



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Vera de Ferran

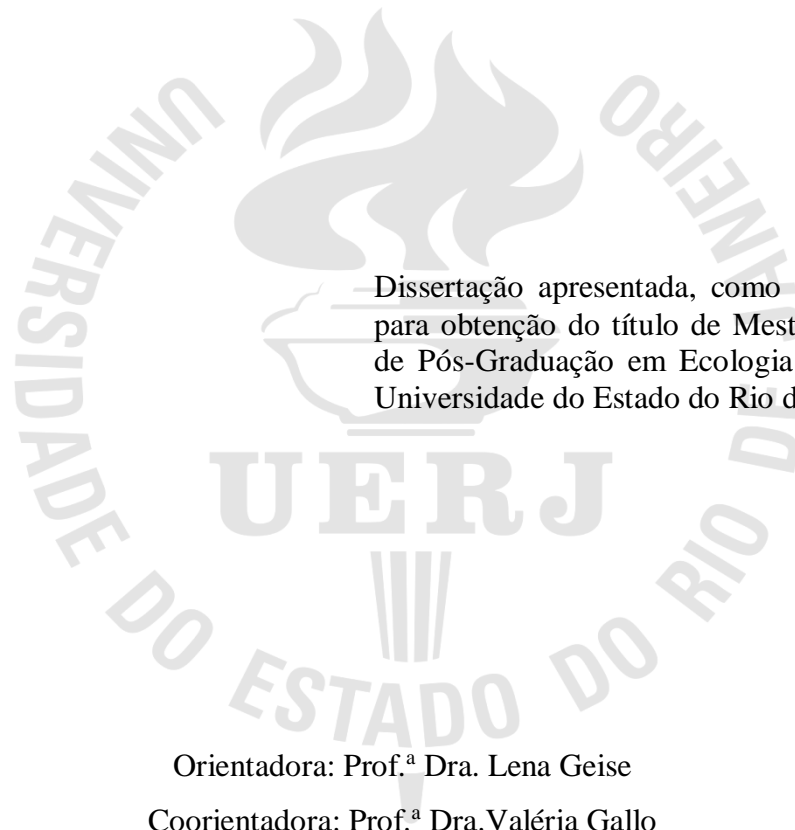
**Pan-biogeografia dos gêneros *Didelphis*, *Philander*, *Metachirus*, *Chironectes*
e *Lutreolina* (Didelphimorphia: Didelphidae)**

Rio de Janeiro

2013

Vera de Ferran

**Pan-biogeografia dos gêneros *Didelphis*, *Philander*, *Metachirus*, *Chironectes* e *Lutreolina*
(Didelphimorphia: Didelphidae)**



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientadora: Prof.^a Dra. Lena Geise

Coorientadora: Prof.^a Dra. Valéria Gallo

Rio de Janeiro

2013

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

F372 Ferran, Vera de.
Pan-biogeografia dos gêneros Didelphis, Philander, Metachirus, Chironectes e Lutreolina (Didelphimorphia: Didelphidae) / Vera de Ferran. – 2013.
73f. : il.

Orientadora: Lena Geise
Coorientadora: Valéria Gallo
Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.
Inclui bibliografia

1. Marsupial - Teses. 2. Biogeografia - Teses. 3. Biodiversidade - Teses. I. Geise, Lena. II. Gallo, Valéria. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 599.2

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Vera de Ferran

**Pan-biogeografia dos gêneros *Didelphis*, *Philander*, *Metachirus*, *Chironectes* e *Lutreolina*
(Didelphimorphia: Didelphidae)**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 25 de fevereiro de 2013.

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Lena Geise (Orientadora)
Departamento de Zoologia - UERJ

Dra. Amparo Echeverry
Departamento de Zoologia - UERJ

Prof.^a Dra. Maria Lucia Lorini
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2013

AGRADECIMENTOS

Eu não sabia que tanta coisa poderia dar errada em dois anos. Gostaria de agradecer imensamente a todos que me acompanharam neste período e que possibilitaram a realização deste trabalho, seja pelo apoio prático, me ajudando com análises, redação, sugestões ou programas de computador (porque eles fazem isso com a gente?) ou pelo apoio emocional, com incentivos, conversas ou pela simples companhia nos momentos difíceis. Eu não teria chegado até aqui sem vocês.

À minha orientadora Lena Geise, por mais do que eu poderei expressar. Por ter se interessado em me orientar quando eu estava totalmente perdida ainda tateando um projeto, por todo o aprendizado, puxões de orelha nas horas certas e por ter segurado minha onda, quando veio o tsunami.

À minha coorientadora Valéria Gallo, por toda ajuda com a metodologia, sugestões e direcionamento necessários.

Aos meus pais, Ledir e Axel, por terem sempre investido na minha formação e me incentivado neste caminho. Por todos os pequenos atos que demonstraram seu apoio.

Ao Vitor França, por estar sempre ao meu lado neste período. Pelo carinho, apoio e paciência. Principalmente pela paciência.

Aos meus amigos do Laboratório de Mastozoologia da UERJ Silvia Bahadian, Raul Fonseca, Paulo Asfora, Brunna Almeida, Márcia Aguiéiras, Luana Azamor e Rebeca Mascarenhas, por todas as sugestões nas confusas apresentações sobre biogeografia e, principalmente, por todas as ótimas horas de conversa.

Mais uma vez ao Raul Fonseca, por toda a ajuda com mapas, referências, programas de computador e pelas fotos tiradas no MZUSP.

Ao Bruno Absolon, Hilda Maria e Raphael Miguel do Laboratório de Sistemática e Biogeografia, por toda a ajuda com a metodologia e com os programas que teimavam em não funcionar.

A todos os curadores e técnicos responsáveis pelas coleções científicas, por terem me recebido sempre tão bem e estarem sempre dispostos a ajudar, obrigada Mario de Vivo e Juliana Gualda do Museu de Zoologia da USP, João Oliveira e Stella Franco do Museu Nacional, Cláudia Costa da PUC de Minas Gerais, Adriano Páglia e sua aluna Thaís Morcatty da UFMG, Carla Fontana e seus alunos César Aguzzoli e Caio Wahl da PUC do Rio Grande

do Sul, Emanuelle Pasa da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Nilton Cáceres da UFSM, Giselle Lessa da UFV e Cláudia Silva do IEPA.

À Ecology Brasil, pelo apoio no primeiro ano deste trabalho, principalmente à Helen Waldemarin e Flávia Araújo pela compreensão e confiança.

À amiga Aline Gaglia por todo apoio nos momentos de desespero. Por ser um grande exemplo de garra.

Aos meus amigos Clarissa Pascoal e João Pedro Tenney pelas ajudas com o Excel (que surra!).

Aos meus colegas da pós, por fazerem estes dois anos serem muito mais agradáveis.

Ao Fernando Vale e à Maria Elvira por terem gentilmente me recebido em suas casas durante as minhas visitas a Minas e a São Paulo.

À amiga Carla Conde, por ter me incentivado a trabalhar com biogeografia, me mostrando o quão interessante podia ser este assunto.

À professora Helena Bergallo por ter aceitado ser revisora deste trabalho, fazendo importantes considerações.

Ao James Patton, por gentilmente ter nos enviado lindas fotos de *Philander mcilhennyi*.

Ao Henrique Garcia e à Sônia Regina da secretaria do PPGEE pela ajuda com as burocracias sem fim.

À CAPES pela bolsa concedida durante o mestrado.

A todos que encontrei neste caminho que simplesmente demonstraram interesse e empolgação com o meu projeto.

A todos os meus amigos, familiares e colegas que me apoiaram neste período, torcendo para que tudo desse certo. Não tenho como citar um por um, mas tenho certeza que vocês sabem quem são.

RESUMO

FERRAN, Vera de. *Pan-biogeografia dos gêneros Didelphis, Philander, Metachirus, Chironectes e Lutreolina (Didelphimorphia: Didelphidae)*. 2013. 73f.: il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2013.

A ordem Didelphimorphia, de marsupiais americanos, apresenta 19 gêneros e 96 espécies, todos membros da família Didelphidae, que é dividida em duas subfamílias, Caluromyinae e Didelphinae. A subfamília Didelphinae contém (não apenas) as tribos Didelphini e Metachirini. A tribo Didelphini compreende 15 espécies de quatro gêneros: *Chironectes* (1 espécie), *Lutreolina* (1), *Didelphis* (6) e *Philander* (7) e a tribo Metachirini é monotípica, com apenas uma espécie do gênero *Metachirus*. Estes cinco gêneros encontram-se distribuídos amplamente pelas Américas, desde o sul do Canadá até a região central da Argentina. O objetivo deste estudo foi buscar identificar e explicar, através de análise pan-biogeográfica, os padrões de distribuição das espécies destes cinco gêneros. Para tal, foi feito um levantamento em banco de dados, coleções científicas e artigos científicos para a obtenção de dados sobre as localidades de registro de cada espécie. Estas foram então marcadas em mapas e a partir destes, as localidades de ocorrência foram conectadas com linhas de menor distância para formação dos traços individuais. Pela sobreposição dos traços individuais chegou-se aos traços generalizados e do encontro destes, aos nós biogeográficos. Os pontos de ocorrência foram também plotados em mapas de biomas para análise. Encontramos três traços generalizados e dois nós biogeográficos, um no centro da Bolívia na província biogeográfica de Puna e outro na Argentina, na província de Misiones. Quatro espécies não participaram de nenhum dos traços generalizados, provavelmente devido à sua distribuição mais restrita (*Philander deltae*, *P. andersoni*, *P. olrogi* e *P. mcilhennyi*). *Chironectes minimus* e *Metachirus nudicaudatus* tiveram seus traços coincidentes com dois traços generalizados, o que está de acordo com suas divisões de subespécies. Identificamos os diferentes padrões existentes para o norte da América do Sul (Venezuela) já apontado por diversos autores, porém apenas quando analisadas as subespécies em separado. Alguns limites para a distribuição das espécies puderam ser identificados, como por exemplo o istmo de Tehuantepec, no México, para *Chironectes minimus* e *Metachirus nudicaudatus* e o limite da região neotropical para *P. opossum* e *D. marsupialis*. O limite de distribuição sul de *Philander opossum* e *P. frenatus* é provavelmente o rio Paraguai, que deve servir de barreira para o contato entre as duas espécies. A descaracterização dos ambientes naturais pelo desmatamento vem alterando os padrões naturais de distribuição das espécies, com o registro de espécies de áreas abertas em biomas de mata. *Lutreolina crassicaudata* apresenta distribuição disjunta, ocupando duas áreas de vegetação aberta, uma no noroeste e outra no centro e sudeste da América do Sul, padrão provavelmente gerado pelos períodos de retração e expansão de áreas de savana do Mioceno superior ao Holoceno, levando à “captura” destes enclaves de vegetação aberta, com seu isolamento por áreas de floresta. Os nós e traços generalizados aqui identificados coincidiram com os encontrados por outros autores. Apesar da pan-biogeografia poder ser usada para propor áreas de proteção ambiental, nos locais em que encontramos os nós biogeográficos já existem unidades de conservação, não havendo assim necessidade de propor novas áreas no caso desses marsupiais. Ainda existe uma grande necessidade de um melhor conhecimento da distribuição e taxonomia das espécies estudadas, o que promoveria um melhor entendimento dos padrões biogeográficos existentes.

Palavras-chave: Marsupiais. Análise de traços. Didelphidae. Biogeografia histórica.

ABSTRACT

FERRAN, Vera de. *Panbiogeography of the genera Didelphis, Philander, Metachirus, Chironectes and Lutreolina (Didelphimorphia: Didelphidae)*. 2013. 73f.: il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2013.

The order Didelphimorphia, family Didelphidae of American marsupials includes 19 genera and 96 species and is divided into two subfamilies, Caluromyinae and Didelphinae. The subfamily Didelphinae contains (not exclusively) the tribes Didelphini and Metachirini. The tribe Didelphini comprises 15 species of four genera: *Chironectes* (1 species), *Lutreolina* (1), *Didelphis* (6) and *Philander* (7) and Metachirini tribe is monotypic, with only one species of the genus *Metachirus*. These five genera are widely distributed throughout the Americas, from southern Canada to central Argentina. The aim of this study was to identify and to explain the species's distribution patterns through pan-biogeographic analysis. So, a survey was carried on using databases, visiting scientific collections and searching for published records to obtain data on localities where species were registered. Localities, for each separate species were marked on maps and the most close localities were connected with lines (individual tracks). The overlapping of individual tracks are the generalized tracks and the intersection of two or more generalized tracks are called nodes. Localities were also plotted on biomes maps. We found three generalized tracks and two nodes, one in the center of Bolivia in the biogeographic province of Pune and the other in Argentina, in Misiones. Four species do not participated in any generalized tracks, probably due to its restricted distribution (*Philander delta*, *P. andersoni*, *P. olrogii* and *P. mcilhennyi*). *Chironectes minimus* and *Metachirus nudicaudatus* had their tracks overlapped with two generalized tracks, which is in accordance with their known subspecies geographic distribution. In those species which are divided in subspecies, a separate analysis was carried on. Different patterns on the northern South America (Venezuela) were identified, all already pointed out by authors. Some species distribution limits were identified, such as the Tehuantepec Isthmus in Mexico for *C. minimus* and *M. nudicaudatus* and the neotropical region north limit to *P. opossum* and *D. marsupialis*. The south limit of *P. opossum* and *P. frenatus* is the Paraguay river, which seems to be a barrier. The mischaracterization of natural environments by human activities is changing the natural distribution patterns, as we can see by the occurrence of open areas species in forest biomes. *Lutreolina crassicaudata* presents a disjunct distribution, occupying two open vegetation areas, in northwest and center-southeast South America, probably generated by periods of contraction and expansion of savanna areas during the later Miocene to Holocene, leading to open vegetation enclaves surrounded by forests. The generalized tracks that we identified coincided with those found by other authors. Despite the pan-biogeography methodology can be used to propose protected areas, our nodes are in areas where conservation units already exist. There still is a great need for a better data of the distribution and taxonomy of these species, which would promote a better understanding of their biogeographic patterns.

Keywords: Marsupials. Trace analysis. Didelphidae. Historical biogeography.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Indivíduo de <i>Chironectes minimus</i> , ilustrando seu padrão de coloração e membranas interdigitais nos membros posteriores.....	13
Figura 2 – Ocorrência geográfica das subespécies de <i>Chironectes minimus</i>	14
Figura 3 – Indivíduo de <i>Lutreolina crassicaudata</i>	15
Figura 4 – Ocorrência geográfica das subespécies de <i>Lutreolina crassicaudata</i> : <i>L. c.turneri</i> e <i>L. c. crassicaudata</i>	15
Figura 5 – Indivíduo de <i>Didelphis albiventris</i> capturado em Felício dos Santos, Minas Gerais, Brasil.....	16
Figura 6 – Indivíduo de <i>Didelphis pernigra</i>	17
Figura 7 – Indivíduo de <i>Didelphis virginiana</i>	18
Figura 8 – Ocorrência das subespécies de <i>Didelphis virginiana</i>	19
Figura 9 – Ocorrência das subespécies de <i>Philander opossum</i>	20
Figura 10 – Indivíduo de <i>Philander frenatus</i> capturado em Felício dos Santos, Minas Gerais, Brasil.....	21
Figura 11 – Vista dorsal e ventral de <i>Philander andersoni</i>	21
Figura 12 – Vista dorsal e ventral de <i>Philander deltae</i>	22
Figura 13 – Indivíduo de <i>Philander mcilhennyi</i> capturado em Balta, no Ríó Curanja, Ucayali, Peru.....	23
Figura 14 – Vista dorsal e ventral de <i>Philander mondolfii</i>	23
Figura 15 – Indivíduo de <i>Metachirus nudicaudatus</i>	24
Figura 16 – Exemplificação da formação de traço individual	30
Figura 17 – Exemplificação da formação de traço generalizado.....	31
Figura 18 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Chironectes minimus</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	33
Figura 19 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Didelphis albiventris</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	34

Figura 20 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Didelphis aurita</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	35
Figura 21 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Didelphis imperfecta</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	36
Figura 22 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Didelphis marsupialis</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	37
Figura 23 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Didelphis pernigra</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	38
Figura 24 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Didelphis virginiana</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	39
Figura 25 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Lutreolina crassicaudata</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	40
Figura 26 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Metachirus nudicaudatus</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	41
Figura 27 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Philander andersoni</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	42
Figura 28 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Philander deltae</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	43
Figura 29 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Philander frenatus</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	44
Figura 30 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Philander mcilhennyi</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	45
Figura 31 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Philander mondolfii</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	46
Figura 32 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Philander olrogi</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	47
Figura 33 – Mapa com localidades de ocorrência de <i>Philander opossum</i> com biomas, países e principais rios delimitados.....	48
Figura 34 – Traço individual de <i>Chironectes minimus</i>	50
Figura 35 – Traço individual de <i>Lutreolina crassicaudata</i>	50
Figura 36 – Traços individuais de <i>Didelphis virginiana</i> , <i>Didelphis imperfecta</i> e <i>Didelphis albiventris</i>	51

Figura 37 – Traços individuais de <i>Didelphis marsupialis</i>	51
Figura 38 – Traços individuais de <i>Didelphis pernigra</i> e <i>Didelphis aurita</i>	52
Figura 39 – Traço individual de <i>Metachirus nudicaudatus</i>	52
Figura 40 – Traço individual de <i>Philander opossum</i>	53
Figura 41 – Traços individuais de <i>Philander mondolfii</i> e <i>Philander olrogi</i>	53
Figura 42 – Traços individuais de <i>Philander deltae</i> e <i>Philander mcilhennyi</i>	54
Figura 43 – Traços individuais de <i>Philander andersoni</i> e <i>Philander frenatus</i>	54
Figura 44 – Traço generalizado 1 (TG1) baseado na sobreposição de traços individuais das espécies <i>Metachirus nudicaudatus</i> , <i>Chironectes minimus</i> , <i>Didelphis virginiana</i> , <i>D. marsupialis</i> , <i>D. pernigra</i> , <i>D. imperfecta</i> , <i>Philander opossum</i> e <i>P. mondolfii</i>	55
Figura 45 – Traço generalizado 2 (TG2) baseado na sobreposição de traços individuais das espécies <i>Didelphis albiventris</i> e <i>Lutreolina crassicaudata</i>	56
Figura 46 – Traço generalizado 3 (TG3) baseado na sobreposição de traços individuais das espécies <i>Philander frenatus</i> e <i>Didelphis aurita</i>	57
Figura 47 – Traços generalizados 1, 2 e 3 (TG1, TG2 e TG3) e nó biogeográfico referente ao encontro dos traços generalizados 1 e 2.....	58
Figura 48 – Destaque para o trecho do traço individual de ocorrência das subespécies <i>Metachirus nudicaudatus myosuros</i> e <i>Chironectes minimus paraguensis</i> que coincidem com o traço generalizado 3.....	60
Figura 49 – Destaque para os diferentes padrões de distribuição encontrados na Venezuela.....	61
Figura 50 – Limite norte da distribuição de <i>Chironectes minimus</i> e <i>Metachirus nudicaudatus</i> , respectivamente, destacando o istmo de Tehuantepec.....	63

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Traços generalizados encontrados na análise pan-biogeográfica dos gêneros <i>Didelphis</i> , <i>Metachirus</i> , <i>Lutreolina</i> , <i>Philander</i> e <i>Chironectes</i> , com as regiões biogeográficas e as espécies que os compõem.....	49
---	----

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	12
1	OBJETIVOS.....	27
1.1	Objetivo geral.....	27
1.2	Objetivos específicos.....	27
2	MÉTODOS.....	28
2.1	Obtenção de dados de ocorrência das espécies.....	28
2.2	Análises biogeográficas.....	29
3	RESULTADOS.....	32
3.1	Padrões de distribuição.....	32
3.2	Padrões biogeográficos.....	49
4	DISCUSSÃO.....	59
	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	67
	REFERÊNCIAS.....	68

INTRODUÇÃO

Os táxons estudados

Os marsupiais americanos fazem parte de três ordens: Microbiotheria, Paucituberculata e Didelphimorphia. A ordem Microbiotheria é monoespecífica e seu único representante, *Dromiciops gliroides*, tem sua distribuição restrita ao sul da Argentina e Chile (Gardner, 2007). A ordem Paucituberculata inclui três gêneros e seis espécies, estando distribuída descontinuamente do norte da Colômbia e oeste da Venezuela até o centro-sul do Chile (Gardner, 2007). Didelphimorphia apresenta uma riqueza muito maior, com 19 gêneros e 96 espécies, distribuídas amplamente pelas Américas (Gardner, 2007; Flores *et al.*, 2008).

Todas as espécies da ordem Didelphimorphia estão na família Didelphidae, que é dividida em duas subfamílias, Caluromyinae e Didelphinae. A subfamília Didelphinae contém as tribos Didelphini, Metachirini, que serão tratadas no presente trabalho e fazem parte de um mesmo clado (Voss & Jansa, 2009), e Monodelphini (Gardner, 2007).

A tribo Didelphini compreende quatro gêneros (*Chironectes*, *Lutreolina*, *Didelphis* e *Philander*) caracterizados por tamanho corporal grande, quando comparado com as demais espécies de didelfídeos, com comprimento de corpo total acima de 500 mm em adultos, bolsa bem desenvolvida e número diplóide de 22 cromossomos (Stein & Patton, 2007a).

O gênero *Chironectes* Illiger, 1811 é monotípico, sendo sua única espécie *Chironectes minimus* (Zimmermann, 1780). Esta pode ser facilmente identificada por seu característico padrão de coloração (Figura 1), com dorso cinza prateado com marcas pretas que consistem em uma faixa preta do topo da cabeça até a base da cauda, da qual saem quatro grandes manchas simétricas sobre os ombros, no meio das costas, imediatamente anterior aos membros posteriores e posterior ao quadril. O ventre é branco, bastante distinto do cinza dorsal (Stein & Patton, 2007a).

Chironectes minimus é encontrada associada a rios e córregos em regiões de floresta, sendo o único didelfídeo considerado verdadeiramente semiaquático, possuindo adaptações para este tipo de vida (Gorog, 1999), como membranas interdigitais bastante desenvolvidas nos membros posteriores e pelagem impermeável. Sua dieta é carnívora e se baseia em animais aquáticos, como peixes e crustáceos (Mondolfi & Padilla, 1957; Paglia *et al.*, 2012).

Figura 1 – Indivíduo de *Chironectes minimus*, ilustrando seu padrão de coloração e membranas interdigitais nos membros posteriores.

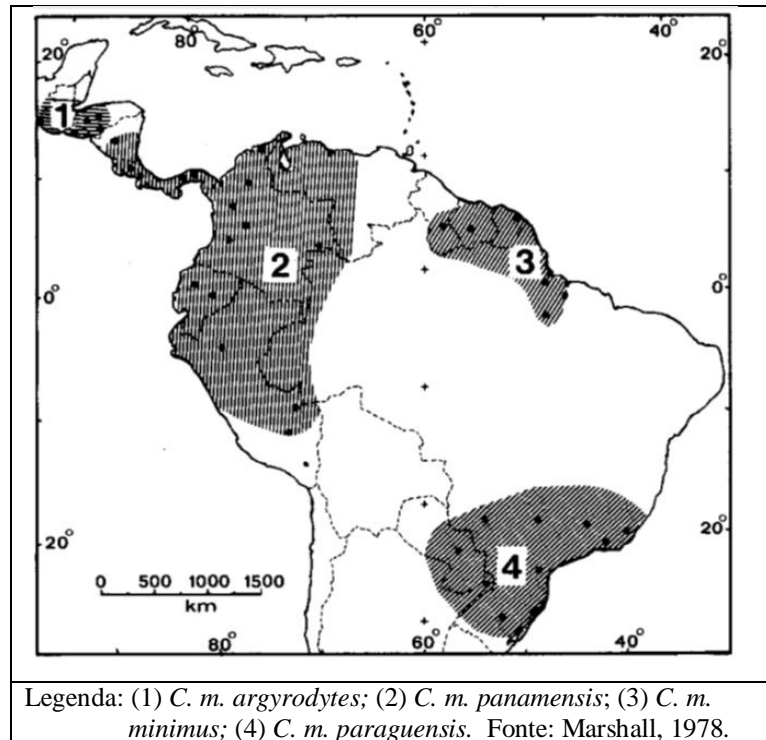


Foto: Maurício E. Graipel – <http://cienciahoje.uol.com.br/>

A espécie ocorre do sul do México, ao longo de toda a América Central, e em toda porção tropical da América do Sul até a Argentina e Uruguai. Sua ausência na Amazônia indica uma distribuição disjunta ou uma grande área sem coletas (Stein & Patton, 2007a).

Marshall (1978) reconheceu quatro subespécies: *C. m. argyrodytes* no sul do México, El Salvador, Honduras até o extremo norte da Nicarágua; *C. m. panamensis* na América Central, do sul da Nicarágua até o nordeste da Colômbia, norte da Venezuela, oeste do Equador e noroeste do Peru; *C. m. minimus* ocorrendo no nordeste da América do Sul, nas Guianas e nas bacias dos rios Orinoco e Amazonas, e; *C. m. paraguensis* na porção sul da distribuição, no sul/sudeste do Brasil, sul do Paraguai, norte do Uruguai e nordeste da Argentina (Figura 2) (Marshall, 1978; Stein & Patton, 2007a).

Figura 2 – Ocorrência geográfica das subespécies de *Chironectes minimus*



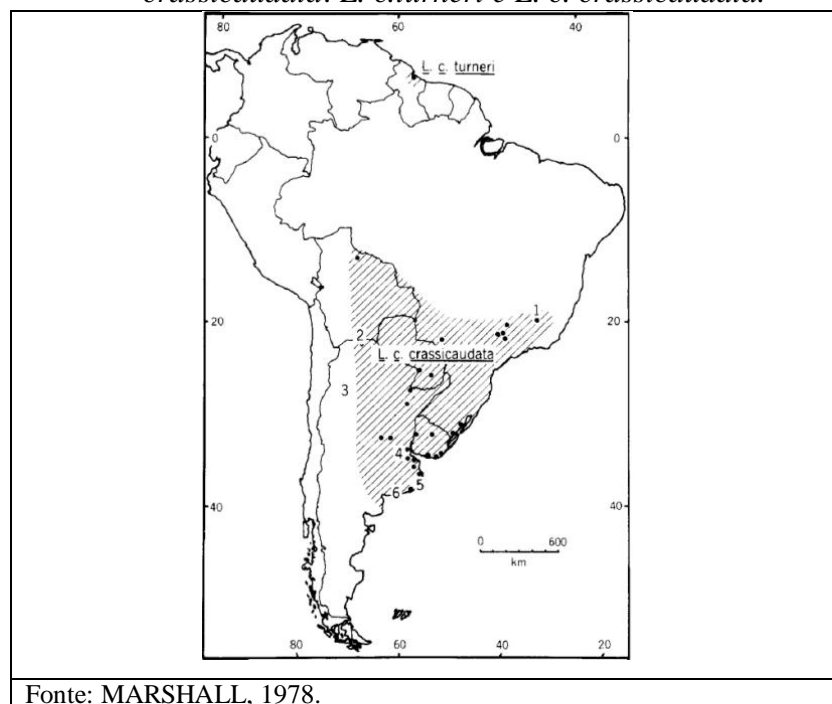
O gênero *Lutreolina* Thomas, 1910 é também monoespecífico, com a espécie *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest, 1804). Os indivíduos possuem o corpo alongado e patas curtas, com pelagem variando do bege ao marrom-avermelhado, sem marcas na face e com ventre do acinzentado ao bege, com orelhas pequenas e arredondadas, e cauda tão peluda quanto o restante do corpo (Figura 3) (Marshall, 1978b; Stein & Patton, 2007b; Smith, 2008). Sua dieta inclui frutas e animais como crustáceos, besouros e vertebrados (Cáceres *et al.*, 2002). Apesar dos indivíduos também estarem associados a corpos d'água e serem bons nadadores, não são tão semiaquáticos e eficientes quanto indivíduos do gênero *Chironectes* (Santori *et al.*, 2005).

Figura 3 – Indivíduo de *Lutreolina crassicaudata*.



A distribuição conhecida de *L. crassicaudata* consiste de duas regiões disjuntas de vegetação não florestada, classificadas como duas subespécies distintas (Marshall, 1978b; Stein & Patton, 2007b) (Figura 4): *L. c. turneri* ao norte, com registros para o oeste da Guiana, Venezuela e leste da Colômbia, e *L. c. crassicaudata* na porção sul da América do Sul, nos quais os espécimes são mais comumente coletados em habitats tropicais, subtropicais e temperados do Paraguai, Uruguai, porção oriental da Bolívia, sudeste e sul do Brasil e nordeste da Argentina.

Figura 4 - Ocorrência geográfica das subespécies de *Lutreolina crassicaudata*: *L. c. turneri* e *L. c. crassicaudata*.



O gênero *Didelphis* inclui seis espécies, reunidas em dois grupos, os gambás-de-orelha-preta, que inclui *D. marsupialis*, *D. aurita* e *D. virginiana*, e os gambás-de-orelha-branca, que são *D. albiventris*, *D. pernigra* e *D. imperfecta*. O gênero está distribuído em uma grande variedade de habitats com características bastante diferentes, como por exemplo, na Caatinga brasileira e nos Andes (Cerqueira, 1985).

Didelphis albiventris Lund, 1840 ocorre em habitats abertos e de florestas decíduas no nordeste, centro, até o sul do Brasil, no leste da Bolívia, Paraguai, Uruguai, e na Argentina até a província de Buenos Aires (Cerqueira, 1985; Cerqueira & Tribe, 2007). Sua dieta é composta primariamente por invertebrados, seguidos por frutas e pequenos vertebrados (Cáceres, 2002). Possui variação em sua coloração dorsal, mas esta é comumente grisalha, sua face é branca com uma marca preta em forma de “V” na fronte entre os olhos, e máscara preta na área em volta dos olhos. As orelhas possuem a base com manchas pretas e metade distal branco-rosadas (Lemos & Cerqueira, 2002; Reis *et al.*, 2011) (Figura 5).

Figura 5 – Indivíduo de *Didelphis albiventris* capturado em Felício dos Santos, Minas Gerais, Brasil.



Didelphis imperfecta Mondolfi & Pérez-Hernández, 1984 ocorre em regiões florestadas ao sul do rio Orinoco na Venezuela e áreas adjacentes do Brasil, no Suriname e nas Guianas (Cerqueira & Tribe, 2007). Possui padrão de coloração semelhante à *D. albiventris*, porém com apenas o quarto terminal das orelhas branco (Lemos & Cerqueira, 2002).

Didelphis pernigra Allen, 1900 é encontrada em áreas florestadas dos Andes, do noroeste da Venezuela e Colômbia, pelo Equador e Peru, até a Bolívia, e possivelmente até o

norte da Argentina (Cerqueira & Tribe, 2007). Possui padrão de coloração semelhante à *Didelphis albiventris*, porém com orelhas totalmente brancas, pelagem mais densa e marcas faciais mais destacadas por ser mais branca (Lemos & Cerqueira, 2002) (Figura 6).

Figura 6 – Indivíduo de *Didelphis pernigra*.



Foto: Santiago Burneo - <http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/>

Didelphis aurita Wied-Neuwied, 1826 ocorre em áreas do leste do Brasil de Mata Atlântica e Floresta de Araucária, sudeste do Paraguai e nordeste da Argentina (Cerqueira & Tribe, 2007). Sua coloração dorsal é preta, com pelos-guarda pretos, marrons ou brancos, face marrom com marca preta em forma de “V” na frente e contorno mais escuro em volta de cada olho, orelhas totalmente pretas em adultos e ventre creme-amarelado (Reis *et al.*, 2011). Sua dieta é composta primariamente de invertebrados, com ingestão também de pequenos vertebrados e frutas (Santori *et al.*, 1995; Casella, 2011).

Didelphis marsupialis Linnaeus, 1758 ocorre no México, América Central, nas Pequenas Antilhas ao sul de Dominica, Trindade e Tobago, Guianas e bacia Amazônica (Cerqueira & Tribe, 2007). Ocorre em ambos os lados dos Andes, na face oeste na Venezuela até o norte do Peru, e na face leste nestes mesmos países e ainda mais ao sul até a Colômbia (Cerqueira & Tribe, 2007). Seus limites leste e sul são as áreas mais secas como o Cerrado, Caatinga e Chaco (Cerqueira & Tribe, 2007). Sua dieta é onívora, com prevalência de insetos (Queiroz *et al.*, 2008). Cerqueira e Lemos (2000) não encontraram diferenças morfológicas entre *Didelphis aurita* e *D. marsupialis*, apenas morfométricas.

Didelphis virginiana Kerr, 1972 (Figura 7) ocorre desde o sul do Canadá, no estado de Ontário, por todo centro e leste dos Estados Unidos, descendo pelo México e América Central até extremo norte da Costa Rica, sendo tipicamente encontrada nas áreas mais

úmidas de sua distribuição, particularmente próximo a rios e pântanos (McManus, 1974). É a única espécie de marsupial com ocorrência para a América do Norte.

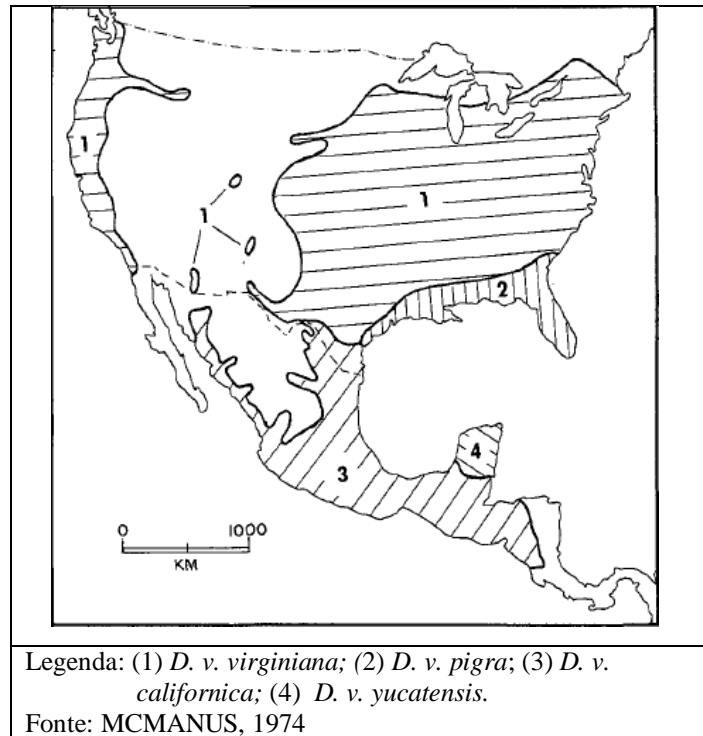
Esta espécie possui dieta oportunista, primariamente carnívora, com grande consumo de insetos e carniça, e também com a presença de itens vegetais, como frutas e grãos (McManus, 1974).

Figura 7 – Indivíduo de *Didelphis virginiana*.



São reconhecidas quatro subespécies de *Didelphis virginiana* (McManus, 1974) (Figura 8): *D. v. virginiana* ocorre em todo leste dos Estados Unidos, e foi a subespécie introduzida na costa oeste; *D. v. pigra* distribuída no extremo sul e leste dos Estados Unidos; *D. v. californica*, na América Central até o norte da Costa Rica, com exceção da península de Yucatan, onde ocorre *D. v. yucatanensis*.

Figura 8 – Ocorrência das subespécies de *Didelphis virginiana*.



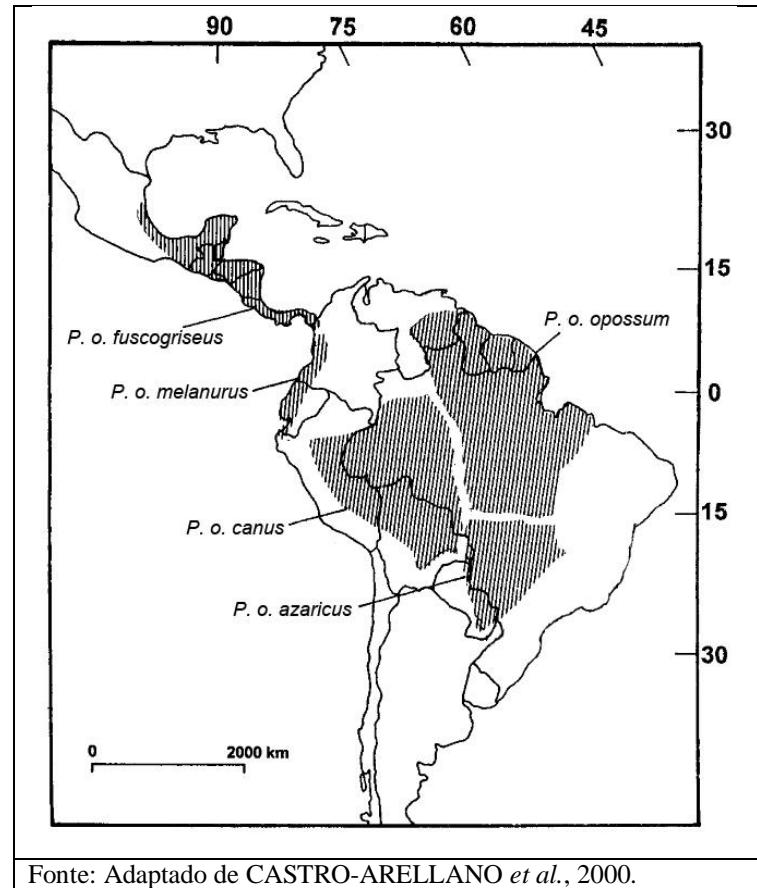
O gênero *Philander* inclui sete espécies: *P. opossum*, *P. deltae*, *P. mcilhennyi*, *P. ologi*, *P. andersoni*, *P. frenatus* e *P. mondolfii*. Possuem coloração do cinza ao preto, com manchas creme acima de cada um dos olhos (Patton & da Silva, 2007). São terrestres, solitários, sendo encontrados em regiões de floresta e matas de galeria.

Philander opossum (Linnaeus, 1758) está presente do nordeste do México, planícies tropicais das Américas Central e do Sul até a Bolívia e centro-sul do Brasil, em altitudes usualmente abaixo de 1.000 m (Patton & da Silva, 2007). Possui grande variação geográfica de coloração, necessitando de revisão (Patton & da Silva, 2007).

Patton & da Silva (2007) reconhecem quatro subespécies e Castro-Arellano *et al.* (2000) consideram cinco (Figura 9): *P. o. canus* tem coloração cinza e ocorre pelo oeste da bacia Amazônica no Peru, norte da Bolívia e oeste do Brasil, sendo considerados por Castro-Arellano *et al.* (2000) os indivíduos do oeste do Brasil como uma diferente subespécie, denominada *P. o. azaricus*, o que também é sugerido por Chemisquy & Flores (2012); *P. o. fuscogriseus* possui coloração cinza escuro e se distribui desde Honduras até o norte e oeste da Colômbia e ao longo das planícies do Pacífico até o Equador; *P. o. melanurus* ocorre ao longo das planícies do Pacífico na Colômbia e norte do Equador, possui pelagem cinza escura a preta e cauda com coloração uniforme, variando do marrom escuro ao preto; *P. o.*

opossum possui pelagem cinza e ocorre no leste da Venezuela e nas Guianas, pelo norte e leste da bacia Amazônica no Brasil.

Figura 9 – Ocorrência das subespécies de *Philander opossum*.



Philander frenatus (Olfers, 1818) ocorre no leste do Brasil, sul do Paraguai e áreas adjacentes da Argentina (Patton & da Silva, 2007). Sua dieta é considerada onívora com uma maior prevalência de invertebrados (Talamoni *et al.*, 2008; Casella, 2011).

Philander frenatus (Figura 10) e *P. opossum* são bastante semelhantes, sendo difícil fazer sua separação por caracteres morfológicos (Chemisquy & Flores, 2012). Patton & da Silva (2007) apenas as diferenciam pela pelagem cinza claro em *P. opossum* e cinza escuro em *P. frenatus*.

Figura 10 - Indivíduo de *Philander frenatus* capturado em Felício dos Santos, Minas Gerais, Brasil.



Foto: Lena Geise, 2007

Philander andersoni (Osgood, 1913) ocorre no centro-sul da Venezuela, oeste da Serra de la Macarena na Colômbia, e a sul pelo Equador e norte e centro do Peru. Possui pelagem cinza com uma faixa preta bem marcada na linha dorsal e ventre creme acinzentado (Figura 11) (Hershkovitz, 1997).

Figura 11- Vista dorsal e ventral de *Philander andersoni*.

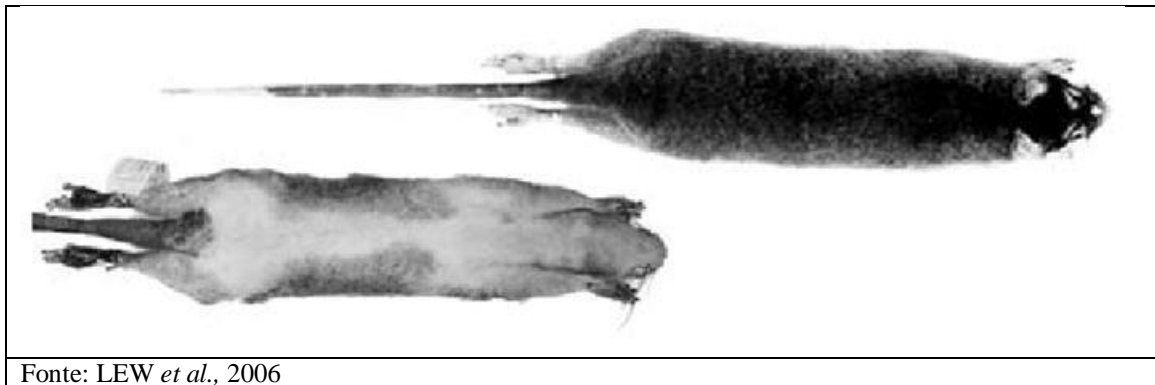


Foto: Raul Fonseca, 2013.

Nota: Exemplar do Museu de Zoologia da USP

Philander deltae Lew, Pérez-Hernández & Ventura, 2006 ocorre em áreas de floresta permanente ou sazonalmente inundadas do delta do Rio Orinoco, nos estados de Delta Amacuro e leste de Monagas, na Venezuela (Lew *et al.*, 2006). Possui uma faixa de pelagem predominantemente marrom escura na linha dorsal que se estende até a base da cauda, a coloração do ventre consiste em uma faixa longitudinal creme, entre os membros anteriores e posteriores, com intrusões cinza dos flancos que, em alguns casos, se fundem no abdômen (Figura 12) (Lew *et al.*, 2006). Tem a face marrom escura com marcas supraorbitais pouco definidas, orelhas pequenas e pigmentadas apenas nas pontas e de tamanho corporal menor do que as outras espécies do gênero (Lew *et al.*, 2006). Não existem informações sobre a história de vida desta espécie.

Figura 12 - Vista dorsal e ventral de *Philander deltae*.



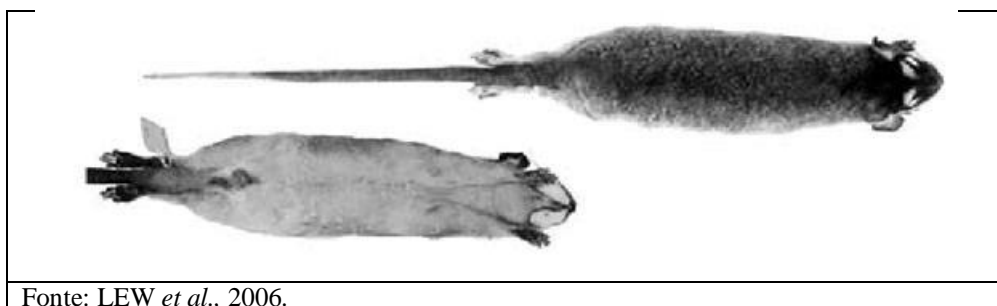
Philander mcilhennyi Gardner & Patton, 1972 tem registros para a bacia Amazônica no centro-leste do Peru e regiões adjacentes do oeste brasileiro (Patton & da Silva, 2007). Sua pelagem, de uma maneira geral, é bastante escura, com a coloração ventral da mesma cor que os lados, ou apenas um pouco mais clara. Também possui uma faixa preta bem marcada na linha dorsal, porém com menos contraste com as cores do restante do dorso (Figura 13), como visto em *P. andersoni*.

Figura 13 - Indivíduo de *Philander mcilhennyi* capturado em Balta, no Río Curanja, Ucayali, Peru.



Philander mondolfii Lew, Pérez-Hernández & Ventura, 2006 ocorre em duas unidades, aparentemente discretas, de florestas montana: da borda norte do Escudo das Guianas ao rio Orinoco, na Venezuela, e na face leste da Cordilheira Oriental da Colômbia e nas duas faces da Cordilheira de Mérida na Venezuela (Lew *et al.*, 2006). É esperada que ocorra nas Guianas e no norte do Brasil (Patton & da Silva, 2007). Possui coloração dorsal cinza claro, flancos levemente mais claros, abdômen creme claro, cabeça marrom escura, marcas supraorbitais grandes, orelhas grandes e pigmentadas da metade distal (Figura 14). Não existem informações sobre a história natural dessa espécie.

Figura 14 - Vista dorsal e ventral de *Philander mondolfii*.



Fonte: LEW *et al.*, 2006.

Philander olrogi Flores, Barquez & Díaz, 2008 possui registros apenas para três localidades, duas na Bolívia e uma no Peru, em planícies Amazônicas (Flores *et al.*, 2008). Sua pelagem dorsal é preta ou cinza escuro, com as laterais do corpo creme, cabeça mais escura que o corpo, ventre, gena e garganta acobreados, e marcas supraorbitais bem

destacadas (Flores *et al.*, 2008). Não existem informações sobre a história natural dessa espécie.

A tribo Metachirini Reig, Kirsch & Marshall, 1985 é monotípica, sendo sua única espécie, *Metachirus nudicaudatus*. Esta se diferencia dos demais didelfídeos pela existência de contato entre o osso frontal e o esquelomaxilar na face lateral da caixa craniana (Voss & Jansa, 2009). Apresenta número diplóide de 14 cromossomos (Paresque *et al.*, 2004).

Metachirus nudicaudatus não apresenta padrões de marcas em sua pelagem dorsal, sendo de acinzentada a marrom avermelhado, a parte ventral é mais clara até a gena, possui máscara preta em volta dos olhos e manchas mais claras acima deles (Voss & Jansa, 2009), de onde vem o nome comum de “cuíca de quatro olhos” juntamente com as espécies de *Philander* (Figura 15). É tida primariamente insetívora se alimentando também de frutas e vertebrados (Santori *et al.*, 1995), porém a prevalência dos itens pode variar conforme o bioma (Lessa & Geise, 2010).

Metachirus nudicaudatus encontra-se amplamente distribuída nas Américas do Sul e Central, do sul do México ao norte da Argentina, em diversas formações florestadas (Gardner & Dagosto, 2007). Gardner & Dagosto (2007) reconhecem cinco subespécies: *M. n. colombianus* ocorre do sul do México ao norte e oeste da Colômbia, oeste da Venezuela e noroeste do Equador; *M. n. modestus* no Paraguai, sul do Brasil e norte da Argentina; *M. n. myosuroides* no leste do Brasil, de Pernambuco a Santa Catarina; *M. n. nudicaudatus* na Venezuela (sul e leste do rio Orinoco), Guianas e norte do Brasil; *M. n. tschudii* no alto rio Amazonas no sudeste da Colômbia, oeste do Brasil, e leste do Peru e Bolívia.

Figura 15 – Indivíduo de *Metachirus nudicaudatus*.



A Pan-biogeografia

A biogeografia baseia-se nas observações de que os seres vivos não estão distribuídos ao acaso pelo planeta, que possuem limites mais ou menos identificáveis e que existem distribuições coincidentes para diferentes táxons mesmo os não relacionados filogeneticamente, influenciados por caracteres históricos e ecológicos que devem ser entendidos dentro dos processos evolutivos de toda biota (Escalante, 2009; de Carvalho, 2009). Assim, seu objetivo é reconstruir estes padrões de distribuição geográfica encontrados e explicá-los segundo processos subjacentes, que podem ser biológicos (especiação, dispersão, vicariância, extinção), geológicos (tectônica de placas, eustasia) ou estocásticos (Gallo & Figueiredo, 2004; Morrone, 2004; Wiens & Donoghue, 2004).

A pan-biogeografia foi desenvolvida por Léon Croizat e posteriormente quantificada por Page (1987) e *Craw et al.* (1999). A pan-biogeografia enfatiza a dimensão espacial ou geográfica da biodiversidade, para permitir um melhor entendimento dos padrões e processos evolutivos (*Craw et al.*, 1999). A dimensão espacial é o pré-requisito para qualquer estudo evolutivo, já que é o substrato onde a vida ocorre (Morrone, 2009). A pan-biogeografia reconhece a vicariância como importante processo que leva à distribuição geográfica dos táxons (*Craw et al.*, 1999).

As unidades básicas nos estudos de pan-biogeografia são os traços individuais, os traços generalizados e os nós biogeográficos. Os traços individuais são linhas que conectam as diferentes localidades ou áreas de ocorrência de uma táxon pela sua proximidade geográfica (*Craw et al.*, 1999; Morrone, 2009; Morrone & Crisci, 1995) e correspondem às coordenadas geográficas do táxon ou ao local onde ocorreu sua evolução (Morrone, 2004).

A coincidência vinda da sobreposição de traços individuais de diferentes táxons corresponde a um traço generalizado, sendo este considerado uma homologia biogeográfica primária (Morrone, 2004). Os traços generalizados representam padrões de distribuição atuais de biotas ancestrais, as quais foram fragmentadas por eventos geológicos ou tectônicos. Embora resultem basicamente de vicariância, a dispersão também contribui para sua formação (Morrone, 2004; *Craw et al.*, 1999). Os nós biogeográficos são formados dos encontros dos traços generalizados e representam áreas compostas de diferentes histórias geográficas, ecológicas e filogenéticas (*Craw et al.*, 1999; Morrone, 2009), sendo assim zonas de convergência geobióticas (Morrone, 2004).

O presente trabalho visa compreender o padrão de distribuição dos gêneros de marsupiais americanos *Philander*, *Didelphis*, *Metachirus*, *Chironectes* e *Lutreolina*, através de uma abordagem pan-biogeográfica.

1 OBJETIVOS

1.1 Objetivo geral

Identificar e explicar os padrões de distribuição das espécies de cinco gêneros de marsupiais americanos: *Chironectes*, *Lutreolina*, *Didelphis*, *Philander* e *Metachirus*.

1.2 Objetivos específicos

- Compilar e mapear as localidades de registros das espécies e definir áreas de distribuição e ocorrência nos biomas;
- Construir os traços individuais para cada uma das espécies estudadas, e encontrar os traços generalizados e nós biogeográficos;
- Determinar os processos que explicam o atual padrão de distribuição dos táxons através da pan-biogeografia.

2 MÉTODOS

O presente estudo engloba todas as espécies atualmente reconhecidas dos cinco gêneros previamente mencionados (Gardner, 2007; Wilson & Reeder, 2005; Lew *et al.*, 2006; Flores *et al.*, 2008): *Didelphis aurita*, *D. albiventris*, *D. marsupialis*, *D. virginiana*, *D. pernigra*, *D. imperfecta*, *Chironectes minimus*, *Philander frenatus*, *P. opossum*, *P. andersoni*, *P. mcilhennyi*, *P. deltae*, *P. olrogi*, *P. mondolfii*, *Metachirus nudicaudatus* e *Lutreolina crassicaudata*.

2.1 Obtenção de dados de ocorrência das espécies

As localidades de ocorrência foram levantadas de diferentes formas:

- Pesquisa bibliográfica em portais de busca: Web of Science (<http://apps.webofknowledge.com>), Scielo (www.scielo.org), Scopus (<http://www.scopus.com>) e Google Scholar (<http://scholar.google.com.br/>). Como critério de busca foram usados os nomes dos gêneros e das espécies;
- Visita à museus e coleções científicas: Museu Nacional do Rio de Janeiro/UFRJ, Museu de Zoologia da USP, Coleção de Mamíferos da UFMG, Museu de Ciências Naturais da PUC-MG, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e Museu de Ciência e Tecnologia da PUC-RS;
- Consulta à base de dados online de museus, através dos sites: speciesLink (<http://www.splink.org.br/>), Mammal Networked Information System (MaNIS - <http://manisnet.org/>), Global Biodiversity Information Facility (GBIF - <http://www.gbif.org/>), Sistema de Información Sobre Biodiversidad de Colombia (SIB - <http://www.sibcolombia.net/>), Sistema de Información de Colecciones de Vertebrados de Venezuela (SIMCOZ - <http://www.simcoz.org.ve/>) e Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO - <http://www.conabio.gob.mx>);
- Dados de coleções da Universidade Federal de Santa Maria e da Universidade Federal de Viçosa fornecidos pelos seus respectivos curadores;

- Dados do Laboratório de Mastozoologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro;

Tentou-se chegar até a coordenada do ponto mais próximo da localidade real de registro através da consulta em gazetteers online (www.geonames.org e <http://sblink.cria.org.br/geoloc>) e trabalhos científicos. Na inexistência de dado mais preciso, adotou-se a coordenada central do município ou do estado de ocorrência.

Após compilação de todos os registros, os seguintes dados foram excluídos da análise:

- Animais de cativeiro ou cuja localização fosse um zoológico, centro de zoonose ou instalação similar, quando não estava claro se tratava-se de um indivíduo de vida livre;
- Animais com identificação apenas até gênero, mesmo quando apenas uma espécie deste gênero ocorre na localidade de registro, com exceção para os gêneros monoespecíficos;
- Dados de localização mais vagos do que os já existentes, por exemplo, apenas com o nome do país ou estado de ocorrência, quando algum dado mais preciso existia;
- Animais introduzidos, como no caso de *Didelphis virginiana* no oeste dos Estados Unidos.

Foi feita a revisão das espécies citadas e seus nomes foram alterados quando adequado, como no caso de artigos anteriores ao desmembramento de algumas das espécies. Os sinônimos usados seguiram Gardner (2008).

Os pontos foram também plotados em mapas de biomas para análise. Para estes foi usada a base de dados do World Wildlife Found (WWF) disponível no site da instituição (wwf.org).

2.2 Análises biogeográficas

Todas as localidades de registro das espécies foram marcados em mapas no programa ArcView 3.2 (ESRI, 1999). A partir destes mapas, as localidades de ocorrência foram conectadas com auxílio da extensão Trazos 2004 para ArcView 3.2 (Rojas, 2007), com linhas de menor distância para formação dos traços individuais (Figura 16), que seguem o conceito de *minimal spanning tree*. Pela sobreposição dos traços individuais chegou-se aos

traços generalizados por inspeção visual (Figura 17) e do encontro destes, aos nós biogeográficos. Seguindo a metodologia, cada espécie participou apenas da formação de um traço generalizado. No caso do traço individual de uma espécie coincidir com mais de um dos traços generalizados encontrados, como no caso das espécies com distribuição ampla, esta espécie não pode ser usada para definir aqueles traços generalizados. Nestes casos optamos por incluir a espécie como parte do traço generalizado que englobasse maior parte do traço individual daquela espécie.

Figura 16 – Exemplificação da formação de traço individual.

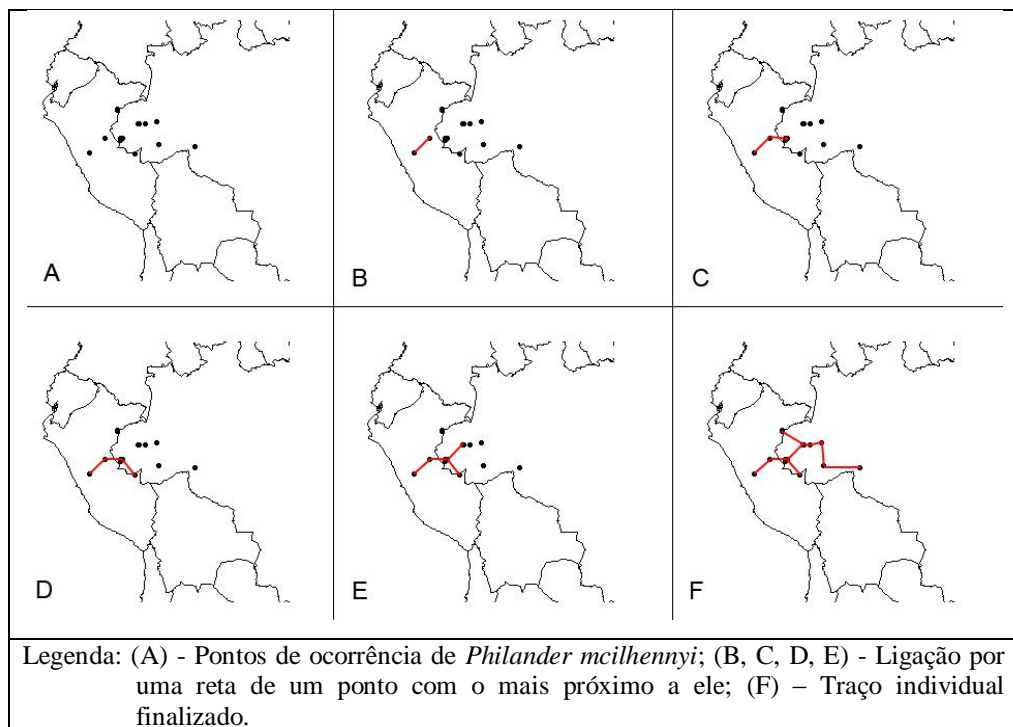
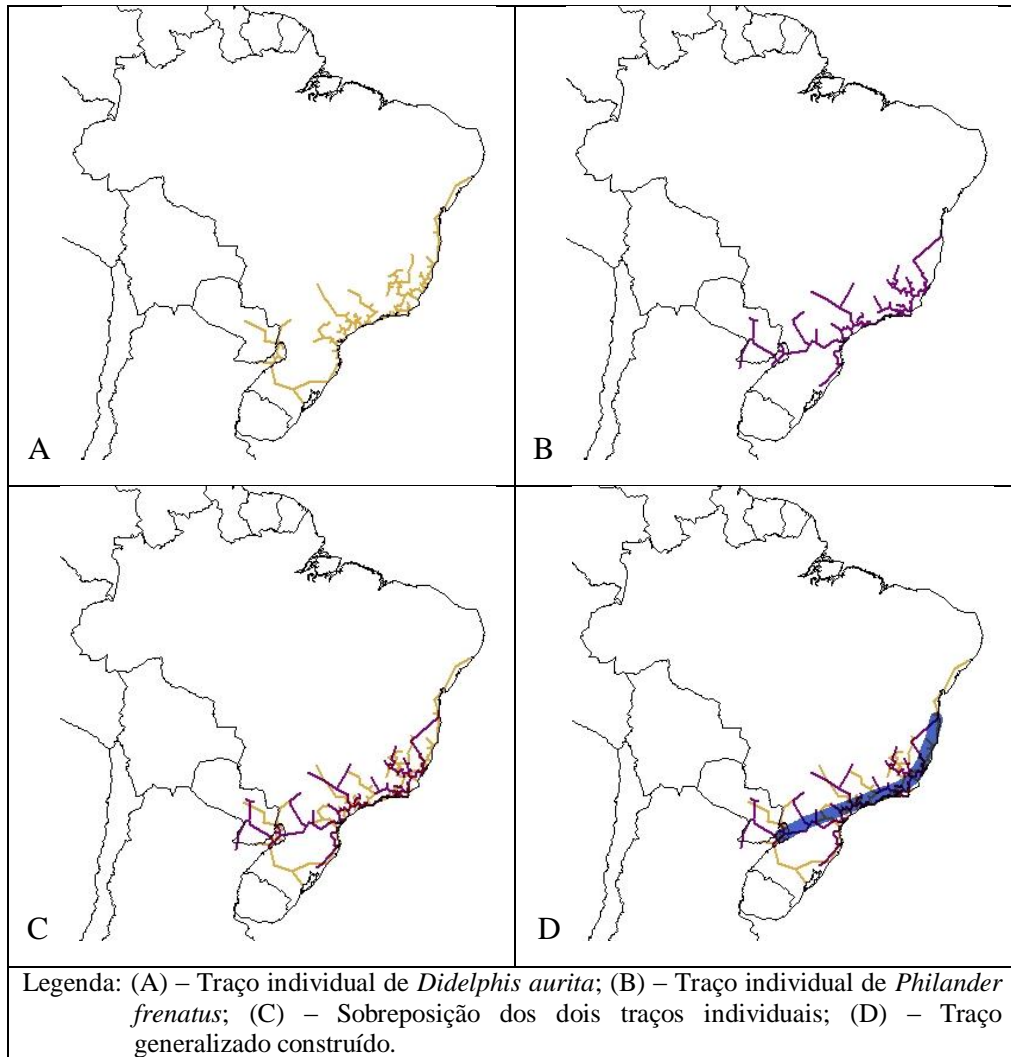


Figura 17 – Exemplificação da formação de traço generalizado.



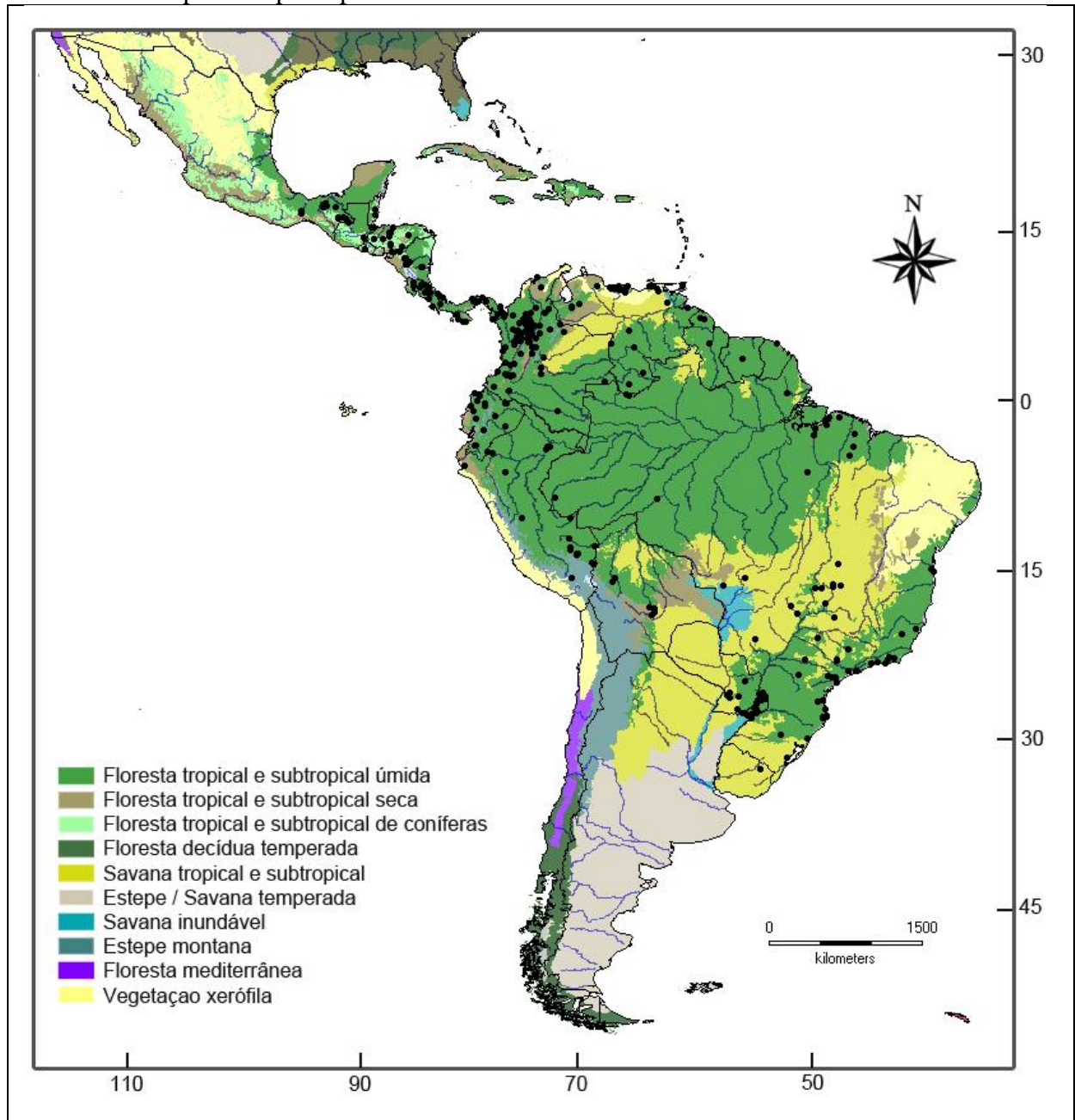
3 RESULTADOS

3.1 Padrões de distribuição

Os países com maiores riquezas das espécies estudadas foram o Brasil e a Venezuela com dez espécies, seguidos por Colômbia, Peru e Bolívia com oito e por Paraguai e Argentina com sete. Nenhuma das espécies estudadas tem distribuição para o Chile. Apesar da divisão política de países ser artificial, não tendo nenhum significado para as espécies, este tipo de índice é importante para políticas de conservação.

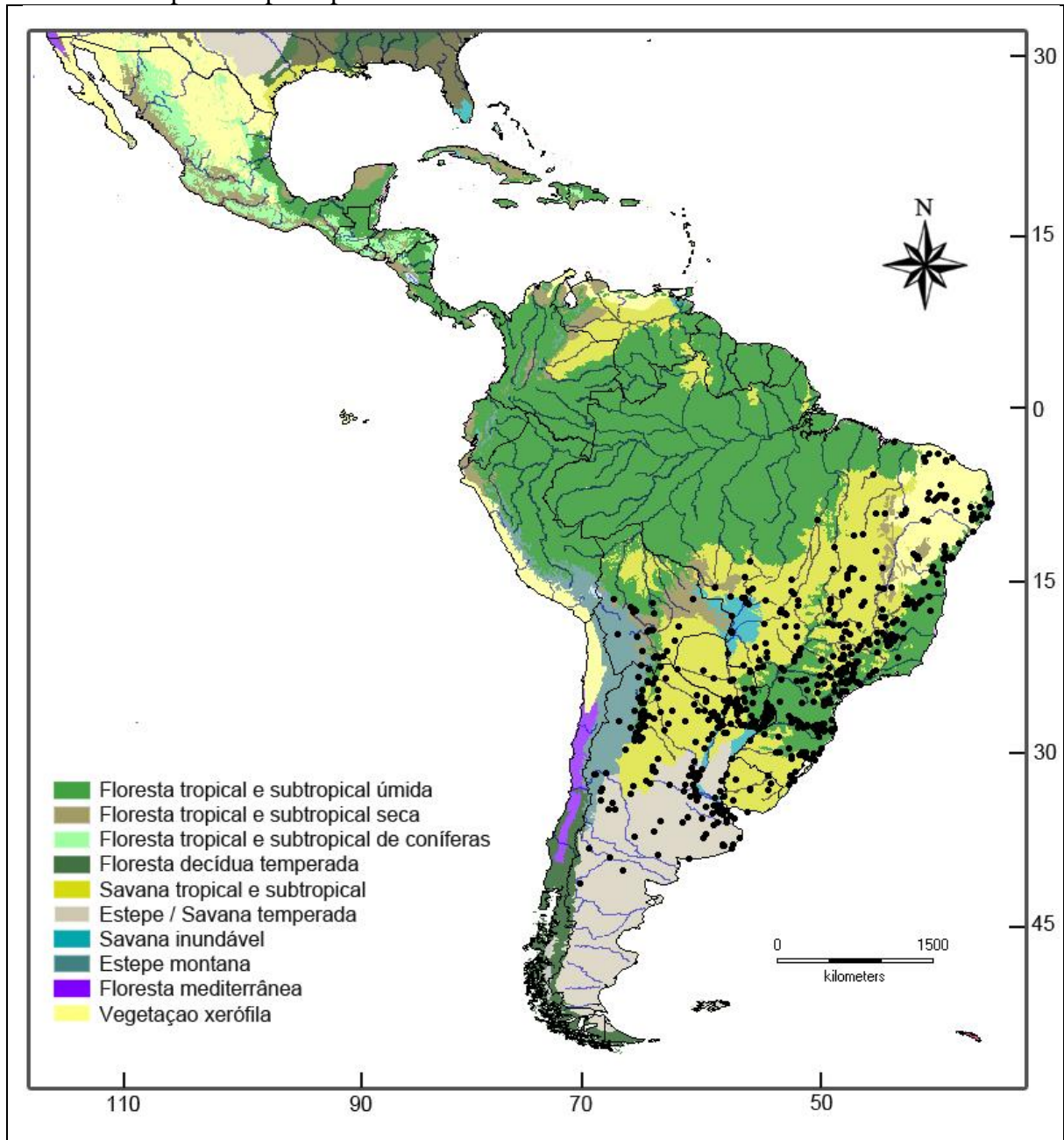
Chironectes minimus distribui-se praticamente por toda a zona Neotropical, desde o sul do México, até o norte da Argentina, em latitudes entre 18°N e 32°S e longitudes entre 95° e 38°O. Está ausente de toda região central da Amazônia brasileira, porém com ocorrência para áreas marginais deste bioma no Brasil e em países vizinhos como Colômbia, Venezuela e Peru. Existem registros, aparentemente, isolados para a Bahia a aproximadamente 580 km de sua próxima localidade de ocorrência mais ao sul.

Figura 18 - Mapa com localidades de ocorrência de *Chironectes minimus* com biomas, países e principais rios delimitados.



Didelphis albiventris ocorre em latitudes entre 2°N e 41°S e longitudes entre 68° e 35°O, principalmente em áreas de vegetação aberta (savanas), suportando áreas de clima árido, como a Caatinga brasileira.

Figura 19 - Mapa com localidades de ocorrência de *Didelphis albiventris* com biomas, países e principais rios delimitados.



Didelphis aurita tem sua distribuição majoritariamente na Mata Atlântica, com poucos registros em regiões adjacentes de savana. Ocorre em latitudes entre 10°S e 31°S e longitudes entre 58° e 36°O. Possui dois pontos, aparentemente isolados, no nordeste brasileiro, separados pelo rio São Francisco, um em Sergipe, aproximadamente a 260 km do próximo ponto mais ao sul e outro em Pernambuco, a 170 km do ponto anterior, que pode se tratar de uma nova espécie (Asfora, 2011).

Figura 20 - Mapa com localidades de ocorrência de *Didelphis aurita* com biomas, países e principais rios delimitados



Didelphis imperfecta ocorre em florestas tropicais úmidas da Venezuela e norte das Guianas e Suriname, em latitudes entre 10° e 1° N e longitudes entre 72° e 53°O.

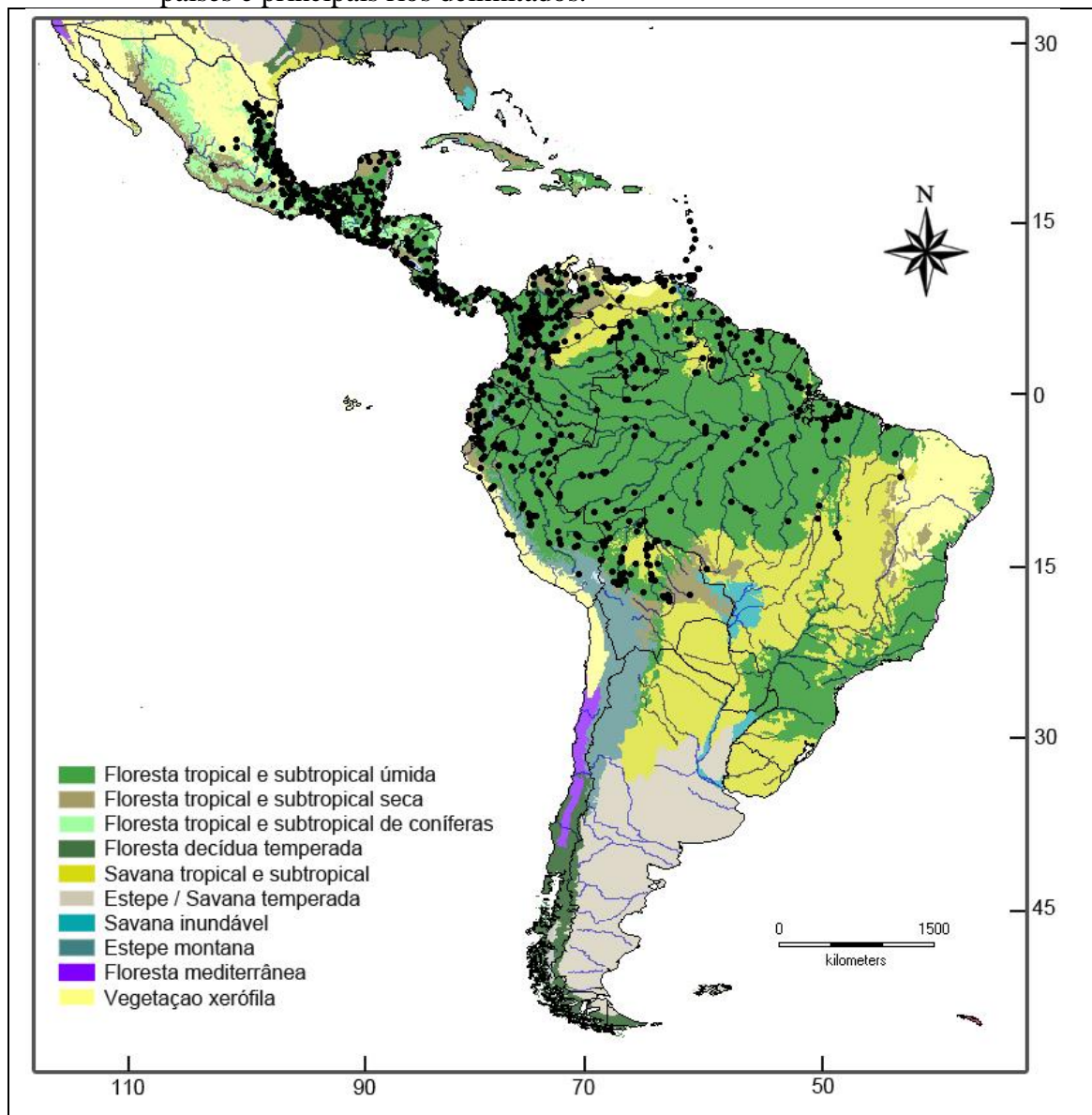
Figura 21 - Mapa com localidades de ocorrência de *Didelphis imperfecta* com biomas, países e principais rios delimitados.



Didelphis marsupialis ocorre por praticamente toda a zona Neotropical, desde seu limite norte no norte do México, até o norte do Paraguai, em latitudes entre 26°N e 18°S e longitudes entre 105° e 43°O. A grande maioria de seus registros é para áreas de floresta tropical, porém ocorre também em áreas de vegetação mais aberta sempre próximo a grande rios.

O registro para o estado do Piauí em uma área de Cerrado próxima à Caatinga não possui dados de localidade ou município, assim utilizamos o ponto central do estado, o que provavelmente não representa a real ocorrência da espécie no estado, que acredita-se ser mais ao norte, nas áreas de floresta tropical.

Figura 22 - Mapa com localidades de ocorrência de *Didelphis marsupialis* com biomas, países e principais rios delimitados.



Didelphis pernigra tem sua ocorrência para os Andes em latitudes entre 9°N e 18°S e longitudes entre 80° e 70°O, em regiões mais secas, geralmente de transição entre florestas tropicais úmidas com florestas tropicais secas e estepes montana, além de algumas ocorrências para áreas de vegetação xerófila, ocupando assim ambientes semelhantes aos de *Didelphis albiventris*.

Figura 23 - Mapa com localidades de ocorrência de *Didelphis pernigra* com biomas, países e principais rios delimitados.

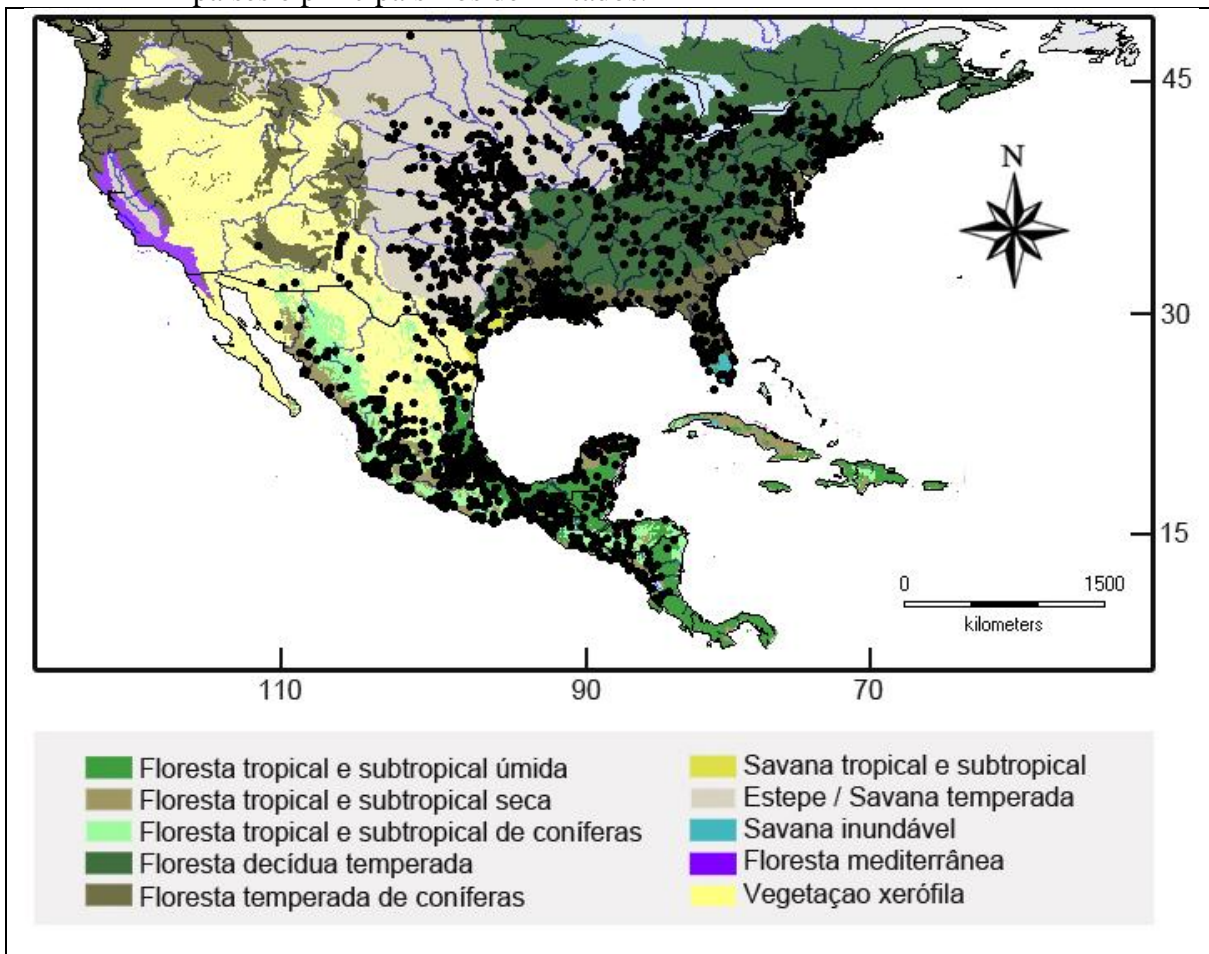


Didelphis virginiana apresenta ampla distribuição geográfica ocorrendo em diferentes regiões: *D. v. virginiana* ocorre na zona Neártica dos Estados Unidos e Sul do Canadá; *D. v. pigra* distribui-se pela região Neotropical dos Estados Unidos, no extremo sul e leste do país; *D. v. californica* distribui-se na zona Neotropical e de transição do México, *D. v. yucatanensis* ocorre na província biogeográfica de Yucatan.

Ocorre em latitudes entre 49° e 10°N e longitudes entre 112° e 70°O, em uma grande variedade de tipos vegetacionais como: florestas temperadas decíduas e de coníferas, diferentes formas de savanas, florestas tropicais e de vegetação xerófila. Com seu limite sul de distribuição sendo as cadeias montanhosas da Costa Rica.

No mapa abaixo não foram incluídos os pontos de ocorrência da espécie no oeste dos Estados Unidos, onde a espécie foi introduzida no início do século 20 (McManus, 1974).

Figura 24 - Mapa com localidades de ocorrência de *Didelphis virginiana* com biomas, países e principais rios delimitados.



L. crassicaudata é encontrada em habitats semiabertos e próximos a corpos d'água (Smith, 2008), em biomas de savanas tropicais, subtropicais e temperadas, incluindo campos naturais e matas de galeria. Ocorre em latitudes entre 11°N e 39°S e longitudes entre 75° e 44°O, porém, apesar da aparente ampla distribuição, está ausente de toda a região Amazônica, ocorrendo em duas áreas disjuntas de vegetação aberta.

Figura 25 - Mapa com localidades de ocorrência de *Lutreolina crassicaudata* com biomas, países e principais rios delimitados



Metachirus nudicaudatus está amplamente distribuída, ocorrendo por praticamente toda a zona Neotropical, desde o México, até o norte da Argentina, em latitudes entre 18°N e 29°S e longitudes entre 92° e 35°O, em florestas tropicais e no Cerrado, em áreas de contato com estes biomas.

Seus registros para o nordeste do Brasil, nas florestas costeiras e interioranas de Pernambuco, parecem estar isolados do restante da sua distribuição para a Mata Atlântica, distante aproximadamente 570 km do próximo ponto mais ao sul.

Figura 26 - Mapa com localidades de ocorrência de *Metachirus nudicaudatus* com biomas, países e principais rios delimitados.



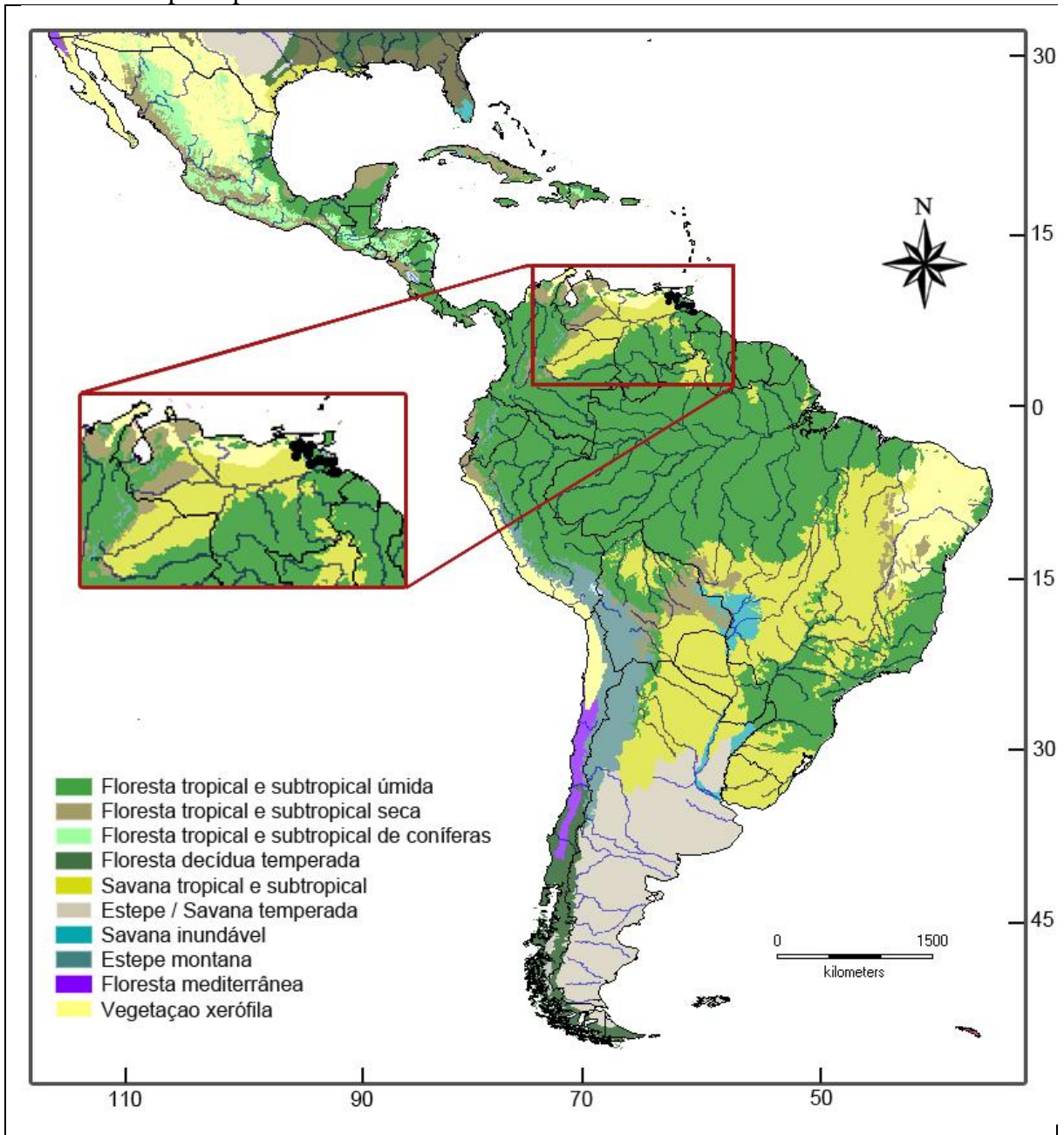
Philander andersoni ocorre em latitudes entre 7°N e 13°S e longitudes entre 79° e 61°O, apenas em áreas de florestas tropicais úmidas. Existe uma grande carência de informações de sua distribuição na Colômbia e Amazônia brasileira.

Figura 27 - Mapa com localidades de ocorrência de *Philander andersoni* com biomas, países e principais rios delimitados.



Philander deltae tem uma distribuição bastante restrita, ocorrendo em latitudes entre 10° e 8° N e longitudes entre 63° e 60°O, em regiões de floresta tropical úmida das planícies do delta do rio Orinoco na Venezuela.

Figura 28 - Mapa com localidades de ocorrência de *Philander deltae* com biomas, países e principais rios delimitados.



Philander frenatus ocorre em latitudes entre 15° e 30°S e longitudes entre 60° e 39°O, em florestas tropicais úmidas e savanas tropicais, nestas últimas em localidades próximas a rios, provavelmente em áreas de mata de galeria, mantendo assim sua distribuição em áreas florestais. Possui registros aparentemente isolados para o sul da Bahia, a aproximadamente 400 km do próximo registro mais ao sul.

Figura 29 - Mapa com localidades de ocorrência de *Philander frenatus* com biomas, países e principais rios delimitados



Philander mcilhennyi ocorre em latitudes entre 5° e 10°S e longitudes entre 76° e 64°O em regiões de floresta tropical úmida do Peru e noroeste do Brasil.

Figura 30 - Mapa com localidades de ocorrência de *Philander mcilhennyi* com biomas, países e principais rios delimitados.



Philander mondolfii ocorre em latitudes entre 10°N e 1°S e longitudes entre 74° e 61°O, tendo sua distribuição para duas áreas de floresta tropical separadas por uma região de savana que se distribui pelo centro da Colômbia e noroeste da Venezuela.

Figura 31 - Mapa com localidades de ocorrência de *Philander mondolfii* com biomas, países e principais rios delimitados.



Philander olrogi ocorre em latitudes entre 4° e 17°S e longitudes entre 73° e 61°O, em regiões de floresta tropical e de savanas tropicais. Por só existirem três pontos de registro da espécie, é difícil definir um padrão para sua distribuição.

Figura 32 - Mapa com localidades de ocorrência de *Philander olrogi* com biomas, países e principais rios delimitados.



Philander opossum possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo por praticamente toda a zona Neotropical, desde seu limite norte ao norte do México, até o norte da Argentina, em latitudes entre 26°N e 27°S e longitudes entre 101° e 37°O.

Figura 33 - Mapa com localidades de ocorrência de *Philander opossum* com biomas, países e principais rios delimitados.



3.2 Padrões biogeográficos

Foram feitos 16 mapas com traços individuais, um para cada uma das espécies estudadas (Figuras 34 a 43). A partir da sobreposição destes mapas, três traços generalizados (TG) foram identificados (Tabela 1):

- TG 1, na América Central, bifurcando na Colômbia com um dos ramos descendo pelo Peru até o noroeste da Bolívia, e o outro pela Venezuela e Guianas, determinado por cinco espécies: *Didelphis pernigra*, *D. marsupialis*, *Chironectes minimus*, *Metachirus nudicaudatus* e *Philander opossum*;
- TG 2, na região centro-sul da Bolívia e Pampas argentinos, incluindo *Lutreolina crassicaudata* e *Didelphis albiventris*; e
- TG 3, na Floresta Atlântica e região do alto Paraná, com *D. aurita* e *P. frenatus*.

Didelphis virginiana, *D. imperfecta*, *Philander olrogi*, *P. andersoni*, *P. mondolfii*, *P. mcilhennyi* e *P. deltae* não participaram da formação de nenhum TG. Dois nós biogeográficos foram encontrados: na interseção dos TGs 1 e 2, no centro da Bolívia, na província biogeográfica de Puna, em área de contato entre floresta tropical seca, estepe montana e savana tropical, dentro da região de transição sul-americana, o que reforça seu carácter transicional; na interseção dos TGs 2 e 3, na província de Misiones, na Argentina, em área de floresta tropical úmida.

Tabela 1 - Traços generalizados encontrados na análise pan-biogeográfica dos gêneros *Didelphis*, *Metachirus*, *Lutreolina*, *Philander* e *Chironectes*, com as regiões biogeográficas e as espécies que os compõem.

Traço	Nome do Traço	Região biogeográfica	Espécies que compõem os Traços Generalizados
TG1	Mesoamericano / Noroeste Sul- Americano	Neotropical e Zona de Transição Sul- americana	<i>Didelphis pernigra</i> , <i>D. marsupialis</i> , <i>Chironectes minimus</i> , <i>Metachirus nudicaudatus</i> e <i>Philander opossum</i>
TG2	Centro sul da Bolívia/ Pampa argentino	Neotropical	<i>Lutreolina crassicaudata</i> e <i>D. albiventris</i>
TG3	Floresta Atlântica	Neotropical	<i>D. aurita</i> e <i>P. frenatus</i>

Fonte: MORRONE, 2001.

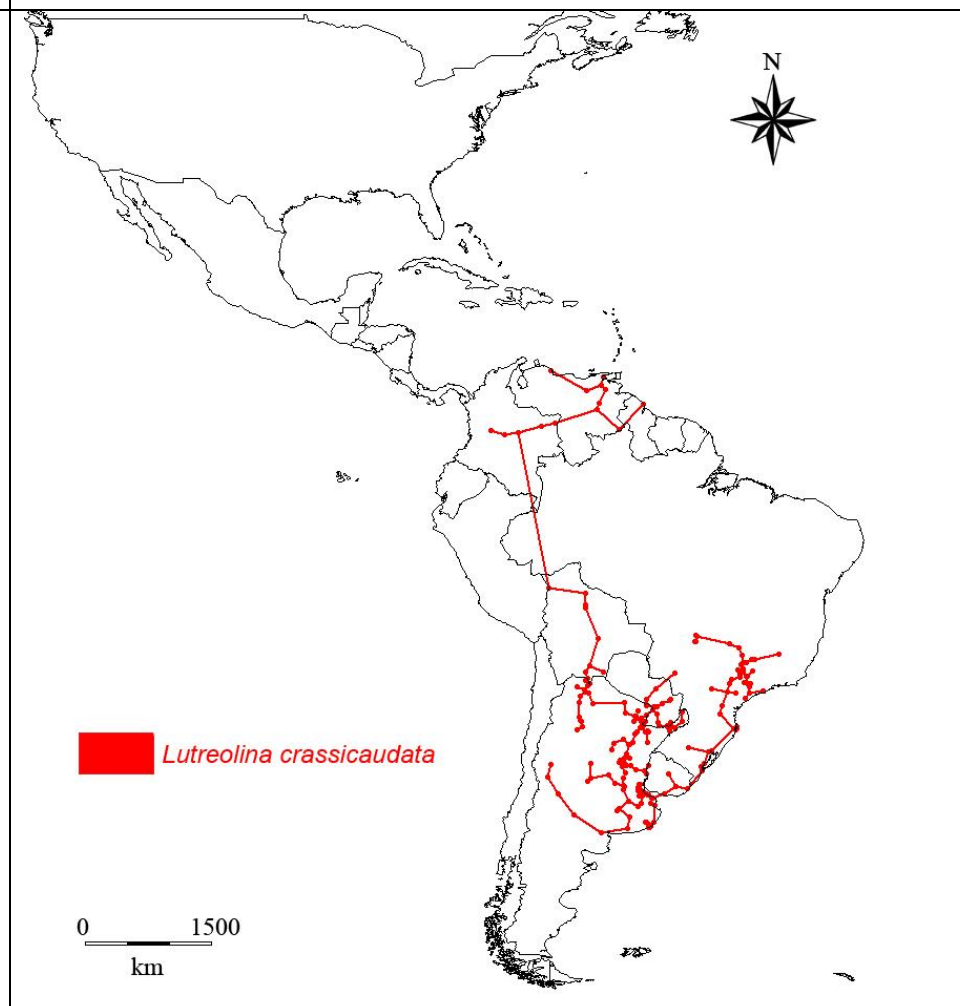
Figura 34 – Traço individual de *Chironectes minimus*Figura 35 – Traço individual de *Lutreolina crassicaudata*

Figura 36 – Traços individuais de *Didelphis virginiana*, *Didelphis imperfecta* e *Didelphis albiventris*

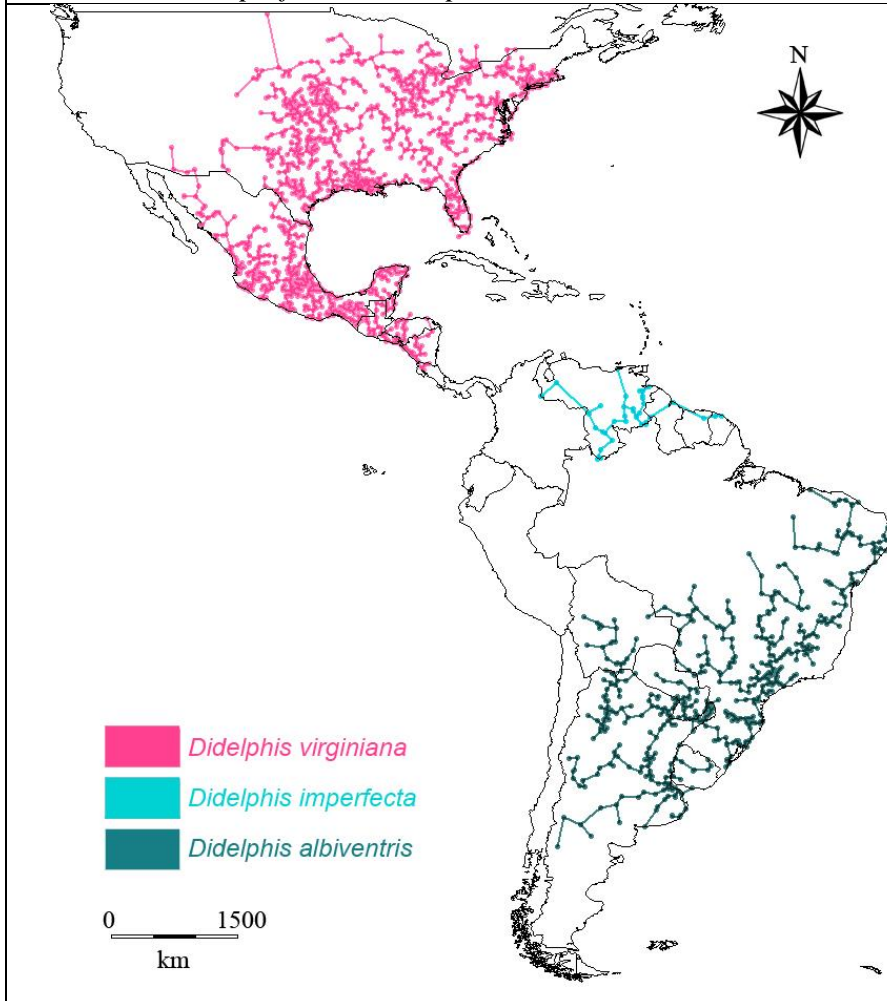


Figura 37 – Traço individual de *Didelphis marsupialis*

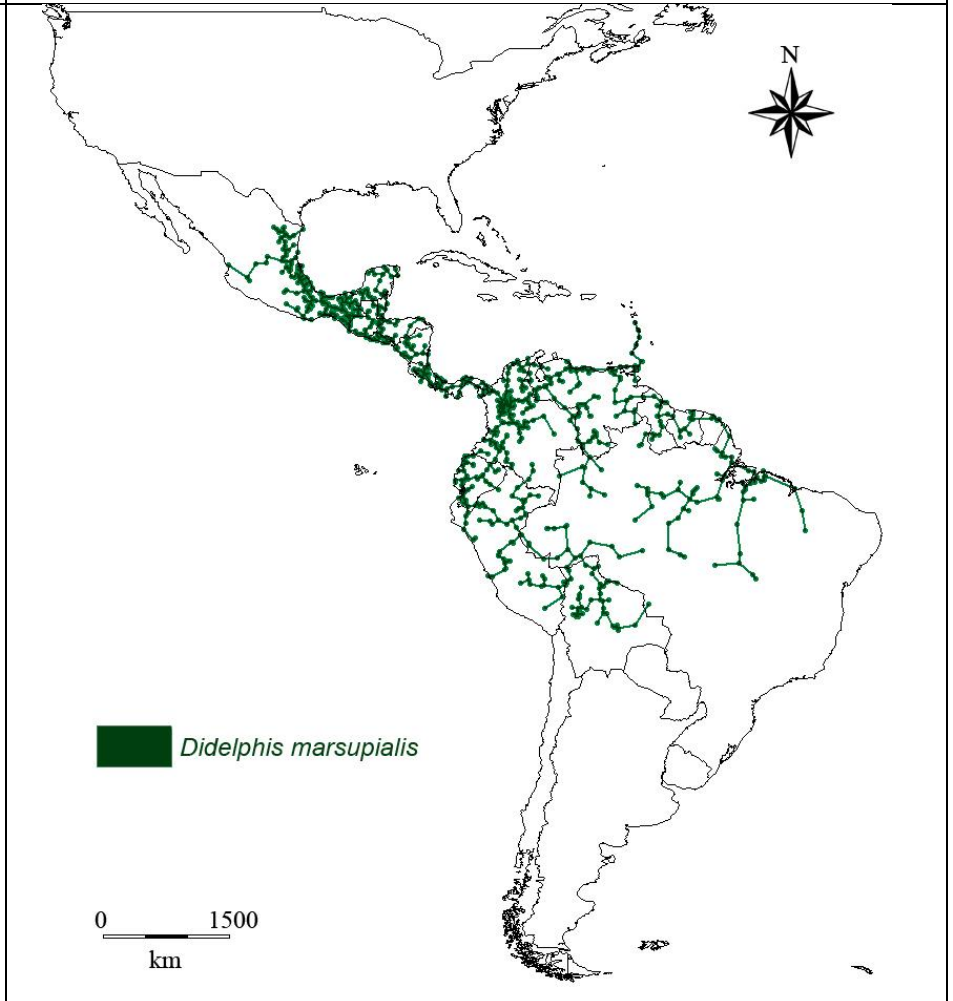


Figura 38 – Traços individuais de *Didelphis pernigra* e *Didelphis aurita*

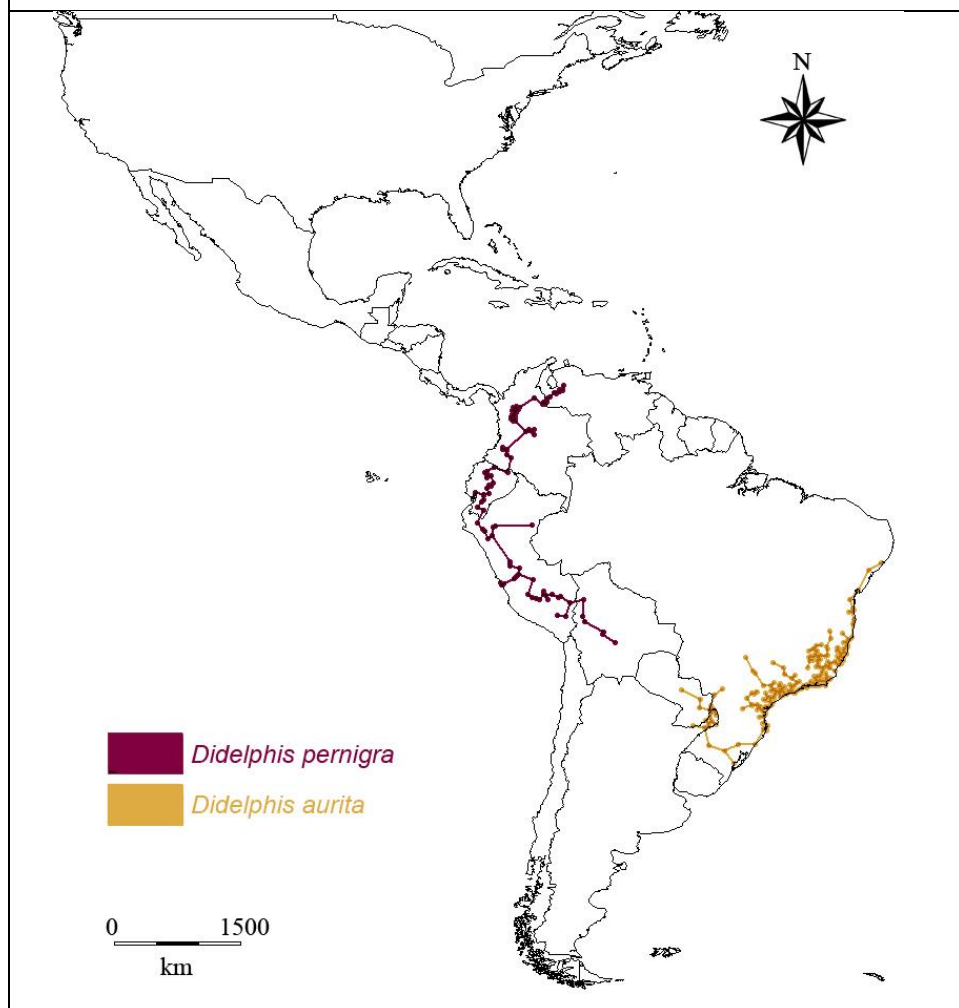


Figura 39 – Traço individual de *Metachirus nudicaudatus*

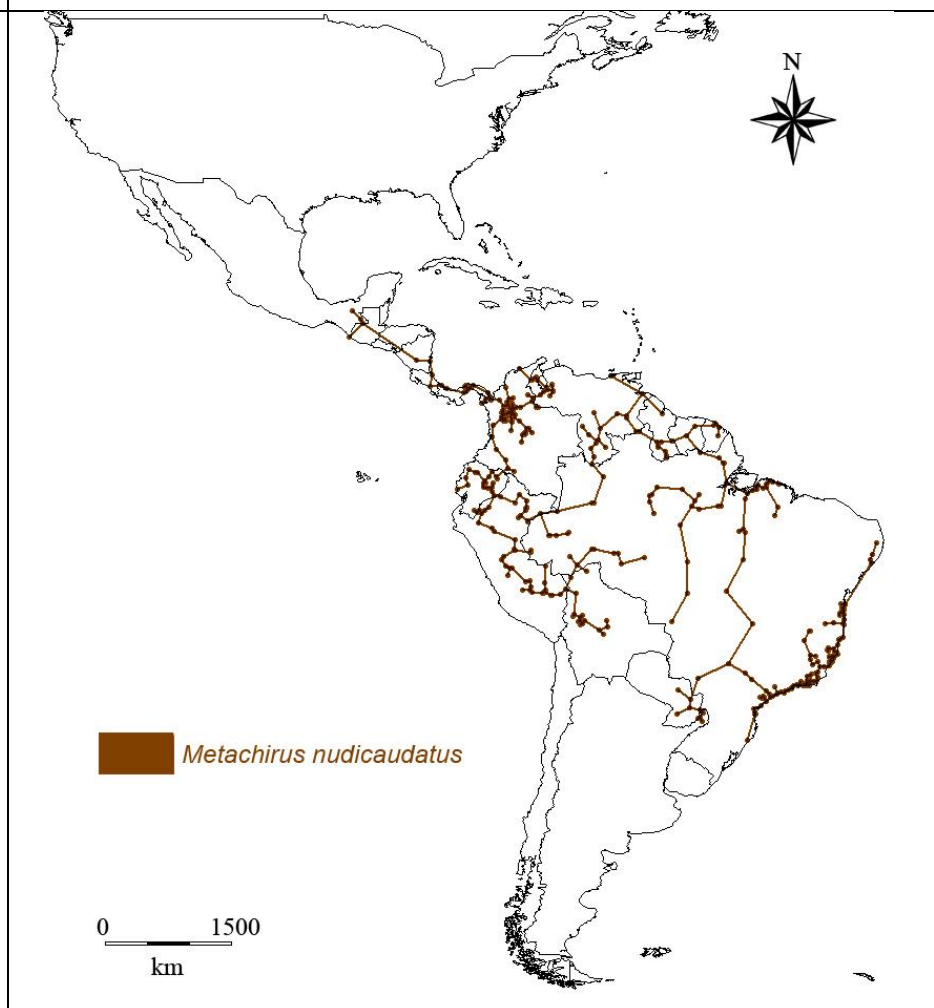


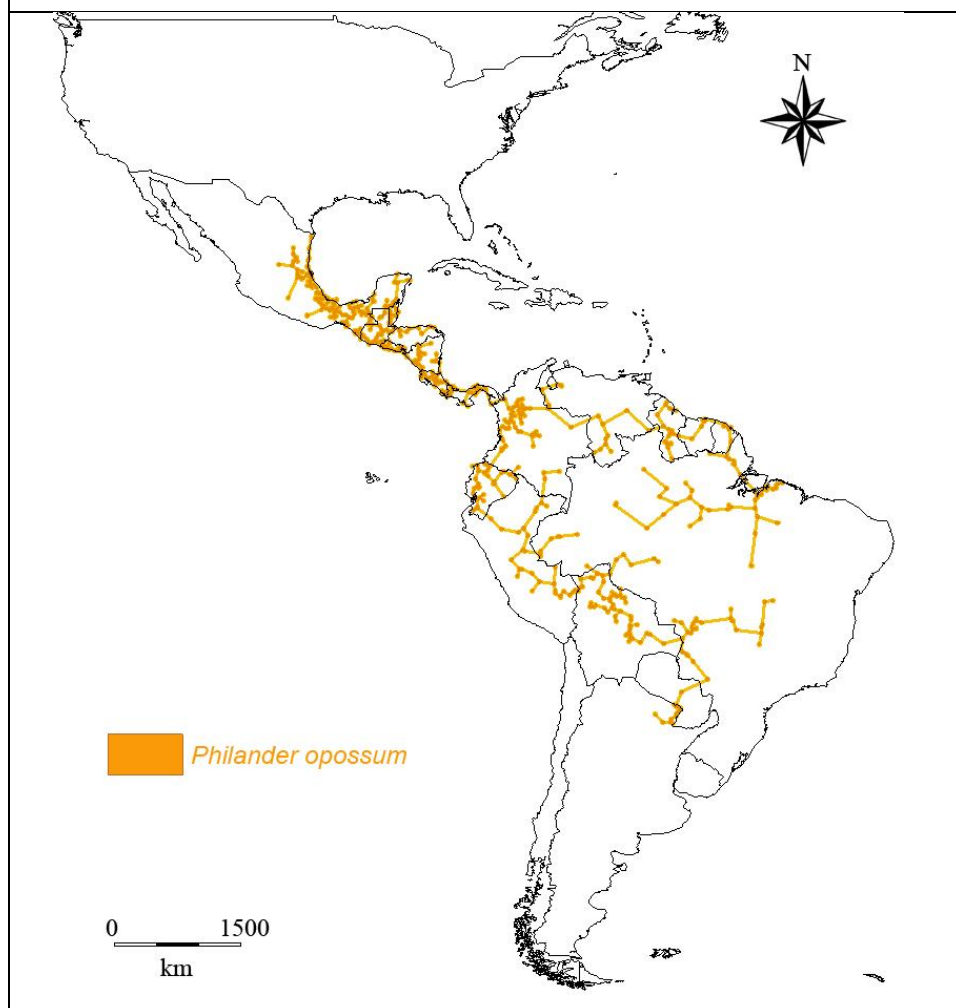
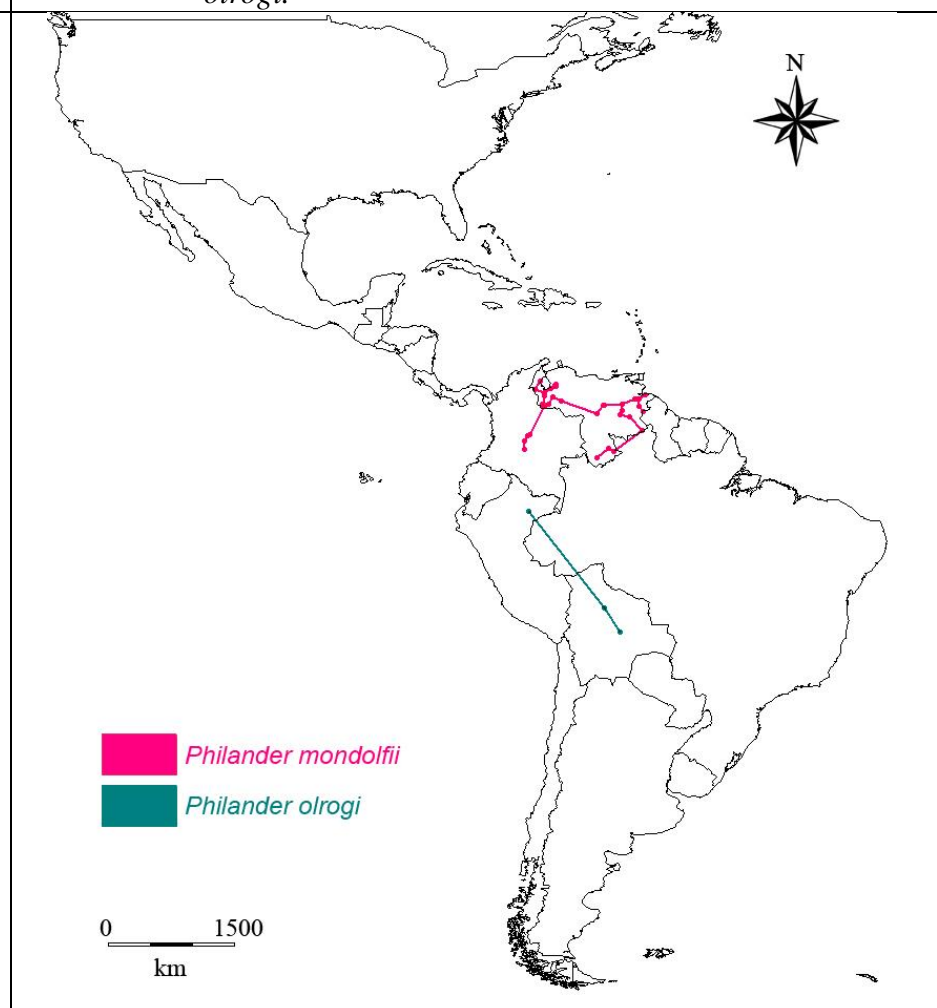
Figura 40 – Traço individual de *Philander opossum*.Figura 41 – Traços individuais de *Philander mondolfii* e *Philander olrogi*.

Figura 42 – Traços individuais de *Philander deltae* e *Philander mcilhennyi*.

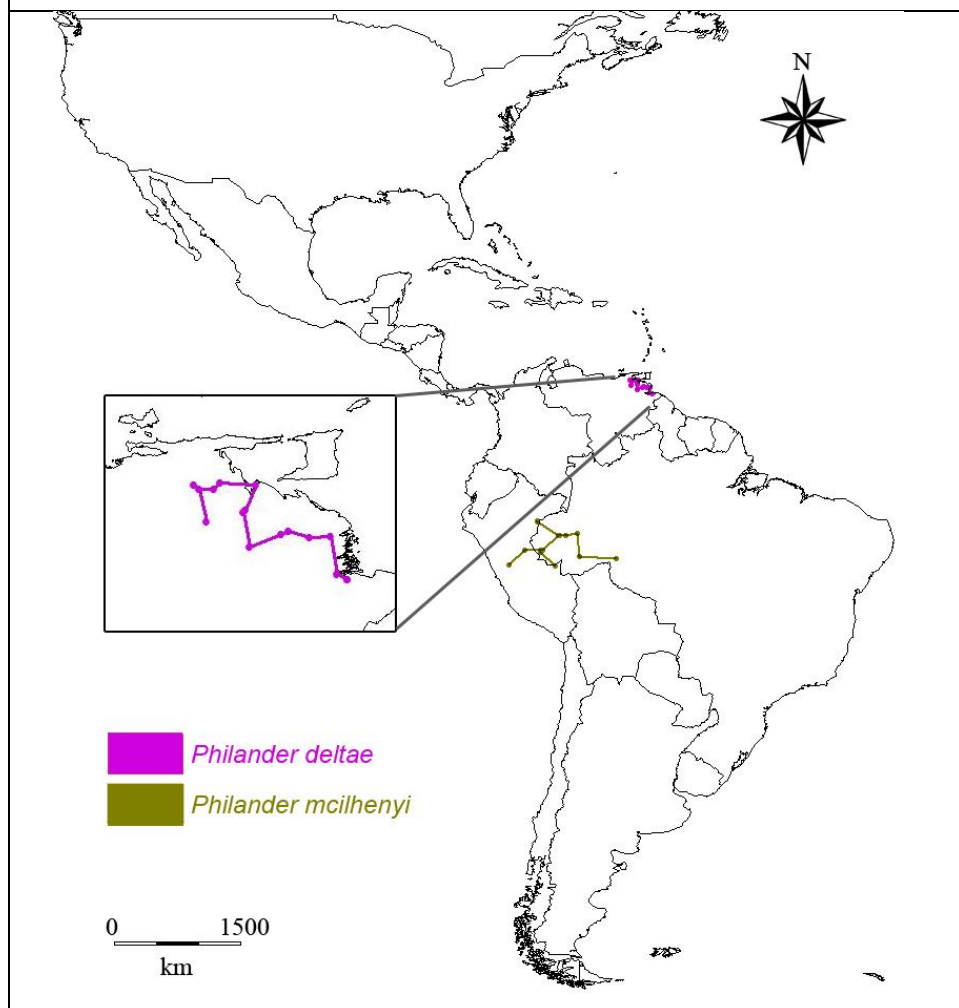


Figura 43 – Traços individuais de *Philander andersoni* e *Philander frenatus*.

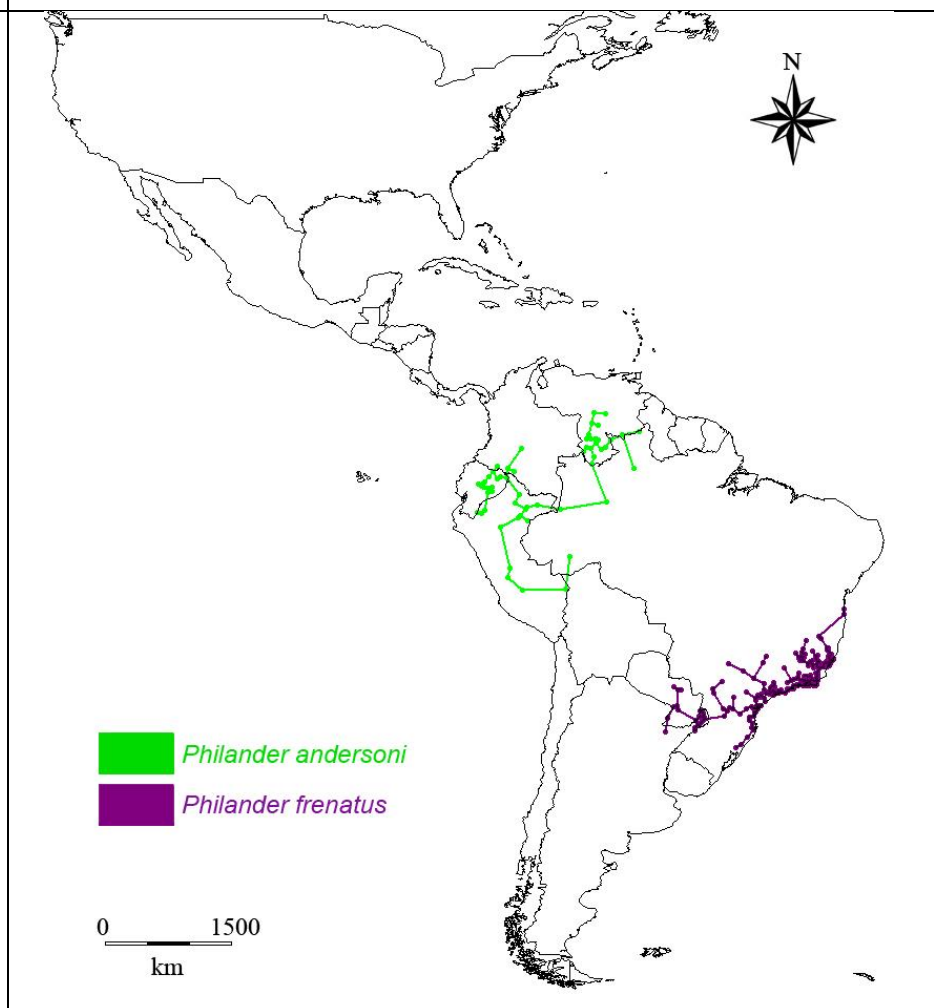


Figura 44 – Traço generalizado 1 (TG1) baseado na sobreposição de traços individuais das espécies *Metachirus nudicaudatus*, *Chironectes minimus*, *D. marsupialis*, *D. pernigra* e *Philander opossum*

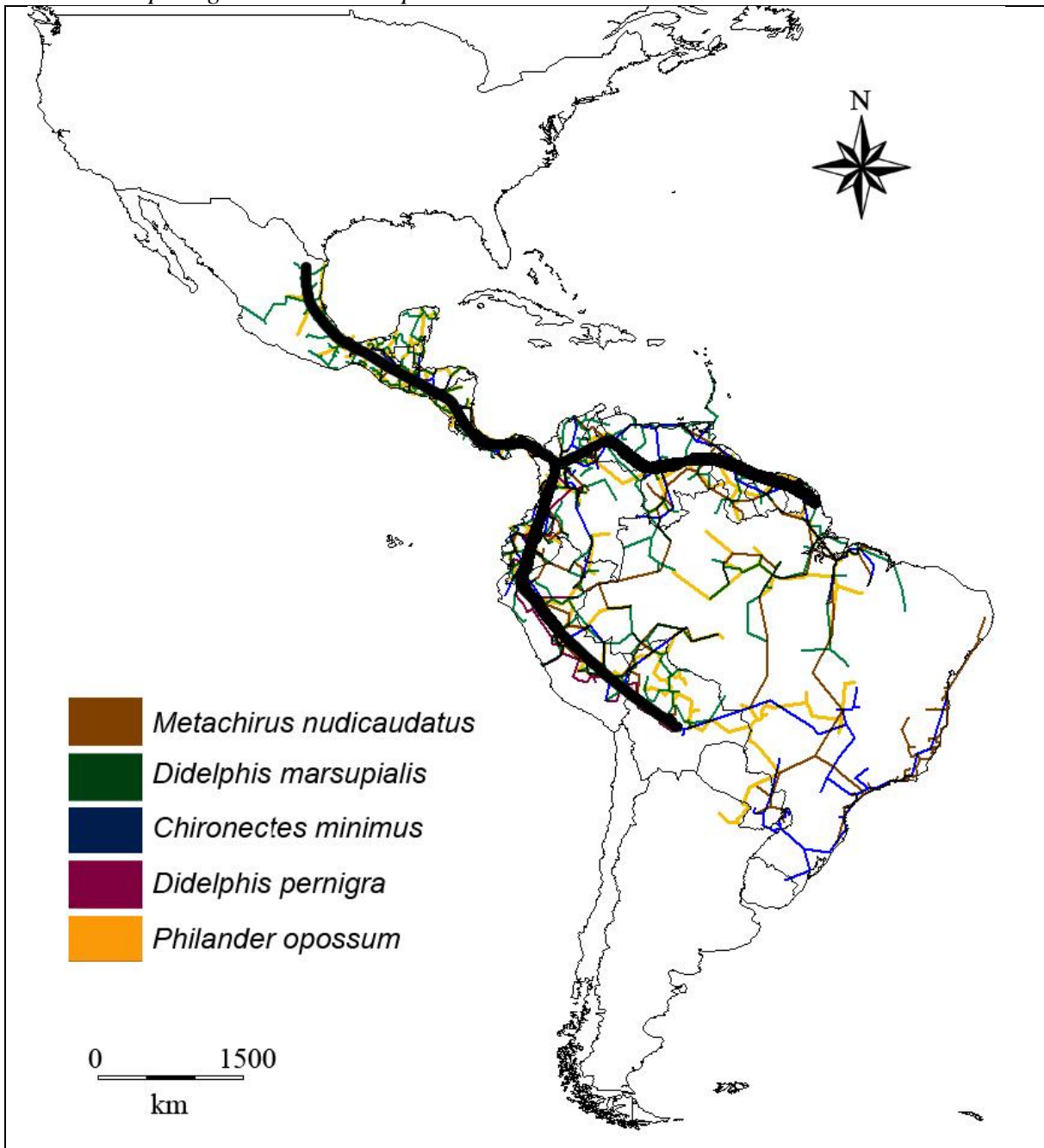


Figura 45 – Traço generalizado 2 (TG2) baseado na sobreposição de traços individuais das espécies *Didelphis albiventris* e *Lutreolina crassicaudata*.

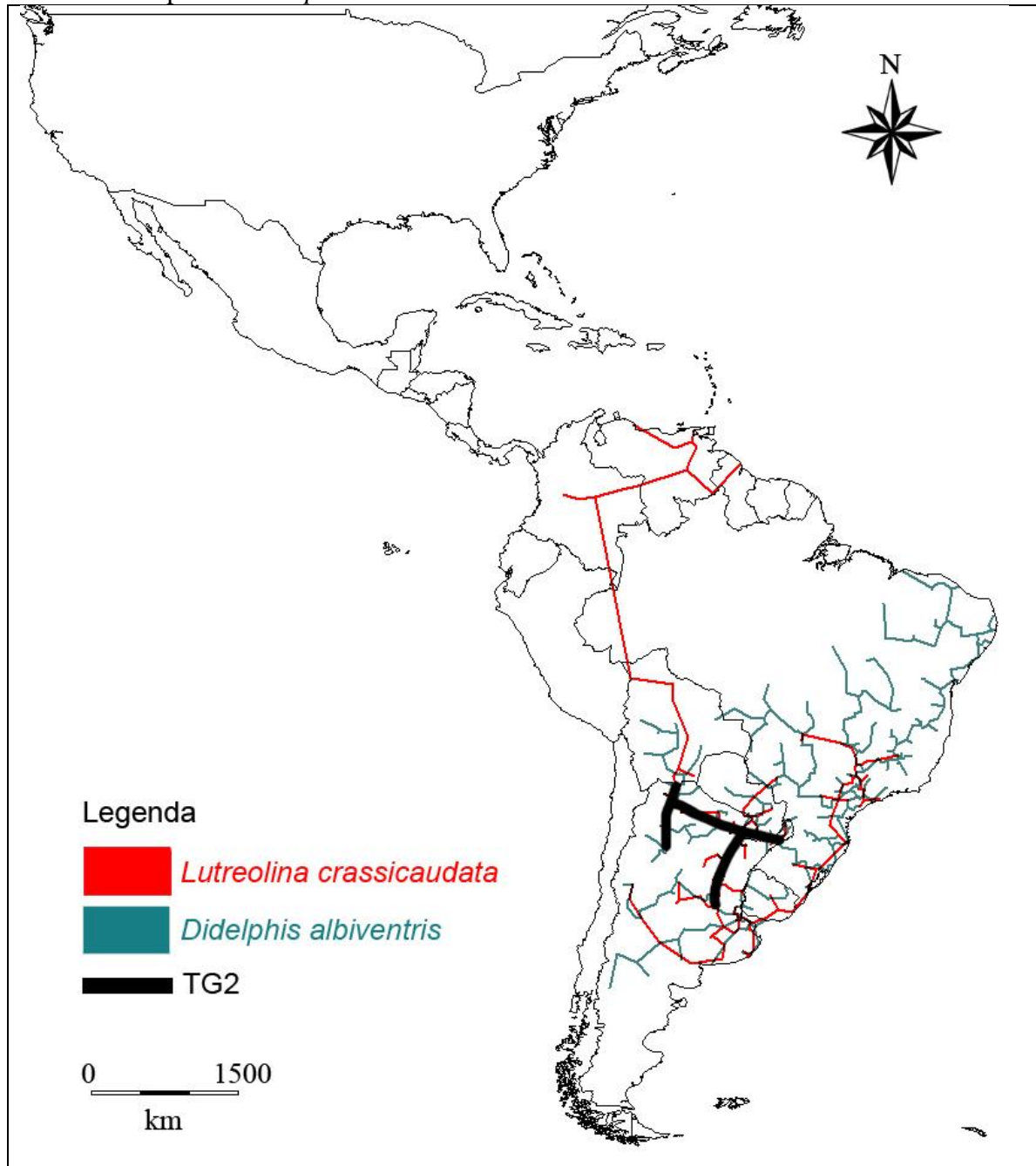


Figura 46 – Traço generalizado 3 (TG3) baseado na sobreposição de traços individuais das espécies *Philander frenatus* e *Didelphis aurita*.

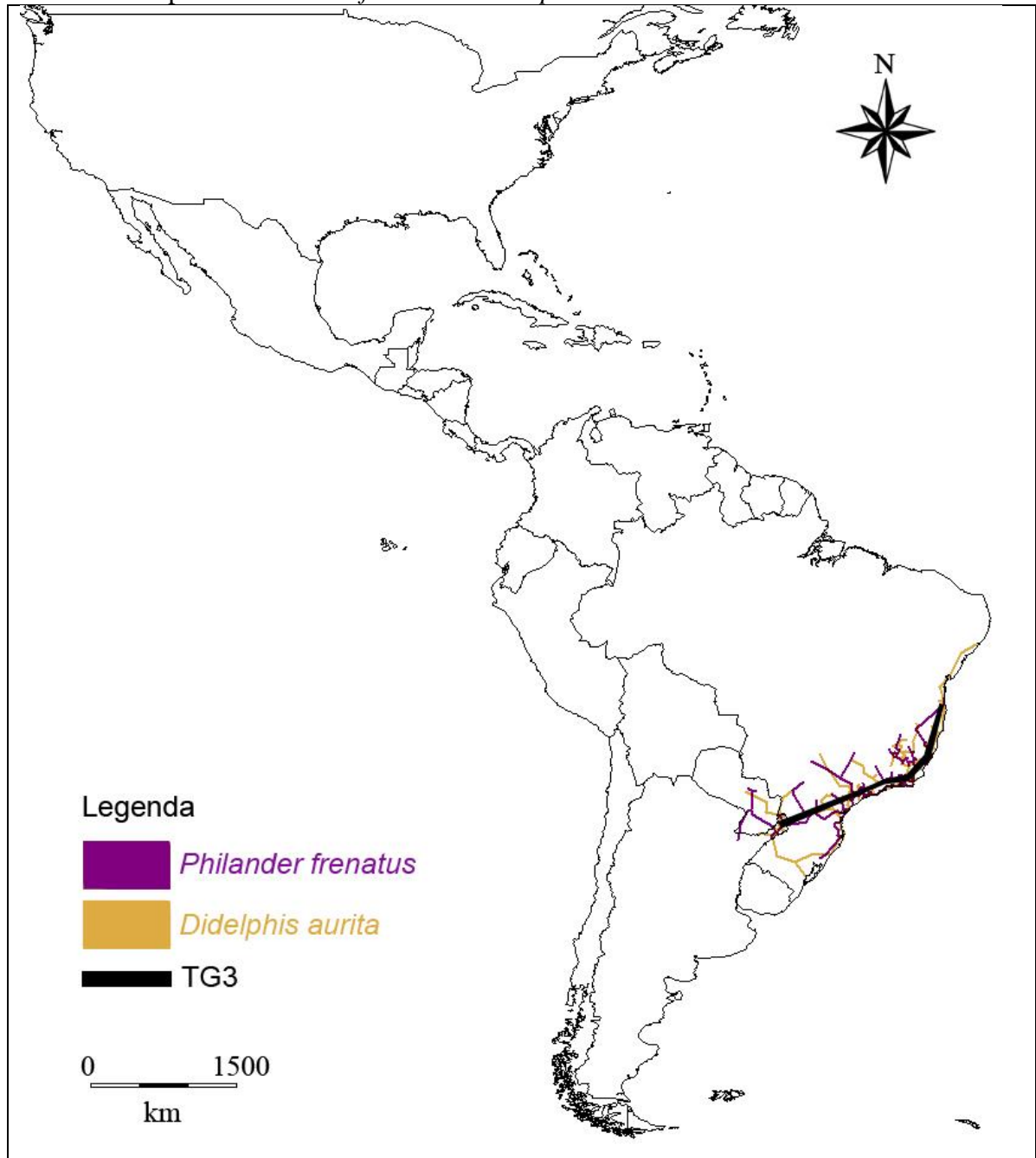
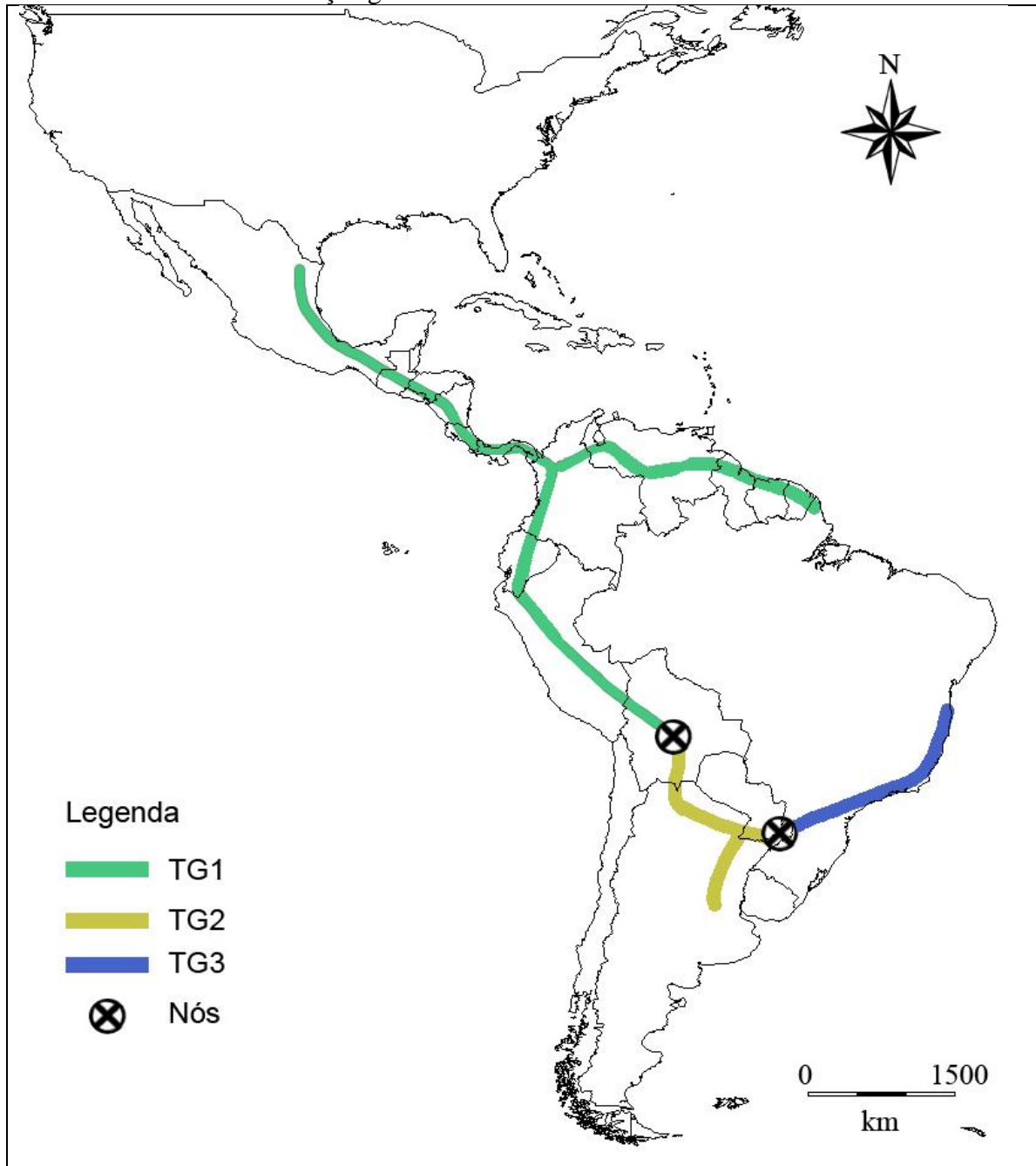


Figura 47 – Traços generalizados 1, 2 e 3 (TG1, TG2 e TG3) e nó biogeográfico referente ao encontro dos traços generalizados 1 e 2.



4 DISCUSSÃO

Das 16 espécies estudadas, *Didelphis virginiana*, *D. imperfecta*, *Philander olrogi*, *P. andersoni*, *P. mondolfii*, *P. mcilhennyi* e *P. deltae* não participaram da formação dos traços generalizados. Para *D. imperfecta*, *Philander deltae*, *P. mondolfii* e *P. olrogi* isso se deve, provavelmente, devido às suas distribuições mais restritas. No caso de *Philander olrogi* são conhecidas apenas três localidades de ocorrência, duas na Bolívia e uma no Peru, porém, baseado em seu hábitat de ocorrência, é esperado que a espécie ocorra amplamente na Floresta Amazônica (Flores *et al.*, 2008). Assim, o traço individual encontrado para a esta última espécie pode não estar representando a tendência real de sua distribuição, sendo necessários mais estudos e coletas para aumentar o número de pontos de registro.

Philander deltae é endêmica da região do delta do rio Orinoco. Existe apenas outra espécie de mamífero endêmica desta região, assim, seu pequeno número de endemismos e a carência de subespécies exclusivas, pode se dar por ser uma região com uma fauna recente, o que está de acordo com a idade conhecida datada do Quaternário (Linares & Rivas, 2004).

Didelphis virginiana, apesar de apresentar uma ampla distribuição, é a única espécie que ocorre na América do Norte, assim sua distribuição só sobrepõe-se em uma pequena parte com o TG1, no leste do México e na América Central.

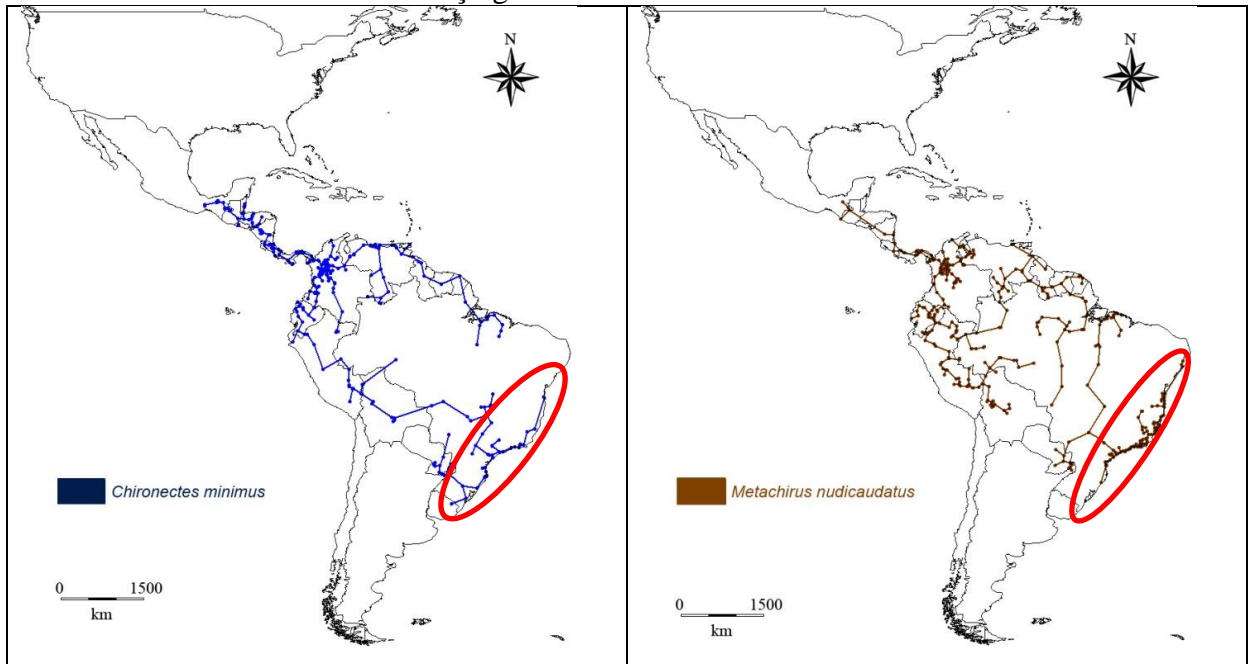
Nenhuma das espécies aqui estudadas foi registrada no Chile, o que pode sugerir tratar-se de região com características biogeográficas distintas, estando mais relacionada com outras áreas Austrais, como a Austrália, Nova Guiné, Nova Zelândia e Nova Caledônia, como sugerido por alguns estudos de biogeografia histórica (Katinas *et al.*, 1999; Crisci *et al.*, 1991). Outro possível fator que explique a ausência das espécies, é o deserto do Atacama ao norte do Chile, atuando como possível barreira para a expansão das espécies.

Para *Chironectes minimus*, *Metachirus nudicaudatus*, *Didelphis marsupialis*, *D. virginiana* e *Philander opossum*, espécies com ampla distribuição geográfica, as divisões de subespécies propostas (Marshall, 1978a; Marshall, 1978b; Gardner, 1973; Patton & da Silva, 2007; Gardner & Dagosto, 2007) acompanham, em alguns casos os diferentes padrões biogeográficos encontrados no presente trabalho. Craw *et al.* (1999) levantam o fato de que caracteres geográficos podem ser usados para ajudar a elucidar questões sistemáticas, já que mudanças estruturais e inovações morfológicas possuem correlações biogeográficas.

Por exemplo, *Metachirus nudicaudatus myosuroides* e *Chironectes minimus paraguensis* têm sua distribuição acompanhando o que denominamos no presente trabalho

como traço generalizado 3 (formado por *D. aurita* e *P. frenatus*), ao contrário da tendência geral de cada uma das espécies que fazem parte do traço generalizado (Figura 48).

Figura 48 - Destaque para o trecho do traço individual de ocorrência das subespécies *Metachirus nudicaudatus myosuros* e *Chironectes minimus paraguensis* que coincidem com o traço generalizado 3.

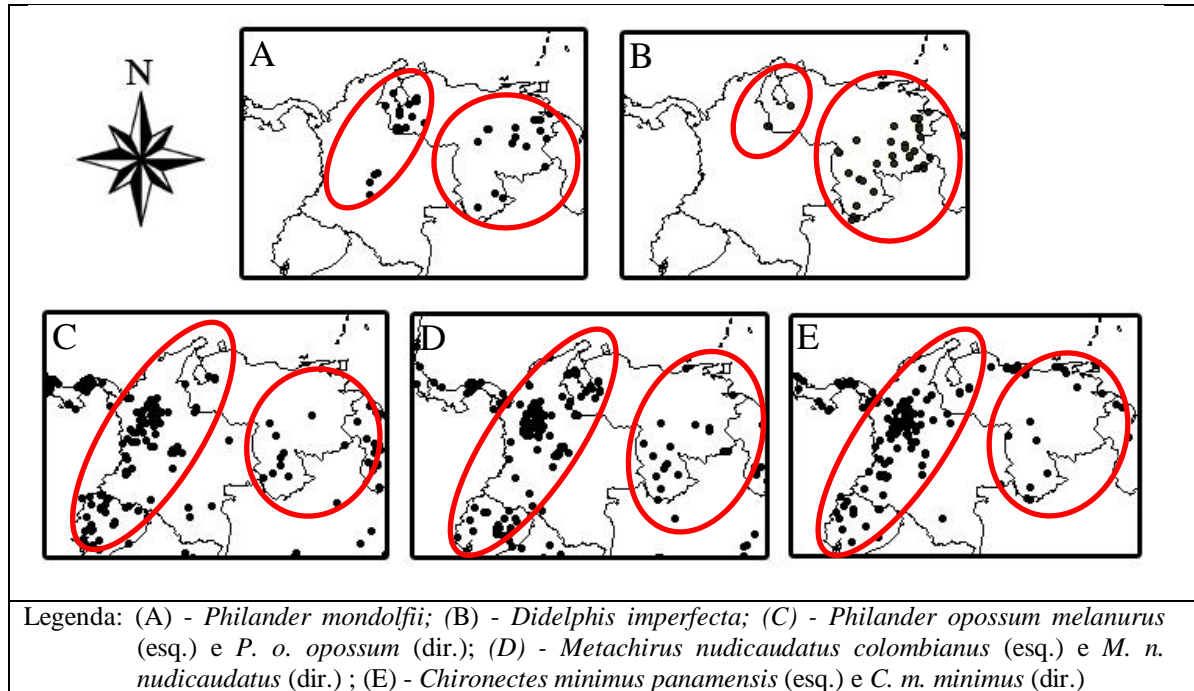


Apesar de não aparecer nos traços generalizados, existem padrões distintos para o norte da América do Sul, sendo observados dois padrões principais para a Venezuela, já apontados por diversos autores (para revisão ver Morrone, 2011): (1) no noroeste, relacionado com os Andes; (2) no centro-leste do país, relacionado à região de savana do rio Orinoco. O padrão do rio Orinoco (2) se estendeu para algumas das espécies estudadas até as Guianas (*Didelphis imperfecta*) e norte do Brasil (*Chironectes minimus*, *Metachirus nudicaudatus*, *Philander opossum*). A separação destes dois padrões se torna mais clara quando analisadas as subespécies em separado: *Philander opossum melanurus*, *Metachirus nudicaudatus colombianus*, *Chironectes minimus panamensis* seguem o primeiro padrão, enquanto que *P. o. opossum*, *M. n. nudicaudatus*, *C. m. minimus* seguem o segundo padrão (Figura 49). Porém, como as análises pan-biogeográficas são feitas a nível específico, não é vista a separação entre estes, que seriam dois traços generalizados distintos.

Para *Philander mondolfii*, apesar de não haver a separação em subespécies, Lew *et al.* (2006) na descrição das localidades de ocorrência desta espécie, ressaltaram que ela ocorre nestas duas unidades da Venezuela, que discutem ser aparentemente discretas. O

mesmo é visto em *Didelphis imperfecta*, o que juntamente com os demais exemplos acima, reforça a hipótese de haver duas áreas biogeograficamente distintas na Venezuela.

Figura 49 – Destaque para os diferentes padrões de distribuição encontrados na região da Venezuela.



De maneira geral, distribuições amplas devem ser consideradas com atenção por poderem na verdade tratar-se de um complexo de espécies. *Philander opossum*, por exemplo, era considerada como a única espécie do gênero, sendo posteriormente desmembrada. Apesar disso, levando em conta sua ainda ampla distribuição e sua grande variação no padrão de coloração e tamanho corporal, é esperado que estudos futuros separem mais espécies do que é hoje definido como *Philander opossum* (Patton & da Silva, 1997; Lew *et al.*, 2006; Flores *et al.*, 2008; Chemisquy & Flores, 2012).

Graipel *et al.* (1996) sugerem a ocorrência de duas subespécies para a distribuição sul de *Lutreolina crassicaudata*, uma no leste do Paraguai, nordeste da Argentina (província de Misiones) e sul do Brasil (*L. c. crassicaudata*) e outra para o Uruguai e restante da Argentina (províncias de Santa Fé, Entre Rios e Buenos Aires) (*L. c. paranalis*). Em suas análises morfométricas, nas quais não foram incluídas amostras de Misiones e Santa Fé na Argentina ou do Paraguai, apenas das demais localidades mencionadas acima, eles encontraram que os animais do sul do Brasil são mais semelhantes aos de São Paulo e que os da Argentina mais semelhantes aos do Uruguai.

O resultado não está de acordo com o que esperaríamos pela distribuição da espécie, já que, aparentemente, não existe nenhuma barreira separando os animais do Uruguai dos do sul do Brasil, enquanto que os animais de São Paulo parecem estar separados destes últimos pela Mata Atlântica do Paraná. Complementarmente, apesar de ser uma espécie associada a corpos d'água, *L. crassicaudata* não é considerada especializada para o hábito aquático (Santori *et al.*, 2005), desta forma esperaria-se que o rio Uruguai, divisa natural entre Argentina e Uruguai, e o rio Paraná, que separa a província de Entre Rios das de Santa Fé e Buenos Aires, poderiam funcionar como barreiras entre estas populações, como ocorre para as espécies *Philander frenatus* e *P. opossum* (Chemisquy & Flores, 2012).

Uma possível explicação para o resultado encontrado seria o fato da maioria das amostras do sul do Brasil ser de Santa Catarina, do município de Florianópolis, que está ao norte do rio Uruguai e da Serra Geral, o que poderia explicar a maior proximidade entre este grupo e o de São Paulo, já que apenas um indivíduo do Rio Grande do Sul foi considerado. Assim, seria interessante reavaliar com uma maior amostragem, e incluindo localidades importantes como diferentes províncias da Argentina, o Paraguai e localidades do sul do Brasil abaixo do rio Uruguai, assim como através de análises moleculares, para uma melhor definição dos grupos existentes.

Ao mesmo tempo que alguns limites de distribuição aparecem mais claramente, para a maioria dos casos a identificação do que representou uma barreira geográfica para a distribuição das espécies não foi possível ser identificada, isso porque este entendimento requer uma maior compreensão da biologia das espécies, passando por modos de vida, capacidades locomotivas e natação, tolerância à altitude, informações essas ainda inexistentes para a maioria das espécies estudadas (ver introdução).

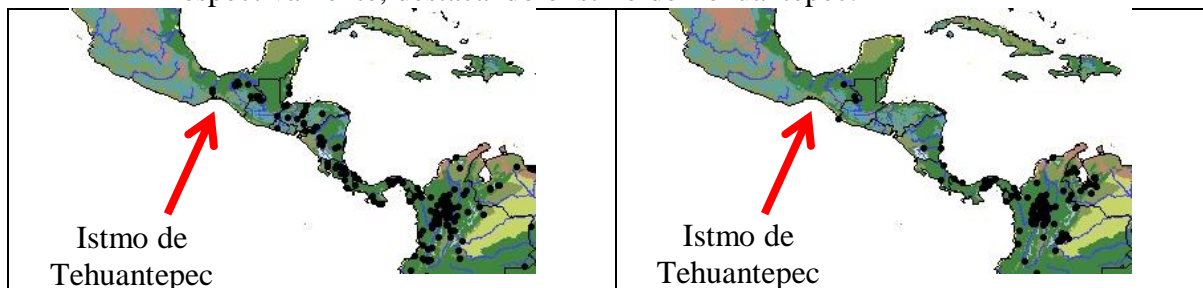
Wiens & Donoghue (2004) discutem que o clima mais frio e a conservação de nicho atuam como barreira da entrada de espécies para regiões de clima temperado. Eles apresentam que, apesar de ter havido tempo suficiente para sua dispersão, muitas espécies de grupos distintos apresentam o mesmo limite norte de distribuição, apesar de não existir uma clara barreira geográfica. Este limite norte, delimitado pelos autores como as planícies tropicais do México, coincide com o limite de distribuição aqui encontrado para *Didelphis marsupialis* e *Philander opossum*. A existência desta barreira de nicho é reforçada pelo fato de que apenas quatro gêneros de mamíferos que migraram para a América do Norte durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano (GABI, na sigla em inglês) tenham se estabelecido, dentre eles *Didelphis* (Webb, 2006). Assim, *Didelphis virginiana* seria um

exemplo de evolução de nicho dentro do clado estudado, ocupando áreas de clima temperado, com maior tolerância ao frio do que as demais espécies.

O conceito de conservação de nicho apresentado pelos autores prevê ainda que, para um determinado grupo de organismos, os habitats que são radicalmente diferentes dos nichos ancestrais terão riquezas menores, pela incapacidade da maioria das espécies de colonizá-los. Desta forma, espera-se que os didelfídeos aqui estudados sejam originalmente animais de áreas de florestas tropicais, levando em conta o pequeno número de espécies de áreas abertas e/ou de zonas temperadas (*Didelphis albiventris*, *Lutreolina crassicaudata*, *Didelphis pernigra* e *Didelphis virginiana*).

Para *Chironectes minimus* e *Metachirus nudicaudatus*, o limite norte de sua distribuição é o istmo de Tehuantepec, no México (Figuras 50). Este padrão foi encontrado também por Morrone & Marquez (2001), que propuseram que o istmo tenha funcionado como barreira para a dispersão de algumas espécies de coleópteros.

Figura 50 - Limite norte da distribuição de *Chironectes minimus* e *Metachirus nudicaudatus*, respectivamente, destacando o istmo de Tehuantepec.



Os limites de distribuição sul de *Philander opossum* e *P. frenatus* não são claros (ver figuras 29 e 33), sendo que mais coletas e estudos são necessários para uma correta definição destes limites (Chemisquy & Flores, 2012) e verificar se ocorrem em simpatria. Este autores encontraram, através de análises morfológicas e moleculares, que espécimes da Argentina à oeste do rio Paraguai, antes classificados como *P. frenatus*, são na verdade *P. opossum*, e sugerem que análises mais detalhadas sejam feitas para os exemplares coletados no Paraguai.

A ausência de *Chironectes minimus* de toda Amazônia brasileira como apresentado anteriormente, é discutida por Stein & Patton (2008a) como podendo ser um artefato de coleta ou realmente um vazio na ocorrência da espécie. As duas opções nos parecem prováveis, levando em conta que pelos seus hábitos semiaquáticos a espécie não é capturada por metodologias padrão de amostragem de pequenos mamíferos, podendo assim não ser

identificada em inventários. Sua não ocorrência na região não parece ser devido à nenhum tipo de barreira geográfica, principalmente pela grande amplitude desta área, o que possibilitaria diversos pontos de acesso. A ausência de uma espécie de uma região a ela favorável, pode ser explicada também pela presença de competidores e predadores (Wiens & Donoghue, 2004), o que seria uma explicação plausível para a Amazônia pela grande presença de espécies aquáticas e semiaquáticas na região, como ariranhas e diversas espécies de jacarés, fato que talvez também pudesse explicar sua ausência do Pantanal.

Encontramos sobreposição da ocorrência de espécies do mesmo gênero entre: *Didelphis marsupialis* e *D. imperfecta*, *D. pernigra*, *D. virginiana* e *D. albiventris*; *D. albiventris* e *D. aurita* e *D. pernigra*; *Philander andersoni* e *P. mondolfii*; *P. opossum* e *P. olrogii*, *P. mondolfii*, *P. mcilhennyi* e *P. andersoni*. Algumas dessas foram confirmadas como simpatrias por dados de literatura. A simpatria entre *Philander mcilhennyi* e *P. opossum* (spp. *canus*) é confirmadas para algumas localidades do Peru e do Brasil (Patton & da Silva, 2008; Patton & da Silva, 1997), porém os autores discutem que para uma das áreas de coleta, ao longo do rio Juruá, *P. mcilhennyi* é tipicamente encontrado em áreas de terra firme, enquanto que *P. opossum* está presente, principalmente, em áreas de várzea. Outras simpatrias confirmadas são de *Philander olrogii* e *P. opossum* (Flores *et al.*, 2008), *Didelphis albiventris* e *D. pernigra* para alguns locais da Bolívia (Lemos & Cerqueira, 2002), *Didelphis imperfecta* e *D. marsupialis*, nos estados de Bolívar e Amazonas na Venezuela (Ventura *et al.*, 2002) e *Didelphis marsupialis* e *D. virginiana* em várias localidades do México e América Central (Cervantes *et al.*, 2010).

O grau de detalhamento de informação necessário para a definição de simpatrias é difícil de se obter a partir de mapas na escala que utilizamos, além da necessidade de uma grande precisão das localidades de ocorrência, o que não foi possível em vários casos. Outro dado importante para a definição de simpatrias é a faixa de altitude em que cada uma das espécies ocorre, o que deve ser incorporado em estudos futuros.

Foram identificados registros de espécies de áreas abertas, *Didelphis albiventris* e *Lutreolina crassicaudata*, em áreas de biomas florestados, como a Mata Atlântica e a Amazônia, o que provavelmente vem acontecendo pela descaracterização destes ambientes pelo desmatamento, o que possibilita a expansão de suas distribuições para estas áreas. De forma inversa, espécies de áreas florestadas estão tendo suas áreas de distribuição reduzidas, havendo em ambos os casos, uma perda de padrões naturais de distribuição, o que deve influenciar nas análises biogeográficas futuras (Escalante *et al.*, 2007).

Didelphis marsupialis possui registros para as ilhas do mar do Caribe em Dominica, Martinica, Santa Lucia, São Vicente e Granadinas, Granada, Trinidad e Tobago. Estudos atribuem este fato ao transporte por humanos, levando-se em conta que não existem registros antigos para a espécie antes da chegada de humanos e por não esta não apresentar adaptações necessárias para percorrer grandes distâncias à nado (Giovas *et al.*, 2012).

Um importante ponto a ser considerado em análises biogeográficas é se os padrões congruentes encontrados são reais ou são pseudocongruências provocadas por processos cíclicos (Batalha-Filho *et al.*, 2012). Esse é o caso da presença de diferentes clados estruturados geograficamente na Mata Atlântica e sua ligação com a Amazônia, com padrões coincidentes espacialmente para diferente espécies, mas não temporalmente, provavelmente devido à fatores climáticos (Costa, 2003).

Lutreolina crassicaudata apresenta distribuição disjunta, ocupando duas áreas de vegetação aberta, uma no noroeste e outra no centro e sudeste da América do Sul. Este padrão pode ter sido ocasionado pelos períodos de retração e expansão de áreas de savana, levando à “captura” de enclaves de vegetação aberta, com seu isolamento por áreas de floresta, como observado atualmente (de Vivo & Carmignotto, 2004). Os autores levantam ainda o fato de que por não ter havido especiação, na maioria dos casos em que isso ocorreu, os eventos foram provavelmente recentes, fato comprovado por outros estudos (Auler *et al.*, 2004a; Auler *et al.*, 2004b; Battalha-Filho *et al.*, 2012). Porém, não existem trabalhos avaliando se os exemplares de *Lutreolina* das diferentes áreas de distribuição fazem parte de uma mesma espécie ou não.

Outros estudos também encontraram traços generalizados semelhantes aos nossos: Quijano-Abril *et al.* (2006) no estudo de plantas do gênero *Piper*, e Romo & Morrone (2011) em análise com coleópteros da tribo Entimini, encontraram um traço coincidente com nosso TG3 da Mata Atlântica; Posadas *et al.* (1997) em análise com espécies de plantas vasculares, Marquez e Morrone (2003) em estudo com os gêneros *Heterolinus* e *Homalolinus* de Coleopteros, e Alzate *et al.* (2008) em análise com plantas do gênero *Bomarea*, identificaram traços que coincidem com o trecho no noroeste da América do Sul do nosso TG1; para espécies de tricodactílicos decápodos, Morrone & Lopretto (2001) encontraram um traço coincidente com nosso TG2 e outro parcialmente com o TG3; Abrahamovich *et al.* (2004) em análise para himenópteros do gênero *Bombus* tiveram resultados bastante próximos aos nossos, com traços semelhantes aos TG1 e TG3, além de um nó biogeográfico na região de Puna.

Um mesmo nó biogeográfico na região de Puna foi encontrado em análise englobando diversas espécies animais e vegetais (Katinas *et al.*, 1999), para espécies de tricodactílicos decápodos, que também encontraram um nó na região de Misiones (Morrone & Lopretto, 2001) e para plantas da família Asteraceae (Urtubey *et al.*, 2010). Mena *et al.* (2011) encontraram que para roedores, a região de Puna é mais diversa que a região contígua de Páramo, e discutem que isso se deve à três fatores: esta ser mais antiga historicamente, ter maior heterogeneidade ambiental e ser maior e mais contínua em área.

A pan-biogeografia pode contribuir na definição de áreas prioritárias para conservação, apresentando vantagens sobre outros métodos por demandar menos recursos financeiros e tempo, fatores bastante relevantes principalmente para áreas tropicais que tem uma biota ainda pouco conhecida e grandes dimensões geográficas, além de ser testável e obter áreas “naturais”, no sentido que não estão presas a definições políticas artificiais (Graham, 1989; Morrone, 2000). Esta metodologia já vem sendo aplicada para este propósito por diversos autores (Graham, 1989; Morrone, 2000; Miranda & Vega, 2006; Carvalho, 2004; Prevedello & Carvalho, 2006; Modragón & Morrone, 2004) e se baseia no fato de que os nós, por serem áreas complexas biológica e geologicamente, com importância para a história evolutiva daquela biota, seriam então indicados como áreas prioritárias para conservação (Miranda & Vega, 2006).

Os dois nós biogeográficos que encontramos se localizam em regiões onde já existem áreas de proteção, como o para a região de Puna, no centro da Bolívia, o Parque Nacional y Territorio Indígena Isiboro Sécore, Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Amboró, Parque Nacional Torotoro, Parque Nacional Tunari, Parque Nacional Carrasco e a Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (SERNAP, 2013) e para a região de Misiones na Argentina o Parque Nacional do Iguazú, os Parques provinciais Urugua-í, Esmeralda, Salto Encantado, Reserva de Biosfera Yaboti, além de outras 40 outras áreas protegidas menores. Desta forma, não achamos necessária a criação de outras unidades de conservação já que a área já se encontra protegida legalmente.

Existe ainda uma grande necessidade da realização de inventários em áreas pouco estudadas, assim como a revisão sistemática das espécies já existentes, que provavelmente levarão à separação em mais espécies, principalmente, daquelas amplamente distribuídas. Este melhor conhecimento sobre as espécies estudadas é necessário para o real entendimento dos padrões biogeográficos existentes e uma melhor avaliação da biodiversidade, indispensáveis na definição de estratégias de conservação (Costa *et al.*, 2000; Lewinsohn & Prado, 2005).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Existe uma grande necessidade de estudos taxonômicos para as espécies estudadas, principalmente aquelas que apresentaram padrões biogeográficos distintos ao longo de sua distribuição. O reconhecimento de algumas das subespécies como espécies distintas pode alterar alguns dos padrões encontrados;
- As espécies estudadas apresentaram padrões pan-biogeográficos coincidentes com os já encontrados em estudos anteriores, o que demonstra a existência de componentes bióticos bem definidos para a América do Sul e Central;
- Apesar de existir uma falsa ideia de que haveria uma divergência entre a biogeografia cladista e a pan-biogeografia, isto não faz sentido já que as duas metodologias não têm um mesmo objetivo, mas sim são complementares, cada uma lidando com um tipo de homologia biogeográfica, funcionando como dois estágios de uma mesma análise (Morrone, 2001). Desta forma, apesar de não existir uma filogenia completa para as espécies estudadas, seria interessante buscar quais resultados seriam encontrados na aplicação de métodos cladistas para as espécies com esse tipo de informação disponível;
- Para futuras análises é interessante que seja acrescentada como variável a altitude de cada localidade, por ser um importante limitador para a ocorrência de espécies, tornando assim os modelos mais próximos ao real;

REFERÊNCIAS

- Alzate, F.; Quijano-Abril, M.A. ; Morrone, J.J. 2008. Panbiogeographical analysis of the genus *Bomarea* (Alstroemeriaceae). *Journal of Biogeography* 35: 1250–1257.
- Asfora, P.H. 2011. Diversidade, diferenciação e biogeografia de pequenos mamíferos não voadores da Floresta Atlântica Nordestina ao norte do Rio São Francisco : Centro de Endemismo Pernambuco. Tese (Doutorado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Auler, A. S.; Wang, X.; Edwards, R.L.; Cheng, H.; Cristalli, P.S.; Smart, P.L. ; Richards, D.A. 2004a. Palaeoenvironments in semi-arid northeastern Brazil inferred from high precision mass spectrometric speleothem and travertine ages and the dynamics of South American rainforests. *Speleogenesis and Evolution of Karst Aquifers* 2:1-4.
- Auler, A.S.; Wang, X.; Edwards, R.L.; Cheng, H.; Cristalli, P.S.; Smart, P.L. & Richards, D.A. 2004b. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *J. Quaternary Sci.*, 19: 693–701.
- Batalha-Filho, H.; Fjeldsa, J; Fabre, P-H.; Miyaki, C.Y. 2012. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology*.
- Cáceres, N.C. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum, *Didelphis albiventris*, in the southern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 37(2):97-104.
- Caceres, N.; Ghizoni Jr., I. & Graipel, M. 2002. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia*, 66(3): 331-340.
- Casella, J. 2011. Diet of *Didelphis aurita* and *Micoureus paraguayanus* and the fruit availability in a semideciduous Atlantic forest in Southern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 6 (2).
- Castro-Arellano, I.; Zarza, H. & Medellín, R.A. 2000. *Philander opossum*. *Mammalian Species* 638: p1-8.
- Chemisquy, M.A. ; Flores, D.A. 2012. Taxonomy of the southernmost populations of *Philander* (Didelphimorphia, Didelphidae), with implications for the systematics of the genus. *Zootaxa* 3481: 60–72.
- Cerqueira, R. 1985. The distribution of *Didelphis* in South America (Polyprotodontia, Didelphidae). *Journal of Biogeography* 12:135–145.
- Cerqueira, R. ; Lemos, B. 2000. Morphometric differentiation between Neotropical black-eared opossums, *D. marsupialis* and *D. aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia* 64:319–327.

- Cerqueira, R. ; Tribe, C.J. 2007. Genus *Didelphis*. In: A.L. Gardner (ed.), Mammals of South America: Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats, volume 1. Chicago: University of Chicago Press.
- Cervantes, F.A.; Arcangeli, J.; Hortelano-Moncada, Y. ; Borisenko, A.V. 2010. DNA barcodes effectively identify the morphologically similar Common Opossum (*Didelphis marsupialis*) and Virginia Opossum (*Didelphis virginiana*) from areas of sympatry in Mexico. Mitochondrial DNA 21 (Suppl 1): 44-50.
- Costa, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. Journal of Biogeography 30: 71-86.
- Costa, L.P.; Leite, Y.L.R.; Fonseca, G.A.B. ; Fonseca, M.T. 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. Biotropica (Lawrence, K.S.), v. 32, n.4b, p. 872-881.
- Craw, R.C.; Grehan, J.R. ; Heads, M.J. 1999. Panbiogeography: tracking the history of life. New York, NY: Oxford University Press.
- Crisci, J.V.; Cigliano, M.M.; Morrone, J.J. ; Roig-Juñent, S. 1991. Historical biogeography of southern South America. Systematic Zoology, 40, 152–171.
- de Vivo, M. ; Carmignotto, A.P. 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. J. Biogeogr. 31:943-957.
- de Carvalho, C.J.B. 2009. Padrões de endemismos e a conservação da biodiversidade. Megadiversidade (Belo Horizonte), v. 5, p. 77-86, 2011.
- Gardner, A.L. (Ed.) 2008. Mammals of South America: volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats Chicago: University of Chicago Press.
- Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. Revista Mexicana de Biodiversidad, 80, 551–560.
- Escalante, T.; Sánchez-Cordero, V.; Morrone, J.J. ; Linaje, M. 2007. Areas of endemism of Mexican terrestrial mammals: A case study using species' ecological niche modeling, Parsimony Analysis of Endemicity and Goloboff fit. Divers. Distrib.
- ESRI. 1999. ArcView GIS V3.2-User Guide. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.
- Flores, D.; Barquez, R. ; Díaz, M. 2008. A new species of *Philander* Brisson, 1762 (*Didelphimorphia*, *Didelphidae*). Mammalian Biology 73: 14-24.
- Gallo, V. ; Figueiredo, F.J. de. Paleobiogeografia. In: Ismar de Souza Carvalho. (Org.). Paleontologia. 2. ed. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2004, v. 1, p. 247-266.

Gardner, A.L. ; Dagosto, M. 2007. Tribe Metachirini; genus *Metachirus*. In: Mammals of South America, volume 1: Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. Chicago; Chicago: University of Chicago Press; University of Chicago Press, pp.35-39.

Giovas, C.M.; LeFebvre, M.J. ; Fitzpatrick, S.M. New records for prehistoric introduction of neotropical mammals to the West Indies: evidence from Carriacou, Lesser Antilles. *Journal of Biogeography*.

Gorog, A. 1999. *Chironectes minimus*. Animal Diversity Web. Disponível em: <<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/>>. Acesso em: 20 dez. 2012.

Graipel M.E.; Miller, P.R.M. ; Ximenez, E.A. 1996. Contribuição à identificação e distribuição das subespécies de *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest) (Marsupialia, Mammalia). *Revista brasileira de Zoologia* 13:781-790.

Hershkovitz, P. 1997. Composition of the family Didelphidae Gray, 1821 (Didelphoidea: Marsupialia), with a review of the morphology and behavior of the included four-eyed pouched opossums of the genus *Philander* Tiedemann, 1808. *Fieldiana Zoology (new series)* 86: 1–103.

Katinas, L.; Morrone, J.J. ; Crisci, J.V. 1999. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Australian Journal of Botany*, 47, 111–130.

Lemos, B. ; Cerqueira, R. 2002. Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). *Journal of Mammalogy* 83(2): 354-369.

Lessa, L.G. ; Geise, L. Hábitos Alimentares de Marsupiais Didelfídeos Brasileiros: *Oecologia Brasiliensis*. V. 14, P. 918-927, 2010.

Lew, D.; Pérez-Hernandez, R. ; Ventura, J. 2006. Two New Species of *Philander* (Didelphimorphia: Didelphidae) from Northern South America. *Journal of Mammalogy* 87: p224-237.

Lewinsohn, T.M. ; Prado, P.I. 2005. Quantas espécies há no Brasil? *Megadiversidade* 1(1): 36-42.

Linares, O.J. ; Rivas, B. 2004. Mamíferos del Sistema Deltaico (delta del Orinoco-Golfo de Paria) Venezuela. *Memoria Fundación La Salle Ciencias Naturales* 159-160: 27-104.

Marquez, J. ; Morrone, J.J. 2003. Analisis panbiogeografico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoologica Mexicana*. 90: 15-25.

Marshall, L.G. 1978a. *Chironectes minimus*. *Mammalian Species* 109:1-6.

Marshall, L.G. 1978b. *Lutreolina crassicaudata*. *Mammalian Species* No, 91.

McManus, J.J. 1974. *Didelphis virginiana*. *Mammalian Species* 40:1-6.

- Mena, J.L.; Solari, S.; Carrera, J.P.; Aguirre, L.F. & Gómez, H. 2011. Small mammal diversity in the tropical Andes: an overview. Pp. 260-275, in: Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes (S.K. Herzog, R. Martinez, P.M. Jørgensen ; H. Tiessen, eds.). Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Mondolfi, E. ; Padilha, G.M. 1957. Contribución al conocimiento del “perrito de agua” (*Chironectes minimus* Zimmermann). Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales 17:141-155.
- Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. Revista Brasileira de Entomologia 48: 149-162.
- Morrone, J.J. 2009. Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies. New York, NY: Columbia University Press.
- Morrone, J.J. 2011. América do Sul e a geografia da vida: uma comparação de algumas propostas de regionalização. In Carvalho, C.J.B. de ; E.A.B. Almeida (Orgs.) Biogeografia da América do Sul: padrões & processos. São Paulo, Editora Roca.
- Morrone, J.J. ; Crisci, J. V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. Annual Review of Ecology and Systematics 26: 373-401.
- Morrone, J.J. ; Márquez, J. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. Journal of Biogeography, 28:635-650.
- Page, R.D.M. 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. Systematic Zoology 36:1-17.
- Paglia, A.P.; Fonseca, G.A.B. da; Rylands, A.B.; Herrmann, G.; Aguiar, L.M.S.; Chiarello, A.G.; Leite, Y.L.R.; Costa, L.P.; Siciliano, S.; Kierulff, M.C.M.; Mendes, S.L.; Tavares, V. da C.; Mittermeier, R.A. ; Patton, J.L. 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil= Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2 ed. Arlington, VA: Conservation International. 76pp. (Occasional Papers in Conservation Biology, n. 6)
- Paresque, R.; Souza, W.P.; Mendes, S.L. ; Fagundes, V. 2004. Composição cariotípica da fauna deroedores e marsupiais de duas áreas de Mata Atlântica do Espírito Santo, Brasil. Boletim do Museu de Biologia Professor Mello Leitão 17:5-33.
- Patton, J.L. ; Silva, M.N.F. 2007. Genus *Philander* Brisson, 1762; p. 27-35 In A.L. Gardner (ed.). Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. Chicago: The University of Chicago Press.
- Posadas, P.; Estevez, J.M. ; Morrone, J.J. 1997. Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. Fontqueria 48:1-10.
- Queiroz, J.A.C.; Silva, C.R. ; Cardoso, E.M. 2008. Diet analysis of small mammals of the Rio Cajari Extractive Reserve. Revista Pesquisa e Iniciação Científica-Amapá, 1: 19-22.

- Quijano-Abril, M. A.; Callejas-Posada, R. & Miranda-Esquivel, D.R. 2006. Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal Biogeography*, 33:1266–1278.
- Reis, N.R.; Peracchi, A.L.; Pedro, W.A. ; Lima. I.P. 2011. *Mamíferos do Brasil*. 2 ed. Londrina: Nelio R. dos Reis. 439 p.
- Rojas, C.A. 2007. Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía*, 1: 31-33.
- Romo, A. ; Morrone, J.J. 2011 Track analysis of the Neotropical Entimini (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae). *Rev. Bras. entomol.* [online]. 55(3): 313-316.
- Santori, R.T.; Astúa de Moraes, D. & Cerqueira, R. 1995. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia: Didelphidae) in southeastern Brazil. *Mammalia* 59(4):511-516.
- Santori R.T.; Rocha-Barbosa, O.; Vieira, M.V.; Magnan-Neto, J.A.B. ; Loguercio, M.F.C. 2005. Aquatic, Terrestrial and Arboreal Locomotion in the Thick-tailed Opossum, *Lutreolina crassicaudata* (Didelphimorphia, Didelphidae) (Desmarest, 1804). *Journal of Mammalogy* 86: p902-908.
- Smith, P. 2008. FAUNA Paraguay Online Handbook of Paraguayan Fauna Mammal Species Account 17 - *Lutreolina crassicaudata*. Disponível em: <<http://www.faunaparaguay.com>>. Acesso em: 20 dez. 2012.
- Stein, B.R. ; J.L. Patton. 2007. Subfamily Didelphinae Gray, 1821; Tribe Didelphini Gray, 1821; p. 14-17 In A.L. Gardner (ed.). *Mammals of South America*, volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. Chicago: The University of Chicago Press.
- Talamoni, S.A., Couto, D. Cordeiro, D.A. ; Diniz, F.M. 2008. Diet of some species of Neotropical small mammals. *Mammal. Biol.* 73: 337 – 341.
- Urtubey, E.; Stuessy, T.F.; Tremetsberger, K. ; Morrone, J.J. 2010. The South American biogeographic transition zone: an analysis from Asteraceae. *Taxon* 59:505–509.
- Ventura, J.; Salazar, M.; Pérez-Hernández, R. ; López Fuster, M.J. 2002. Morphometrics of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia:Didelphidae) in Venezuela. *J Mammal.* 83:1087–1096.
- Voss, R.S. ; Jansa, S.A. 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 322: 1–177.
- Webb, S.D. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:245–257.
- Wiens, J.J.; Donoghue, M.J. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639–644.

Wilson, D.E. & Reeder, D.M. 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3 ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press, 2.142 pp.