyo Guaminé, Buenos Aires, Argentina, Huayqueriense (Fm. Epecuén); MMP 409-5: Pta. Plataforma, Argentina, Fm. Chapadmalal.

Thylatheridium cristatum

MACN 6442 (réplica do tipo): Fm. Chapadmalal, Buenos Aires, Argentina; MACN 6443 (réplica): Argentina; MACN 17758, MACN 17760: Argentina, Fm. Chapadmalal nível III a V; MLP 51-VI-11-39: Argentina, Chapadmalense; MLP 62-VII-27-92: Argentina; MLP 64-IX-10-3: Mar del Plata, Argentina, Fm. Barranca de Los Lobos (Uquiense).

Thylatheridium dolgopolae

FMNH P14469 (réplica do tipo): Argentina, Huayquerense; MLP 86-VII-10-1: Argentina, Huayqueriense.

Thylatheridium hudsoni

MLP 65-VII-29-105: Argentina, Huayqueriense.

Thylatheridium pascuali

MLP 46-V-13-52 (réplica do tipo): Argentina, Montehermosense; MLP 87-XI-16-1-6: Argentina, Montehermosense (nível inferior).

Thylatheridium sp.

MACN 19276: Fm. Chapadmalal, Argentina; MACN 19412: Los Acantilados, Argentina; MACN 19621: Fm. Chapadmalal, Argentina; MACN 19631: Fm. Chapadmalal, Argentina.

Thylophorops chapadmalensis

MACN 6642: Fm. Miramar, Argentina, Chapadmalense; MACN 6644: Fm. Miramar, Argentina; Chapadmalense; MMP 354-S: (réplica): Argentina; MMP 1037-M (réplica): Argentina. MLP 62-VII-27-30, MLP 63-IV-30-1, MLP 34-VI-20-9, MLP 35-X-4-5, MLP 64-XI-12-1: Argentina, Chapadmalense.

Thylophorops perplana

MACN a11638 (tipo): Argentina; MLP 87-XI-15-1: Argentina, Montehermosense.

Zygolestes paranensis

MACN 8889 (tipo): Paraná, Entre Ríos, Argentina, Entrerriano.

APÊNDICE 2- MATRIZ TOTAL

Matriz Total – continuação

Matriz Total – continuação

Matriz Total – continuação

	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146		
Dromiciops	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1			
Caenolestes	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0			
Sparassocynus	1	0	0	1	1	?	0	1	?	0	0	0	0	1	2	?	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	?	1	0	1	0	1		
Caluromys	0	1	2	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0		
Didelphis	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	0	1	0	1	0	1	0	1		
Philander	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	2	0	0	1	0	1	0	1	0		
Chironectes	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1		
Lutreolina	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	0	1		
Metachirus	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	2	0	1	1	0	1	0	1	0		
M. demerarae	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1		
M. constantiae	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	2	0	1	0	1	0	1	0		
G. agilis	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1		
G. microtarsus	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1		
G. emiliae	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1		
G. marica	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1		
G. dryas	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1		
T. elegans	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	1	0		
T. pallidior	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	1	0		
T. macrura	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1		
T. pusilla	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1		
T. velutinus	1	0	1	0	2	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	2	0	?	0	1	0	1		
M. domestica	1	0	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	2	1	1	2	0	?	0	1	0	1	0	1	1		
M. brevicaudata	1	0	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	2	1	1	2	0	?	0	1	0	1	0	1	1		
M. americana	1	0	1	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	2	1	1	2	0	?	0	1	0	1	0	1	1	1		
M. scalops	1	0	1	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	2	1	1	2	0	?	0	1	0	1	0	1	1	1		
M. kansi	1	0	1	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	2	1	1	2	0	?	0	1	0	1	0	1	1	1		
M. incanus	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1		
M. paulensis	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1		
M. noctivagus	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	1		
Marmosa	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1		
Lestodelphys	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1		
Thylatheridium	1	0	0	0	1	?	0	1	?	0	1	?	0	1	1	2	?	1	0	0	1	1	2	0	1	1	?	0	2	?	2	?	?	
Zygolestes	0	0	1	1	1	?	0	1	1	?	0	1	?	0	1	2	?	1	?	0	1	2	?	1	2	?	0	1	2	?	2	?	?	
Thyliphorops	0	1	1	1	?	0	1	1	?	0	1	?	0	1	1	2	?	1	?	0	1	1	2	0	?	2	?	2	?	2	?	2	?	?
Hyperdipphys	1	0	0	1	1	?	0	1	?	0	1	?	0	1	1	2	?	1	?	0	1	1	2	0	?	2	?	0	?	2	?	0	?	1