

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Diversificação do complexo *Oecomys bicolor*
(Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae)**

Rafaela Duda Paes

Orientadora: Leonora Pires Costa

Vitória, ES

Março, 2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Diversificação do complexo *Oecomys bicolor*
(Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae)**

Rafaela Duda Paes

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Biologia Animal.

Vitória, ES

Março, 2017

AGRADECIMENTOS

Ao meu marido Felipe, por ter compreendido os inúmeros momentos em que estive ausente de seu convívio e que mesmo assim não se cansou de caminhar ao meu lado, sempre me apoiando, e ainda me deu o maior presente da vida, a nossa filha Natália;

À minha mãe Thereza, por ter mais uma vez me apoiado nessa longa jornada e me ajudado a resolver todos os problemas com muita perseverança;

À Leonora Pires Costa (UFES), pelo conhecimento passado a mim e por me dar a oportunidade de fazer parte da equipe do LaMaB há 12 anos;

Aos amigos do LaMaB – incluindo Monique e nossa agregada Sarah Vargas - pela ajuda de sempre no laboratório, pelas rodadas de cerveja regadas a risadas, pela paciência com a minha impaciência... Enfim, por todos os momentos, bons ou ruins, que passamos ao longo do tempo juntos. Adoro vocês e sou grata a cada um!;

Ao grupinho da “sala de comando”, Roger, Ana Heloísa e Carol Loss – sem a ajuda e a amizade de vocês esse trabalho seria ainda mais difícil;

À Juliana Justino, por todo o apoio técnico no NGACB, pelo carinho e pela maravilhosa amizade que construímos ao longo do tempo;

À Rita Rocha, uma grande amiga, parceira de trabalho e pesquisadora, que foi peça fundamental para a obtenção dos resultados desse trabalho;

À Caryne Braga e Leandro Drummond, por me receberem em sua casa e me fazerem companhia nos dias de estada no Rio de Janeiro;

À Ana Cristina Mendes-Oliveira, pelo maravilhoso acolhimento em sua casa em todas as vezes que fui a Belém, pela disposição em sempre me ajudar com material e informações, e pelas boas gargalhadas que me acompanharam em terras paraenses;

Aos meus alunos, que por diversas vezes assistiram aulas em que eu não pude dar o melhor de mim, devido ao cansaço e estresse extremos, mas que mesmo assim ficaram ao meu lado e me ensinaram que a sala de aula é um trabalho muito gratificante;

Aos curadores das coleções de mamíferos e aos que concederam amostras de tecidos e/ou sequências: Yuri Leite (UFES), Valéria Fagundes (UFES), James Patton (MVZ), Caryne Braga

(MN-UFRJ), Ana Cristina Mendes-Oliveira (UFPA), José de Sousa e Silva Júnior (Cazuza) e Alexandra Bezerra (MPEG), Ravena Mendonça (UFMT), Juliana Ribeiro (UnB), Alexandre Reis Percequillo (ESALQ), Cibele Bonvicino (INCA), João Alves de Oliveira (MN-UFRJ), Marcelo Weksler (MN-UFRJ), Júlio Vilela (UFRJ), Maria José da Silva (USP), Ana Paula Carmignotto (UFSCAR), Claudia Guimarães Costa (PUC-MG), Fernando Araújo Perini (UFMG), François Catzeflis (Université de Montpellier), Robert S. Voss (AMNH), Manuel Ruedi (MHNG), Paula Jenkins (BMNH);

Aos membros da banca por terem aceitado o convite para dar valiosas contribuições ao trabalho;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	i
LISTA DE FIGURAS.....	ii
RESUMO.....	iv
ABSTRACT.....	vi
APRESENTAÇÃO.....	viii
REFERÊNCIAS.....	xi

CAPÍTULO 1. Desvendando um complexo de espécies: delimitação dos padrões de variação e distribuição geográfica em *Oecomys bicolor*.....1

RESUMO.....	2
ABSTRACT.....	3
1. INTRODUÇÃO.....	4
2. METODOLOGIA.....	6
2.1 Amostragem.....	6
2.2 Obtenção de dados.....	8
2.3 Inferências filogenéticas.....	10
3. RESULTADOS.....	12
3.1 Análises filogenéticas.....	12
3.2 Análises morfométricas.....	13
3.3 Delimitação das espécies do complexo <i>O. bicolor</i>	15
3.4 Considerações taxonômicas.....	19
4. DISCUSSÃO.....	42
4.1 Sistemática do complexo <i>O. bicolor</i>	42
4.2 Rios amazônicos como delimitadores da distribuição de <i>Oecomys</i> de pequeno porte.....	47
4.3 Considerações taxonômicas sobre <i>Oecomys</i>	49
5. REFERÊNCIAS.....	51
TABELAS.....	63
FIGURAS.....	72
APÊNDICES.....	79

CAPÍTULO 2. Elementos paleogeográficos e a diversificação do complexo *Oecomys bicolor* na Amazônia.....93

RESUMO.....	94
ABSTRACT.....	95
1. INTRODUÇÃO.....	96

2. METODOLOGIA.....	98
2.1 Amostragem e inferências filogenéticas.....	98
2.2 Datação molecular e pontos de calibração.....	98
3. RESULTADOS.....	100
4. DISCUSSÃO.....	101
5. REFERÊNCIAS.....	106
TABELAS.....	119
FIGURAS.....	120
APÊNDICES.....	121

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1.

Tabela 1. Medidas (mm) e pesos (g) de indivíduos do complexo *Oecomys bicolor* e espécies associadas. Os números demonstrados representam a média, intervalo (em parênteses) e tamanho da amostra utilizada, respectivamente.

Tabela 2. Modelo evolutivo, valores de parâmetro *Gamma*, proporção de sítios invariáveis (Pinvar), razão entre transição/transversão (ti/tv) calculado para cada marcador genético, e distâncias genéticas de Kimura 2-parâmetro (K2p). Os valores de K2p apresentados representam aqueles encontrados entre os exemplares alocados às espécies de *Oecomys* (antes da barra), seguidos por valores encontrados dentro do complexo *O. bicolor* (após a barra). CITB: citocromo b; BFIB: beta-fibrinogênio; IRBP: gene da proteína ligante do fotorreceptor retinóide.

Tabela 3. *Loadings* dos dois primeiros componentes principais de 11 variáveis cranianas \log_{10} -transformadas, calculados para 121 representantes do complexo *Oecomys bicolor*, *O. auyantepui* e *O. rutilus*. Vide texto para acrônimos dos caracteres.

Tabela 4. Resumo da distribuição geográfica e comparações morfológicas entre as espécies do complexo *O. bicolor*.

CAPÍTULO 2.

Tabela 1. Modelo evolutivo, valores de parâmetro *Gamma*, proporção de sítios invariáveis (Pinvar) e razão entre transição/transversão (ti/tv) calculado para cada marcador genético. CITB: citocromo b; IRBP: gene da proteína ligante do fotorreceptor retinóide.

Tabela 2. Datação molecular resultante do conjunto concatenado de dados mitocondrial e nuclear. A idade média de cada nó é dada em milhões de anos (Ma), juntamente com os limites inferiores e superiores dos intervalos de credibilidade de 95%, derivados da análise Bayesiana de relógio molecular relaxado. Os pontos de calibração são indicados na seção Metodologia.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1.

Figura 1. Relações filogenéticas entre linhagens de *Oecomys* representadas pela árvore de Inferência Bayesiana do gene mitocondrial citocromo b. Os suportes estatísticos dos clados para os conjuntos de dados individuais (CITB, BFIB e IRBP) estão representados pelos círculos: preto = clado recuperado com propabilidade posterior bayesiana (PPB) $\geq 0,95$ e *bootstrap* $\geq 70\%$; branco = clado recuperado com suporte baixo. As cores utilizadas para o complexo *Oecomys bicolor*, *O. auyantepui* e *O. rutilus* correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos no mapa e nas análises morfométricas.

Figura 2. Relações filogenéticas entre linhagens de *Oecomys* representadas pela árvore de Inferência Bayesiana gerada a partir do conjunto de dados concatenados. Os suportes estatísticos dos clados para os diferentes critérios de otimização (inferência Bayesiana – IB e máxima verossimilhança - MV) estão representados pelos círculos: preto = clado recuperado com propabilidade posterior bayesiana (PPB) $\geq 0,95$ e *bootstrap* $\geq 70\%$; branco = clado recuperado com suporte baixo. As cores utilizadas para o complexo *Oecomys bicolor* correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos no mapa e nas análises morfométricas.

Figura 3. (A) Diagrama representando os scores dos dois primeiros componentes principais (PC 1 e PC 2) para cada espécime, (B) projeção das variáveis em relação ao PC 1 e PC 2 e (C) representação gráfica da análise das duas principais variáveis canônicas da MANOVA/CVA, obtidos a partir das medidas cranianas de sete espécies do complexo *O. bicolor*, *O. rutilus* e *O. auyantepui*. As estrelas representam os holótipos: verde – *O. bicolor*; amarelas: *O. rosilla*, *O. dryas* e *O. benevolens*; preta – *O. nitedulus*; vermelha – *O. cleberi*. As cores utilizadas correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos nas análises filogenéticas e mapas.

Figura 4. Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers. Localidades estão numeradas de acordo com o Apêndice 3. As cores utilizadas correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos nas análises filogenéticas e morfométricas.

Figura 5. Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers. Localidades estão numeradas de acordo com o Apêndice 3. As cores utilizadas correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos nas análises filogenéticas e morfométricas.

Figura 6. Vista dorsal e ventral de peles e crânios de exemplares de *O. bicolor* (A e G: MG 34326); *O. sp. 1* (B e H: UFPA-M 1569); *O. sp. 3* (C e I: UFMG 2816); *O. sp. 4* (D e J:

UFPA-M 254); *O. sp. 6* (E e K: UFPA-M 1590); *O. cleberi* (F e L: UFMG 2799). Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm.

Figura 7. Vista dorsal e lateral de pele e vista dorsal e ventral de crânio de *Oecomys nitedulus* (MHNG 1975-014). Escalas = 5mm.

Figura 8. Vista dorsal e lateral de pele e vista dorsal e ventral de crânio de *Oecomys sp. 5* (UFES-MAM 2642). Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm.

CAPÍTULO 2.

Figura 1. Cronograma ilustrando a diversificação de 16 espécies de *Oecomys* e 10 grupos externos (não mostrados) obtida a partir da análise Bayesiana de uma matriz concatenada de sequências dos genes CITB e IRBP. Barras azuis indicam intervalo de confiança de 95% da estimativa do tempo de divergência para cada nó. Círculos pretos indicam clados com probabilidades posteriores $\geq 0,95$. Letras associadas aos nós correspondem às datas fornecidas na Tabela 2.

RESUMO

Roedores apresentam variações grandes na morfologia, história de vida e estrutura populacional e, devido a isso, são considerados táxons chave para estudos de biogeografia, ecologia e padrões de evolução em mamíferos. Dentre aqueles táxons cuja história de vida é pouco conhecida destaca-se *Oecomys*, um dos gêneros mais diversos (com 17 espécies válidas) dentre aqueles 34 gêneros da tribo Oryzomyini. Para *Oecomys*, estudos feitos com dados morfológicos e moleculares de apenas um gene destacam o monofiletismo das espécies, mas observa-se a formação de uma politomia basal que impede a elucidação das relações interespecíficas. O mesmo padrão encontrado para o gênero pode ser observado para *O. bicolor*, em que há clados dentro da espécie com níveis de divergência média similares e ausência de resolução das relações entre eles, caracterizando uma filogenia em estrela. Na busca de esclarecer aspectos da evolução e filogenia desses roedores orizominos, o presente trabalho se baseou na utilização integrada de sequências de DNA, morfometria e morfologia qualitativa para estabelecer uma hipótese filogenética para *O. bicolor* e inferir cenários biogeográficos para sua diversificação. No primeiro capítulo, investiga-se aspectos da filogenia, evolução e limites entre espécies para o complexo *O. bicolor*, utilizando dados morfológicos e moleculares dos marcadores mitocondrial citocromo b (CITB) e nucleares (IRBP e beta-fibrinogênio). Foram identificados 11 clados estruturados geograficamente, cuja distribuição se dá desde a porção centro-leste do Panamá até o leste do Cerrado do Brasil. Destes 11, oito são propostos como espécies novas, o que eleva o potencial número de espécies do gênero de 17 para 26. Cinco táxons apresentam sobreposição geográfica na porção oriental da Amazônia, enquanto que os demais três necessitam de verificação morfológica para tomada de decisões taxonômicas. Além disso, são reconhecidas diferenças diagnosticáveis que permitem a separação de *Oecomys bicolor* sensu stricto e *O. cleberi*,

as quais apresentam distribuição exclusiva, além de que *O. nitedulus* é revalidada, sendo a única espécie do complexo com ocorrência no Escudo das Guianas. Já o segundo capítulo aborda aspectos paleogeográficos que podem ter influenciado a diversificação do complexo *O. bicolor* na região amazônica e andina, com base em filogenias moleculares obtidas a partir de uma matriz concatenada de sequências de CITB e IRBP, datadas com dados fósseis. A associação desses dados à distribuição geográfica dos táxons sugere que a diversificação e distribuição das espécies do complexo *O. bicolor* foi influenciada pela ação conjunta de vários fatores, tais como formação e desaparecimento de elementos da paisagem, surgimentos de arcos geológicos e conexão histórica entre Amazônia e Cerrado, que atuaram desde o Mioceno, marcando os primeiros eventos de diversificação do grupo até as especiações mais recentes, no Plioceno.

Palavras-chave: biogeografia, criptismo, distribuição geográfica, filogenia, genética, morfologia.

ABSTRACT

Rodents show large variations in morphology, life history and population structure, and due to this, they are considered as key taxa for studies about biogeography, ecology and evolutionary patterns in mammals. *Oecomys*, one of the most diverse genera (with 17 valid species) among the 34 genera of the tribe Oryzomyini, stands out among those taxa whose life history is little known. For *Oecomys*, studies with morphological and molecular data of only one gene highlight the monophyletic nature of the species, but it is observed the formation of a basal polytomy that prevents the elucidation of interspecific relations. The same pattern found for the genus can be observed for the group *O. bicolor*, in which there are clades within the species with similar levels of average genetic divergence and absence of resolution of the relationships between them, characterizing a star phylogeny. The present work was based on the integrated use of DNA sequences, morphometry and qualitative morphology to establish a phylogenetic hypothesis for *O. bicolor* and to infer biogeographical scenarios for its diversification. In the first chapter we investigate aspects of phylogeny, evolution and boundaries between species for the complex *O. bicolor*, using morphological and molecular data from the mitochondrial cytochrome B and the nuclear markers IRBP and beta-fibrinogen. Eleven geographically structured clades were identified, ranging from the center-east portion of Panama to the eastern part of the Brazilian Cerrado. Of these 11, eight are proposed as new species, which raises the potential number of species of the genus from 17 to 26. Five taxa present a geographical overlap in the eastern portion of the Amazon, while the other three need morphological verification for taking taxonomic decisions. In addition, diagnostic differences are recognized allowing the separation of *Oecomys bicolor* sensu stricto and *O. cleberi*, which have exclusive distribution, and *O. nitedulus* is revalidated, being the only species of the complex with occurrence in the Guiana Shield. The second chapter deals with paleogeographic aspects that may have influenced the diversification of the complex *O. bicolor* in the Amazon and

Andean regions, based on molecular phylogenies obtained from a concatenated matrix of cytochrome B and IRBP sequences, dated with fossil information. The association of these data with the geographic distribution of the taxa suggests that the diversification and distribution of the species of the complex *O. bicolor* were influenced by the joint action of several factors, such as formation and disappearance of landscape elements, emergence of geological arches and historical connection between Amazonia and Cerrado, which have operated since the Miocene, marking the first diversification events of the group up to the most recent ones in the Pliocene.

Key words: biogeography, crypticism, geographical distribution, phylogeny, genetics, morphology.

APRESENTAÇÃO

Roedores orizominos tem distribuição nas regiões Neotropical e Neártica, sendo o grupo de mamíferos predominante na América do Sul, onde são encontrados em quase todos os biomas, incluindo florestas, savanas, pântanos, matagais e ambientes semi-áridos, em altitudes variando do nível do mar a mais de 4.000 m nos Andes (Weksler, 2015). A maioria dos orizominos é predominantemente cursorial, mas há espécies que apresentam especializações para a vida semi-aquática (por exemplo, *Holochilus*, *Lundomys* e *Nectomys*), enquanto outros são primariamente arborícolas, como é o caso de *Oecomys*. Este é um dos gêneros cuja distribuição está restrita à América Central e do Sul, ocorrendo desde a porção centro-leste do Panamá até a porção leste do Cerrado brasileiro Andes (Weksler, 2015). Além disso, apresenta-se como um dos gêneros com maior riqueza de espécies, englobando 17 táxons válidos (Carleton e Musser, 2015; Pardinãs et al., 2016).

Apesar da grande diversidade, estudos com *Oecomys* que integrem morfologia e genética, incluindo uma amostragem geográfica grande, são virtualmente inexistentes. Em relação a *O. bicolor*, há apenas um estudo integrando morfologia e genética (Weksler, 2006), porém com amostragem restrita em termos de material examinado, o que pode mascarar a diversidade e justificar a diferenciação genética em muitos grupos geográficos (Patton et al., 2000; Costa et al., dados não publicados).

Na busca de esclarecer resultados deste tipo e entender padrões evolutivos associados à distribuição geográfica dos táxons, estudos recentes com roedores têm se utilizado da associação de fontes múltiplas de informações, utilizando dados moleculares de um único gene, morfologia e/ou morfometria em conjunto (Brunhoff et al., 2003; Chavez e Kenagy, 2010; Hornsby e Matocq, 2012). Nesses trabalhos, as análises moleculares têm demonstrado que há estruturação genética de populações alopátricas, que se mostram como clados com divergências genéticas médias relativamente altas

entre eles, mas com divergência interna baixa e distribuição disjunta de haplótipos. Apesar disso, análises morfológicas qualitativas e quantitativas mostram-se dúbias quanto à separação em táxons distintos devido à similaridade ampla.

Utilizando as sequências obtidas por Patton et al. (2000) e acrescentando 180 sequências novas de CITB alocadas provisoriamente (de acordo com análises morfológicas preliminares e de distribuição geográfica) a 11 espécies de *Oecomys*, Costa et al. (dados não publicados) recuperaram *O. bicolor* como parafilética, reconhecendo-a como um complexo de espécies. Para essa espécie, houve a formação de sete subclados com apoio estatístico alto e estruturação geográfica na porção centro-norte da América do Sul. Os agrupamentos mostram médias de divergências intraclados baixas (menos de 2%), mas esses se mostram quase equidistantes geneticamente, com divergências médias entre 4 e 6%. A adição de sequências inéditas de CITB permitiu a Costa et al. não apenas ressaltarem a distinção entre os dois clados 5% divergentes atribuídos a *O. bicolor* por Patton et al. (2000), mas também distinguirem outros cinco grupos igualmente divergentes entre si e em relação aos dois previamente identificados. Isso posto, dentre todos os clados representativos das demais espécies de *Oecomys* encontrados por Costa et al., nenhum apresentou diversidade intraespecífica tão grande associada a clados localizados regionalmente como em *O. bicolor*.

Recentemente, em estudo regional com espécimes de *Oecomys* de pequeno porte do Brasil Central, Rocha et al. (2012) integraram sequências novas à base de dados de Costa et al. e incluíram análises morfológicas, sendo capazes de reconhecer diferenças suficientes para um dos sete subclados de *O. bicolor* previamente obtidos, identificando-o como *O. cleberi* Locks, 1981.

Estas evidências demonstram taxonomia incerta e indicam que a formação da politomia basal em *O. bicolor* pode resultar da utilização de genes pouco informativos que geram filogenias conflitantes (politomia macia), ou indicar diferenciação rápida dos grupos

durante a divergência da espécie (politomia dura). Assim, a integração de fontes de informação múltiplas permitirá avaliar se os grupos obtidos por Costa et al. podem ser reconhecidos como táxons válidos (de forma análoga a *O. cleberi*), por vezes associados a nomes disponíveis na literatura e tidos como sinônimos de *O. bicolor* com base apenas em morfologia.

REFERÊNCIAS

- Brunhoff, C., K.E. Galbreath, V.B. Fedorov, J.A. Cook e M. Jaarola. 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology* 12:957-968.
- Carleton, M.D. e G.G. Musser. 2015. *Genus Oecomys Thomas, 1906*. In: (J.L. Patton, U.F.J. Pardiñas e G. D'Elía, eds.) *Mammals of South America*, volume 2, Rodents. The University of Chicago Press, Chicago. p. 393–417.
- Chavez, A.S. e G.J. Kenagy. 2010. Historical biogeography of western heather voles (*Phenacomys intermedius*) in montane systems of the Pacific Northwest. *Journal of Mammalogy* 91:874-885.
- Hornsby, A.D. e M.D. Matocq. 2012. Differential regional response of the bushy-tailed woodrat (*Neotoma cinerea*) to late Quaternary climate change. *Journal of Biogeography* 39:289-305.
- Pardiñas, U.F.J., P. Teta, J. Salazar-Bravo, P. Myers e C.A. Galliari. 2016. A new species of arboreal rat, genus *Oecomys* (Rodentia, Cricetidae) from Chaco. *Journal of Mammalogy* 97:1177–1196.
- Patton, J.L., M.N.F. Silva e J.R. Malcolm. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244:1–306.
- Rocha, R.G., C. Fonseca, Z. Zhou, Y.L.R. Leite e L.P. Costa. 2012. Taxonomic and conservation status of the elusive *Oecomys cleberi* (Rodentia, Sigmodontinae) from central Brazil. *Mammalian Biology* 77:414–419.
- Weksler, M. 2006. Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 296:1–149.

Weksler, M. 2015. *Tribe Oryzomyini Vorontsov, 1959*. In: (J.L. Patton, U.F.J. Pardiñas e G. D'Elía, eds.) *Mammals of South America, volume 2, Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago. p. 291–293.

CAPÍTULO 1

Desvendando um complexo de espécies: delimitação dos padrões de
variação e distribuição geográfica em *Oecomys bicolor*

RESUMO

Oecomys bicolor é um roedor orizomino de pequeno porte, com distribuição geográfica ampla desde o sudeste da América Central até a porção leste do Cerrado do Brasil. Sua taxonomia ainda não se encontra bem estabelecida, uma vez que dados morfológicos atribuem dez sinonímias para a espécie, o que contrasta com informações genéticas, que mostram a existência de mais clados e apontam que o táxon trata-se de um complexo de espécies. Estudos baseados em sequências de citocromo b indicam agrupamentos com médias de divergências intraclados baixas (< 2%), mas com divergências interclados maiores. Somado a isso, apenas um trabalho associou genética com dados morfológicos, e os clados encontrados mostraram variações morfológicas distintas, com grande polimorfismo. Tendo em vista que genes mitocondriais acumulam homoplasias rapidamente e, por isso, perdem resolução à medida que se aumenta a profundidade dos ramos das árvores, a construção de filogenias multigênicas com locos nucleares tem se mostrado uma alternativa eficiente, uma vez que estes apresentam taxas evolutivas mais lentas, sendo úteis para recuperar relações mais profundas. Assim, visando elucidar a taxonomia do grupo, o presente trabalho teve como objetivo apresentar uma hipótese filogenética para o complexo *O. bicolor*, a partir da análise de dados morfológicos qualitativos e quantitativos de exemplares de todas as idades, encobrendo a distribuição geográfica pelas Américas, além de análises filogenéticas com sequências parciais de um marcador mitocondrial e dois nucleares. Os resultados recuperaram *O. bicolor* como parafilético, com 11 clados estruturados geograficamente, que são acompanhados por morfotipos diagnosticáveis. Dentre estes, duas linhagens são reconhecidas como *O. bicolor* sensu stricto (amplamente presente no noroeste da Amazônia e florestas transandinas) e *O. cleberi* (endêmica do Cerrado e sul da Amazônia do Brasil, exclusiva à distribuição de *O. bicolor*), uma é revalidada como *O. nitedulus* (restrita às Guianas) e oito são potenciais espécies novas, das quais cinco são descritas (distribuídas na Amazônia, com casos de simpatria e limitação pelo rio Tapajós). As proposições feitas sobre a revalidação de *O. nitedulus* e o reconhecimento de oito novas linhagens aumentam o número de espécies de *Oecomys* de 17 para 26. Além disso, outros três táxons nominais representam potenciais complexos de espécies, evidenciando-se a dificuldade na identificação das espécies do gênero e a necessidade de mais revisões taxonômicas.

Palavras-chave: Amazônia, Andes, filogenia molecular, morfologia, sistemática.

ABSTRACT

Oecomys bicolor is a small oryzomine rodent with a wide geographic distribution through Central America to the eastern portion of the Brazilian Cerrado. His taxonomy is not yet well established, since morphological data assign ten synonyms to this species, while genetic information shows more clades and points to a species complex. Studies based on cytochrome b sequences indicate groups with low averages intraclade divergences (< 2%), but with higher interclade divergences. In addition, only one study associated genetics with morphological data, and the clades found showed distinct morphological variations with high polymorphism. Mitochondrial genes accumulate homoplasies fastly and, for so, lose resolution as the depth of the tree branches increases, which encourages the inference of multigene phylogenies with nuclear locus, since the slow rates of evolution are useful to recover deeper relationships. In order to elucidate the taxonomy of the group, this work aims to present a phylogenetic hypothesis to the *O. bicolor* complex, using qualitative and quantitative morphological data of exemplars of all age classes, covering the geographic distribution across the Americas, as well as phylogenetic analyses with partial sequences of one mitochondrial and two nuclear markers. The results recovered a paraphyletic *O. bicolor*, with 11 geographically structured clades, which are accompanied by diagnosable morphotypes. Among them, two lineages are recognized as *O. bicolor* sensu stricto (widely present in the northwest of the Amazon and trans-Andean forests) and *O. cleberi* (endemic to the Cerrado and southern Brazilian Amazon, exclusive to the distribution of *O. bicolor*), one is revalidated as *O. nitedulus* (restricted to the Guianas) and eight are potential new species, of which five are described (distributed in Amazonia, with cases of sympatry and limitation by the Tapajós River). The propositions made on the revalidation of *O. nitedulus* and the recognition of eight new lineages increase the number of *Oecomys* species from 17 to 26. Moreover, three other nominal taxa represent potential species complexes, evidencing the difficulty in identifying species of the genus and the need for more taxonomic revisions.

Keywords: Amazon, Andes, molecular phylogeny, morphology, systematics.

1. INTRODUÇÃO

Descrito por Thomas (1906) como subgênero de *Oryzomys*, *Oecomys* é um táxon de distinção difícil em relação a outros gêneros de roedores com base em caracteres de crânio e pelagem, o que leva a incertezas quanto a seu *status* taxonômico (Thomas, 1909; Tate, 1932; Ellerman, 1941; Hershkovitz, 1960; Musser e Carleton, 1993). Atualmente, com base em dados morfológicos, morfométricos e moleculares, *Oecomys* é reconhecido como um gênero de roedores sigmodontíneos da tribo Oryzomyini (Musser e Carleton, 1993; Musser e Carleton, 2005; Weksler, 2003, 2006). O número de espécies válidas para *Oecomys* ainda é duvidoso, sobretudo devido a incongruências entre os tipos de dados diferentes utilizados na identificação. Uma das espécies cuja taxonomia ainda não se encontra bem fundamentada é *Oecomys bicolor* (Tomes, 1860).

Em 1909, Thomas elevou *Oecomys* a gênero, o que foi seguido até Ellerman (1941) questionar a validade deste táxon e considerá-lo subgênero de *Oryzomys*, para o qual atribuiu 26 formas, dentre elas *O. bicolor*. Hershkovitz (1960) restringiu 25 espécies em duas, *Oryzomys (Oecomys) concolor* e *Oryzomys (Oecomys) bicolor*, atribuindo quatro subespécies para esta última, o que permaneceu até Musser e Carleton (1993) restabelecerem *Oecomys* como gênero e reconhecerem 13 espécies.

Na tentativa de esclarecer a sistemática do gênero *Oecomys*, Carleton et al. (2009) avaliaram dados morfológicos qualitativos e quantitativos de holótipos de 44 epítetos específicos associados a *Oecomys* e reconheceram 16 táxons válidos. Dentre estes, há dois grupos: um de grande porte (com diagnose morfológica das espécies bem estabelecida e distribuição geográfica mais restrita) e outro de pequeno porte (espécies crípticas, sendo algumas de distribuição ampla). *Oecomys bicolor* inclui-se no segundo grupo, para a qual foram atribuídas 10 táxons nominais por Carleton et al. (2009) (Apêndice 1) e cuja distribuição se dá pelas florestas do sudeste da América Central até o

Brasil, incluindo Amazônia e matas de galeria e formações florestais do Cerrado e Pantanal (Bonvicino et al., 2008; Carmignotto et al., 2012, 2014).

Ainda assim, a similaridade morfológica entre as espécies e a compreensão limitada das variações em *Oecomys* (incluindo variações interespecíficas, intraespecíficas, geográficas e de idade) tornam difícil a identificação das espécies (Júnior et al., 2016). Isso é explicitado por estudos com dados moleculares de um gene, que, apesar de reafirmarem a monofilia de *Oecomys*, também demonstram a instabilidade das relações filéticas intragenéricas (Patton e da Silva, 1995; Patton et al., 2000; Weksler, 2003, 2006; Percequillo et al., 2011; Rocha et al., 2011; Rosa et al., 2012) e sugerem que *Oecomys bicolor* trata-se de um complexo de espécies (Smith e Patton, 1999; Patton et al., 2000; Andrade e Bonvincino, 2003).

Apesar dos resultados, o uso exclusivo de genes mitocondriais tem sido criticado para recuperação das relações filogenéticas devido à perda de resolução à medida que se aumenta a profundidade dos ramos das árvores (Steppan et al., 2005; Jansa et al., 2006), pois as taxas de evolução elevadas levam ao acúmulo rápido de homoplasias (Steppan et al., 2004). A ausência de informações de locos nucleares mostra-se como uma deficiência dos trabalhos por impedir o refinamento da filogeografia dos grupos (Hornsby e Matocq, 2012), tornando-se interessante a adição deste tipo de genes para a construção de filogenias multigênicas. Para roedores sigmodontíneos, estudos recentes têm associado o uso de marcadores mitocondriais e nucleares para refinar relações filogenéticas (Machado et al. 2013, 2015; Salazar-Bravo et al., 2013; Leite et al., 2015; Prado e Percequillo, 2017), uma vez que genes com taxas evolutivas mais lentas são úteis para recuperar relações mais profundas.

Tendo em vista que as sinonímias definidas ao longo da história para *O. bicolor* foram baseadas apenas em morfologia, mas que existe discrepância desses dados em relação aos dados genéticos até então disponíveis, que tratam *O. bicolor* como um complexo de

espécies, reafirma-se a necessidade de investigação mais acurada das variações encontradas nesse táxon, visando contribuir para melhor entendimento da taxonomia e diversificação do grupo.

Diante disso, o presente trabalho teve como objetivo apresentar uma hipótese filogenética para o complexo *O. bicolor* (Apêndice 1), a partir de dados morfológicos, morfométricos e genéticos. Para isso, buscou-se determinar caracteres diagnósticos de crânio e pelagem para diferenciação dos subgrupos de *O. bicolor* e refinar as relações cladísticas dentro do complexo *O. bicolor* e deste em relação às outras espécies do gênero, usando sequências de DNA mitocondrial e nuclear. Para tanto, levou-se em consideração primariamente o conceito filogenético de espécies proposto por Cracraft (1983), com posterior uso de morfologia para caracterizar os clados e a congruência entre os diferentes tipos de dados.

2. METODOLOGIA

2.1 Amostragem

2.1.1 Molecular:

Sequências de DNA foram geradas a partir de amostras de tecido de fígado ou músculo conservados em etanol, identificadas como *Oecomys bicolor*, *Oecomys* grupo bicolor ou *Oecomys* sp. e gentilmente cedidas por coleções e pesquisadores. Além disso, foram selecionadas sequências de outras espécies de Sigmodontinae a partir do GenBank (Apêndice 2) para serem usadas como grupos externos em todas as análises filogenéticas.

Para o gene mitocondrial citocromo b (CITB), a matriz de dados final contém 328 sequências, das quais 235 são inéditas, além de 35 sequências anteriormente obtidas por Costa et al. (dados não publicados) e 58 sequências disponíveis no Genbank (Apêndice 2). Para os genes nucleares da proteína ligante do fotorreceptor retinóide (IRBP) e beta-

fibrinogênio (BFIB), as matrizes finais contêm 235 e 216 sequências, respectivamente, sendo que, com exceção dos grupos externos, todas os demais dados foram gerados nesse trabalho.

2.1.2 Morfologia:

Para os estudos morfológicos qualitativos, foram analisados 188 exemplares (Apêndice 3) em preparo de pele, crânio e/ou esqueleto, ou armazenados em via úmida, considerando indivíduos do complexo *O. bicolor* (no qual se inclui *O. cleberi*), além de exemplares de outras duas espécies de pequeno porte, *O. auyantepui* e *O. rutilus*, para comparação.

Para a morfometria, foram avaliados apenas espécimes adultos (classes etárias 3 a 5), totalizando medições de 121 crânios.

O material para análises genéticas e morfológicas é proveniente das seguintes coleções: Coleção de Mamíferos da UFES (UFES-MAM) – ES; Coleção de Tecidos Animais da UFES (UFES-CTA) – ES; Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN) – RJ (onde examinou-se o holótipo de *O. cleberi*); Museu Paraense Emílio Goeldi (MG) – PA; Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Pará (UFPA-M) – PA; Coleção de Mamíferos da Universidade Federal de Rondônia (UFRO-M) – RO; Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) – MG; Museu de Ciências Naturais de Mamíferos da Pontifícia Universidade Católica (MCNM) – MG; Coleção de Mamíferos da Universidade de Brasília (CMUNB) – DF; Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), California, Estados Unidos da América; Natural History Museum of Geneva (MHNG), Genebra, Suíça; British Museum of Natural History (BMNH) – Londres, Inglaterra (onde foram analisados o holótipo de *O. bicolor* e quatro – *O. dryas*,

O. benevolens, *O. rosilla* e *O. nitedulus* – dos 10 sinônimos-juniores atribuídos a esse táxon – vide Apêndice 1).

Também foram incluídos exemplares, tecidos e/ou sequências fornecidos pelos seguintes pesquisadores: Alexandre R. Percequillo (MJ), Ana Paula Carmignotto (APC), Caryne A. Braga, Cibele R. Bonvicino (LBCE), François Catzefflis, James L. Patton (F, FC, KU, ROM), Juliane Saldanha (JR; JB), Júlio Vilela (JFV), Marcelo Weksler (MW), Maria José da Silva (M), Robert S. Voss (RSV).

2.2 Obtenção de dados:

2.2.1 Molecular:

O material para análises genéticas foi retirado de amostras de tecido ou extrações de DNA fornecidas por pesquisadores, coleções ou coletadas durante a realização do projeto. O DNA foi extraído a partir do protocolo descrito por Bruford et al. (1992) e foi utilizado na reação em cadeia de polimerase (PCR) para amplificação de fragmentos de 801 pares de base (pb) do CITB, 1.101 pb do exon 1 do IRBP e 690 pb do íntron 7 do BFIB. Para a amplificação destes fragmentos, foram utilizados os *primers* MVZ05 e MVZ16 para o CITB, +IRBP217 e -IRBP1531 para o IRBP e B17 e BFIB para o BFIB. Os perfis de amplificação consistiram em denaturação inicial a 94°C (5min), seguido por 35-39 ciclos compreendendo denaturação a 94°C (30s), anelamento a 40-66°C (30-90s) e extensão a 72°C (1-3min), com um ciclo final de 72°C (7min). Os produtos amplificados foram checados em gel de agarose 1% e posteriormente purificados com a enzima ExoSAP-IT. As amostras foram sequenciadas com os mesmos tipos de *primers* utilizados na PCR, em ambas as direções para garantir precisão na sequência final. As sequências foram geradas no Núcleo de Genética Aplicada a Conservação da Biodiversidade (NGACB) da UFES.

2.2.2 Morfologia:

A variação morfológica foi descrita com base em análises quantitativas e qualitativas de caracteres externos, dentários e cranianos. Os indivíduos foram diferenciados quanto ao sexo e agrupados em cinco classes etárias (classe 1 a classe 5) segundo Voss (1991), de acordo com o grau de desgaste dos molares. Foram avaliados os caracteres diagnósticos das descrições originais das 10 sinonímias atribuídas a *O. bicolor* sensu stricto por Carleton et al. (2009), e 86 caracteres de morfologia qualitativa segundo Weksler (2006), além de informações complementares acerca de coloração da pelagem e formato de estruturas cranianas, a fim de identificar traços que pudessem auxiliar na distinção de exemplares para definir a taxonomia dos subgrupos como *O. bicolor* ou como entidades distintas.

Além disso, foram anotadas a partir das etiquetas dos espécimes quatro medidas externas - comprimento cabeça-corpo (HBL), comprimento da cauda (T), comprimento da pata traseira (HF), comprimento da orelha (E), além da massa corporal (W). Utilizando-se paquímetro digital, foram tomadas 18 medidas dentárias e cranianas: comprimento occipitonasal (ONL), maior largura entre os zigomáticos (ZB), largura interorbital (IB), comprimento do rostro (LR), largura do rostro (BR), largura lambdoidal (LB), altura da caixa craniana (HBC), largura da placa zigomática (BZP), comprimento do diastema (LD), comprimento do palato ósseo (LBP), largura do palato ósseo entre os primeiros molares superiores (BBP), comprimento pós-palatino (PPL), comprimento dos forâmens incisivos (LIF), largura dos forâmens incisivos (BIF), comprimento da série molar superior (CLM1-3) e largura do primeiro molar superior (BM1), comprimento da bula auditiva (LAB), largura entre os occipitais (BOC).

Para essas medidas, foram calculadas as estatísticas descritivas básicas (médias, valores máximos e mínimos e intervalo – Tabela 1). As medidas foram transformadas para logaritmos de base 10 e a normalidade dos dados foi analisada pelo teste de

Shapiro-Wilk. As variáveis normais foram usadas na Análise de Componentes Principais (PCA) e na Análise Multivariada de Variância (MANOVA), feitas no *software* PAST (Hammer et al., 2001), a fim de verificar a existência de agrupamentos a partir da morfometria.

2.3 Inferências filogenéticas:

Para o alinhamento das sequências, usou-se o MUSCLE no *software* Geneious 7.1.3 (Biomatters). O programa MEGA 6, de Tamura et al. (2013), foi usado para o cálculo das divergências genéticas através do modelo de Kimura 2-parâmetros (Kimura, 1980), usando 500 replicações de *bootstrap* e são relatadas aqui como média \pm erro padrão. Loci heterozigotos de genes nucleares foram tratados como polimorfismos e representados segundo o código de ambiguidades (IUPAC, 1974).

As filogenias foram inferidas para cada marcador individualmente, assim como para uma matriz combinada com todos os marcadores particionados, permitindo que cada partição assumisse um modelo evolutivo independente. A filogenia construída com CITB foi utilizada para identificar as amostras ao nível de espécie, uma vez que esse marcador mostra-se eficiente para esse propósito para vários grupos de espécies (Bradley & Baker, 2001; Agrizzi et al., 2012), incluindo *Oecomys* (Rocha et al., 2012; Rosa et al., 2012). Para avaliar a diferenciação molecular entre as linhagens de *O. bicolor*, foram utilizados quatro conjuntos de dados: filogenias construídas com os marcadores individualmente, além de uma filogenia concatenada, construída com marcadores nucleares e mitocondrial, particionados (IRBP, BFIB e CITB), utilizando apenas os indivíduos para os quais foram obtidas sequências de todos os genes, totalizando 196 amostras de *Oecomys* (123 do complexo *O. bicolor* e 73 de outras espécies do gênero) e 10 grupos externos, com 2.592 pares de base para cada indivíduo.

Os modelos de evolução para cada partição foram determinados utilizando-se o

Critério de Informação Bayesiano (BIC) implementado no jModelTest 2.1.4, de Darriba et al. (2012), permitindo três esquemas de substituição e estimativa dos parâmetros *gamma* e proporção de sítios invariáveis (Tabela 2). Para as análises de máxima verossimilhança (MV), as relações filogenéticas para os marcadores individuais foram inferidas na plataforma online PhyML 3.0, de Guindon et al. (2010). Para os dados concatenados, a MV foi realizada no programa RaxML (Stamatakis, 2014), na plataforma CIPRES (<https://www.phylo.org/portal2>), empregando o modelo de evolução GTR + G (gama), pois é o único modelo implementado pelo programa. A inferência bayesiana para todos os conjuntos de dados foi inferida pelo método de Monte Carlo via Cadeias de Markov, implementado no software BEAST 1.8.3, de Drummond et al. (2012). Os primeiros 25% de árvores geradas foram descartadas como *burnin*, e as restantes foram utilizadas para calcular uma árvore consenso e obter estimativas de probabilidade posterior para cada clado. Para avaliar o suporte estatístico dos cladogramas, foram considerados confiáveis apenas valores de *bootstrap* (BS) acima de 70% e de probabilidades posteriores acima de 95% (PPB $\geq 0,95$).

Os pontos de amostragem foram plotados nos mapas confeccionados usando o *software* ArcGis 10.1. O arranjo taxonômico seguiu Patton et al. (2015). Para a designação dos caracteres morfológicos e nomenclatura dos molares, seguiu-se Voss (1988), Stepan (1995), Percequillo (2006), Weksler (2006) e Costa et al. (2011).

Os resultados das análises moleculares e morfológicas qualitativas e quantitativas foram comparados e examinados em conjunto, com o intuito de verificar a congruência e a contribuição dos dados obtidos na identificação e reconhecimento das espécies, além de permitir inferências sobre a variação dos caracteres morfológicos utilizados nas análises e distribuição geográfica dos grupos.

3. RESULTADOS

3.1 Análises filogenéticas

De uma maneira geral, os diferentes critérios de otimização recuperaram topologias similares para os conjuntos de dados referentes ao CITB e análise concatenada (Figuras 1 e 2). Além disso, exceto para *O. catherinae*, a monofilia das demais espécies e de todos os subgrupos do complexo *O. bicolor* foi recuperada com suporte alto (BS \geq 70%, PPB \geq 0,95). Já as árvores de BFIB e IRBP (não mostradas) apresentaram pouco ou nenhum suporte entre os clados, exceto para a monofilia do gênero *Oecomys*, a qual foi recuperada com suporte estatístico alto por todos os conjuntos de dados analisados.

As filogenias de MV e inferência Bayesiana construídas com o marcador mitocondrial CITB são idênticas, e foram tomadas como referência para definição das espécies. Recuperou-se 26 linhagens evolutivas distintas (Figura 1), que podem ser associadas a espécies de *Oecomys*. Dentre estas, 13 já estão descritas na literatura (*O. bicolor* sensu stricto, *O. cleberi*, *O. auyantepui*, *O. catherinae*, *O. concolor*, *O. franciscorum*, *O. mamorae*, *O. paricola*, *O. rex*, *O. roberti*, *O. rutilus*, *O. superans* e *O. trinitatis*), uma linhagem representa *O. nitedulus*, a qual é uma revalidação de uma das 10 sinonímias associadas a *Oecomys bicolor*, cinco são potenciais espécies não descritas, mas já citadas na literatura (Patton et al., 2000; Rocha et al., 2011, 2012; Rosa et al., 2012; Pardiñas et al., 2016), identificadas como *Oecomys* sp. 7, *O.* sp. 8, *O.* sp. 9, *O.* sp. 11 e *O.* cf. *mamorae*, e sete linhagens são inéditas e representam espécies ainda não descritas, identificadas como *O.* sp. 1, *O.* sp. 2, *O.* sp. 3, *O.* sp. 4, *O.* sp. 5, *O.* sp. 6 e *O.* sp. 10. De todas as linhagens ainda não nomeadas, apenas *O.* sp. 9, *O.* sp. 10, *O.* sp. 11 e *O.* cf. *mamorae* não fazem parte do complexo *O. bicolor*.

Para a geração das árvores concatenadas de MV e inferência Bayesiana, foram consideradas apenas aquelas linhagens para as quais se tinha sequências de todos os genes e portanto, foram excluídas as linhagens do complexo *O. bicolor* que compõem o

clado ((*O. sp. 5* + *O. sp. 8*) *O. sp. 7*) em todas as análises com marcadores individuais. As topologias obtidas são idênticas e mostram-se quase completamente resolvidas, com suportes estatísticos altos entre os clados, exceto para as relações na MV entre *O. bicolor* sensu stricto, *O. cleberi* e *Oecomys sp. 1* (Figura 2). Foram recuperadas 16 das 26 linhagens apontadas pelo CITB. Portanto, essa será usada como referência para comparação com as topologias geradas a partir de outros marcadores.

Com exceção de *O. sp. 5* e *O. sp. 8*, as quais são representadas por apenas uma amostra, os demais nove dos 11 clados do complexo *O. bicolor* apresentam suporte estatístico alto, com divergências genéticas internas baixas para todos os genes, variando de $0,0\pm 0,0\%$ (BFIB) a $2,0\pm 0,5\%$ (CITB). Já considerando todos os 11 clados, entre os grupos as divergências variaram de $0,7\pm 0,2\%$ (BFIB) a $8,9\pm 1,0\%$ (CITB), sendo que há amostras de localidades muito próximas ou iguais situadas em clados distintos.

3.2 Análises morfométricas

Para as análises morfométricas, foram obtidas medidas de representantes de sete dos 11 grupos do complexo *O. bicolor* (exceto *O. sp. 2*, *O. sp. 5*, *O. sp. 7* e *O. sp. 8*), além de *O. rutilus* e *O. auyantepui*. Após os testes de normalidade, as análises de PCA e MANOVA foram feitas com 11 das 18 medidas iniciais. Foram retiradas das análises as seguintes variáveis: comprimento occipitonasal (ONL), maior largura entre os zigomáticos (ZB), comprimento do rostro (LR), comprimento do palato ósseo (LBP), largura do palato ósseo entre os primeiros molares superiores (BBP), largura dos forâmens incisivos (BIF), comprimento da bula auditiva (LAB).

A análise de componentes principais indica que o primeiro componente principal (PC 1) explica 54,52% da variação total e o segundo componente principal (PC 2) explica 15,81% (Figura 3A; Tabela 3). As medidas que mais contribuíram para a variação no PC1 foram a largura da placa zigomática (BZP) e o comprimento dos forâmens incisivos (LIF),

enquanto que para o PC2 foram a largura do rostro (BR) e a largura da placa zigomática (BZP) (Tabela 3). Pode-se observar ainda que todos os caracteres colaboraram para a variação em um mesmo sentido (Figura 3B), evidenciando que o PC 1 corresponde à variação de tamanho e o PC 2 à forma dos crânios.

A PCA não mostrou uma separação completa entre os exemplares analisados. Contudo, todos os espécimes de *O. sp. 3* e *O. rutilus* estão distribuídos na região dos valores negativos para o primeiro componente principal (PC1), enquanto que a maioria dos espécimes de *O. bicolor sensu stricto*, *O. sp. 6* e *O. cleberi* encontram-se na região de valores positivos (Figura 3A). *Oecomys nitedulus*, *O. sp. 1*, *O. sp. 4* e *O. auyantepui* situam-se entre estes grupos (Figura 3A). Considerando que o PC1 está relacionado ao tamanho e todas as variáveis contribuem positivamente neste componente (Figura 3B), isto indica que as medições dos crânios de *O. bicolor*, *O. sp. 6* e *O. cleberi* são geralmente maiores do que os de *O. sp. 3* e *O. rutilus*. Além disso, *O. nitedulus*, *O. sp. 1*, *O. sp. 4* e *O. auyantepui* apresentam medidas mais semelhantes entre si, intermediárias em comparação com as demais espécies.

A análise de MANOVA separou consistentemente *O. sp. 3* e *O. rutilus* das demais espécies (Figura 3C). Apesar da sobreposição parcial desses táxons, estes podem ser claramente separados por morfologia qualitativa, além de apresentarem distribuição geográfica não coincidente.

Oecomys bicolor (incluindo os holótipos de *O. benevolens*, *O. dryas* e *O. rosilla*) e *O. cleberi* mostram-se sobrepostos à maioria dos outros táxons, indicando existência de grande variação morfológica intra-específica (Figura 3C). Entre *O. bicolor* e *O. nitedulus*, há pouca sobreposição e inclusive o holótipo deste último não aparece sobreposto com *O. bicolor*, corroborando a inferência de que se trata de um táxon distinto (Figura 3C). Embora *O. sp. 1* e *O. sp. 6* sejam simpátricos em alguns pontos de sua distribuição nas

margens do rio Tapajós (Figuras 4 e 5; Apêndice 3), houve completa segregação dos grupos, indicando sua diferenciação (Figura 3C).

No eixo 1, as medidas que mais contribuíram para os agrupamentos encontrados foram o comprimento do diastema (LD) e largura entre os occipitais (BOC), enquanto que no eixo 2, a maior contribuição advém da largura lambdoidal (LB) e do comprimento dos forâmens incisivos (LIF).

3.3 Delimitação das espécies do complexo *O. bicolor*

As análises morfológicas foram em geral concordantes com as análises moleculares, e os clados divergentes encontrados no complexo *O. bicolor* correspondem a espécimes com padrões de crânio e pelagem morfológicamente distinguíveis, os quais são descritos na seção a seguir.

Oecomys bicolor (Tomes, 1806) tem distribuição geográfica ampla, que contorna aquelas das demais espécies do grupo, excetuando-se *O. sp. 2*, a qual se apresenta sobreposta à de *O. bicolor* (Figura 5; Apêndice 3). No Brasil, este táxon pode ser encontrado nas florestas amazônicas dos estados do Amapá, norte do Pará, leste de Roraima, oeste do Amazonas, norte do Acre e leste de Rondônia. Observa-se também registros na Amazônia de outros países (oeste da Colômbia, centro-leste da Venezuela, Peru e Equador), além das florestas tropicais transandinas (centro-leste do Panamá a oeste do Equador) (Figura 4). Neste clado, incluem-se *O. benevolens* (Thomas, 1901), *O. dryas* (Thomas, 1900) e *O. rosilla* (Thomas, 1904), cuja atribuição é apoiada pelas similaridades morfológicas qualitativas e morfométricas (Figura 3) dos tipos com o holótipo e demais espécimes avaliados de *O. bicolor*. Além disso, a distribuição geográfica desses táxons inclui-se dentro da área de abrangência aqui definida para *O. bicolor sensu stricto* (Figura 4; Apêndice 1), o que corrobora os demais dados e contribui para a delimitação geográfica desse táxon. Devido à impossibilidade de se avaliar

diretamente os tipos de *O. florenciae* Allen, 1916, *O. milleri* Allen, 1916, *O. trabeatus* Allen e Barbour, 1923, *O. endersi* Goldman, 1933, *O. phelpsi* Tate, 1939 e *O. occidentalis* (Hershkovitz, 1960), mas comparando-se suas descrições originais e área de ocorrência com a de *O. bicolor* sensu stricto e com exemplares adicionais, estes são aqui considerados sinônimos-juniores, conforme determinado por Carleton et al. (2009).

Oecomys nitedulus Thomas, 1910 é o nome mais antigo disponível para espécimes do extremo norte da América do Sul, o qual é revalidado da sinonímia de *O. bicolor* para incluir indivíduos do clado que abrange localidades da Guiana e Guiana Francesa (Figura 4). Além das diferenças genéticas encontradas (Figuras 1 e 2), esses espécimes, incluindo o holótipo de *O. nitedulus* e exemplares de outras localidades, são facilmente distinguidos dos representantes de *O. bicolor* (agora restrito) com base na morfologia qualitativa (Tabela 4) e quantitativa (Figura 3). Assim, atribui-se o nome *O. nitedulus* aos exemplares restritos à região das Guianas. Esta espécie é simpátrica com outros dois táxons de pequeno porte, *O. auyantepui* e *O. rutilus*, com os quais se sobrepõe na localidade de Surama. Ainda, *O. nitedulus* e *O. auyantepui* justapõem-se na região de Potaro-Siparuni, enquanto *O. auyantepui* e *O. rutilus* coexistem em Saint-Eugène (Figuras 4 e 5; Apêndice 3).

Oecomys cleberi é uma espécie que, apesar de apresentar similaridade morfológica com *O. bicolor*, exibe caracteres diagnósticos que permitem distingui-la daquela. Os dados moleculares mostram a total separação desses dois táxons, com uma divergência variando de $1,0 \pm 0,3\%$ para o BFIB a $3,7 \pm 0,6\%$ para o CITB. Além disso, é endêmica do Brasil e sua distribuição geográfica é ampla nos biomas Cerrado e Amazônia (Figura 4), embora não seja sobreposta à de *O. bicolor*.

Espécimes de localidades situadas na margem esquerda do rio Tapajós sempre formam um grupo monofilético coeso e irmão de *O. bicolor* nas árvores de CITB e concatenada (Figuras 1 e 2). Além desses dois táxons serem morfologicamente distintos

e diagnosticáveis, os valores de divergência genética entre eles e *O. bicolor* varia de $1,0\pm 0,2\%$ para o BFIB a $3,6\pm 0,5\%$ para o CITB, comparáveis àqueles obtidos entre este último e *O. cleberi*. Assim, um novo nome, provisoriamente aqui reconhecido como *Oecomys* sp. 1, é proposto para aqueles espécimes endêmicos da margem esquerda do rio Tapajós (Figura 4).

Entre a margem direita do rio Tapajós e a margem esquerda do rio Xingu (Figura 5), observam-se espécimes que molecularmente formam uma linhagem distinta, e morfologicamente apresentam tamanho menor que os demais táxons do complexo (Tabela 1; Figura 3), além de outros caracteres diagnosticáveis, tal como a presença de poucas escamas na superfície plantar das patas traseiras. Como não há nome disponível para esta linhagem, esta é designada como uma espécie nova, provisoriamente sob o nome *Oecomys* sp. 3.

O grupo composto por nove amostras provenientes das regiões de Loreto e Amazonas, no norte do Peru, além de uma advinda do estado do Amazonas, no Brasil, agruparam-se em um clado cuja distribuição restringe-se ao sul do rio Amazonas e do rio Napo, seu afluente (Figura 5). Este clado inclui uma amostra já reportada por Patton et al. (2000), da região mais próxima à nascente do rio Juruá (MVZ 200956 – número de campo JUR 566), a qual divergia $4,88\%$ dos demais representantes de *O. bicolor*. No presente trabalho, o agrupamento que inclui tal amostra apresenta divergência genética interna de apenas $0,1\pm 0,1\%$ (BFIB) a $1,3\pm 0,2\%$ (CITB), mas difere geneticamente cerca de $0,7\pm 0,4\%$ (BFIB) a $6,1\pm 0,4\%$ (CITB) de *O. bicolor* sensu stricto. Apesar de análises morfológicas não terem sido contempladas pelo trabalho aqui apresentado, reconhece-se que este agrupamento trata-se de uma linhagem molecularmente distinta, tratada provisoriamente como *O.* sp. 2, para a qual necessita-se da verificação dos *vouchers*, a fim de compará-los a *O. bicolor* para determinar sua identidade taxonômica.

As amostras distribuídas ao sul do rio Amazonas, próximo ao encontro deste rio com o Tapajós, e na porção leste deste último (Figura 4), mostram-se sempre como o grupo-irmão de *O. sp. 3* nas árvores de CITB e concatenada (Figuras 1 e 2), do qual diverge de $0,6\pm 0,1\%$ (BFIB) a $3,9\pm 0,5\%$ (CITB). Assim, atribui-se um novo nome a este grupo, tratado aqui como *Oecomys sp. 4*. Apesar da sobreposição geográfica parcial com *O. sp. 3* (Figuras 4 e 5; Apêndice 3), os indivíduos são morfologicamente diagnosticáveis e mostram tamanhos corporais e cranianos distintos, sendo que *O. sp. 4* têm tamanho intermediário em relação aos outros táxons do complexo *O. bicolor*, mas maior do que *O. sp. 3* (Tabela 1; Figura 3).

O clado composto por amostras do norte de Rondônia e extremo oeste do Pará, na margem esquerda do rio Tapajós, compõe o nó mais basal encontrado para o grupo considerado. Apesar de mostra-se simpátrico com *O. sp. 1* na região das comunidades de Jatobá e Mamãe-Anã, também situadas na margem esquerda do rio Tapajós, as divergências genéticas entre os agrupamentos varia de $1,1\pm 0,2\%$ (IRBP) a $8,5\pm 0,4\%$ (CITB). Aliado a isso, há diferenças morfológicas reconhecíveis (Tabela 4) e, portanto, é proposto um novo nome, aqui tratado como *O. sp. 6*, para espécimes de localidades situadas entre a margem direita do rio Madeira e a margem esquerda do rio Tapajós (Figura 5).

Em estudo na Amazônia ao longo do Rio Juruá, Patton et al. (2000) encontraram suporte para duas linhagens bem definidas, ambas consideradas como *Oecomys sp.* devido à possibilidade de avaliação morfológica de apenas três espécimes. Entretanto, estas divergiam entre si 7,29%, apresentam diferenças morfológicas e de habitat em relação a *O. bicolor* (definido segundo Patton et al., 2000), além de estarem dispostas em margens opostas do rio Juruá. Esses agrupamentos são aqui tratados como *O. sp. 7* (MVZ 200904 e 200906 – números de campo JUR 480 e JLP 15675, respectivamente) e *O. sp. 8* (MVZ 200905 – número de campo JUR 354) (Figura 1), os quais diferem entre si

de $2,9\pm 0,3$ (IRBP) a $7,4\pm 1,0\%$ (CITB) no presente trabalho. Como o material para análises morfológicas não foi avaliado, com os dados disponíveis para o momento, não se pode determinar com certeza qualquer divisão, tratando-se tais grupos apenas como duas linhagens bastante divergentes, sinalizando a possibilidade de haver duas espécies separadas pelo Rio Juruá.

Associado a esses clados, há uma linhagem genética de Autazes-AM (Figura 5) que se apresenta como o grupo-irmão de *O. sp. 8*, da qual diverge geneticamente $8,3\pm 1,0\%$ (CITB), e cuja localidade de coleta (Lago Vai-Quem-Quer, na margem direita do rio Juruá) dista cerca de 780 km em linha reta. O único espécime-testemunho disponível é um adulto jovem preservado como crânio em via seca e pele em meio líquido e, embora o material seja escasso, os resultados moleculares nos levam a reconhecê-la como uma espécie distinta, para a qual não há conhecimento de nomes disponíveis, sendo aqui tratado provisoriamente como *O. sp. 5*. Adicionalmente, essa espécie exibe menor tamanho em todas as medidas corpóreas externas e cranianas que seus congêneres *O. bicolor* e *O. nitedulus*, mas aparenta ter medidas mais similares a *O. sp. 3* (Tabela 1).

Em suma, reconhece-se 11 espécies no complexo *Oecomys bicolor*, a saber: *Oecomys bicolor*, *O. nitedulus*, *O. cleberi*, *O. sp. 1*, *O. sp. 2*, *O. sp. 3*, *O. sp. 4*, *O. sp. 5*, *O. sp. 6*, *O. sp. 7* e *O. sp. 8*. Excetuando-se *O. sp. 2*, *O. sp. 7* e *O. sp. 8*, para cada uma das espécies citadas são fornecidas informações sobre material-tipo, distribuição geográfica e descrições da morfologia externa e craniodentária.

3.4 Considerações taxonômicas

As espécies do complexo *Oecomys bicolor* compartilham muitas características e a fim de evitar-se repetir atributos em cada descrição morfológica, são listadas abaixo as principais características morfológicas diagnósticas desses táxons.

Fêmeas apresentam 4 pares de mamas (inguinais, abdominais, pós-axiais e peitorais); garras das patas pequenas e recurvadas; presença de tufo de pêlos brancos brilhantes nos dígitos II-V, que se prolongam até ou além da ponta da garra; seis almofadas interdigitais bem-desenvolvidas, muito próximas entre si; cauda escassamente recoberta por pêlos, deixando as escamas macroscopicamente óbvias; vibrissas mistaciais longas, que ultrapassam as orelhas.

Crânio sem crista lambdoidal bem desenvolvida, mesmo nos indivíduos senis; sutura frontoesquamosal colinear com sutura frontoparietal; parietais expandidos lateralmente sobre a superfície da caixa craniana; osso jugal presente, de tamanho pequeno, com processos maxilares e esquamosais sobrepostos, mas sem contato direto; palato ósseo com escavações laterais rasas, sem crista mediana longitudinal; vacuidades esfenopalatins ausente; padrão de circulação da carótida completo (tipo 1, segundo Voss, 1988); fenestra subesquamosal presente, de tamanho pequeno a médio; forâmen mental situado lateralmente no corpo da mandíbula, geralmente próximo às bordas anteriores das cristas massetéricas e abaixo do diastema; processos capsulares dos incisivos inferiores presentes como uma elevação de formato arredondado; cristas massetéricas convergem anteriormente como duas cristas separadas, encontrando-se apenas no ponto mais anterior, abaixo do primeiro molar inferior (m1); dentes maxilares dispostos em duas fileiras paralelas; anterocone do primeiro molar superior (M1) não dividido, sem flexo anteromediano; anterolofos e anteroflexos presentes e bem-desenvolvidos no M1; paracone do segundo molar superior (M2) com lofo acessório; posterolofos presentes no terceiro molar superior (M3); anteroconídeo do m1 sem divisão, mas com anterofossetídeo resultando uma ilha de esmalte; ectolofídeo e ectoestilídeo bem-desenvolvidos no segundo molar inferior (m2); presença de posteroflexídeo no terceiro molar inferior (m3).

***Oecomys bicolor* (Tomes, 1860)**

Figura 6 – A e G.

Holótipo: BMNH 1907.1.1.96, uma fêmea adulta.

Localidade-tipo: “Gualaquiza”, Rio Gualaquiza, Morona-Santiago, Equador, -3.40, -78.55, 885 m.

Sinonímias: *O. dryas* Thomas, 1900 (BMNH 1899.12.5.4); *O. benevolens* Thomas, 1901 (BMNH 1.2.1.14); *O. rosilla* Thomas, 1904 (BMNH 1904.5.7.37); *O. florenciae* Allen, 1916 (AMNH 33863); *O. milleri* Allen, 1916 (AMNH 37117); *O. trabeatus* Allen and Barbour, 1923 (MCZ 19837); *O. endersi* Goldman, 1933 (UMMZ 64931); *O. phelpsi* Tate, 1939 (AMNH 131164); *O. occidentalis* Hershkovitz, 1960 (BMNH 1899.12.5.4) (Apêndice 1).

Distribuição geográfica: Planícies de florestas tropicais transandinas (centro-leste do Panamá a oeste do Equador) e Amazônia (oeste da Colômbia, centro-leste da Venezuela, Peru, Equador, oeste da Bolívia e Brasil, nos estados do Amapá, norte do Pará, leste de Roraima, oeste do Amazonas, norte do Acre e leste de Rondônia) (Figura 4).

Descrição morfológica: Espécie de tamanho pequeno (comprimento cabeça-corpo: ~ 95mm). Região dorsal recoberta por pêlos médios (~ 6mm), lanosos, de coloração opaca marrom-amarelada nos juvenis e marrom-alaranjada vibrante, misturada com pêlos marrons escuros nos adultos, e cabeça mais acinzentada. Flancos e laterais mais claros que pelagem dorsal apenas nos adultos. Ventre totalmente branco ou creme, com pêlos de cerca de 3,5mm. Contraste marcante entre o ventre e as laterais do corpo, podendo apresentar uma pequena faixa de pêlos amarelados ou alaranjados na região de

transição entre as pelagens. Cauda relativamente curta (111% do comprimento cabeça-corpo), recoberta por pêlos marrom claro ou escuro, unicolor ou levemente bicolor (mais clara no 1º terço proximal da porção ventral), terminando em um pincel pequeno, menor que 5mm. Patas estreitas, com região dorsal coberta por pêlos curtos de cor predominantemente branca, sobretudo nos dedos, misturados com escassos pêlos marrom-amarelados, e região plantar das patas traseiras sem escamas (conforme Weksler, 2006 - caráter 6, estado A). Orelhas com face interna coberta por escassos pêlos de cor de amarelada a alaranjada, e face externa densamente coberta com pêlos marrom-escuros ou pretos. Vibrissas mistaciais marrom-escuras.

Crânio robusto, de aspecto compacto, com rostro curto a longo (6,5-10mm). Nasais curtos, terminando na altura da sutura frontal-maxilar-lacrimal, e com margens posteriores em forma de V. Cerca de 70% dos espécimes analisados possuem pré-maxilares terminando na altura dos nasais, enquanto os demais 30% possuem pré-maxilares curtos, que terminam anteriormente à extremidade dos nasais. Osso lacrimal em contato sobretudo com maxilar. Região interorbital com cristas supraorbitais pouco ou não desenvolvidas nos indivíduos mais juvenis (classes etárias 1, 2 e 3) (caráter 22 – estado 3, segundo Weksler, 2006), enquanto exemplares mais senis (classes 4 e 5) mostram cristas maiores, restritas aos frontais, fazendo com haja uma pequena constrição na parte anterior dessa região (caráter 22 – estado 4, segundo Weksler, 2006). Placa zigomática larga, sem projeções na porção anterodorsal e entalhes (*notches*) muito rasos. Arco zigomáticos frágeis, arredondados, podendo apresentar ligeiras constrições na porção mais rostral. Forâmens incisivos longos, que alcançam as margens dos alvéolos de M1 e que apresentam formato de bala, com convergência marcante na porção anterior. Palato de tamanho intermediário, pois a fossa mesopterigóide, larga e em forma de U, estende-se anteriormente entre os ossos maxilares, mas não entre M3. Fossa parapterigóide levemente escavada. Perfurações pós-palatais variando de uma a duas em cada lado.

Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Fenestra subesquamosal pequena e mastoide com uma pequena perfuração em contato com o exoccipital (exceção: MG 34326, cujo mastoide mostra-se completamente ossificado). Barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) apresenta-se como um caráter polimórfico, em que cerca de metade dos exemplares apresentam-na e os demais não.

Incisivos ortodontes, mostrando-se levemente opistodontes em alguns exemplares. Primeiro molar superior (M1) com raiz labial acessória e sem flexo anteromediano, pequeno protoflexo no M2 e hipoflexo no M3. Primeiro molar inferior (m1) sem raízes labial e lingual acessórias. Presença de cíngulo anterolabial no m2 e posteroflexídeo conspicuo no m3. Ausência de anterolofídeo no m2 e m3.

Comparações: *O. bicolor* sensu stricto pode ser diferenciada dos demais táxons do complexo *O. bicolor* por ser a única espécie a apresentar coloração dorsal salpicada por pêlos marrom escuros, de tom geral mais alaranjado e brilhante, com flancos mais claros que o dorso, patas bastante estreitas e densamente cobertas por pêlos, além de que geograficamente é a única espécie do complexo a ocorrer na região transandina e outros países da América Latina (exceto *O. nitedulus*, que ocorre na Guiana e Guiana Francesa e *O. sp. 2*, que ocorre no norte do Peru). Além disso, os incisivos ortodontes são uma condição compartilhada apenas com *O. cleberi*.

Em comparação a *O. cleberi*, *O. bicolor* exibe uma aparência geral similar, mas pode ser diferenciada da mesma por apresentar tamanho corporal menor, mais parecido ao de *O. sp. 4*, cauda mais longa (~ 111% do comprimento cabeça-corpo) e similar em tamanho à de *O. sp. 1*, rostro de aparência mais curta, semelhante à condição exibida por *O. nitedulus* e *O. sp. 3*, lacrimal em contato sobretudo com maxilar, o que se observa

também em *O. sp. 3* e *O. sp. 4*, e arco zigomáticos de forma arredondada, o que compartilha com *O. sp. 3*, *O. sp. 4* e *O. sp. 6*.

***Oecomys nitedulus* Thomas, 1910**

Figura 7.

Holótipo: BMNH 1906.4.8.31, uma fêmea adulta coletada por S. B. Warren em 29 de março de 1906.

Localidade-tipo: Rio Essequibo, 21 quilômetros da foz do rio, Ilhas do Essequibo–Demerara Ocidental, Guiana (“Lower Essequibo, 13 miles from mouth, Essequibo Islands–West Demerara, Guyane”, segundo a etiqueta original), 6.85556, -58.50589.

Distribuição geográfica: Endêmica da Guiana e Guiana Francesa, norte da América do Sul, ocorrendo em regiões de florestas primárias e secundárias com vegetação densa de sub-bosque (Figura 4).

Descrição morfológica: Maior táxon descrito para o complexo *Oecomys bicolor* (comprimento cabeça-corpo: ~ 118mm). Dorso marrom-avermelhado brilhante, com cabeça e regiões anteriores mais cinzentas, misturados com pêlos pretos. Flancos tão avermelhados quanto o dorso. Laterais mais claras que o dorso, de tom alaranjado. Ventre puramente branco, resultando em contraste conspícuo entre as colorações dorsal e ventral. Cauda cerca de 6% maior que o corpo, unicolor, marrom-escuro, terminando em um pincel curto (~ 4mm). Patas dianteiras recobertas por pêlos brancos e traseiras recobertas por pêlos castanho-amarelados, as quais são mais largas que em *O. bicolor*

sensu stricto, e cuja superfície plantar não possui escamas. Orelhas recobertas por pêlos marrom-escuro. Vibrissas mistaciais marrom-escuras.

Crânio robusto, com rostro largo e de aspecto muito curto a médio (6,5-8mm). Nasais curtos, com margens posteriores arredondadas. Em geral, os pré-maxilares terminam na altura dos nasais, embora alguns espécimes apresentem pré-maxilares longos, que se estendem além dos nasais (ex. MHNG 1972.026, 1984.036 e 1991.020). Osso lacrimal em contato tanto com maxilar quanto com frontal. Região interorbital convergente anteriormente, com cristas supraorbitais pequenas e restritas aos frontais. Interparietal largo, quase alcançando as bordas posteriores dos frontais, mas sem contato com os esquamosais. Placa zigomática mais estreita que em *O. bicolor*, relativamente arredondada, sem projeções na porção anterodorsal, e com entalhes (*notches*) zigomáticos rasos. Arco zigomáticos delicados, ligeiramente em forma de ampulheta ou convergentes na margem anterior. Forâmens incisivos relativamente longos, em formato de bala ou ovais, que alcançam as margens dos alvéolos de M1. Palato ósseo longo, com fossa mesopterigóide larga e em forma de U, que não se projeta anteriormente entre os maxilares. Fossa parapterigóide levemente escavada. Vacuidades esfenopalatinas ausentes ou presentes como aberturas estreitas, que não alcançam o basisfenóide. Perfurações pós-palatais variando de uma a duas em cada lado. Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Fenestra subesquamosal presente e mastoide geralmente ossificado (exceção: MHNG 1991.020, 1983.032, cujo mastoide é fenestrado). Barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) ausente em 60% dos espécimes analisados e presente em 40% dos indivíduos.

Incisivos opistodontes. Primeiro molar superior (M1) com raiz labial acessória, anterolofo e anteroflexo e sem flexo anteromediano. Flexos do M1 e M2 apresentam pequeno grau de lofodontia, o que faz com que a borda de esmalte de um flexo encontre a borda do flexo

oposto. Presença de protoflexo no M2 e hipoflexo no M3. Primeiro molar inferior (m1) sem raízes labial e lingual acessórias e flexídeo anteromediano, mas com presença de ectolofídeo. Presença de cingulo anterolabial no m2 e posteroflexídeo conspícuo no m3. Ausência de anterolofídeo no m2 e m3.

Comparações: Em termos geográficos, *O. nitedulus* é a única do complexo *O. bicolor* a ocorrer na região das Guianas. Além disso, pode ser distinguida das demais por apresentar o maior tamanho corporal, dorso e flancos marrom-avermelhado brilhante, coloração distinta entre patas dianteiras e traseiras, as quais são recobertas por pêlos brancos e castanho-amarelados, respectivamente, rostro com tamanho médio menor do que em todas as demais espécies do complexo *O. bicolor*, arco zigomáticos em forma de ampulheta ou convergentes na margem anterior, além de ser a única espécie cujos forâmens incisivos podem ser ovais e cujo mastoide é sempre ossificado.

Notas: Foram avaliados 14 exemplares em preparo de pele e crânio: uma fêmea jovem (MHNG 1969.033), quatro fêmeas adultas (BMNH 1906.4.8.31 [holótipo de *O. nitedulus*], MHNG 1889.087, 1984.036, 1991.020), seis machos adultos (BMNH 10.9.29.18, MHNG 1889.086, 1972.026, 1975.014, 1983.032, 1990.019, 1991.019), além de dois exemplares adultos, sem determinação de gênero (BMNH 4.8.2.97.52, 8.3.7.40). Todos os exemplares tombados no MHNG apresentam amostra de tecido fixado em etanol, para os quais foram geradas sequências de DNA.

Adicionalmente, sequências de DNA de quinze amostras adicionais associadas a esta espécie foram incluídas nas análises, embora os *vouchers* não estivessem disponíveis para análise no presente estudo. Todas as amostras são provenientes de espécimes da Guiana e Guiana Francesa, os quais encontram-se depositados no MHNG e no Museu de História Natural de Paris (MNHM).

***Oecomys cleberi* Locks, 1981**

Figura 6 – F e L.

Holótipo: MN 24131 (número de campo D-10), uma fêmea adulta coletada por Cleber José Rodrigues Alho em abril de 1978.

Localidade-tipo: Fazenda Água Limpa, Universidade Federal de Brasília, Distrito Federal, situada entre as coordenadas -15.93 a -15.98 e -47.92 a -47.97.

Distribuição geográfica: Endêmica do Brasil, ocorrendo no Cerrado dos estados do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Tocantins, Goiás e Minas Gerais, matas de galeria do Distrito Federal, além da Floresta Amazônica do Pará e Rondônia (Figura 4).

Descrição morfológica: Pelagem dorsal marrom-amarelada a marrom-alaranjada, finamente misturada com pêlos pretos, de tamanho médio (~ 6mm). Ventre com aparência geral branca a creme claro, com pêlos da linha mediana unicolores e das laterais com base cinzenta. Flancos e laterais mais claras que o dorso, com transição bem definida entre dorso e ventre. Cauda unicolor, marrom-escuro, de tamanho bastante similar ao comprimento cabeça-corpo (103%), terminando em um pequeno pincel (~ 4mm). Patas ligeiramente mais largas do que em *O. bicolor*, cobertas por poucos pêlos de base marrom-escuro e ponta branca. Superfície plantar das patas traseiras sem escamas. Orelhas marrom-escuro nos espécimes juvenis e marrom mais claro nos indivíduos mais velhos.

Crânio apresenta rostro longo (~ 9,89mm), porém estreito. Nasais curtos, que não se estendem posteriormente para além da sutura maxilar-frontal-lacrimal, com extremidade

posterior arredondada ou em forma de V. Pré-maxilares terminam na altura dos nasais. Lacrimal em contato tanto com os ossos maxilares quanto com os frontais. Região interorbital com pequenas cristas supraorbitais, que não se estendem sobre os parietais. Interparietal, que está ausente do holótipo, expandido lateralmente, mas sem contato com os esquamosais. Placa zigomática larga, sem projeção na porção anterior, resultando em entalhes (*notches*) zigomáticos muito rasos. Arco zigomáticos de formato quadrado, podendo apresentar alargamento na região posterior. Forâmens incisivos em forma de bala e longos, atingindo a margem anterior das séries molares. Palato ósseo de tamanho intermediário, pois a fossa mesopterigoide estende-se anteriormente, mas não entre M3. Fossa mesopterigoide larga e em forma de U, totalmente ossificada ou com vacuidades esfenopalatinas estreitas. Fossa parapterigóide levemente escavada. Presença de uma perfuração pós-palatal em cada lado do palato ósseo. Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Presença de fenestra subesquamosal. Mastoide completamente ossificado ou com uma fenestra pequena a média, que contata o exoccipital. Barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) ausente na maioria dos espécimes, mas presente em três exemplares (UFMG 2799, 2803, 2807).

Incisivos ortodontes. Ausência de raiz labial acessória no M1. Protoflexo pequeno no M2. Hipoflexo pequeno e raso no M3. Ausência de raiz labial acessória no m1. Presença de cingulo anterolabial no m2 e posteroflexídeo conspícuo no m3. Ausência de anterolofídeo no m2 e m3.

Comparações: *O. cleberi* é a única espécie do complexo *O. bicolor* com ocorrência no Cerrado e que apresenta pêlos ventrais laterais com base cinzenta, patas traseiras quase nuas, com poucos pêlos de base marrom-escuro e ponta branca, arco zigomáticos de formato quadrado, além da ausência de raiz labial acessória no M1, uma característica

exclusiva para a espécie. A cauda de *O. cleberi* é curta (103% do comprimento cabeça-corpo), sendo similar apenas à de *O. sp. 3*. Os incisivos ortodontes são compartilhados apenas com *O. bicolor*, embora difira dessa espécie e de *O. sp. 3* e *O. sp. 4* na condição do lacrimal, que tem contato tanto com os ossos maxilares quanto com os frontais em *O. cleberi*, o que compartilha com *O. nitedulus*, *O. sp. 1* e *O. sp. 6*.

Notas: As coordenadas geográficas fornecidas na descrição original da espécie estão erradas, pois indicam uma localidade em Minas Gerais, e não no Distrito Federal. Assim sendo, considera-se que a Fazenda Água Limpa encontra-se entre as coordenadas -15.93 a -15.98 e -47.92 a -47.97.

Oecomys sp. 1, sp. n.

Figura 6 – B e H.

Holótipo: UFPA-M 1569 (número de campo JA 40), um macho adulto coletado em 29 de março de 2013 por Ana Cristina Mendes-Oliveira. O holótipo consiste de pele em via seca, crânio, esqueleto pós-craniano e amostra de tecido fixado em etanol.

Localidade-tipo: Área de floresta conservada próxima à comunidade de Jatobá, situada na margem esquerda do Rio Tapajós, no estado do Pará, Brasil, -5.0619, -56.8786.

Parátipos: Um macho juvenil (UFPA-M 1463), duas fêmeas adultas (UFPA-M 1459, 1633), três machos adultos (UFPA-M 1560, 1568, 1627), coletados entre janeiro e abril de 2013. Os exemplares estão em preparo de pele em via seca, crânio, esqueleto pós-craniano e amostras de tecido fixado em etanol.

Distribuição geográfica: Restrita às áreas de floresta conservada situadas na margem esquerda do rio Tapajós (Figura 4).

Descrição morfológica: Espécie com tamanho reduzido (comprimento cabeça-corpo: ~ 89mm). Dorso com pêlos marrom avermelhados, misturados com pêlos acinzentados, opacos. Cabeça acinzentada, laterais mais claras, com pêlos mais amarelados, embora predomine o aspecto acinzentado do dorso. Ventre recoberto por pêlos completamente brancos. Cauda unicolor, marrom-escuro, com pincel curto (~ 4mm) e tamanho médio proporcional a 112% do comprimento cabeça-corpo. Patas recobertas por pêlos castanho-amarelados claros. Superfície plantar das patas traseiras sem escamas. Orelhas densamente recobertas por pêlos marrons na face externa e pelos marrom-avermelhados (como no dorso) na parte interna.

Crânio arredondado, com rostro longo (~ 9,6mm) e estreito. Nasais curtos e com extremidade posterior arredondada. Pré-maxilares terminam na altura dos nasais. Osso lacrimal encoberto tanto pelo maxilar quanto pelo frontal, sendo que as suturas que o lacrimal compartilha com esses ossos são de comprimentos similares. Cristas supraorbitais pouco desenvolvidas, gerando pouca convergência na região interorbital. Placa zigomática larga, sem presença de espinho zigomático, com borda anterior retangular e com entalhes (*notches*) zigomáticos muito rasos. Arco zigomáticos delicados e quadrados, com constrição mediana. Forâmens incisivos longos, em forma de bala, que alcançam as margens dos alvéolos de M1 ou podem ultrapassá-las levemente. Interparietal muito largo, cujas extremidades situam-se sobre as suturas das bordas externas dos parietais e encontram-se com os esquamosais. Palato de tamanho intermediário, pois a fossa mesopterigóide, larga e em forma de U, estende-se anteriormente entre os ossos maxilares, mas não entre M3. Fossa mesopterigóide larga e em forma de V ou de U. Fossa parapterigóide levemente escavada. Presença de uma

perfuração pós-palatal em cada lado do palato ósseo. Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Presença de fenestra subesquamosal. Mastoide completamente ossificado em cerca de 70% dos exemplares analisados, enquanto os demais 30% apresentam uma pequena fenestra em contato com o exoccipital. Barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) ausente, porém presente do lado direito do exemplar UFPA-M 1560.

Incisivos opistodontes. Anterocone do M1 sem divisão devido à ausência de flexo anteromediano, protoflexo pequeno no M2 e hipoflexo profundo no M3. Presença de cingulo anterolabial no m2 e posteroflexídeo conspícuo no m3.

Comparações: De um modo geral, *O. sp. 1* tem aspecto similar a *O. cleberi*, por partilhar muitas características com essa espécie. Entretanto, há diferenças que permitem a distinção entre os táxons, tais como o comprimento corporal, que mostra que *O. sp. 1* é uma espécie menor, sendo maior apenas que *O. sp. 3*. Além disso, a proporção da cauda em relação ao comprimento cabeça-corpo é similar à de *O. bicolor*, maior que nas demais espécies, e os incisivos são sempre opistodontes. *Oecomys sp. 3* é o único táxon que possui pêlos acinzentados misturados aos demais no dorso, além de arco zigomáticos quadrados com constrição mediana.

Oecomys sp. 3, sp. n.

Figura 6 – C e I.

Holótipo: UFMG 2816 (número de campo LPC 502), uma fêmea adulta coletada em 21 de julho de 1998 por Leonora Pires Costa. O holótipo consiste de pele em via seca, crânio e amostra de tecido fixado em etanol, a qual está depositada na UFES-CTA sob o número 1455.

Localidade-tipo: Parque Estadual do Cristalino, 40 km N do município de Alta Floresta, Mato Grosso, Brasil, -9.5969, -55.93028, 360m.

Parátipos: Duas fêmeas juvenis (MG 39715, 40733), um macho juvenil (MG 40634), uma fêmea adulta (UFPA-M 1585), seis machos adultos (MG 39770, 40735, 41816, 41838, UFPA-M 1390, 1531), coletados entre novembro de 2005 e abril de 2013. Os exemplares estão em preparo de pele em via seca, crânio e amostras de tecido fixado em etanol (exceto MG 39715, 39770).

Distribuição geográfica: Brasil, no extremo norte do estado do Mato Grosso e no Pará, entre a margem direita do rio Tapajós e a margem esquerda do rio Xingu (Figura 5).

Descrição morfológica: Menor espécie analisada, com tamanho corporal total de cerca de 170mm. Pêlos dorsais de tamanho médio (6mm), com 2/3 de base cinza escuro e ponta castanho alaranjado a castanho amarelado, entremeados por pêlos pretos, de aspecto brilhante. Cabeça e ombros mais acinzentados e flancos de cor mais vibrante que restante do dorso. Pelagem ventral puramente branca e curta (~ 3mm). Laterais do corpo mais claras que pelagem dorsal, podendo apresentar uma fina linha de pelos alaranjados na região de transição com o ventre, resultando em contraste acentuado. Cauda similar ao tamanho do corpo (~ 102% do comprimento cabeça-corpo), de coloração marrom escura, terminando em um pincel curto (5mm). Pêlos das patas de aspecto prateado, misturados com poucos pêlos marrons. Superfície plantar das patas traseiras com poucas escamas (como descrito por Weksler, 2006 - caráter 6, estado B). Orelhas marrom escuras externamente, com poucos pêlos alaranjados na borda interna e presença de um tufo de pêlos alaranjados na base da orelha.

Crânio de aspecto arredondado, com caixa craniana inflada, embora estreita (~ 10mm). Rostro médio (~ 8,31mm), com ossos nasais curtos, que não ultrapassam a sutura entre os ossos frontais, maxilares e lacrimais, com margem posterior em forma de V. Pré-maxilares curtos, que terminam anteriormente à extremidade dos nasais. Lacrimais recobertos majoritariamente pelos ossos maxilares, com contato reduzido com os ossos frontais. Região interorbital pouco convergente anteriormente, com cristas supraorbitais pouco desenvolvidas ou ausentes. Placa zigomática estreita (~ 2mm), com borda anterior ligeiramente arredondada, que não se projeta anteriormente à raiz maxilar do arco zigomático, resultando em entalhes (*notches*) rasos. Arco zigomático arredondado, com uma leve constrição na porção mediana e levemente alargado na porção posterior. Forâmens incisivos longos e estreitos, em forma de bala ou elipse, que alcançam as margens anteriores dos primeiros molares superiores. Palato de tamanho intermediário, com fossa mesopteriogoide larga e em forma de U, estendendo-se entre os ossos maxilares, mas não entre M3. Fossa parapterigoide dorsalmente escavada, sem vacuidades esfenopalatinas. Perfurações pós-palatais variam de uma a duas em cada do palato ósseo. Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Presença de fenestra subesquamosal. Mastoide com fenestra conspícua e larga e barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) ausente. Incisivos opistodontes. Primeiro molar superior (M1) com raiz labial acessória, anterolobo e anteroflexo e sem flexo anteromediano. Presença de protoflexo pequeno no M2. Hipoflexo muito pequeno no M3, que se torna indistinto com o desgaste. Primeiro molar inferior (m1) sem raízes labial e lingual acessórias. Presença de cíngulo anterolabial no m2 e posteroflexídeo conspícuo no m3. Ausência de anterolofídeo no m2 e m3.

Comparações: Este é o único táxon que possui poucas escamas na região plantar das patas posteriores, além de um marcante tufo de pêlos alaranjados na base da orelha.

A condição dos pêlos do dorso é semelhante à de *O. sp. 5*, cujos pêlos dorsais são bicolores, com base cinza-escuro e ponta de outro tom. As patas são similares às daquelas de *O. sp. 6*, acinzentadas de aspecto prateado e com poucos pêlos marrons. Os aspectos cranianos gerais assemelham-se àqueles vistos em *O. bicolor*, embora o mastoide apresente fenestra conspícua e larga (que é mais similar à *O. sp. 4* e *O. sp. 5*) e os incisivos sejam sempre opistodontes.

Oecomys sp. 4, sp. n.

Figura 6 – D e J.

Holótipo: UFPA-M 254 (número de campo SPM 26), um macho adulto coletado por Ana Cristina Mendes-Oliveira. O holótipo consiste de pele em via seca, crânio, esqueleto pós-craniano e amostra de tecido fixado em etanol.

Localidade-tipo: Região de Terra do Meio, situado entre a margem direita do rio Iriri e a margem esquerda do rio Xingu, Pará, Brasil, -6.267, -54.017.

Parátipos: Três machos juvenis (MG 38393, 38416, 38524), seis fêmeas adultas (MG 38405, 38682, 38399, 40672, 40673, UFPA-M 1446), dezessete machos adultos (MG 15371, 38369, 38371, 38390, 38392, 38397, 38412, 38414, 38417, 38420, 38422, 39423, 38520, 38532, 40667, 40678, UFPA-M 252). Os exemplares estão em preparo de pele em via seca e crânio. Há amostras de tecido fixadas em etanol para os exemplares MG 38682, 40667 e UFPA-M 252 (para este último, também há esqueleto pós-craniano).

Sequências de DNA de quatro amostras adicionais associadas a esta espécie foram incluídas nas análises, embora os *vouchers* não estivessem disponíveis para análise no

presente estudo. Uma amostra é de um topótipo (UFPA-M 249) e as demais são provenientes de espécimes não catalogados do MZUSP (M 97074, 97075, 97107), coletados por Maria José da Silva no município de Cláudia, Mato Grosso, Brasil, - 11.5153, -54.8914.

Distribuição geográfica: Brasil, no norte do estado do Mato Grosso e no Pará, ao sul do rio Amazonas até a margem esquerda do rio Xingu (Figura 4).

Descrição morfológica: Dentre os táxons analisados, esta espécie possui tamanho pequeno (comprimento cabeça-corpo: ~ 94mm). Pelagem dorsal macia, lanosa e com pêlos longos (~ 8mm), de aspecto brilhante e coloração castanho-amarelada, entremeada por pêlos negros. Pelagem ventral branca, mas com aspecto amarelado. Terço proximal da cauda de cor marrom mais pálido que o restante marrom escuro, devido à presença de escamas mais claras na porção inicial da estrutura, com tamanho cerca de 7% maior que o comprimento cabeça-corpo. Pêlos das patas prateados, salpicado por pêlos marrons escuros, o que resulta em uma mancha conspícua, similar àquela apresentada por *Rhipidomys*, porém menos acentuada. Coxas e laterais do corpo mais claras, alaranjadas. Superfície plantar das patas traseiras sem escamas. Orelhas marrom escuras externamente e quase nuas na região interna, sendo recobertas por poucos pêlos curtos e de cor similar àquela do dorso.

Crânio alongado, com rostro longo (~ 9,54mm) e relativamente largo (~ 4,26mm). Ossos nasais curtos, com porção posterior em formato arredondado. Pré-maxilares terminam na altura dos nasais. Ossos lacrimais encobertos sobretudo pelos maxilares, resultando em contato reduzido com os frontais. Região interorbital convergente anteriormente, devido à ausência de cristas supraorbitais desenvolvidas, mesmo nos adultos. Placa zigomática larga, cuja borda anterior arredondada e entalhes (*notches*) muito rasos. Arco zigomático

de formato arredondado. Forâmens incisivos longos, alcançando a margem anterior de M1, em formato de bala. Palato ósseo longo, pois a fossa mesopterigoide, larga e em forma de U, não se estende anteriormente entre os ossos maxilares. Fossa parapterigoide levemente escavada, sem vacuidades esfenopalatinas. Presença de uma perfuração pós-palatal em cada lado do palato ósseo. Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Presença de fenestra subesquamosal. Mastoide com fenestração de tamanho grande. Barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) ausente. Interparietal quase tão largo quanto os frontais, mas sem contato com os esquamosais.

Incisivos opistodontes. Primeiro molar superior (M1) sem flexo anteromediano, pequeno protoflexo no M2 e hipoflexo reduzido no M3. Primeiro molar inferior (m1) sem raízes labial e lingual acessórias. Presença de cíngulo anterolabial no m2 e posteroflexídeo conspícuo no m3. Ausência de anterolofídeo no m2 e m3.

Comparações: *O. sp. 4* apresenta distribuição geográfica em localidades próximas às de ocorrência de *O. sp. 3* no Pará, e de *O. sp. 6* nas margens dos rios Tapajós e Amazonas. Essa é a única espécie que apresenta uma pequena mancha conspícua nas patas.

Os pêlos dorsais longos e lanosos são compartilhados apenas com *O. sp. 5*, embora possuam colorações diferentes. Os arco zigomáticos arredondados sem a presença de qualquer constrição também é visto em *O. sp. 6*. O mastoide possui fenestra conspícua e larga, o que também é compartilhado com *O. sp. 3* e *O. sp. 5*.

Oecomys sp. 5, sp. n.

Figura 8.

Holótipo: UFES-MAM 2642 (número de campo RRG 06), um macho adulto jovem coletado por Roger Rodrigues Guimarães em 1º de novembro de 2013. O holótipo consiste de pele em via úmida, crânio e amostra de tecido fixado em etanol, a qual está depositada na UFES-CTA sob o número 4329.

Localidade-tipo: Município de Autazes, Amazonas, Brasil, -3.4842, -58.9761.

Distribuição geográfica: Essa espécie é conhecida apenas da localidade-tipo, uma área de floresta amazônica na margem esquerda do rio Madeira, situada na região metropolitana de Manaus, no estado do Amazonas (Figura 5).

Descrição morfológica: Tamanho corporal pequeno (comprimento total: > 125mm), menor do que as demais espécies do complexo *O. bicolor*. Dorso com coloração vibrante, com pêlos longos (10 mm) e lanosos, com 2/3 de base cinza escuro e 1/3 final laranja-citrino. Flancos levemente mais claros. Laterais do corpo e cabeça mais claras, amareladas, mas devido aos pêlos longos, o tom acinzentado da base não sobressai. Ventre puramente branco. Cauda unicolor, marrom-escuro, com pêlos mais longos que nas demais espécies do complexo *O. bicolor*, embora não recubram as escamas da cauda. Patas dianteiras recobertas por pêlos brancos e patas traseiras com pêlos castanho-amarelados, brancos nos dedos e com superfície sem escamas. Orelhas recobertas por pêlos pretos tanto externamente quanto internamente, com poucos pêlos curtos na porção mais interna, de coloração idêntica à do dorso. Vibrissas mistaciais longas e pretas.

Crânio alongado, com rostro de tamanho mediano (~ 8,6mm) e nasais curtos, com margens posteriores arredondadas. Pré-maxilares terminam na altura dos nasais. Osso lacrimal encoberto tanto pelo maxilar quanto pelo frontal, sendo que as suturas que o

lacrimal compartilha com esses ossos são de comprimentos similares. Cristas supraorbitais pouco desenvolvidas, que não ocasionam convergência na região interorbital. Placa zigomática estreita, com borda anterior mais retangular e entalhes (*notches*) zigomáticos muito rasos. Interparietal largo e comprido, quase tão largo quanto a borda posterior dos frontais, mas sem contato com os esquamosais. Arco zigomáticos quadrados, sem constrições. Forâmens incisivos longos, em formato de elipse. Palato de tamanho intermediário, com fossa mesopteriogoide com margem anterior em forma de U estendendo-se entre os ossos maxilares, mas não entre M3. Fossa parapterigoide pouco escavada. Presença de uma perfuração pós-palatal de tamanho grande em cada lado do palato ósseo. Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Fenestra subesquamosal pequena. Mastoide apresenta fenestração de tamanho grande. Barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) ausente.

Incisivos opistodontes. Série molar superior curta (3,41mm). Primeiro molar superior (M1) sem flexo anteromediano. Presença de protoflexo pequeno no M2 e hipoflexo profundo no M3. Primeiro molar inferior (m1) sem raízes labial e lingual acessórias. Presença de cingulo anterolabial no m2 e posteroflexídeo conspícuo no m3. Ausência de anterolofídeo no m2 e m3.

Comparações: Os pêlos dorsais longos conferem toque suave, e sua coloração da base cinza-escuro e ponta de outro tom é uma condição compartilhada apenas com *O. sp. 3*. É a única espécie a apresentar orelhas pretas tanto externamente quanto internamente (embora tenha escassos pêlos curtos alaranjados em seu interior). O crânio de *O. sp. 5* é maior apenas do que *O. sp. 3*, com tamanho médio de rostro maior, porém mais estreito que em *O. bicolor* e *O. nitedulus*. Os arco zigomáticos quadrados sem constrições são uma condição exclusiva de *O. sp. 5*. A presença de mastoide com fenestra conspícua e

larga também se observa em *O. sp. 3* e *O. sp. 4*. Os incisivos longos e em formato de elipse são observados apenas em alguns exemplares de *O. sp. 3*, com os quais compartilha essa condição.

Nota: O único exemplar conhecido para a espécie foi coletado após a morte e com ferimentos. Portanto, as medidas corpóreas externas não refletem com precisão o tamanho real do indivíduo.

Oecomys sp. 6, sp. n.

Figura 6 – E e K.

Holótipo: UFPA-M 1590 (número de campo JE 14), um macho adulto coletado em 26 de março de 2013 por Ana Cristina Mendes-Oliveira. O holótipo consiste de pele em via seca, crânio, esqueleto pós-craniano e amostra de tecido fixado em etanol.

Localidade-tipo: Área de floresta conservada próxima à comunidade de Terra Preta, situada na margem esquerda do Rio Tapajós, no estado do Pará, Brasil, -5.595, -57.31028.

Parátipos: Uma fêmea juvenil (UFPA-M 1457), dois machos juvenis (MG 38531, 40668), uma fêmea adulta (MG 38530), dois machos adultos (MG 40657, UFPA-M 1379), coletados entre fevereiro de 2007 e março de 2013. Os exemplares estão em preparo de pele em via seca e crânio. Para os exemplares MG 40657, UFPA-M 1379, 1457, há amostras de tecido fixado em etanol.

Sequências de DNA de cinco amostras adicionais, aparentemente associadas a esta espécie, foram incluídas nas análises, embora os *vouchers* não estivessem disponíveis para análise no presente estudo. Uma amostra é de uma fêmea (UFRO-M 378) coletada em Santa Bárbara, Rondônia, Brasil, -9.1802, -62.9531, e as demais são provenientes de três fêmeas (URFO-M 691, 622, 624) e um macho (UFRO-M 631), coletados no município de Itapuã do Oeste (-9.2610, -62.9085; -9.1528, -63.0115; -9.1418, -63.0114), Rondônia, Brasil.

Distribuição geográfica: Brasil, no norte de Rondônia e extremo oeste do Pará, na margem esquerda do rio Tapajós (Figura 5).

Descrição morfológica: Tamanho pequeno (comprimento cabeça-corpo: ~ 96mm), com região dorsal recoberta por pêlos médios a longos (~ 7-10mm), suaves ao toque, de coloração opaca vermelho escuro, mais vibrante nos flancos. Cabeça de tom mais amarronzado e laterais do corpo e cabeça amareladas. Ventre totalmente branco, com pêlos curtos de cerca de 4mm. Contraste marcante entre o ventre e as laterais do corpo, podendo apresentar uma pequena faixa de pêlos acinzentados na região de transição entre as pelagens. Cauda unicolor, recoberta por pêlos marrom escuros, terminando em um pincel que pode chegar a 9mm, alcançando cerca de 105% do comprimento cabeça-corpo. Patas com garras pequenas e curvas, região plantar sem escamas, região dorsal com pêlos curtos de aspecto prateado, misturados com escassos pêlos marrons. Orelhas densamente cobertas por pêlos marrom-escuro externamente. Vibrissas mistaciais longas e pretas.

Crânio arredondado, com rostro longo (~ 9,63mm) e delgado. Nasais estendendo-se levemente após a sutura entre os ossos maxilar, frontal e lacrimal, com margens posteriores arredondadas. Pré-maxilares curtos, terminando na altura dos nasais. Osso

lacrimal em contato tanto com maxilar quanto com frontal, e as suturas que o lacrimal compartilha com esses ossos são de comprimentos similares. Interparietal largo, quase alcançando a borda posterior dos frontais, porém sem contato com o occipital. Região interorbital convergente anteriormente, com cristas supraorbitais desenvolvidas, porém restritas aos frontais. Placa zigomática larga, com leves projeções na porção anterodorsal e com entalhes (*notches*) zigomáticos rasos. Arco zigomáticos arredondados. Forâmens incisivos longos, em forma de diamante, que alcançam as margens dos alvéolos de M1. Palato de tamanho intermediário, com fossa mesopteriogoide estreita e em forma de U ou de V estendendo-se entre os ossos maxilares, mas não entre M3. Fossa parapterigóide levemente escavada. Presença de uma perfuração pós-palatal grande em cada lado do palato ósseo. Bula ectotimpânica pequena, em que o periótico fica exposto e estende-se até o interior do canal carotídeo. Fenestra subesquamosal pequena, mastoide completamente ossificado ou com uma perfuração em contato com o exoccipital. Barra de suporte do alisfenóide (*alisphenoid strut*) presente.

Incisivos opistodontes. Ausência de flexo anteromediano no M1, pequeno protoflexo no M2, presença de lofo acessório pequeno no paracone de M2 e hipoflexo muito pequeno no M3. Primeiro molar inferior (m1) sem raízes labial e lingual acessórias. Presença de cingulo anterolabial no m2. Presença de posteroflexídeo no m3. Ausência de anterolofídeo no m2 e m3.

Comparações: Geograficamente, encontra-se em localidades vizinhas àquelas de ocorrência de *O. sp. 1* na margem esquerda do Rio Tapajós.

Único táxon do complexo *O. bicolor* com coloração dorsal vermelho-escuro opaca, pincel da cauda longo (~ 7mm), com nasais longos, que ultrapassam a sutura entre os ossos maxilar, frontal e lacrimal e com forâmens incisivos longos, em forma de diamante, que apresentam convergência nas margens anterior e posterior e são angulados na região

mediana. As patas de aspecto acinzentado com poucos pêlos marrons são similares às de *O. sp. 3*, não se observando a conspicuidade de uma mancha como em *O. sp. 4*.

4. DISCUSSÃO

4.1 Sistemática do complexo *O. bicolor*

As análises filogenéticas moleculares identificaram a existência de 10 clados associados ao nome *O. bicolor*, além de *O. cleberi*, todos com suportes altos e divergência genéticas internas baixas (Figuras 1 e 2). Além disso, a parafilia apenas confirma que *O. bicolor* trata-se de um complexo de espécies, conforme citado na literatura anteriormente com apoio em dados morfológicos e moleculares (Smith e Patton, 1999; Patton et al., 2000; Andrade e Bonvincino, 2003; Musser e Carleton, 2005; Carleton e Musser, 2015). Além disso, a descrição de diferentes citótipos para o táxon também sugerem grande diversidade (Gardner e Patton, 1976; Patton et al., 2000; Andrades-Miranda et al., 2001; Júnior et al., 2016). A avaliação de séries de exemplares de diferentes faixas etárias e ambos os sexos, provenientes de diversas localidades intermediárias entre aquelas para onde indivíduos alocados a *O. bicolor* eram relatados, permitiu avaliar as variações existentes, diagnosticar as diferenças existentes e definir com mais clareza a abrangência geográfica na qual se inserem os espécimes.

Tendo em vista que a identificação de espécies de Rodentia é muitas vezes complexa a partir da utilização apenas de critérios morfológicos (Granjon et al., 2002; Lecompte et al., 2005; Ben Faleh et al., 2010), sobretudo devido à existência de espécies crípticas (Granjon et al., 2002; Musser e Carleton, 2005; Lecompte et al., 2005) e descrição contínua de novas espécies (Helgen, 2005; Musser e Carleton, 2005), a utilização de métodos moleculares tem-se mostrado eficiente para a alocação de espécimes em níveis específicos e descobrimento de novos clados (Hebert et al., 2003; Teletchea, 2010).

Em relação à filogeografia, abordagens recentes têm sido usadas com sucesso para desvendar a estrutura genética de pequenos mamíferos em diversos níveis taxonômicos (Clare et al., 2013; Machado et al., 2015; Voss et al., 2016), sobretudo em roedores orizomíneos (Chiquito et al., 2014; D'Elía et al., 2015; Libardi e Percequillo, 2016). Esses estudos, por vezes confrontados com dados morfológicos, têm revelado que as espécies caracterizadas por distribuição geográfica ampla frequentemente abrigam unidades evolutivas múltiplas (Taylor et al., 2009; Willows-Munro e Matthee, 2009). O presente trabalho é condizente com essas observações, uma vez que permitiu a diagnose de características para cada grupo especificado nas filogenias moleculares, o que é um avanço significativo, visto que são espécies que exibem diferenças morfológicas discretas, sendo muito similares em aspectos gerais do tamanho e coloração de pelagem, o que as torna crípticas.

Assim, a conjugação de dados colabora para uma taxonomia integrativa eficiente, que visa delinear corretamente os limites das espécies diante de diferentes abordagens para a descoberta da diversidade da vida, determinando-se se organismos individuais são membros da mesma entidade ou não (Dayrat, 2005). Esta abordagem é potencialmente útil no estudo de roedores (Borisenko et al., 2008; Tamrin e Abdullah, 2011).

Os dados moleculares do presente estudo corroboram o fato de que o complexo *O. bicolor* tem ampla ocorrência pela América do Sul, além do Panamá (Figuras 4 e 5), sendo que na região amazônica, ocorre em sete dos oito centros de endemismo considerados por Silva et al. (2005): Guiana, Imeri, Napo, Inambari, Rondônia, Tapajós e Xingu.

Os resultados mostram também a estruturação geográfica dos grupos, recuperados com suportes estatísticos altos. Apesar de as divergências genéticas interclados não serem muito altas em alguns casos (sobretudo ao analisar-se dados de genes nucleares, que são mais conservados), as análises conjuntas permitem reconhecer as formas

morfológicas associadas a cada clado. Diversos trabalhos com outros representantes da subfamília Sigmodontinae, da qual o complexo *O. bicolor* faz parte, demonstram padrões semelhantes de clados estruturados geograficamente, com valores de divergências similares (por ex., *Zygodontomys*, de acordo com González et al., 2010; *Oligoryzomys flavescens*, reportado por González-Iltig et al., 2010; *Rhipidomys*, segundo Costa et al., 2011; *Cerradomys*, segundo Bonvicino et al., 2014).

Com a diagnose de caracteres para distinção dos táxons (Tabela 4) e a avaliação das variações existentes (baseadas tanto em dados moleculares quanto morfológicos), constatou-se a sobreposição dos táxons em algumas regiões da Amazônia do Brasil, o que corrobora os relatos de que muitos complexos de espécies crípticas são simpátricas, provendo evidências indiretas e consistentes de que entre estas entidades distintas não há e não pode haver troca de material genético recente (Hebert et al., 2004; Stuart et al., 2006), o que as tornam unidades diferentes.

4.1.1 *Oecomys bicolor*

Oecomys bicolor é atualmente reconhecida como uma única espécie com distribuição geográfica ampla, ocorrendo desde as florestas do sudeste da América Central até o Brasil, incluindo Amazônia e matas de galeria e formações florestais do Cerrado e Pantanal (Bonvicino et al., 2008; Carleton et al., 2009; Paglia et al., 2012). Segundo Carleton et al. (2009), há 10 sinonímias atribuídas a *O. bicolor* de acordo com dados morfológicos. O presente trabalho corrobora parcialmente essas conclusões, uma vez que os holótipos de *O. rosilla*, *O. dryas* e *O. benevolens* sobrepõem-se com *O. bicolor* nas análises morfométricas e na descrição dos caracteres qualitativos (Figura 3; Tabela 4).

Apesar da não avaliação de todas as sinonímias atribuídas a *O. bicolor* sensu stricto, a análise dos caracteres morfológicos e medições fornecidas nas descrições originais,

aliada às localidades de coleta dos tipos desses táxons, não são amplamente condizentes com as características observadas nas descrições das espécies novas aqui apresentadas. Portanto, considera-se que *O. bicolor* seja um táxon de ampla distribuição na América do Sul, além do Panamá, para o qual considera-se nove dos 10 sinônimos-juniores atribuídos por Carleton et al. (2009). Ainda, os registros de ocorrência na Amazônia brasileira restringem-se ao norte e oeste deste bioma (Figuras 4 e 5).

4.1.2 *Oecomys nitedulus*

Oecomys nitedulus é uma espécie de fato conhecida na literatura por apenas quatro exemplares de localidades próximas entre si na Guiana (Thomas, 1910), todos depositados no BMNH e analisados neste estudo. Trabalhos posteriores analisando apenas esses mesmos espécimes (Hershkovitz, 1960; Musser e Carleton, 1993; (Musser e Carleton, 2005) já incluem-na como sinônimo-júnior de *O. bicolor*.

Voss et al. (2001) consideraram provisória a sinonimização de *O. bicolor* e *O. nitedulus*, uma vez que tal hipótese não havia sido testada ainda por uma série comparativa de dados com material do Equador, onde encontra-se a localidade-tipo de *O. bicolor*. Contudo, os mesmo autores não avaliaram nenhum exemplar do Equador e, portanto, não puderam fazer conclusões taxonômicas acerca dos espécimes da Guiana Francesa, considerando-os ainda como *O. bicolor*. Voss et al. (2001) afirmam que, apesar da simpatria entre as duas espécies de pequeno porte ocorrentes na Guiana Francesa (Figura 4), *O. bicolor* e *O. rutilus* estas são inequivocamente diagnosticáveis, embora também afirmem que há sobreposição morfométrica entre as espécies analisadas, sem a existência de qualquer medida diagnóstica.

No presente estudo, foram analisados indivíduos de *O. bicolor* do Equador, os quais mostram-se distintos morfologicamente daqueles das Guianas. Adicionalmente, dados morfométricos aqui apresentados indicam a completa separação entre *O. rutilus* e

aqueles indivíduos reconhecidos como *O. nitedulus*. Em relação a *O. rutilus*, *O. nitedulus* apresenta crânio menor, maior largura entre os zigomáticos, rosto mais curto, embora mais largo, palato ósseo mais curto e bula auditiva mais comprida. Tais fatos reforçam ainda mais a validade de *O. nitedulus* como um táxon separado de *O. bicolor*.

Ainda, possivelmente o escasso material coletado no Suriname, Guiana e Guiana Francesa e até então associado a *O. bicolor*, corresponde à *O. nitedulus*. Isso é corroborado pelos resultados obtidos por Júnior et al. (2016), que reportam que sequências do gene mitocondrial citocromo oxidase I de indivíduos identificados como *Oecomys bicolor*, provenientes das Guianas e Suriname, agruparam-se em um clado com grande distância genética (cerca de 8,4%) em relação a outro clado, cujo único representante é da região do rio Tapajós (o qual pode representar um indivíduo de uma das espécies novas aqui descritas, *O. sp. 1*, *O. sp. 3*, *O. sp. 4* ou *O. sp. 6*).

Mesmo com a ausência de dados moleculares da série-tipo, diante da análise conjugada entre vários tipos de dados de novos indivíduos da Guiana, além de outros da Guiana Francesa, aceita-se que as evidências morfológicas são contundentes para o reconhecimento de *O. nitedulus* como uma espécie válida, cuja distribuição restringe-se à região das Guianas.

4.1.3 *Oecomys cleberi*

Ao longo da história, *Oecomys cleberi* é uma espécie que tradicionalmente sempre foi associada ao complexo *Oecomys bicolor* (Musser e Carleton, 2005), devido à sua grande similaridade morfológica com esse táxon. Entretanto, Rocha et al. (2012) reportaram, através de evidências morfológicas e de sequências de DNA mitocondrial, que *O. cleberi* e *O. bicolor* são espécies distintas, sendo a primeira aparentemente endêmica do Cerrado e relacionada à segunda, amplamente distribuída por toda a Amazônia. Ainda assim, Carleton e Musser (2015) argumentam que a discriminação

morfológica das duas espécies e a extensão da distribuição geográfica de *O. cleberi* requeriam estudos mais aprofundados.

Tendo isso em vista e considerando-se os dados analisados no presente estudo, constata-se que *O. cleberi* e *O. bicolor* são entidades distintas, uma vez que segregam-se molecularmente, com divergências variando de $1,0\pm 0,3\%$ (BFIB) a $3,7\pm 0,6\%$ (CITB), e apresentam caracteres morfológicos qualitativos distintos (Tabela 4), apesar de exibirem medições morfométricas parcialmente sobrepostas (Figura 3). Todavia, possivelmente isso está associado à sua ampla distribuição geográfica, que é acompanhada de ampla variação morfológica, assim como relatado por Rocha et al. (2012) e neste trabalho.

Além disso, *O. cleberi* trata-se da espécie de *Oecomys* de pequeno porte com maior abrangência geográfica no Brasil, exclusiva àquela de *O. bicolor*, ocorrendo desde a porção sudoeste de Minas Gerais até as proximidades da margem esquerda do rio Madeira. Registra-se essa espécie no Cerrado dos estados do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Tocantins e Goiás, matas de galeria do Distrito Federal, além da Floresta Amazônica do Mato Grosso, Pará e Rondônia (Figura 4).

Em relação aos dados de distribuição fornecidos por Rocha et al. (2012), os registros encontrados no presente estudo acrescentam novas localidades de ocorrência no Cerrado de todos os estados já citados, além do registro inédito dessa espécie no sul da Amazônia brasileira.

4.2 Rios amazônicos como delimitadores da distribuição de *Oecomys* de pequeno porte

Nos últimos quatro anos, foram realizadas importantes coletas sistemáticas na região do rio Tapajós pela equipe da Dra. Ana Cristina Mendes-Oliveira, as quais preencheram uma lacuna importante de distribuição de *Oecomys*, e mostraram que, para o complexo *O. bicolor*, há uma alta diversidade de espécies simpátricas na área. Quatro

(*Oecomys* sp. 1, *O.* sp. 3, *O.* sp. 4 e *O.* sp. 6) dos cinco novos táxons aqui descritos têm ocorrência nas margens deste curso d'água, o qual está incluído na área de endemismo nomeada Tapajós (Silva et al., 2005).

O rio Tapajós parece atuar como uma importante barreira para *Oecomys* sp. 1 e *O.* sp. 6, as quais restringem-se à margem esquerda (Figuras 4 e 5), seguindo as premissas da Hipótese de Rios como Barreiras, proposta inicialmente por Wallace (1852). Além de limitar a distribuição das espécies, os rios da Amazônia separam faunas distintas, servindo também como barreiras ao fluxo gênico e, assim, promovendo a divergência de espécies.

Padrão semelhante a esse já havia sido observado por Patton et al. (2000) em trabalho pioneiro de coleta sistemática de pequenos mamíferos realizado ao longo do Rio Juruá, visando testar duas premissas evolutivas: 1) se os rios marcam os limites de áreas geográficas, dentro dos quais há uma comunidade semelhante de espécies, mas entre quais espécies as composições são diferentes, e 2) a resistência de qualquer barreira pode diminuir em direção à cabeceira de um rio, onde o canal é mais estreito e facilita a passagem de espécies entre margens opostas.

Patton et al. (2000) identificaram dois clados cerca de 7,29% divergentes, porém nomeados conjuntamente como *Oecomys* sp., cujas amostras são provenientes de pontos em que o rio tem maior largura. No presente estudo, essa divergência é ainda maior (~ 7,4%), o que corrobora as inferências anteriores dos autores de que o Rio Juruá pode ter atuado como um facilitador da diversificação entre táxons. O mesmo pode ser considerado para *O.* sp. 1 e *O.* sp. 6, cujos pontos de coleta situam-se em áreas onde o rio Tapajós é mais caudaloso. Entretanto, essa suposição não pode ser feita para *O.* sp. 3, uma vez que em locais próximos às nascentes, observa-se indivíduos coletados em ambas as margens (Figura 5).

Para *O. bicolor*, cuja abrangência geográfica é a maior na Amazônia, o rio Juruá não se apresenta como um delimitador eficiente, pois encontram-se amostras situadas em ambas as margens dos rios. Apesar disso, conforme reportado por Patton et al. (2000), as amostras de *O. bicolor* dessa região mostram-se distintas daquela da cabeceira do rio, a qual agrupa-se com amostras do norte do Peru, formando o clado *O. sp. 2* (Figura 5). Tal fato reforça que essas duas linhagens tratam-se de grupos separados, embora sejam simpátricos em suas áreas de ocorrência.

Em suma, o conjunto de análises mostra que há concordância entre os diferentes tipos de dados, uma vez que as análises morfométricas recuperam os mesmos agrupamentos distintos obtidos como clados moleculares, além de que esses são acompanhados por padrões morfológicos qualitativos diagnosticáveis para os grupos. Sendo assim, reconhece-se a existência de onze clados para o complexo *O. bicolor*, sendo um deles a espécie sênior *O. bicolor*, um associado ao nome *O. cleberi*, um como revalidação de nome (*O. nitedulus*), cinco considerados espécies novas e outros três que ainda necessitam de avaliações morfológicas, mas que já se mostram molecularmente diferentes.

4.3 Considerações taxonômicas sobre *Oecomys*

Atualmente, considera-se *Oecomys* como um dos gêneros de roedores orizomíinos mais diversos, com 17 espécies válidas (Carleton e Musser, 2015; Pardinãs et al., 2016). Tendo em vista as proposições feitas sobre a revalidação de *O. nitedulus* e o reconhecimento de oito novas linhagens, este número aumenta para 26 táxons válidos, reafirmando a condição de que complexos de espécie em geral abrigam espécies crípticas, sendo um padrão corriqueiro para diferentes grupos de vertebrados na Amazônia: peixes (Melo et al., 2011; Cooke et al., 2012), anfíbios (Betancourth-Cundar et al., 2016; Peloso et al., 2016); répteis não-avianos (Miralles e Carranza, 2010; Sturaro e

Avila-Pires, 2011), aves (Sousa-Neves et al., 2013; Fernandes et al., 2014) e mamíferos (Velazco et al., 2010; Pavan et al., 2012), incluindo pequenos roedores (Hanson et al., 2010, 2015; Nascimento et al., 2013).

A grande diversidade encontrada reflete ainda a necessidade de estudos taxonômicos mais aprofundados para alguns táxons nominais atribuídos ao gênero. De acordo com as filogenias inferidas, observa-se que duas amostras geradas neste trabalho, provenientes da Fazenda Nhumirim, em Corumbá (MNML 1915, 1917), e outra de Rio Miranda, comunidade de Passo do Lontra (número do Genbank HM594606), todas do Mato Grosso do Sul, agruparam-se no clado de *O. franciscorum*, cuja divergência interna é de $0,5\pm 0,2\%$. Essas considerações estão de acordo com aquelas de Pardiñas et al. (2016) de que esse táxon ocorre também no Pantanal do Brasil, além do Chaco Úmido argentino. Entretanto, espécimes alocados pelos mesmos autores a *O. mamorae* e *O. cf. mamorae* mostram-se parafiléticos, com relações intraclados com baixa resolução, sugerindo que o grupo *mamorae* necessita de revisão taxonômica.

Outro clado recuperado nas análises filogenéticas é aquele nomeado como *O. sp. 9*, o qual já havia sido previamente relatado por Rocha et al. (2011, 2012) como grupo-irmão de *O. roberti*. No presente estudo, com a adição de novas amostras, um clado inédito foi recuperado, reconhecido como *O. sp. 10*, e este sim aparece como táxon mais próximo de *O. sp. 9*, ambos relacionados a *O. roberti* com suporte máximo. Além disso, em trabalho recente, Rocha et al. (no prelo) avaliaram o *status* taxonômico de *O. sp. 9* por dados moleculares, morfométricos e morfológicos, reconhecendo-a como uma espécie filogeneticamente próxima, porém distinta, de *O. roberti*.

Rosa et al. (2012) reconheceram *O. paricola* como um complexo de espécies, para a qual existem dois cladros 3,9% divergentes, estruturados geograficamente, um com amostras da região de Belém e outro com amostras da Ilha do Marajó, no Pará. No presente trabalho, exemplares de ambos os cladros agrupam-se junto a *O. sp. 11*, com

divergência interna de $2,9\pm 0,2\%$ e suporte estatístico alto nas análises filogenéticas. *Oecomys* sp. 11 inclui ainda novas sequências da Ilha do Marajó, Moju, Parauapebas, Santarém e Senador José Porfírio. Esses dados são discordantes dos resultados de Rosa et al. (2012), pois demonstram a formação de um clado único, distribuído no nordeste do Pará. Apesar disso, *O. paricola* aparenta ser um complexo de espécies, pois, além de *O.* sp. 11, há um clado distinto que aloca espécimes do sudoeste do Pará.

5. REFERÊNCIAS

- Agrizzi, J., A.C. Loss, A.P.C. Farro, R. Duda, L.P. Costa e Y.L.R. Leite. 2012. Molecular diagnosis of Atlantic Forest mammals using mitochondrial DNA sequences: didelphid marsupials. *The Open Zoology Journal* 5(Supplement 1–M2):2–9.
- Andrade, A.F.B. e C.R. Bonvicino. 2003. A new karyological variant of *Oecomys* (Rodentia: Sigmodontinae) and its phylogenetic relationship based on molecular data. *Genome* 46:195–203.
- Andrades-Miranda, J., L.F.B. Oliveira, N.I.T. Zanchin e M.S. Mattevi. 2001. Chromosomal description of the rodent genera *Oecomys* and *Nectomys* from Brazil. *Acta Theriologica* 46:269–278.
- Ben Faleh, A.R., J.F. Cosson, C. Tatard, B. Othmen, A.K. Said e L. Granjon. 2010. Are there two cryptic species of the lesser Jerboa *Jaculus jaculus* (Rodentia, Dipodidae) in Tunisia? Evidence from molecular, morphometric, and cytogenetic data. *Biological Journal of the Linnaean Society* 99:673–686.
- Betancourth-Cundar, M., A.P. Lima, W. Hödl e A. Amézquita. 2016. Decoupled Evolution between Senders and Receivers in the Neotropical *Allobates femoralis* frog complex. *Plos One* 11:e0155929.

- Bonvicino, C.R., J.A. Oliveira e P.S. D'Andrea. 2008. *Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS. 120 pp.
- Bonvicino, C.R., F. Casado e M. Weksler. 2014. A new species of *Cerradomys* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from Central Brazil, with remarks on the taxonomy of the genus. *Zoologia* 31:525–540.
- Borisenko, A.V., B.K. Lim, N.V. Ivanova, R.H. Hanner e P.D.N. Herbert. 2008. DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources* 8:471–479
- Bradley, R.D. e R.J. Baker. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy* 82:960–973.
- Bruford, M.W., O. Hanotte, J.F.Y. Brookfield e T. Burke. 1992. *Single-Locus and DNA fingerprinting*. In: (A.R. Hoelzel, ed.) *Molecular genetic analyses of populations. A Practical Approach*, IRL Press, Oxford. p. 225–269.
- Carmignotto, A.P., M.D. Vivo e A. Langguth. 2012. *Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America*. In: (BD Patterson and LP Costa, eds.) *Bones, clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois. p. 307–350.
- Carmignotto, A.P., A.M. Bezerra e F.H. Rodrigues. 2014. Nonvolant small mammals from a southwestern area of Brazilian Cerrado: diversity, habitat use, seasonality, and biogeography. *Therya* 5:535–558.
- Carleton, M.D., L.H. Emmons e G.G. Musser. 2009. A new species of the rodent genus *Oecomys* (Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini) from eastern Bolivia, with emended definitions of *O. concolor* (Wagner) and *O. mamorae* (Thomas). *American Museum Novitates* 3661:1–32.

- Carleton, M.D. e G.G. Musser. 2015. *Genus Oecomys Thomas, 1906*. In: (J.L. Patton, U.F.J. Pardiñas e G. D'Elía, eds.) *Mammals of South America*, volume 2, Rodents. The University of Chicago Press, Chicago. p. 393–417.
- Chiquito, L.A., G. D'Elía e A.R. Percequillo. 2014. Taxonomic review of genus *Sooretamys* Weksler, Percequillo & Voss (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): an integrative approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171:842–877.
- Clare, E.L., A.M. Adams, A.Z. Maya-Simões, J.L. Eger, P.D. Hebert e M.B. Fenton. 2013. Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii*. *BMC Evolutionary Biology* 13:26.
- Cooke, G.M., N.L. Chao e L.B. Beheregaray. 2012. Five cryptic species in the amazonian catfish *Centromochlus existimatus* identified based on biogeographic predictions and genetic data. *Plos One* 7:e48800.
- Costa, B.M.A., L. Geise, L.G. Pereira e L.P. Costa. 2011. Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 92:945–962.
- Cracraft, J. 1983. *Species concepts and speciation analysis*. In: (R.F. Johnston, ed.) *Current ornithology*. Plenum Press, New York. p. 159–187.
- Darriba, D., G.L. Taboada, R. Doallo e D. Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9:772.
- Dayrat, B. 2005. Toward integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:407–415.
- D'Elía, G., J.D. Hanson, M.R. Mauldin, P. Teta e U.F. Pardiñas. 2015. Molecular systematics of South American marsh rats of the genus *Holochilus* (Muroidea, Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 96:1081–1094.
- Drummond, A.J., M.A. Suchard, D. Xie e A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29:1969–1973.

- Ellerman, J.R. 1941. *The families and genera of living rodents. Vol. II. Family Muridae*. British Museum (Natural History), London. 690 pp.
- Fernandes, A.M., M. Wink, C. Sardelli e A. Aleixo. 2014. Multiple speciation across the Andes and throughout Amazonia: the case of the spot-backed antbird species complex (*Hylophylax naevius*/*Hylophylax naevioides*). *Journal of Biogeography* 41:1094–1104.
- Gardner, A.L. e J.L. Patton. 1976. Karyotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetidae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical Cricetinae complex. *Occasional Papers Museum of Zoology* 49:1–48.
- González, P., Y.E. Sawyer, M. Avila, A.G. Armién, B. Armién e J.A. Cook. 2010. Variation in cytochrome-b haplotypes suggests a new species of *Zygodontomys* (Rodentia: Cricetidae) endemic to Isla Coiba, Panama. *Zoologia* 27:660–665.
- González-Iltig, R.E., J. Salazar-Bravo, R.M. Barquez e C.N. Gardenal. 2010. Phylogenetic relationships among species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) from Central and South America. *Zoologica Scripta* 39:511–526.
- Granjon, L., V.M. Aniskin, V. Volobouev e B. Sicard. 2002. Sand-dwellers in rocky habitats: a new species of *Gerbillus* (Mammalia: Rodentia) from Mali. *Journal of Zoology* 256:181–190.
- Guindon, S., J.F. Dufayard, V. Lefort, M. Anisimova, W. Hordijk e O. Gascuel. 2010. New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* 59:307–321.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper e P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1–9.
- Hanson, J.D., J.L. Indorf, V.J. Swier e R.D. Bradley. 2010. Molecular divergence within the *Oryzomys palustris* complex: evidence for multiple species. *Journal of Mammology* 91:336–347.

- Hanson, J.D., G. D'Elía, S. Ayers, S. Cox, S. Burneo e T. Lee. 2015. A new species of fish-eating rat, genus *Neusticomys* (Sigmodontinae), from Ecuador. *Zoological Studies* 54:49.
- Hebert, P.D.N., A. Cywinska, S.L. Ball e J.R. DeWaard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 270:313–321.
- Hebert, P.D.N., E.H. Penton, J.M. Burns, D.H. Janzen e W. Hallwachs. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:14812–14817.
- Helgen, K.M. 2005. A new species of murid rodent (genus *Mayermys*) from south-eastern New Guinea. *Mammalian Biology* 70:61–67.
- Hershkovitz, P. 1960. Mammals of northern Colombia, preliminary report no. 8: Arboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys*, genus *Oryzomys*. *Proceedings of the United States National Museum* 110:513–568.
- Hornsby, A.D. e M.D. Matocq. 2012. Differential regional response of the bushy-tailed woodrat (*Neotoma cinerea*) to late Quaternary climate change. *Journal of Biogeography* 39:289–305.
- IUPAC. 1974. Abbreviations and symbols for nucleic acids, polynucleotides and their constituents. *Pure and Applied Chemistry* 40:227–331.
- Jansa, S., F.K. Barker e L.R. Heaney. 2006. The pattern and timing of diversification of Philippine endemic rodents: evidence from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Systematic Biology* 55:73–88.
- Júnior, R.G.G., C.H. Schneider, T. de Lira, N.D.M. Carvalho, E. Feldberg, M.N.F. Silva e M.C. Gross. 2016. Intense genomic reorganization in the genus *Oecomys* (Rodentia, Sigmodontinae): comparison between DNA barcoding and mapping of repetitive

- elements in three species of the Brazilian Amazon. *Comparative cytogenetics* 10:401.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111–120.
- Lecompte, E., C. Brouat, J.M. Duplantier, M. Galan, L. Granjon, A. Loiseau, K. Mouline e J.F. Cosson. 2005. Molecular identification of four cryptic species of *Mastomys* (Rodentia, Murinae). *Biochemical Systematics and Ecology* 33:681–689.
- Leite, Y.L.R., P.J.R. Kok e M. Weksler. 2015. Evolutionary affinities of the ‘Lost World’ mouse suggest a late Pliocene connection between the Guiana and Brazilian shields. *Journal of Biogeography* 42:706–715.
- Libardi, G.S e A.R. Percequillo. 2016. Variation of craniodental traits in russet rats *Euryoryzomys russatus* (Wagner, 1848) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) from Eastern Atlantic Forest. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology* 262:57–74.
- Machado, L.F., Y.L.R. Leite, A.U. Christoff e L.G. Giugliano. 2013. Phylogeny and biogeography of tetralophodont rodents of the tribe Oryzomyini (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zoologica Scripta* 43:119–130.
- Machado, L.F., M.H. Passaia, F.P. Rodrigues, F.B. Peters, J. Sponchiado, V.H. Valiati e A.U. Christoff. 2015. Molecular phylogenetic position of endangered *Wilfredomys* within Sigmodontinae (Cricetidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences and comments on *Wiedomyini*. *Zootaxa* 3986:421–434.
- Melo, B.F., R.C. Benine, T.C. Mariguela e C. Oliveira. 2011. A new species of *Tetragonopterus* Cuvier, 1816 (Characiformes: Characidae: Tetragonopterinae) from the rio Jari, Amapá, northern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9:49–56.

- Miralles, A. e S. Carranza. 2010. Systematics and biogeography of the neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:857–869.
- Musser, G.G. e M.D. Carleton. 1993. *Family Muridae*. In: (D.E. Wilson e D.M. Reeder, eds.), *Mammal species of the world: A Taxonomic and Geographic Reference*, 2ª ed, Smithsonian Institution Press, Washington. p. 501–755.
- Musser, G.G. e M.D. Carleton. 2005. *Superfamily Muroidea*. In: (D.E. Wilson e D.M. Reeder, eds.), *Mammal species of the world: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3ª ed, Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 894–1531.
- Nascimento, F.F., A. Lazar, A.N. Menezes, A. da Matta Durans, J.C. Moreira, J. Salazar-Bravo, S.D. Paulo e C.R. Bonvicino. 2013. The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *Plos One* 8:e61924.
- Paglia, A.P., G.A.B. Fonseca, A.B. Rylands, G. Herrmann, L.M.S. Aguiar, A.G. Chiarello, Y.L.R. Leite, L.P. Costa, S. Siciliano, M.C.M. Kierulff, S.L. Mendes, V.C. Tavares, R.A. Mittermeier e J.L. Patton. 2012. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. 2. ed. *Occasional Papers in Conservation Biology* 6:1–76.
- Pardiñas, U.F.J., P. Teta, J. Salazar-Bravo, P. Myers e C.A. Galliari. 2016. A new species of arboreal rat, genus *Oecomys* (Rodentia, Cricetidae) from Chaco. *Journal of Mammalogy* 97:1177–1196.
- Patton, J.L. e M.N.F. da Silva. 1995. A review of the spiny mouse genus *Scolomys* (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae) with the description of a new species from the western Amazon of Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 108:319–337.

- Patton, J.L., M.N.F. Silva e J.R. Malcolm. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244:1–306.
- Patton, J., U.F.J. Pardiñas e G. D'Elía (eds.). 2015. *Mammals of South America. Volume 2, Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, IL. 1336pp.
- Pavan, S.E., R.V. Rossi e H. Schneider. 2012. Species diversity in the *Monodelphis brevicaudata* complex (Didelphimorphia: Didelphidae) inferred from molecular and morphological data, with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 165:190–223.
- Peloso, P.L.V., V.G.D. Orrico, C.F.B. Haddad, G.R. Lima-Filho e M.J. Sturaro. 2016. A new species of clown tree frog, *Dendropsophus leucophyllatus* species group, from Amazonia (Anura, Hylidae). *South American Journal of Herpetology* 11:66–80.
- Percequillo, A.R. 2006. Guia para nomenclatura e padronização da descrição da dentição nos roedores sigmodontíneos. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia* 47:5–11.
- Percequillo, A.R., M. Weksler e L.P. Costa. 2011. A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161:357–390.
- Prado, J.R. e A.R. Percequillo. 2017. Systematic Studies of the Genus *Aegialomys* Weksler et al., 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): Geographic Variation, Species Delimitation, and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*. doi:10.1007/s10914-016-9360-y
- Rocha, R.G., E. Ferreira, B.M.A. Costa, I.C.M. Martins, Y.L.R. Leite, L.P. Costa e C. Fonseca. 2011. Small mammals of the mid-Araguaia River in central Brazil, with the description of a new species of climbing rat. *Zootaxa* 2789:1–34.

- Rocha, R.G., C. Fonseca, Z. Zhou, Y.L.R. Leite e L.P. Costa. 2012. Taxonomic and conservation status of the elusive *Oecomys cleberi* (Rodentia, Sigmodontinae) from central Brazil. *Mammalian Biology* 77:414–419.
- Rosa, C.C., T. Flores, J.C. Pieczarka, R.V. Rossi, M.I.C. Sampaio, J.D. Rissino, P.J.S. Amaral e C.Y. Nagmachi. 2012. Genetic and morphological variability in South American rodent *Oecomys* (Sigmodontinae, Rodentia): evidence for a complex of species. *Journal of Genetics* 91:265–277.
- Salazar-Bravo, J., U.F.J. Pardiñas e G. D'elía. 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta* 42:250–261.
- Silva, J.M.C., A.B. Rylands e G.A.B. Fonseca. 2005. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade* 1:124–131.
- Smith, M.F. e J.L. Patton. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution* 6:89–128.
- Sousa-Neves, T., A. Aleixo, e F. Sequeira. 2013. Cryptic patterns of diversification of a widespread Amazonian woodcreeper species complex (Aves: Dendrocolaptidae) inferred from multilocus phylogenetic analysis: implications for historical biogeography and taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68:410–424.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30:1312–1313.
- Steppan, S.J. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana Zoology, New Series* 80:1–112.

- Steppan, S.J., R.M. Adkins e J. Anderson. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* 53:533–553.
- Stuart, B.L., R.F. Inger e H.K. Voris. 2006. High level of cryptic species diversity revealed by sympatric lineages of Southeast Asian forest frogs. *Biology letters* 2: 470–474.
- Steppan. S.J., R.M. Adkins, P.Q. Spinks e C. Hale. 2005. Multigene phylogeny of the Old World mice, Murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:370–388.
- Sturaro, M.J. e T.C.S. Avila-Pires. 2011. Taxonomic revision of the geckos of the *Gonatodes concinnatus* complex (Squamata: Sphaerodactylidae), with description of two new species. *Zootaxa* 2869:1–36.
- Tamrin, N.A.M. e M.T. Abdullah. 2011. Molecular phylogenetics and systematics of five genera of Malaysian murine rodents (*Maxomys*, *Sundamys*, *Leopoldamys*, *Niviventer* and *Rattus*) inferred from partial mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI) gene. *Journal of Science and Technology in the Tropics* 7:75–86.
- Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski S. e Kumar. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30:2725–2729.
- Tate, G.H.H. 1932. The taxonomic history of the South and Central American cricetid rodents of the genus *Oryzomys*. Part 1: Subgenus *Oryzomys*. *American Museum Novitates* 579:1–18.
- Taylor, P.J., S. Maree, J. Van Sandwyk, J.C.K. Peterhans, W.T. Stanley, E. Verheyen, P. Kaliba, W. Verheyen, P. Kaleme e N.C. Bennett. 2009. Speciation mirrors geomorphology and palaeoclimatic history in African laminate-toothed rats (Muridae: Otomyini) of the *Otomys denti* and *Otomys lacustris* species-complexes in the

- 'Montane Circle' of East Africa. *Biological Journal of the Linnean Society* 96:913–941.
- Teletchea, F. 2010. After 7 years and 1000 citations: Comparative assessment of the DNA barcoding and the DNA taxonomy proposals for taxonomists and non-taxonomists. *Mitochondrial DNA* 21:206–226.
- Thomas, O. 1906. Notes on South American rodents. III. A new *Oecomys* and two new species of *Holochilus*. *Annals and Magazine of Natural History* 18: 445–448.
- Thomas, O. 1909. Notes on some South American mammals, with descriptions of new species. *Annals and Magazine of Natural History* 4:230–242.
- Velazco, P.M., B.D. Patterson e A.L. Gardner. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 159:785–812.
- Voss, R.S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:262–493.
- Voss, R.S. 1991. An introduction to the Neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. *The Bulletin of the American Museum of Natural History* 210:1–113.
- Voss, R.S., D.P. Lunde e N.B. Simmons. 2001. Mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 2: Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 263:1–236.
- Voss, R.S., D.W. Fleck, R.E. Strauss, P.M. Velazco e N.B. Simmons. 2016. Roosting ecology of Amazonian bats: evidence for guild structure in hyperdiverse mammalian communities. *American Museum Novitates* 3870:1–43.
- Wallace, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20:107–110.

- Weksler, M. 2003. Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29:331–349.
- Weksler, M. 2006. Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 296:1–149.
- Willows-Munro, S e C.A. Matthee. 2009. The evolution of the southern African members of the shrew genus *Myosorex*: understanding the origin and diversification of a morphologically cryptic group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51:394–398.

TABELAS

Tabela 1. Medidas (mm) e pesos (g) de indivíduos do complexo *Oecomys bicolor* e espécies associadas. Os números demonstrados representam a média, intervalo (em parênteses) e tamanho da amostra utilizada, respectivamente.

	<i>O. bicolor</i>	<i>O. nitedulus</i>	<i>O. sp. 1</i>	<i>O. sp. 3</i>	<i>O. sp. 4</i>	<i>O. sp. 5</i>	<i>O. sp. 6</i>	<i>O. cleberi</i>	<i>O. rutilus</i>	<i>O. auyantepui</i>
HB	95,37 (66-114) 35	118 (-) 1	89,33 (65-105) 6	84 (62-105) 10	93,77 (77-108) 13	83 (-) 1	96,5 (74-111) 6	101,56 (81-117) 42	81,93 (66-98) 16	98,45 (88-146) 11
T	105,56 (70-125) 32	125 (-) 1	100,33 (70-130) 6	86,1 (74-117) 10	100,64 (70-118) 14	42 (-) 1	102 (88-118) 6	105,17 (57-126) 42	90,18 (60-110) 17	98,3 (60-110) 10
HF	21,26 (17-21) 37	23 (-) 1	22,17 (21-24) 6	18,55 (12-23) 11	20,46 (17-24) 14	21 (-) 1	22,2 (19-26) 5	22,65 (16-29) 42	19 (13- 23) 17	19,27 (14- 27) 11
E	13,82 (11-16) 35	12 (-) 1	14,08 (12-23) 6	12,14 (9-16) 11	13,21 (9- 19) 14	6 (-) 1	13,72 (11,3-18) 6	15,27 (10-18) 41	12,71 (8- 14) 17	19,18 (14-24) 11
W	17,7 (7-30) 10	-	23,42 (10-36) 6	19,32 (12-28) 11	28,36 (16- 42) 14	14 (-) 1	27,92 (15-43) 6	28,94 (12-42) 38	16,82 (7- 26) 16	24,4 (17- 37) 9
ONL	26,51 (20,38-28,8) 25	26,85 (24,7-28,75) 13	25,68 (20,92-28,9) 7	23,24 (20,75-24,6) 11	25,93 (23,89-28,48) 20	24,2 (-) 1	26,76 (25,81-27,77) 4	27,01 (23,49-30,1) 28	24,36 (20,38-28,08) 12	25,81 (23-29,28) 9
ZB	14,07 (12,6-15,2) 22	14,23 (13,17-15,3) 13	13,20 (10,95-15,4) 7	12,18 (10,81-13) 11	13,24 (12,06-14,36) 19	11,8 (-) 1	13,64 (12-14,72) 5	14,14 (11,58-16) 27	12,67 (11,27-14,51) 11	13,35 (11,85-14,78) 9

Tabela 1. Continuação.

	<i>O. bicolor</i>	<i>O. nitedulus</i>	<i>O. sp. 1</i>	<i>O. sp. 3</i>	<i>O. sp. 4</i>	<i>O. sp. 5</i>	<i>O. sp. 6</i>	<i>O. cleberi</i>	<i>O. rutilus</i>	<i>O. auyantepui</i>
IB	4,85 (4-5,4) 28	4,82 (4,56-5,21) 14	4,86 (4,74-5) 7	4,36 (3,96-4,7) 11	4,84 (4,53-5,27) 20	4,5 (-) 1	4,96 (4,6-5,42) 5	4,89 (4,4-5,5) 28	4,86 (4- 8,09) 12	5,16 (4,76-5,81) 9
LR	7,74 (6,51-10) 26	7,42 (6,57-8,25) 14	9,6 (8,38-11) 7	8,31 (7,11-9) 11	9,52 (7,96-10,46) 20	8,5 (-) 1	9,7 (9,21-10,3) 5	9,91 (7,93-11,2) 28	8,34 (4,1-10,01) 12	9,43 (8,82-9,93) 9
BR	4,77 (3,7-5,7) 26	4,75 (4,27-5,14) 14	4,13 (3,4-4,7) 7	3,85 (3,28-4,2) 11	4,22 (3,33-4,67) 20	4,15 (-) 1	4,2 (4,02-4,46) 5	4,36 (3,85-5,01) 28	4,15 (3,7-4,65) 12	4,58 (4,15-4,94) 9
LB	11,48 (10,47-12,7) 23	11,33 (10,82-12,86) 13	10,88 (9,86-11,2) 7	10,47 (9,88-11) 11	10,89 (10,48-11,62) 20	11,5 (-) 1	11,04 (10,58-11,56) 4	11,28 (10,17-12,2) 28	10,87 (10,23-11,5) 12	11,11 (10,49-11,94) 9
HBC	8,45 (7,79-9,2) 22	8,55 (8,13-8,79) 13	8,68 (7,18-9,6) 7	8,14 (7,65-8,7) 11	8,64 (8,15-9,36) 20	8,25 (-) 1	8,74 (8,27-9,56) 5	8,92 (8,29-9,45) 28	8,5 (7,79-9,04) 12	8,77 (8,06-9,35) 9
BZP	2,32 (1,64-2,7) 27	2,26 (1,95-2,65) 14	2,43 (2,06-2,8) 7	2,07 (1,71-2,4) 11	2,3 (2,01-2,79) 20	2 (-) 1	2,34 (2,11-2,57) 75	2,49 (2,1-2,91) 28	2,36 (1,64-3,14) 12	2,39 (1,75-2,8) 9
LD	6,82 (4,98-7,5) 27	6,86 (5,96-7,43) 14	6,68 (5,48-7,8) 7	5,69 (4,97-6,3) 11	6,7 (5,91-7,6) 20	6 (-) 1	6,91 (6,3-7,64) 5	6,96 (5,71-8,09) 28	6,2 (4,98-7,29) 12	6,8 (6,29-7,76) 9
LBP	4,99 (3,5-6,6) 26	4,45 (4,06-5,01) 14	6,21 (4,95-6,7) 7	5,58 (4,78-6,1) 11	6,23 (5,15-7,09) 20	5,9 (-) 1	6,5 (5,84-7,44) 5	6,26 (4,83-7,15) 28	5,75 (5,03-6,29) 12	6,89 (6,1-8,18) 9

Tabela 1. Continuação.

	<i>O. bicolor</i>	<i>O. nitedulus</i>	<i>O. sp.1</i>	<i>O. sp. 3</i>	<i>O. sp. 4</i>	<i>O. sp. 5</i>	<i>O. sp. 6</i>	<i>O. cleberi</i>	<i>O. rutilus</i>	<i>O. auyantepui</i>
PPL	9,9 (7,75-11,6) 21	9,42 (7,81-10,73) 12	10,39 (8,10-11,9) 7	9,34 (7,46-10,2) 11	10,38 (9,34- 11,5) 20	8,9 (-) 1	10,6 (9,76-11,04) 4	10,89 (8,73-12,4) 28	9,64 (7,75-10,76) 12	10,08 (9,03-10,72) 9
BOC	6,22 (5,77-6,5) 21	5,99 (5,57-6,43) 13	6,15 (5,72-6,5) 7	5,73 (5,47-10,2) 11	6,24 (5,82-6,77) 20	5,71 (-) 1	6,3 (6- 6,46) 4	6,36 (5,77-7,17) 28	6,14 (5,76-7,07) 12	6,5 (6,11- 6,9) 9
LAB	3,19 (2,67-4) 22	4,37 (2,56-5,38) 13	3,33 (3,13-3,6) 7	3,35 (3,17-3,8) 11	3,41 (3,06- 3,76) 20	3,1 (-) 1	3,57 (3,34-3,76) 4	3,58 (3,20-4,14) 28	3,41 (3,23- 3,7) 11	3,57 (3,28-3,8) 9
LIF	4,32 (3,66-5,1) 28	4,27 (3,74-4,71) 14	4,32 (3,17-5,3) 7	3,75 (3,15-4,2) 11	4,41 (3,86- 4,97) 20	4,1 (-) 1	4,45 (3,85-4,72) 5	4,77 (3,99-5,55) 28	4,14 (3,74-5,49) 12	4,07 (3,58-4,69) 9
BIF	2,05 (1,52-2,5) 27	2,12 (1,90-2,38) 14	2,10 (1,65-2,3) 7	1,81 (1,56-2) 11	2,08 (1,87- 2,41) 20	1,8 (-) 1	2,14 (1,85-2,37) 5	2,09 (1,8-2,37) 28	1,92 (1,8- 2,36) 12	2,09 (1,83-2,44) 9
BBP	4,93 (3,71-5,3) 25	4,79 (4,52-5,2) 13	4,81 (4,23-5,4) 7	4,32 (3,85-4,7) 11	4,68 (4,18- 5,05) 19	4,5 (-) 1	4,83 (4,62-5,07) 5	4,95 (4,27-5,41) 28	4,39 (3,71-4,85) 12	4,9 (4,63- 5,3) 9
CLM1-3	3,84 (3,26-4,1) 28	3,68 (3,52-3,85) 14	3,66 (2,77-3,91) 7	3,41 (3,28-3,52) 11	3,74 (3,31-4,03) 19	3,41 (-) 1	3,7 (3,5-3,87) 5	3,92 (3,48-4,31) 28	3,44 (3,12-3,95) 12	3,85 (3,04-4,25) 9
BM1	1,09 (0,94-1,3) 25	1,01 (0,90-1,11) 14	1,09 (1,05-1,1) 7	0,96 (0,91-1,1) 11	1,03 (0,92- 1,12) 20	1 (-) 1	1,03 (0,96-1,07) 5	1,1 (0,95-1,21) 28	0,97 (0,9- 1,1) 12	1,1 (1,02-1,13) 9

Tabela 2. Modelo evolutivo, valores de parâmetro *Gamma*, proporção de sítios invariáveis (Pinvar), razão entre transição/transversão (ti/tv) calculado para cada marcador genético, e distâncias genéticas de Kimura 2-parâmetro (K2p). Os valores de K2p apresentados representam aqueles encontrados entre os exemplares alocados às espécies de *Oecomys* (antes da barra), seguidos por valores encontrados dentro do complexo *O. bicolor* (após a barra). CITB: citocromo b; BFIB: beta-fibrinogênio; IRBP: gene da proteína ligante do fotorreceptor retinóide.

Marcador	Modelo evolutivo	<i>Gamma</i>	Pinvar	ti/tv	Distâncias K2p (%)	
					Média	Máxima
CITB	HKY	0,794	0,443	3,8058	9,6 / 6,7	11,8 / 8,9
BFIB	HKY	1,085	-	0,9151	1,8 / 1,2	4,1 / 2,9
IRBP	GTR	0,515	0,395	-	1,9 / 1,8	3,7 / 3,2

Tabela 3. *Loadings* dos dois primeiros componentes principais de 11 variáveis cranianas log₁₀-transformadas, calculados para 121 representantes do complexo *Oecomys bicolor*, *O. auyantepui* e *O. rutilus*. Vide texto para acrônimos dos caracteres.

Variável	PC 1	PC 2
IB	0,2313	0,0661
BR	0,3362	0,7442
LB	0,1667	0,1229
HBC	0,1323	-0,1341
BZP	0,4338	-0,3634
LD	0,3898	0,00489
PPL	0,2923	-0,3137
BOC	0,1333	-0,0197
LIF	0,4261	-0,3013
CLM1-3	0,2719	0,09961
BM1	0,299	0,2778
Autovalores	0,006083	0,001763
Varição explicada (%)	54,52	15,81

Tabela 4. Resumo da distribuição geográfica e comparações morfológicas entre as espécies do complexo *O. bicolor*.

Características	<i>O. bicolor</i>	<i>O. nitedulus</i>	O. sp. 1	O. sp. 3	O. sp. 4	O. sp. 5	O. sp. 6	<i>O. cleberi</i>
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA	Florestas transandinas (centro-leste do Panamá a oeste do Equador) e Amazônia (oeste da Colômbia, centro-leste da Venezuela, Peru, Equador, oeste da Bolívia e norte do Brasil	Guiana e Guiana Francesa	Brasil, no estado do Pará, na margem esquerda do rio Tapajós	Brasil, no extremo norte do estado do Mato Grosso e no Pará, entre a margem direita do rio Tapajós e a margem esquerda do rio Xingu.	Brasil, no norte do estado do Mato Grosso e no Pará, ao sul do rio Amazonas até a margem esquerda do rio Xingu.	Brasil, no estado do Amazonas, na margem esquerda do rio Madeira	Brasil, no norte de Rondônia e extremo oeste do Pará, na margem esquerda do rio Tapajós.	Brasil, no Cerrado dos estados do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Tocantins, Goiás e Minas Gerais, matas de galeria do Distrito Federal e Floresta Amazônica do Pará e Rondônia
	EXTERNAS							
Tamanho total (média)	201mm	243mm	189mm	170mm	195mm	*	198mm	207mm

Tabela 4. Continuação.

Características	<i>O. bicolor</i>	<i>O. nitedulus</i>	<i>O. sp. 1</i>	<i>O. sp. 3</i>	<i>O. sp. 4</i>	<i>O. sp. 5</i>	<i>O. sp. 6</i>	<i>O. cleberi</i>
Proporção da cauda (média em relação ao comprimento cabeça-corpo)	111%	106%	112%	102%	107%	*	106%	103%
Pincel da cauda (média)	< 5mm	4mm	4mm	5mm	4mm	*	7mm	4mm
Coloração do dorso	Pêlos médios (~ 6mm), lanosos, opacos. Jovens: cor marrom-amarelada. Adultos: cor marrom-alaranjada vibrante, misturada com pêlos marrons escuros, com flancos e laterais mais claros. Cabeça acinzentada.	Pêlos médios (~ 6mm), marrom-avermelhados brilhantes. Cabeça e regiões anteriores mais cinzentas, com pêlos pretos. Flancos tão avermelhados quanto o dorso. Laterais mais claras que o dorso, de tom alaranjado.	Pêlos médios (~ 6mm), marrom-avermelhados, misturados com pêlos acinzentados, opacos. Cabeça acinzentada. Laterais mais amareladas.	Pêlos médios (~ 6mm), com 2/3 de base cinza escuro e ponta castanho alaranjado a castanho amarelado, entremeados por pêlos pretos, de aspecto brilhante.	Pêlos longos (~ 8mm), macios e lanosos. Coloração castanho-amarelada vibrante, entremeada por pêlos pretos.	Pêlos longos (~ 10 mm) e lanosos. Coloração vibrante, com 2/3 de base cinza escuro e 1/3 final laranja-citrino.	Pêlos médios a longos (~ 7-10mm), macios. Coloração opaca vermelho escuro, mais vibrante nos flancos. Cabeça mais amarronzada e laterais do corpo e cabeça amareladas.	Pêlos médios (~ 6mm), de cor marrom-amarelada a marrom-alaranjada, finamente misturados com pêlos pretos.

Tabela 4. Continuação.

Coloração das orelhas	Marrom-escuro ou preta; face interna com pêlos amarelados a alaranjados	Marrom-escuro	Marrom na face externa; marrom-avermelhadas na parte interna.	Marrom-escuro na face externa; poucos pêlos alaranjados na borda interna; presença de tufo de pêlos alaranjados na base da orelha.	Marrom-escuro na face externa; poucos pêlos curtos castanho-amarelados na região interna.	Preta, com poucos pêlos curtos laranja-citrino na porção interna	Marrom-escuro	Jovens: marrom-escuro. Adultos: marrom claro
Coloração das patas	Pêlos curtos brancos, sobretudo nos dedos, misturados com pêlos castanho-amarelados.	Patras dianteiras com pêlos brancos; patas traseiras com pêlos castanho-amarelados.	Castanho-amarelado	Acinzentada, de aspecto prateado, com poucos pêlos marrons	Acinzentada, de aspecto prateado, com pêlos marrons escuros, resultando em uma mancha conspícua (menos acentuada que em <i>Rhipidomys</i>).	Patras dianteiras com pêlos brancos e patas traseiras com pêlos castanho-amarelados, brancos nos dedos.	Acinzentada, de aspecto prateado, com poucos pêlos marrons.	Poucos pêlos de base marrom-escuro e ponta branca.
Região plantar das patas posteriores	Sem escamas	Sem escamas	Sem escamas	Com poucas escamas	Sem escamas	Sem escamas	Sem escamas	Sem escamas

Tabela 4. Continuação.

Características	<i>O. bicolor</i>	<i>O. nitedulus</i>	<i>O. sp. 1</i>	<i>O. sp. 3</i>	<i>O. sp. 4</i>	<i>O. sp. 5</i>	<i>O. sp. 6</i>	<i>O. cleberi</i>
CRANIANAS								
Nasais	Curtos, com margens posteriores em forma de V	Curtos, com margens posteriores arredondadas.	Curtos, com margens posteriores arredondadas.	Curtos, com margens posteriores em forma de V	Curtos, com margens posteriores arredondadas.	Curtos, com margens posteriores arredondadas.	Mais longos, com margens posteriores arredondadas.	Curtos, com extremidade posterior arredondada ou em forma de V
Lacrimais	Contato com maxilar	Contato com maxilar e frontal.	Contato com maxilar e frontal.	Contato com maxilar	Contato com maxilar	**	Contato com maxilar e frontal.	Contato com maxilar e frontal.
Arco zigomáticos	Arredondados (podem apresentar constrições na porção rostral)	Forma de ampulheta ou convergentes na margem anterior.	Quadrados, com constrição mediana	Arredondados, com leve constrição na porção mediana e pouco alargados na porção posterior	Arredondados	Quadrados	Arredondados	Quadrados, podendo ser mais alargados na região posterior
Forâmens incisivos	Longos, em formato de bala (convergentes anteriormente com margens posteriores paralelas entre si)	Longos, em formato de bala ou ovais	Longos, em formato de bala	Longos e estreitos, em formato de bala ou elipse (convergentes anterior e posteriormente)	Longos, em formato de bala	Longos, em formato de elipse	Longos, em forma de diamante (convergentes anterior e posteriormente e angulados na região mediana)	Longos, em formato de bala

Tabela 4. Continuação.

Características	<i>O. bicolor</i>	<i>O. nitedulus</i>	<i>O. sp. 1</i>	<i>O. sp. 3</i>	<i>O. sp. 4</i>	<i>O. sp. 5</i>	<i>O. sp. 6</i>	<i>O. cleberi</i>
Mastoide	Fenestra pequena, em contato com o exoccipital	Ossificado	Ossificado (70%) ou com fenestra pequena em contato com o exoccipital (30%)	Fenestra conspícua e larga	Fenestra conspícua e larga	Fenestra conspícua e larga	Ossificado (60%) ou com fenestra pequena em contato com o exoccipital (40%).	Ossificado ou com fenestra pequena a média, em contato com o exoccipital.
Incisivos	Ortodontes ou levemente opistodontes	Opistodontes	Opistodontes	Opistodontes	Opistodontes	Opistodontes	Opistodontes	Ortodontes

* único exemplar conhecido para a espécie foi coletado após a morte e com ferimentos. Portanto, as medidas corpóreas externas não refletem com precisão o tamanho real do indivíduo.

** osso quebrado.

FIGURAS

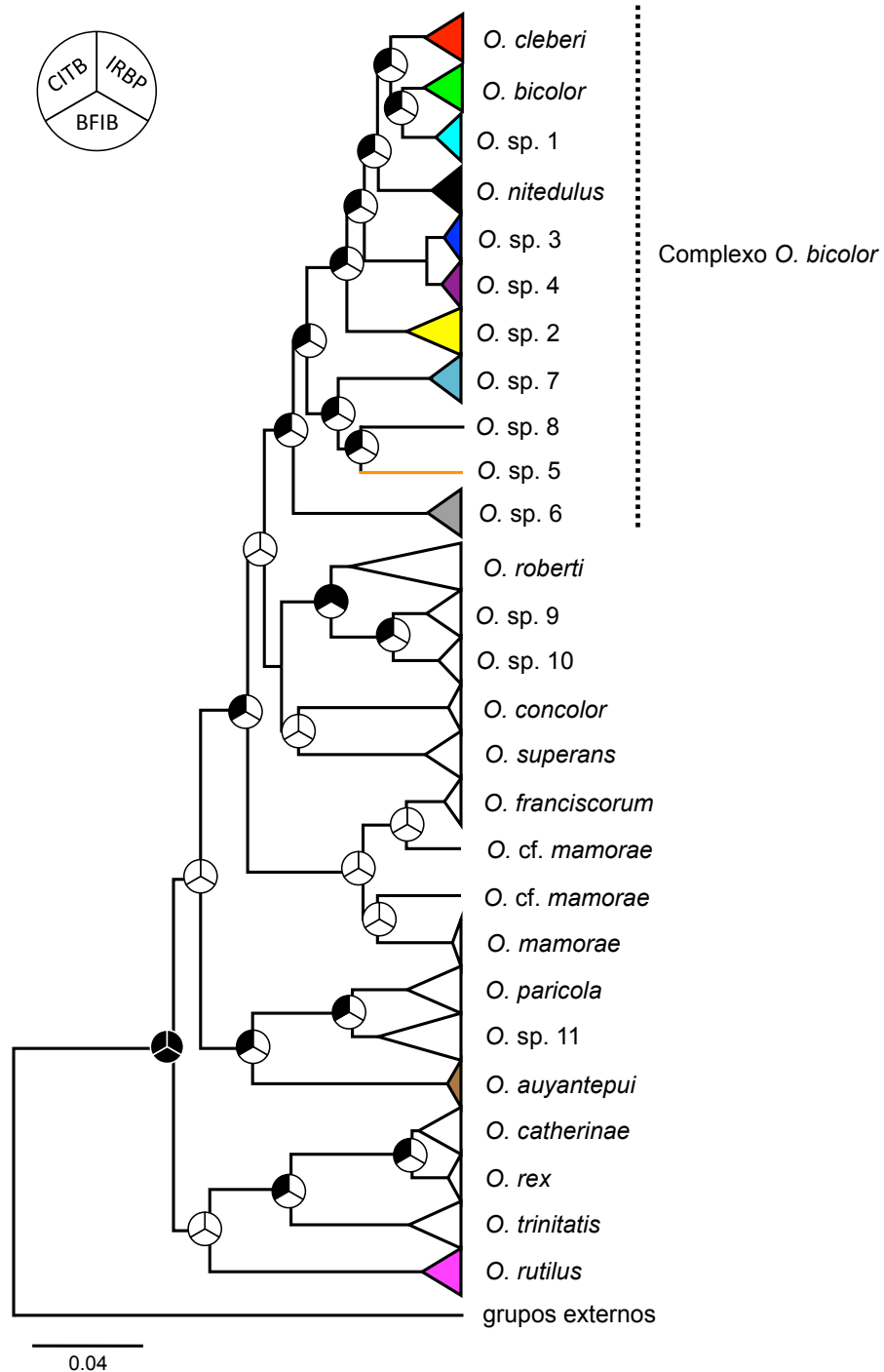


Figura 1. Relações filogenéticas entre linhagens de *Oecomys* representadas pela árvore de Inferência Bayesiana do gene mitocondrial citocromo b. Os suportes estatísticos dos cladogramas para os conjuntos de dados individuais (CITB, BFIB e IRBP) estão representados pelos círculos: preto = clado recuperado com probabilidade posterior bayesiana (PPB) $\geq 0,95$ e *bootstrap* $\geq 70\%$; branco = clado recuperado com suporte baixo. As cores utilizadas para o complexo *Oecomys bicolor*, *O. auyantepui* e *O. rutilus* correspondem às usadas para os mesmos grupos no mapa e nas análises morfométricas.

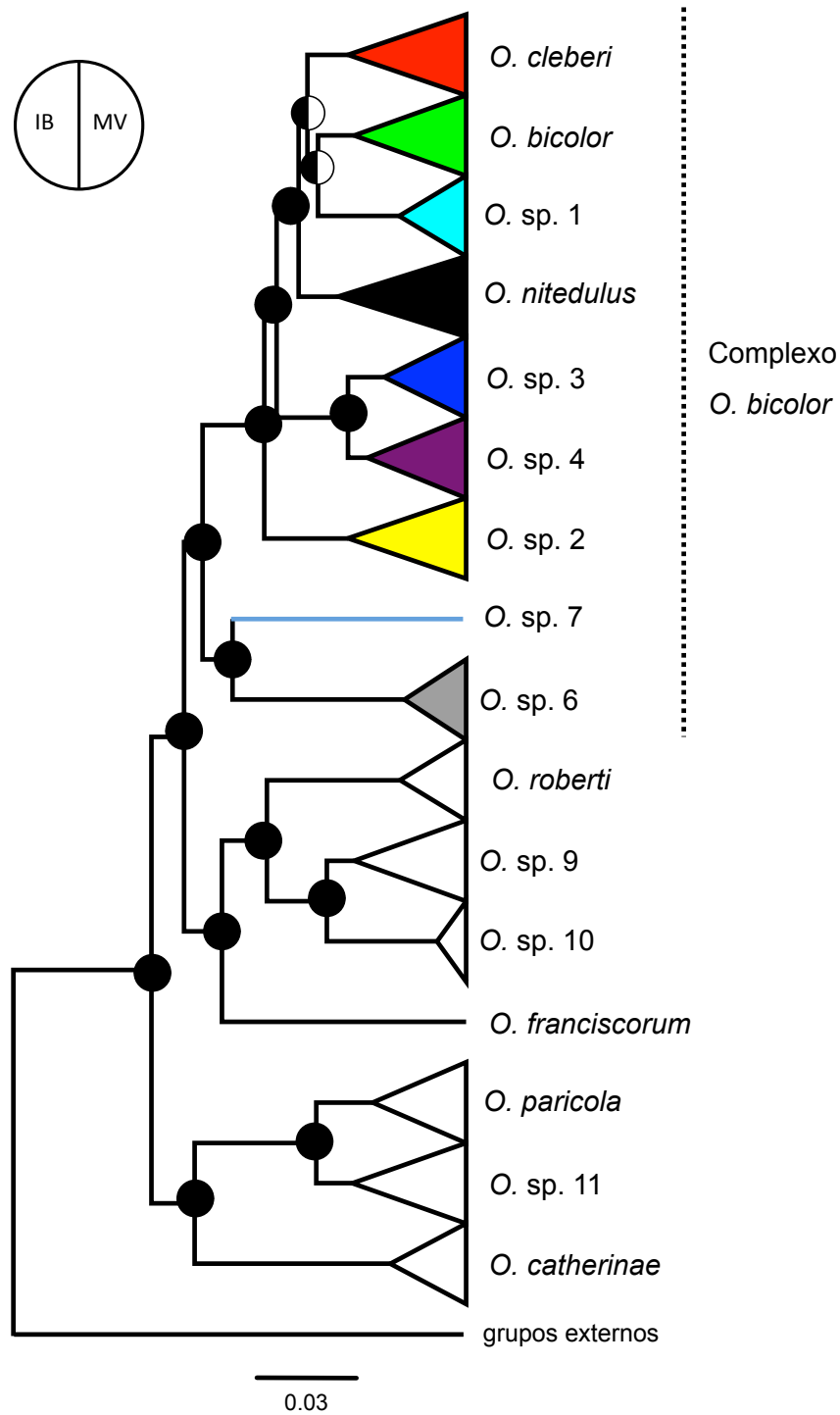


Figura 2. Relações filogenéticas entre linhagens de *Oecomys* representadas pela árvore de Inferência Bayesiana gerada a partir do conjunto de dados concatenados. Os suportes estatísticos dos clados para os diferentes critérios de otimização (inferência Bayesiana – IB e máxima verossimilhança - MV) estão representados pelos círculos: preto = clado recuperado com probabilidade posterior bayesiana (PPB) $\geq 0,95$ e *bootstrap* $\geq 70\%$; branco = clado recuperado com suporte baixo. As cores utilizadas para o complexo *Oecomys bicolor* correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos no mapa e nas análises morfométricas.

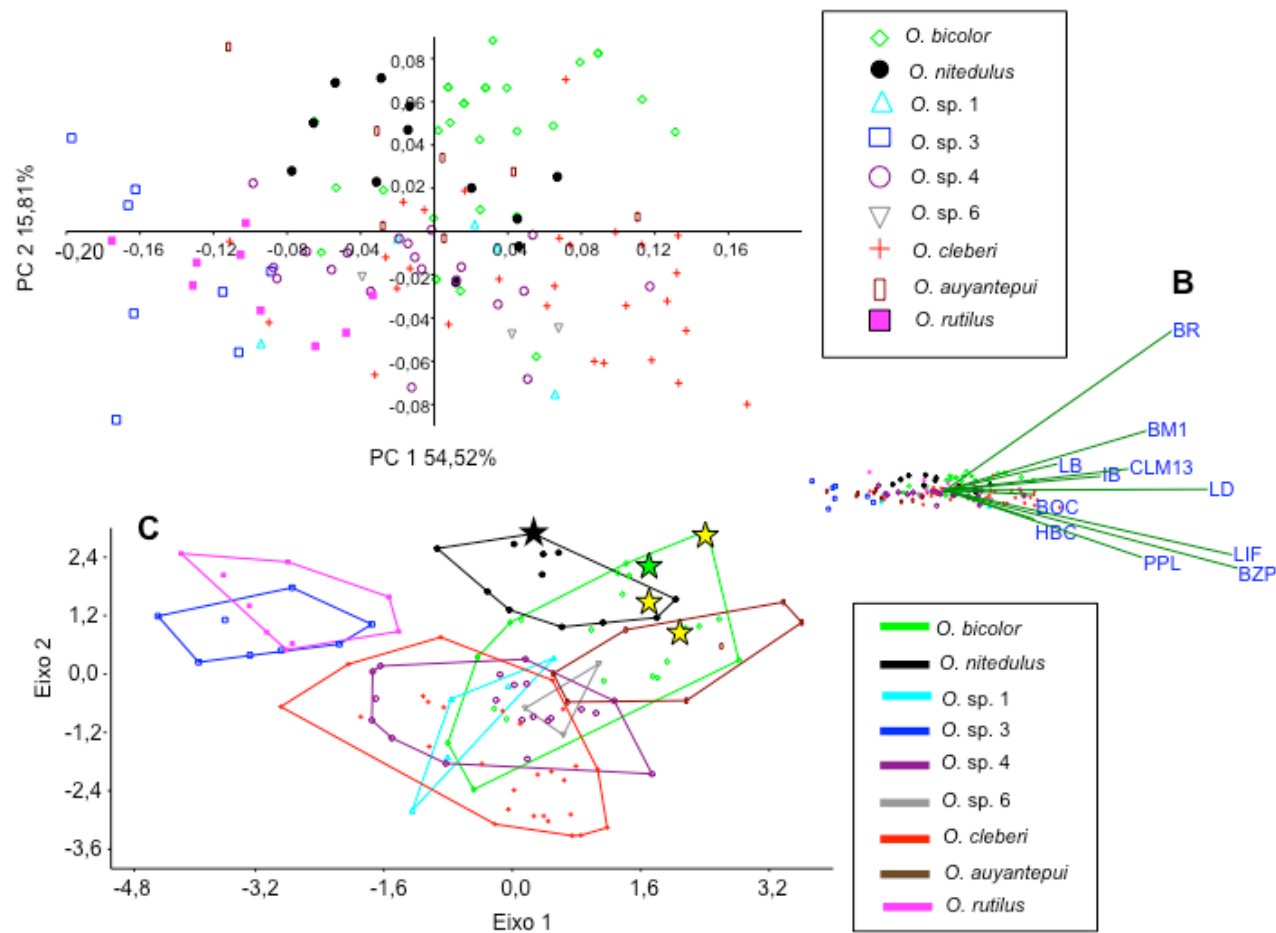


Figura 3. (A) Diagrama representando os scores dos dois primeiros componentes principais (PC 1 e PC 2) para cada espécime, (B) projeção das variáveis em relação ao PC 1 e PC 2 e (C) representação gráfica da análise das duas principais variáveis canônicas da MANOVA/CVA, obtidos a partir das medidas cranianas de sete espécies do complexo *O. bicolor*, *O. rutilus* e *O. auyantepui*. As estrelas representam os holótipos: verde – *O. bicolor*; amarelas: *O. rosilla*, *O. dryas* e *O. benevolens*; preta – *O. nitedulus*; vermelha – *O. cleberi*. As cores utilizadas correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos nas análises filogenéticas e mapas.

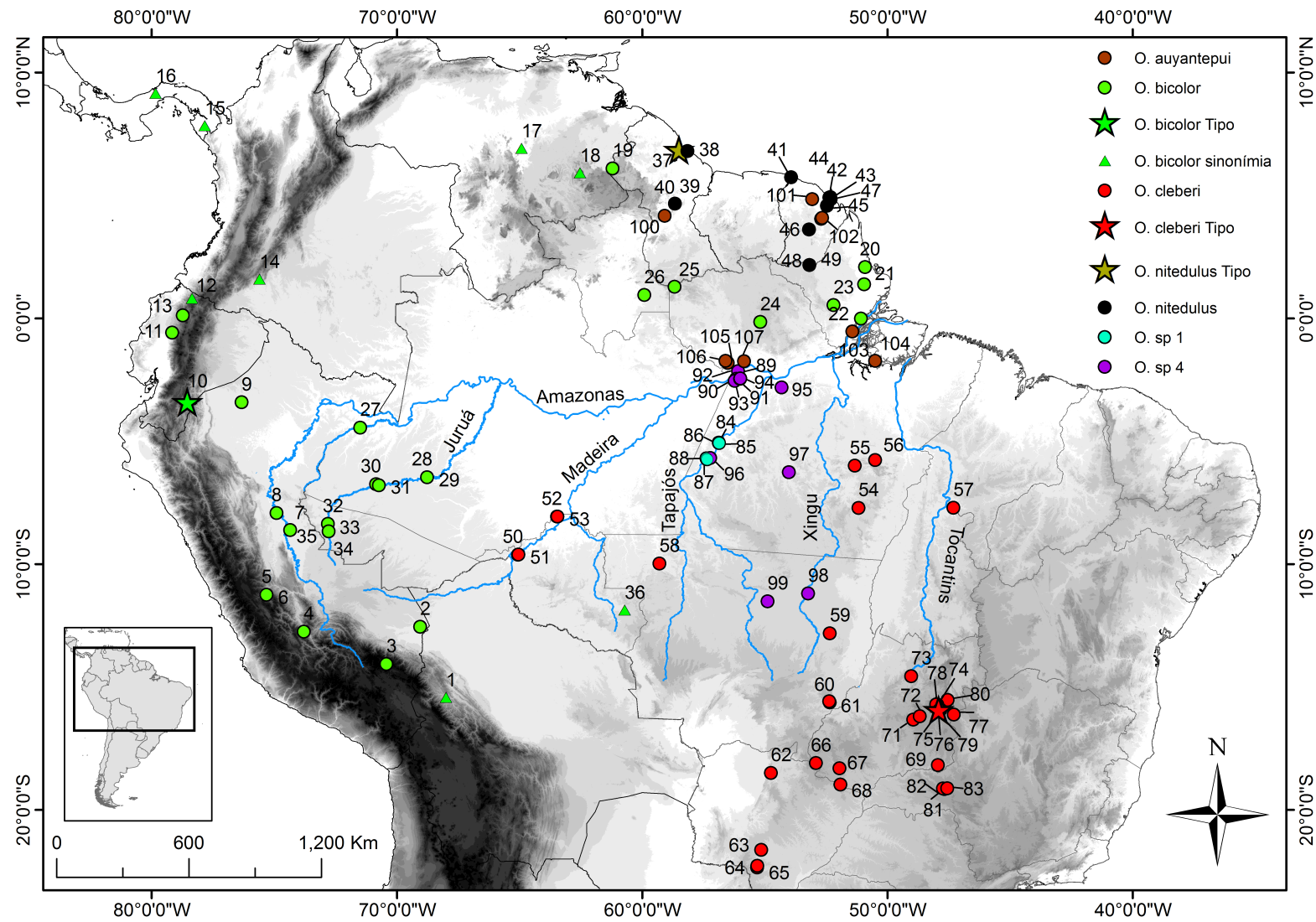


Figura 4. Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers. Localidades estão numeradas de acordo com o Apêndice 3. As cores utilizadas correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos nas análises filogenéticas e morfométricas.

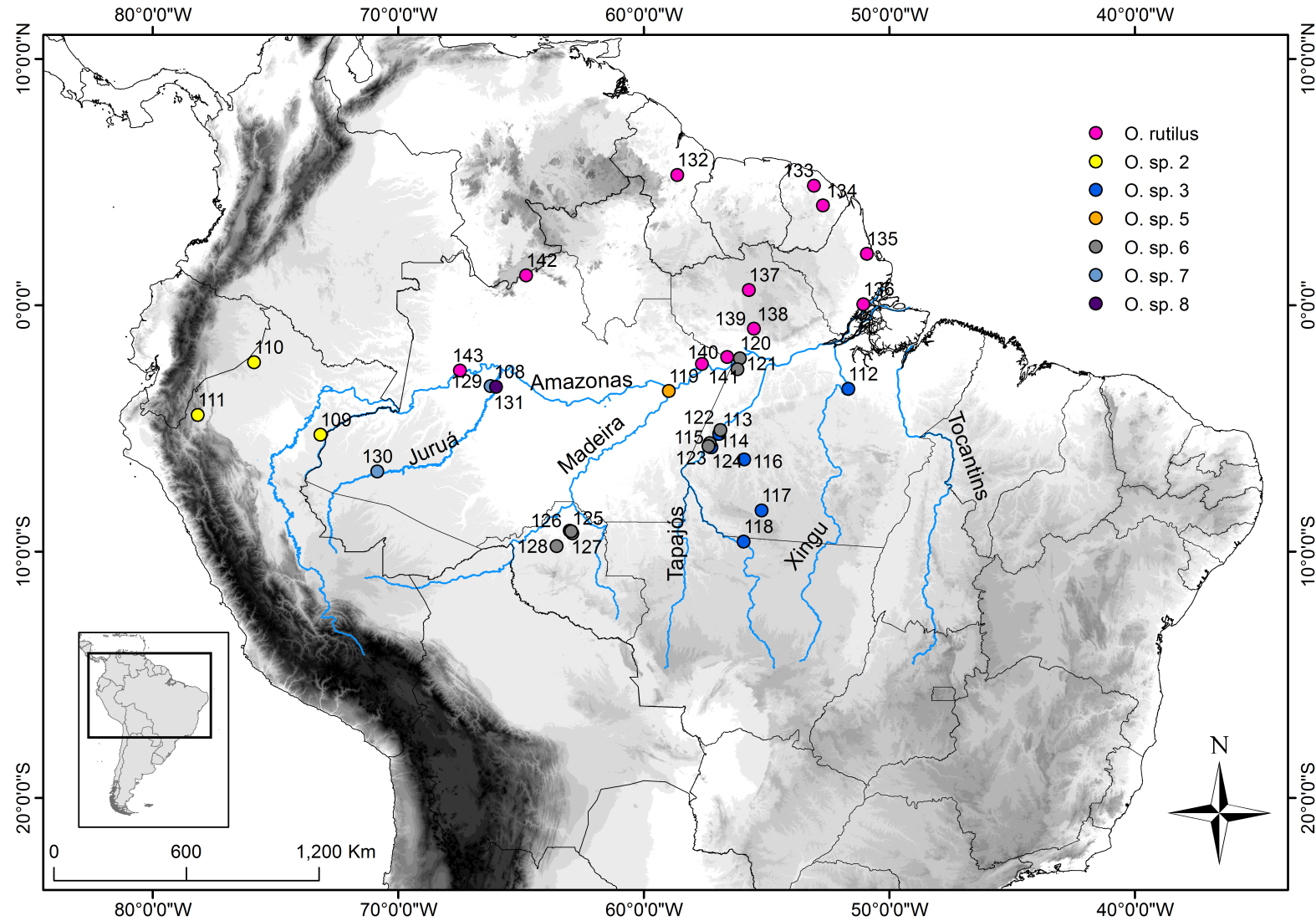


Figura 5. Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers. Localidades estão numeradas de acordo com o Apêndice 3. As cores utilizadas correspondem àquelas usadas para os mesmos grupos nas análises filogenéticas e morfométricas.



Figura 6. Vista dorsal e ventral de peles e crânios de exemplares de *O. bicolor* (A e G: MG 34326); *O. sp. 1* (B e H: UFPA-M 1569); *O. sp. 3* (C e I: UFMG 2816); *O. sp. 4* (D e J: UFPA-M 254); *O. sp. 6* (E e K: UFPA-M 1590); *O. cleberi* (F e L: UFMG 2799). Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm.



Figura 7. Vista dorsal e lateral de pele e vista dorsal e ventral de crânio de *Oecomys nitedulus* (MHNG 1975-014). Escalas = 5mm.



Figura 8. Vista dorsal e lateral de pele e vista dorsal e ventral de crânio de *Oecomys* sp. 5 (UFES-MAM 2642). Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm.

APÊNDICES

Apêndice 1. Táxons nominais associados a *Oecomys bicolor* segundo Carleton et al. (2009), seguidos pelos números de tomo dos holótipos e suas respectivas localidades-tipo.

Táxon nominal	Localidade-tipo
<i>O. bicolor</i> (Tomes, 1860) (BMNH 7.1.1.96)	Gualaquiza, Equador
<i>O. dryas</i> Thomas, 1900 (BMNH 1899.12.5.4)	Paramba, Equador
<i>O. benevolens</i> Thomas, 1901 (BMNH 1.2.1.14)	Chimate, Bolívia
<i>O. rosilla</i> Thomas, 1904 (BMNH 1904.5.7.37)	La Union, Venezuela
<i>O. nitedulus</i> Thomas, 1910 (BMNH 1906.4.8.31)	Río Essequibo, Guiana
<i>O. florenciae</i> Allen, 1916 (AMNH 33863)	Florencia, Colômbia
<i>O. milleri</i> Allen, 1916 (AMNH 37117)	Barão de Melgaço, Brasil
<i>O. trabeatus</i> Allen and Barbour, 1923 (MCZ 19837)	Río Jesusito, Panamá
<i>O. endersi</i> Goldman, 1933 (UMMZ 64931)	Barro Colorado Island, Panamá
<i>O. phelpsi</i> Tate, 1939 (AMNH 131164)	Mt. Auyan-Tepui, Venezuela
<i>O. occidentalis</i> Hershkovitz, 1960 (BMNH 1899.12.5.4)	Paramba, Equador

Apêndice 2. Sequências de citocromo b retiradas do GenBank para uso nas análises filogenéticas. Apenas para os grupos externos foram usadas sequências dos genes nucleares da proteína ligante do fotorreceptor retinóide (IRBP) e beta-fibrinogênio (BFIB), para as quais os números estão destacados em negrito.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oecomys auyantepui</i>		AJ496303	Mauffrey et al. (não publicado)
		AJ496304	Rocha et al. (2011)
		AJ496305	Rocha et al. (2011)
<i>Oecomys bicolor</i>	FC 1398		Costa et al. (não publicado)
	ROM 102944		Costa et al. (não publicado)
	KU 144302		Costa et al. (não publicado)
	KU 144304		Costa et al. (não publicado)
	KU 144314		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys catherinae</i>	KU 144322		Costa et al. (não publicado)
	KU 144327		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys catherinae</i>		EU579507	Rocha et al. (2011)

Apêndice 2. Continuação.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oecomys catherinae</i>		HM594616	Rocha et al. (2011)
	FU 17		Costa et al. (não publicado)
	SU 86		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys cleberi</i>		HM594607	Rocha et al. (2011)
		HM594608	Rocha et al. (2011)
		HM594609	Rocha et al. (2011)
		HM594610	Rocha et al. (2011)
		HM594611	Rocha et al. (2011)
		JQ312125	Rocha et al. (2012)
<i>Oecomys concolor</i>		HM594614	Rocha et al. (2011)
		HM594615	Rocha et al. (2011)
	JLP 16795		Costa et al. (não publicado)
	MNFS 2038		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys franciscorum</i>		HM594606	Rocha et al. (2011)
		KF207846	Pardiñas et al. (2016)
		KF207847	Pardiñas et al. (2016)

Apêndice 2. Continuação.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oecomys franciscorum</i>		KT737232	Pardiñas et al. (2016)
<i>Oecomys mamorae</i>		HM594605	Rocha et al. (2011)
		KT737227	Pardiñas et al. (2016)
<i>Oecomys cf. mamorae</i>		KT737229	Pardiñas et al. (2016)
		KT737230	Pardiñas et al. (2016)
<i>Oecomys nitedulus</i>	F 36433		Costa et al. (não publicado)
	FC 1694		Costa et al. (não publicado)
	FC 1695		Costa et al. (não publicado)
	ROM 102970		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys paricola</i>		HM594591	Rocha et al. (2011)
<i>Oecomys rex</i>	INPA 2831		Costa et al. (não publicado)
	UHESM 3942		Costa et al. (não publicado)
	USNM 549530		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys roberti</i>		HM59595	Costa et al. (não publicado)
		HM59597	Rocha et al. (2011)
		HM594603	Rocha et al. (2011)
	INPA 4193		Costa et al. (não publicado)

Apêndice 2. Continuação.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oecomys roberti</i>	KU 14335		Costa et al. (não publicado)
	MNFS 532		Costa et al. (não publicado)
	MVZ 200910		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys rutilus</i>	FC 1896		Costa et al. (não publicado)
	FC 1914		Costa et al. (não publicado)
	ROM 103482		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys superans</i>	MVZ 155008		Costa et al. (não publicado)
	MVZ 166698		Costa et al. (não publicado)
	MVZ 200944		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys trinitatis</i>	CIT 699		Costa et al. (não publicado)
	LHE 1427		Costa et al. (não publicado)
	MVZ 160081		Costa et al. (não publicado)
	USNM 560648		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys</i> sp. 2		JQ312122	Rocha et al. (2012)
		JQ312123	Rocha et al. (2012)
		JQ312124	Rocha et al. (2012)
	RMT 4051		Costa et al. (não publicado)

Apêndice 2. Continuação.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oecomys</i> sp. 9	MZUSP 27131		Costa et al. (não publicado)
<i>Oecomys</i> sp. 11		HM594590	Rocha et al. (2011)
		JF759669	Rosa et al. (2012)
		JF759671	Rosa et al. (2012)
		JF759673	Rosa et al. (2012)
		JF759675	Rosa et al. (2012)
		JF759677	Rosa et al. (2012)
		JF759679	Rosa et al. (2012)
		JF759680	Rosa et al. (2012)
	USNM 549532		Costa et al. (não publicado)
<i>Akodon montensis</i>		AY195864; IRBP: AY277426	Leite et al. (2015)
<i>Akodon serrensis</i>		EF101889; IRBP: AY277429	Leite et al. (2015)
<i>Auliscomys micropus</i>		HM167894; IRBP: AY277457	Leite et al. (2015)
<i>Calomys callosus</i>		AY439002; IRBP: AY277440	Leite et al. (2015)
<i>Holochilus brasiliensis</i>		EU579496; IRBP: 163585	Leite et al. (2015)
<i>Holochilus sciureus</i>		EU579497; IRBP: EU649049	Leite et al. (2015)
<i>Oligoryzomys flavescens</i>		GU185919; IRBP: AY163609; BFIB: JQ282855	Agrellos et al. (2012); Leite et al. (2015)

Apêndice 2. Continuação.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oligoryzomys fornesi</i>		DQ826022; IRBP: AY163610 ; BFIB: JQ282862	Agrellos et al. (2012); Leite et al. (2015)
<i>Oxymycterus delator</i>		AF454767; IRBP: AY277466	Leite et al. (2015)
<i>Oxymycterus rufus</i>		AY275126; IRBP: AY277469	Leite et al. (2015)

Apêndice 3. Lista das localidades de coleta das espécies de *Oecomys* avaliadas neste estudo. estão numeradas em negrito. A numeração das localidades está em negrito e está de acordo com os mapas (Figuras 4 e 5). Os países estão listados em negrito e letras maiúsculas, seguidos por estados/províncias/municípios em negrito, com localidades específicas, latitude, longitude e altitude (quando disponível). Números de identificação (tombo de museu ou de coletor) estão listados entre parênteses. Números de espécimes sublinhados correspondem aos utilizados nas análises moleculares. Indivíduos para os quais se tem apenas sequências de DNA estão em itálico. Holótipos estão marcados com (*). Para siglas de museus e coletores, ver texto.

* AMNH: American Museum of Natural History, Nova Iorque, Estados Unidos da América; UMNZ; MCZ.

Oecomys bicolor

BOLÍVIA: **1.** Chimate, Upper Beni River, [La Paz,] Bolivia, -15.417, -68.00, 700 m (BMNH 1901.2.1.14*). **PERU:** **2. Puerto Maldonado:** Reserva Cusco Amazónico, 14 km E Puerto Maldonado, -12.55, -69.05 (*KU 144302, 144304, 144314, 144322, 144327*). **3. Puno:** Carabaya, -14.069134, -70.428166 (BMNH 5.3.5.9). **4. Rioja:** San Martín, Yuracyacu, -12.75, -73.80 (BMNH 27.1.1.122, 27.1.1.123, 27.1.1.124, 27.1.1.125, 27.1.1.127, 27.1.1.128, 27.1.1.129, 27.1.1.130, 27.1.1.131, 27.1.1.132). **5. Chanchamayo:** -11.25, -75.31667 (BMNH 7.6.15.7); **6. Chanchamayo:** -11.25, -75.32 (BMNH 5.11.2.16). **7. Ucayali:** Tushemo (=Tushma), near Masisea, -8.61667, -74.35 (BMNH 24.2.22.55). **8. Loreto:** San Jeronimo, -7.92, -74.91 (BMNH 28.5.2.191, 28.5.2.193, 28.5.2.194). **9. Huaura:** Huacho, Río Pastaza, -3.4167, -76.33 (BMNH 54.470). **EQUADOR:** **10. Morona-Santiago:** Río Gualaquiza, -3.40, -78.55, 885m (BMNH 1907.1.1.96*). **11. Santo Domingo:** -0.5833, -79.17 (BMNH 15.1.1.56). **12. Pichincha:** Gualea, 0.1167, -78.733 (BMNH 34.9.10.118, 34.9.10.119). **13. Imbabura:** Paramba, 0.81667, -78.35 (BMNH 99.12.5.3, 1899.12.5.4*). **COLÔMBIA:** **14. Caquetá:** Florencia, Río Bodoquera, 1.60, -75.60, 330m (AMNH 33863*). **PANAMÁ:** **15. Darién [Río Jesusito]:** 7.841431, -77.834158 (MCZ 19837*). **16. Barro Colorado Island:** 9.16, -79.84 (UMNZ 64931*). **VENEZUELA:** **17. Bolívar:** La Union, lower Orinoco, 6.91667, -64.91667 (BMNH 1904.5.7.37*); **18. Auyán-tepuí,** south slope, Río Caroní, 1067m, 5.917, -62.533 (AMNH 131164*). **19. La Vuelta,** lower Orinoco, 6.096721b, -

61.208707 (BMNH 4.5.7.38). **BRASIL: Amapá: 20. Itapoã:** Fazenda Itapoã, AP-156, km 380, 2.0833, -50.9167 (MG 34248, 34259, 34564). **21. Tartarugalzinho:** Fazenda Asa Branca, 1.3786, -50.9531 (MG 34081). **22. Macapá:** Campus de Cerrado EMBRAPA, km 267, -0.012814, -51.082397 (MG 34312, 34315, 34325, 34326, 34338, 34353). **23. Mazagão:** Rio Maracá, 0.53, -52.20 (MN 20660, 20663, 20665, 20666). **Pará: 24. Alenquer:** Estação Ecológica Grão-Pará Sul, -0.15, -55.1833 (MG 39933). **25. Oriximiná:** Estação Ecológica Grão-Pará Norte, 1.2833, -58.6833 (MG 40451). **Roraima: 26. São João da Baliza:** Usina Hidrelétrica Alto Jatapu, 30km de Entre Rios, 0.950278, -59.91 (MN 51655). **Amazonas: 27. Estirão do Equador:** Rio Javari, -4.45, -71.50 (MN 20696). **28. Barro Vermelho, margem esquerda do Rio Juruá, -6.467, -68.767 (MVZ 200884).** **29. Barro Vermelho, margem direita do Rio Juruá, -6.467, -68.767 (MVZ 200964).** **30. Sacado, margem direita do Rio Juruá, -6.75, -70.85 (MVZ 200897, 200971).** **31. Igarapé Nova Empresa, margem esquerda do Rio Juruá, -6.8, -70.73 (MVZ 200966, 200967).** **Acre: 32. Sobral:** margem esquerda do Rio Juruá, -8.367, -72.8167 (MVZ 200962). **33. Nova Vida:** margem direita do Rio Juruá, -8.367, -72.8167 (MVZ 200963). **34. Igarapé Porongaba, margem direita do Rio Juruá, -8.67, -72.7833 (MVZ 200958, 200959).** **35. Oposto do Igarapé Porongaba, margem esquerda do Rio Juruá, -8.67, -72.7833 (MVZ 200882).** **Mato Grosso: 36. Barão de Melgaço:** -11.867, 60.717 (AMNH 37117*).

Oecomys nitedulus

GUIANA: 37. Essequibo Islands-West Demerara: Lower Essequibo, 13 milhas da foz, 6.856, -58.50589 (BMNH 1906.4.8.31*). **38. Pomeroun-Supenaam:** Rio Supenaam, 6.80448, -58.15527 (BMNH 8.3.7.40, 10.9.29.18). **39. Potaro-Siparuni:** Kurupukari, 4.67, -58.67 (BMNH 4.8.2.97.52). **40. Upper Takutu-Upper Essequibo:** 5 km SE Surama, 4.1667, -59.0833 (ROM 102970). **GUIANA FRANCESA: 41. Awala-Yalimapo:** 5.741, -53.92778 (MNHN 1990.019, 2003.770, 2003.769, 2003.778). **42. Cayenne:** 4.933, -52.33 (MNHN 2003.20, 2003.21, MHNG 1886.037, 1886.043, 1975.014, 1984.036, 1984.054). **43. Macouria:** 4.9167, -52.367 (MHNG 1983.032, 1991.019). **44. Matoury:** Paramana, 4.85, -52.3167 (MHNG 1991.020). **45. Cacao:** Roura, 4.5833, -52.467 (MHNG 1972.026). **46. Nouragues:** 4.083, -52.667 (MNHN 2001.2215, 2001.2213, 2001.2214, 2001.2227); **47. Nouragues:** 4.05, -52.7 (FC 1694, 1695). **48. Saul:** 3.6167, -53.2

(MHNG 1889.086, 1889.087, FC 2007). **49. Camopi:** Trois-Sauts, Haut-Oyapok, Alamilan, 2.167, -53.183 (MHNG 1969.033, 1969.042, 1978.065, 1978.069).

Oecomys cleberi

BRASIL: 50. Rondônia: Usina Hidrelétrica Jirau, margem direita do Rio Madeira, -9.6203, -65.0593. **51.** Usina Hidrelétrica Jirau, margem direita do Rio Madeira, -9.6167, -65.0461 (MJ 27, 171). **52. Porto Velho:** -8.07, -63.4718 (*UFRO-M 334*). **53. Porto Velho:** -8.0699, -63.4534 (*UFRO-M 335*). **Pará: 54. São Félix do Xingu:** Reserva Indígena Gorotire, próximo a Gradaús, Rio Fresco, afluente do Xingu, -7.7167, -51.1833 (MG 1295, 1302). **55. Marabá:** Serra dos Carajás, -6.0, -51.33 (MG 39040); **56.** Floresta Nacional Tapirapé-Aquiri, Projeto Salobo CVRD, Barragem de Rejeitos, -5.767, -50.50 (MG 39891). **Tocantins: 57. Goiatins:** -7.71, -47.314167 (MN 75118). **Mato Grosso: 58. Aripuanã:** -9.98, -59.30 (*APC 210*). **59. Querência:** Fazenda Tanguro, -12.8167, -52.35 (MG 39934, 39935, 39936, 39937). **60. Barra do Garças:** Fazenda São Luís, 30 km N Barra do Garças, -15.63, -52.355833 (UFMG 2801 [UFES-CTA 1356], 2802 [UFES-CTA 1364], 2803 [UFES-CTA 1365], 2807 [UFES-CTA 1395], 2808 [UFES-CTA 1417], 2811 [UFES-CTA 1414], 2812 [UFES-CTA 1418], *UFES-CTA 1377, 1383, 1384, 1412, 1413, 1419, 1442, 1443, 1444, 1448*); **61.** Fazenda Lagoa Bonita, 36 km N Barra do Garças, -15.58056, -52.374722 (*UFES-CTA 1379, 1398, 1426, 1431, 1432*). **Mato Grosso do Sul: 62. Coxim:** -18.50, -54.75 (MN 2528). **63. Maracaju:** -21.63, -55.15 (MN 34200). **64. Dourados:** Balança Velha, 55 km W Dourados, -22.3489, -55.315 (UFMG 2817 [UFES-CTA 1556]); **65.** Fazenda Maringá, 54 km W Dourados, -22.279722, -55.31 (UFMG 2818 [UFES-CTA 1575], 2819 [UFES-CTA 1576], 2820 [UFES-CTA 1595], 2821 [UFES-CTA 1596], *UFES-CTA 1597, 1598, 1599, 1612, 1613, 1614, 1631*). **Goiás: 66.** Parque Nacional das Emas, -18.10, -52.9167 (*APC 553, 554, 555, 562, 619, 631, 649*). **67. Serranópolis:** -18.31, -51.96 (*LBCE 7474*). **68. Apore:** -18.97, -51.92 (*LBCE 7472, 7483*). **69. Catalão:** Serra do Facão, -18.18, -47.94 (*CMUNB 2963*). **70. Ipameri:** -17.833, -48.50 (MN 37761, 37762). **71. Anápolis:** -16.33, -48.95 (MN 4304, 4306). **72. Abadiânia:** -16.1943, -48.679 (*MCNM 1557*). **73. Uruaçu:** Rio do Peixe/Rio Maranhão, Serra da Mesa, -14.567, -49.033 (MN 37439). **Distrito Federal: 74.** Estação Ecológica de Águas Emendadas, -15.533, -47.55 (MN 33479). **75. Brasília:** Parque Nacional de Brasília, -15.7179, -47.9646 (*CMUNB 2317, 2963*); **76.**

Parque Nacional de Brasília, -15.7148, -48.0119 (*JR 140*). **77. Distrito Federal:** -15.9238, -47.8331 (*JB 2-80, JB 2-194*). **78.** Reserva do IBGE (Cristo Redentor), -15.944722, -47.885278 (MN 33480, 33485). **79. Brasília:** Fazenda Água Limpa, Universidade Federal de Brasília, -15.93, -47.92 (*MN 24131**). **Minas Gerais:** **80. Palmital:** -16.12483056, -47.295833 (*MCNM 1218*). **81.** Usina Hidroelétrica de Galheiros, confluência dos córregos Quebra Anzol e Galheiros, -19.1525, -47.6747 (*UFES-CTA 1149*). **82. Nova Ponte:** Mata do Edésio, 8 km NW Nova Ponte, -19.13056, -47.73944 (*UFMG 2799 [UFES-CTA 1314]*); **83.** Fazenda Cafundó, 13 km NE Nova Ponte, -19.122, -47.563056 (*UFMG 2800 [UFES-CTA 1342], UFES-CTA 1343*).

Oecomys sp. 1

BRASIL: Pará: 84. Comunidade Jatobá, margem esquerda do rio Tapajós, -5.061944, -56.878611 (*UFPA-M 1560*); **85.** Comunidade Jatobá, margem esquerda do rio Tapajós, -5.061944, -56.878611 (*UFPA-M 1569**); **86.** Comunidade Jatobá, margem esquerda do rio Tapajós, -5.075, -56.865833 (*UFPA-M 1568*). **87.** Comunidade Mamã-Anã, margem esquerda do rio Tapajó, -5.701944, -57.37944 (*UFPA-M 1459, 1463, 1633*); **88.** Comunidade Mamã-Anã, margem esquerda do rio Tapajós, -5.73833, -57.356 (*UFPA-M 1627*).

Oecomys sp. 4

BRASIL: Pará: 89. Juruti: Área de influência do Projeto Juruti ALCOA, -2.1525, -56.095 (MPEG 38393, 38397, 38399, 38405, 38412, 38413, 38414, 38416, 38417, 38420, 38422, 38423); **90.** Platô Capiroanga, -2.50, -56.1833 (MPEG 38520, 38524, 38532, 38682, 40672, 40673); **91.** Adutora Capiroanga, -2.4667, -56.1667 (MPEG 40678); **92.** Ramal Galiléia, -2.5475, -56.2256 (MPEG 40667); **93.** Comunidade Barroso, -2.464722, -56.006389 (MPEG 38369, 38392); **94.** Comunidade Barroso, -2.45, -56.00 (MPEG 38371, 38390). **95. Santarém:** Rio Curuá-Una, 44 km S e 40 km E de Santarém, -2.810556, -54.315278 (MPEG 15371). **96.** Jacaré, margem direita do rio Tapajós, -5.68167, -57.22944 (*UFPA-M 1446*). **97.** Comunidade Terra do Meio, -6.267, -54.017 (*UFPA-M 249, 252, 254**). **Mato Grosso: 98. Diauarum:** Alto Xingu, -11.20, -53.233 (MN 11698, 11701). **99. Cláudia:** -11.5153, -54.8914 (*M 97074, 97095, 97107*).

Oecomys auyantepui

GUIANA: 100. Upper Takutu-Upper Essequibo: 5 km SE Surama, 4.1667, -59.0833 (ROM 102944). **GUIANA FRANCESA: 101. St. Eugène:** 4.85, -53.0667 (AJ 496303, FC 1398). **102. Les Nouragues:** 4.083, -52.667 (AJ 496304, 496305). **BRASIL: Amapá: 103. Mazagão:** margem esquerda do rio Maracá, -0.533, -51.433 (MPEG 2529). **Pará: 104. Oriximiná:** Platô Aviso, Porto Trombetas, -1.733, -50.50, 150m (MPEG 39817); **105.** Igarapé Saracazinho, Km 7, afluyente do Rio Trombetas, Porto Trombetas, -1.75, -55.85 (MPEG 10112); **106.** Platô Bela Cruz, 60 km S Porto Trombetas, -1.816944, -56.511667 (MPEG 39793, 39794, 39799); **107.** Platô Cipó, 70 km S Porto Trombetas, -1.734167, -56.601667 (MPEG 39804).

Oecomys sp. 2

BRASIL: Amazonas: 108. Colocação Vira-Volta, margem esquerda do Rio Juruá no Igarapé Arabidi, afluyente do Paraná Breu, -3.2833, -66.233 (MVZ 200956). **PERU: 109. Loreto:** Río Gálvez, Nuevo San Juan, -5.2583, -73.1639 (RSV 2046, 2099); **110.** San Jacinto, -2.3167, -75.8667 (KU 158191). **111. Condorcanqui:** Huampami, Río Cenepa, -4.45563, -78.16123 (MVZ 154991, 154992, 154999, 155001).

Oecomys sp. 3

BRASIL: Pará: 112. Vitória do Xingu: margem esquerda do Rio Xingú, Bom Jardim, -3.40, -51.67 (MPEG 39770, 40733, 40734, 40735). **113.** Comunidade Boca do Rato, margem direita do rio Tapajós, -5.22722, -56.9291667 (UFPA-M 1390, 1531, 1585). **114.** Comunidade Mamãe-Anã, -5.765970, -57.277448 (UFPA-M 1164). **115.** Comunidade Mamãe-Anã, -5.762512, -57.243089 (UFPA-M 1165). **116. Itaituba:** Jardim do Ouro, -6.2612, -55.9069 (MPEG 41816, 41838). **117. Novo Progresso:** oeste de Castelo dos Sonhos, BR 163, 940 km N de Cuiabá, -8.33, -55.20 (MPEG 39715). **Mato Grosso: 118. Alta Floresta:** Reserva Ecológica Cristalino, 40 km N Alta Floresta, -9.596944, -55.9302778 (UFMG 2816* [UFES-CTA 1455]).

Oecomys sp. 5

BRASIL: Amazonas: 119. Autazes: -3.4842, -58.9761 (UFES-MAM 2642* [UFES-CTA 4329]).

Oecomys sp. 6

BRASIL: Pará: 120. Juruti: Ramal Pacoval, -2.1564, -56.0877 (MPEG 40657, 40668); **121.** Mutum (antigo acampamento da ALCOA), -2.60, -56.1833 (MPEG 38530, 38531). **122.** Comunidade Jatobá, margem esquerda do rio Tapajós, -5.061944, -56.878611 (UFPA-M 1379). **123.** Comunidade Terra Preta, margem esquerda do rio Tapajós, -5.595, -57.310278 (UFPA-M 1590*). **124.** Comunidade Mamãe-Anã, margem esquerda do rio Tapajós, -5.722019, -57.365843 (UFPA-M 1457). **Rondônia: 125. Itapuã do Oeste:** -9.2610, -62.9085 (*UFRO-M 619*); **126. Itapuã do Oeste:** -9.1528, -63.0115 (*UFRO-M 622, 624, 631*). **127. Santa Bárbara:** -9.1802, -62.9531 (*UFRO-M 378*). **128. Ariquemes:** Garimpo Bom Futuro, -9.7811, -63.550278 (MN 43023).

Oecomys sp. 7

BRASIL: Amazonas: 129. Colocação Vira-Volta, margem esquerda do Rio Juruá no Igarapé Arabidi, afluente do Paraná Breu, -3.2833, -66.233 (*MVZ 200906*); **130.** Seringal Condor, margem esquerda do Rio Juruá, -6.75, -70.85 (*MVZ 200904*).

Oecomys sp. 8

BRASIL: Amazonas: 131. Lago Vai-Quem-Quer, margem direita do Rio Juruá, -3.3166667, -66.0166667 (*MVZ 200905*).

Oecomys rutilus

GUIANA: 132. Upper Demerara-Berbice: Tropenbos, 20 km SSE Mabura Hill, 5.2833, -58.6333 (*ROM 103482*). **GUIANA FRANCESA: 133. St. Eugène:** 4.85, -53.0667 (*FC 1896*). **134. Nouragues:** 4.05, -52.7 (*FC 1914*). **BRASIL: Amapá: 135. Itapoã:** Fazenda Itapoã, AP-156, km 380, 2.0833, -50.9167 (MPEG 34248, 34259). **136. Amapá:** 0.04, -51.06 (MPEG 1545). **Pará: 137. Óbidos:** Estação Ecológica Grão-Pará, 0.6167, -55.7167 (MPEG 40462); **138.** Floresta Estadual Trombetas, -0.95, -55.5167 (MPEG 39912, 39913, 39915, 39916, 39918); **139.** Floresta Estadual do Trombetas, -0.95, -55.5167 (MPEG 39919, 39920, 39922, 39923, 39928, 39929). **140. Terra Santa:** Igarapé Xingú, Comunidade Macaranã, -2.10, -56.600 (MPEG 40077). **Amazonas: 141. Urucará:** -2.3833, -57.6333 (MPEG 40062, 40063, 40067). **142. Barcelos:** Rio

Katana-u, Serra do Tapirapeco, 1.208611, -64.789167 (MN 56829, 56830, 56833). **143. Maraã:**
Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã, Igarapé Juá Grande, Comunidade Boa
Esperança, -2.65, -67.4833 (MPEG 40059).

CAPÍTULO 2

Elementos paleogeográficos e a diversificação do complexo *Oecomys bicolor*
na Amazônia

RESUMO

Diversas hipóteses tem sido usadas para explicar os padrões de distribuição de espécies na Amazônia. Dentre elas, há aquelas que se apoiam em aspectos biológicos, geomorfológicos e geológicos, com ou sem influência do clima, as quais não são exclusivas umas às outras. Dados paleontológicos e filogenias moleculares apontam que a maioria das espécies Neotropicais atuais se originou antes do Pleistoceno, com especiação ocorrendo por meio da dispersão ou vicariância, assumindo-se a existência ou não de barreiras claras. Tendo em vista que as espécies do complexo *Oecomys bicolor* distribuem-se pela região da Bacia Amazônica, Andes, Escudo das Guianas e áreas de Cerrado, as quais sofreram diversas modificações durante o Neogeno, foi inferida a primeira filogenia multigênica utilizando sequências de DNA de um marcador mitocondrial e um nuclear para estimar o tempo de separação das linhagens e inferir cenários biogeográficos para sua diversificação. Os resultados mostram que o ancestral comum mais recente de *Oecomys* viveu no Mioceno Superior e separou-se dos demais sigmodontíneos há cerca de 9 milhões de anos, anteriormente ao fechamento do Istmo do Panamá, chegando à região amazônica via dispersão. As análises biogeográficas demonstram que diferentes eventos vicariantes e de dispersão impactaram a história evolutiva do complexo *O. bicolor*, cuja separação de espécies deu-se entre o Mioceno e Plioceno. A diversificação do grupo parece ter sido influenciada por vários fatores históricos, dentre eles a presença do Arco Purus, a retração do Lago Pebas, o surgimento do Arco de Iquitos, o soerguimento das cadeias de montanhas na porção setentrional da América do Sul, como os Andes (o qual contribuiu para a formação da Bacia Amazônica e para a continuação do isolamento dos Escudos Brasileiro e das Guianas) e a Serra Nevada de Santa Marta (que provavelmente impediu a passagem de táxons entre as faces trans- e cis-andinas), além da conexão entre Cerrado e Amazônia. Além disso, as hipóteses de Rios como barreiras e Refúgios Pleistocênicos, tradicionalmente utilizadas para explicar os padrões de riqueza encontrados na Amazônia, aparentemente não estão associadas à diversificação do complexo *O. bicolor*, ou pelo menos, não atuam como fatores exclusivos na geração da diversidade de espécies.

ABSTRACT

Several hypotheses have been proposed to explain the patterns of species distribution in the Amazon, including some based on biological traits, geomorphology and geology, with or without climate influence, which are not exclusive to each other. Paleontological data and molecular phylogenies indicate that most of the Neotropical species originated before the Pleistocene, with speciation occurring by dispersal or vicariance, assuming the existence or not of clear barriers. Since the species of the *O. bicolor* complex are distributed throughout the Amazon Basin, Andes, Guiana Shield and Cerrado, which were intensively modified during the Neogene, the first multigenic phylogeny was inferred using DNA sequences of one mitochondrial and one nuclear marker to estimate the time of separation of the lineages and to infer biogeographic scenarios for their diversification. The results show that the most recent common ancestor of *Oecomys* lived in the Upper Miocene and separated from the other sigmodontines about 9 million years ago, before the closure of the Isthmus of Panama, reaching the Amazon region via dispersion. Biogeographical analyses point out that different vicariant and dispersal events impacted the evolutionary history of the *O. bicolor* complex, whose species separation occurred between the Miocene and Pliocene. The diversification of the group seems to have been influenced by several historical factors, as the presence of the Purus Arch, the retraction of Lake Pebas, the emergence of the Iquitos Arch, the uplift of mountain ranges in the northern region of South America, as the Andes (which contributes to the formation of the Amazon Basin and to the continued isolation of the Brazilian and Guiana Shields) and the Sierra Nevada de Santa Marta (which prevent the passage of taxa between trans and cis-Andean faces), as well as the connection between Cerrado and Amazonia. Moreover, the Riverine barriers and Pleistocene Refuges hypotheses, traditionally used to explain the richness patterns found in Amazonia, are apparently not associated with the diversification of the *O. bicolor* complex, or at least do not act as exclusive factors in the generation of species diversity.

1. INTRODUÇÃO

De acordo com a divisão das Américas tropicais proposta por Morrone (2014), as espécies de *Oecomys* de pequeno porte (complexo *O. bicolor*, *O. rutilus* e *O. auyantepui*) encontram-se bem distribuídas entre as sub-regiões Brasileira e do Chaco, as quais incluem grandes áreas florestadas como a Bacia Amazônica, Andes e Escudo das Guianas, e áreas de vegetação aberta, como o Cerrado (Fabre et al., 2017).

A Bacia Amazônica é o maior sistema de drenagem da Terra e ocupa uma área de cerca de 7 milhões de km², incluindo porções dos territórios da Colômbia, Equador, Peru, Bolívia e Brasil (Mora et al., 2010). Ela está inserida no bioma Amazônia, o maior e mais rico ecossistema terrestre em espécies do mundo (Hoorn et al., 2010). Além disso, essa bacia hidrográfica está localizada adjacente aos Andes, uma das maiores cadeias de montanhas do mundo (Mora et al., 2010), considerada a sub-região Neotropical mais rica e mais diversa para mamíferos (Flynn et al., 2012), inclusive para roedores orizominos (Prado et al., 2015). A maioria dos rios que alimentam a Amazônia são originários dos Andes e, portanto, espera-se que ambos os locais interajam espacialmente e temporalmente de alguma forma (Mora et al., 2010).

Durante os estágios iniciais da exploração dessas regiões nos anos de 1800, diferentes naturalistas como Alfred R. Wallace, Henry W. Bates, Richard Spruce e Alexander von Humboldt, já levantavam a questão da origem das inúmeras espécies que habitam essas vastas florestas tropicais. Porém, explicar os padrões e processos geradores dessa biodiversidade tem sido alvo de discussão recorrente na literatura.

O debate sobre especiação e distribuição dos táxons tem sido fomentado por diferentes teorias baseadas sobretudo em aspectos biológicos combinados com geomorfologia: Rios como barreiras (Wallace, 1852), Refúgios Pleistocênicos (Haffer, 1969); Gradientes ecológicos (Endler, 1982), Perturbação-Vicariância (Colinvaux, 1993), Hipótese do Museu (Fjeldså, 1994), dentre outras.

Entretanto, a Geologia tem trazido novas informações acerca dos aspectos físicos que têm alterado a paisagem ao longo dos últimos milhões de anos. Os ambientes sedimentares na Amazônia e a sua idade (Räsänen et al., 1987; Hoorn, 1993; Wesselingh, et al., 2002; Hovikoski, 2006), a natureza antiga das florestas tropicais (Morley, 2000; Jaramillo et al., 2006), a importância da heterogeneidade e distribuição dos solos em relação à biodiversidade florística (Kalliola e Flores-Paitan, 1998; Ruokolainen et al., 2007), a dinâmica do clima no passado (Sugden, 2000; Bush e Flenley, 2006, Bush et al., 2007), a descoberta da idade relativamente jovem dos Andes e do Rio Amazonas (Hoorn et al., 1993, 2010; Dobson et al., 2001; Figueredo et al., 2009) e a influência de arcos geológicos (Lundberg et al., 1998; Roddaz et al., 2005) são apenas alguns dos achados que foram obtidos.

Além disso, tem-se as proposições de que as taxas de origem das espécies são em grande parte independentes do clima, formadas principalmente por agentes geológicos de vicariância, incluindo soerguimentos, incursões marinhas, grandes áreas alagadas, rios como barreiras e arcos geológicos (Patton e da Silva, 2001; Hoorn et al., 2010; Bloom e Lovejoy, 2011; Ribas et al., 2011), mas também podem ter sido resultado direto da variabilidade climática ou, pelo menos, o clima parece ter desempenhado um papel significativo (Rull, 2008, 2011; ter Steege et al., 2010).

Tendo como base os estudos realizados com registros fósseis e filogenias moleculares, assume-se que a maioria das espécies atuais se originou antes do Pleistoceno (Hoorn et al., 2010), seja por meio da dispersão de um grupo de indivíduos da espécie progenitora através de uma barreira preexistente, ou através de um evento de vicariância que fragmenta a distribuição contínua de uma espécie ancestral (Haffer, 2008). De fato, diversos têm sido os modelos propostos para explicar o desenvolvimento da biota Neotropical e, embora os mecanismos para a diversificação ainda permaneçam elusivos e a especiação possa ocorrer com (Hayes e Sewlal, 2004) ou sem barreiras

claras (Aguiar et al., 2009; Smith et al., 2014), reconhece-se que esse tem sido um processo longo e complexo (Bush, 1994; Santos et al., 2009).

Diante do exposto e usando como modelo um táxon arborícola e com distribuição em locais de intensas modificações durante o Neogeno, foi inferida a primeira filogenia multigênica utilizando sequências de DNA de um marcador mitocondrial e um nuclear para estimar o tempo de separação das linhagens do complexo *Oecomys bicolor* e inferir cenários biogeográficos para sua diversificação.

2. METODOLOGIA

2.1 Amostragem e inferências filogenéticas

A partir da árvore multigênica inferida para *Oecomys* (Figura 2 - capítulo 1) inferida a partir de 196 sequências de 16 espécies de *Oecomys*, foram selecionadas 30 sequências de 801 pares de base do gene mitocondrial citocromo b (CITB) e outras 30 de 1.101 pb do gene nuclear da proteína ligante do fotorreceptor retinóide (IRBP), para a obtenção de uma filogenia com datações moleculares. Além dessas, como grupos externos, foram utilizadas 10 sequências de outros roedores sigmodontíneos para cada gene, totalizando 40 sequências por partição (Apêndice 1). As sequências foram alinhadas usando-se o MUSCLE no *software* Geneious 7.1.3 (Biomatters).

Os modelos de evolução para cada marcador molecular foram determinados utilizando-se o Critério de Informação Bayesiano (BIC) implementado no jModelTest 2.1.4, de Darriba et al. (2012), permitindo três esquemas de substituição e estimativa dos parâmetros *gamma* e proporção de sítios invariáveis (Tabela 1).

2.2 Datação molecular e pontos de calibração

Para inferência da filogenia com as datas de divergência entre os clados, utilizou-se o método de Monte Carlo via Cadeias de Markov, implementado no *software* BEAST

1.8.3, de Drummond et al. (2012), assumindo-se o processo de especiação de Yule como *prior* para a construção da árvore. A monofilia foi forçada para todos os pontos de calibração, assim como para as relações entre as espécies de *Oecomys*, reconstruída de acordo com a topologia resultante da análise Bayesiana concatenada previamente inferida (Figura 2 - capítulo 1).

Os modelos de substituição entre as partições foram desvinculados e especificados para cada uma, além de que se adotou o modelo de relógio molecular relaxado não-correlacionado, com distribuição Lognormal, que permite que as taxas evolutivas variem entre os ramos da árvore (Drummond et al., 2006).

Como pontos de calibração, foram utilizadas cinco datas de divergência com base em dados fósseis, retirados de Leite et al. (2015), e usou-se distribuição Lognormal com média = 0 e desvio padrão = 1,0. O primeiro ponto de calibração utilizado foi o ancestral comum mais recente (ACMR) entre Phyllotini e os demais roedores sigmodontíneos há 4 milhões de anos (Ma), baseado no fóssil mais antigo de sigmodontíneo da América do Sul, *Auliscomys* sp., da idade Montehermosense, proveniente de Buenos Aires, Argentina. O segundo ponto foi o ACMR entre *Akodon* e *Akodon* s.l. (incluindo *Deltamys* e *Akodon serrensis*) há 2,7 Ma, de acordo com o fóssil de *Akodon lorenzini*, proveniente do depósito Vorohuensan no Plioceno Tardio, na Argentina. O terceiro ponto foi o ACMR de *Oxymycterus*, representado pelo fóssil de *Oxymycterus* cf. *rufus*, da idade Ensenadense da Argentina, há 1 Ma. O quarto e quinto pontos de calibração referem-se a *Oligoryzomys* e *Holochilus*, ambos do Ensenadense Tardio da Argentina, estimados em 0,8 Ma.

Foram realizadas duas corridas por 10^7 gerações, amostrando-se uma árvore a cada 10^3 gerações. Os resultados de todas as corridas foram combinados para posterior análise no LogCombiner 1.8.3 (Drummond et al., 2012). Todas as análises foram verificadas quanto à convergência usando o Tracer 1.6 (Rambaut et al., 2014), e os

primeiros 10% de árvores geradas foram descartadas como *burnin*. A árvore de credibilidade máxima para os clados foi construída a partir da amostra posterior de árvores usando o TreeAnnotator 1.8.3 (Drummond et al., 2012). Todas as análises filogenéticas e de datação foram realizadas no servidor *online* Cipres (Miller et al., 2010).

3. RESULTADOS

As análises de datação molecular (Figura 1) indicaram uma diversificação média entre *Oecomys* e os demais sigmodontíneos há 8,81 Ma, durante o Mioceno, com base no tempo do ancestral comum mais recente (tACMR) (IC 95 % = 5,44–13,08 Ma).

As estimativas de tempo de divergência sugerem que o ACMR de *Oecomys* viveu no Mioceno Superior (nó A – Figura 1), há 6,87 Ma (IC 95 % = 4,36–10,4 Ma), enquanto que a massiva e mais recente diversificação do gênero ocorreu durante o Plioceno (Figura 1; Tabela 2), incluindo aquela de dois outros complexos de espécies, *O. roberti* e *O. paricola*. Os eventos cladogenéticos para os dois últimos aparentemente ocorreram em um período de tempo mais curto (3,93–4,77 Ma; IC 95 % = 2,29–7,34 Ma) do que aquele experimentado pelo complexo *O. bicolor*, entre 3,95–6,04 Ma (IC 95 % = 2,25–9,14 Ma).

Em relação ao complexo *O. bicolor*, a divergência inicial deu-se no Mioceno Superior, há cerca de 6 Ma (IC 95 % = 3,82–9,14 Ma) (nó D – Figura 1), tempo em que *O. sp. 2*, *O. sp. 6* e *O. sp. 7* separam-se das demais, que diversificaram-se apenas no Plioceno (Tabela 2). *Oecomys cleberi*, a única espécie do complexo *O. bicolor* com ocorrência em áreas abertas (Cerrado), divergiu no Plioceno Médio, há 4,18 Ma (IC 95 % = 2,42–6,53 Ma), de seu grupo-irmão formado por *O. bicolor sensu stricto* e *O. sp. 1* (nó L – Figura 1), cujas distribuições são em áreas de florestas úmidas densas. Já *O. bicolor* e *O. sp. 1* são as espécies com diferenciação mais recente, há cerca de 4 Ma (IC 95 % = 2,25–6,2 Ma) (nó M – Figura 1), no Plioceno Médio.

4. DISCUSSÃO

Neste trabalho, é apresentada a primeira filogenia molecular datada para o gênero *Oecomys*, a qual inclui três complexos de espécies já relatados na literatura (Patton et al., 2000; Rocha et al., 2011, 2012; Rosa et al., 2012). O período de separação entre *Oecomys* e os demais roedores sigmodontíneos há cerca de 8,81 Ma sugere que a origem do gênero está de acordo com a hipótese de chegada precoce da subfamília à América do Sul, antes da formação completa do Istmo do Panamá (Engel et al., 1998; Stepan et al., 2004; Parada et al., 2013; Vilela et al., 2014; Brady, 2017), o que Winston et al. (2016) intitulam como o modelo de "Colonização Dinâmica Antecipada". Segundo tal, baseado em evidências geológicas, paleontológicas e datações moleculares (Bacon et al., 2015; Montes et al., 2015), o Istmo do Panamá soergueu-se de maneira gradual e dinâmica durante os últimos 13 Ma ou mais, o que pode ter criado passagens terrestres transitórias que fomentaram pulsos de colonização e diversificação, uma vez que o fechamento completo ocorreu há apenas 3 Ma (O'Dea et al., 2016). Esta hipótese mostra-se condizente com as inferências de Hershkovitz (1966, 1972) e Reig (1980, 1984), mas contraditória à proposta de Simpson (1950) e Patterson e Pascual (1968), que indica uma diversificação tardia, pós-fechamento do Istmo do Panamá, com radiação de sigmodontíneos exclusiva na América do Sul.

Mesmo com a possibilidade da existência de algumas porções de terra emersas, ainda assim uma grande massa de água separava ambas as partes da América. Logo, sugere-se que a chegada de *Oecomys* à porção sul pode ter se dado por dispersão (Savage, 1974), os quais são aparentemente comuns na biogeografia histórica (de Queiroz, 2005). Os resultados das análises multitáxons de Parada et al. (2013) são concordantes com tais inferências, pois mostram que o táxon diversificou-se na América do Sul através de eventos de dispersão, embora em um tempo mais recente (há cerca de 4,2 Ma, no Plioceno Médio) do que o proposto no presente estudo (há cerca de 6,87 Ma,

no Mioceno Tardio), quando separou-se de *Hylaeamys*. Ainda, diferentes estudos têm apontado que a dispersão pode ser uma alternativa para a diversificação de táxons da flora (Pole, 1994, 2001; Winkworth, 2002) e fauna (Hedges, 1996; Raxworthy, 2002; Vences et al., 2001, 2003; Calsbeek e Smith, 2003), incluindo mamíferos sul-americanos (Schrage e Russo, 2003; Poux et al., 2006; Schrage, 2007; Loss-Oliveira et al., 2012; Schrage et al., 2013; Voloch et al., 2013).

Além disso, é plausível supor que o estoque ancestral de *Oecomys* tenha chegado à América do Sul pela região amazônica, onde atualmente estão concentradas as espécies do complexo *O. bicolor*. No Mioceno, a Amazônia passou por mudanças significativas, que podem ter ocasionado a aparição de novos nichos ecológicos (Engel et al., 1998). A diversidade de plantas, por exemplo, atingiu seu clímax há aproximadamente 13 Ma, próximo ao ótimo climático do Mioceno Médio (Hoorn et al., 2010), o que pode ter favorecido a posterior diversificação das espécies de *Oecomys*, que são animais primariamente arborícolas (Bonvicino et al., 2008), além de outras linhagens intimamente associadas à flora (insetos – Antoine et al., 2006, Condamine et al., 2012; anfíbios – Santos et al., 2009; macacos platininos – Schrage, 2007; Schrage et al., 2012).

Eventos geológicos também podem ter contribuído para a especiação do complexo *Oecomys bicolor*, como por exemplo, a presença do Arco Purus, uma feição de origem Siluro-Devoniana (Munis, 2013), cuja reativação durante o Mioceno (Figueiredo et al., 2010) resultou na separação da Amazônia em porções oriental (a leste do arco), onde estão distribuídas *O. sp. 1*, *O. sp. 3*, *O. sp. 4* e *O. sp. 6*, e ocidental (a oeste do arco), onde encontram-se *O. sp. 2* e *O. sp. 7*.

Outro evento relevante na história biogeográfica da Amazônia foi a retração do Lago Pebas há cerca de 10 Ma, uma formação que possivelmente atuou como uma importante barreira de dispersão para organismos terrestres no noroeste da América do Sul durante o Mioceno (Wesselingh et al., 2002). O surgimento do Arco de Iquitos no Mio-

Plioceno contribuiu para a substituição desse sistema, causando grandes modificações no ambiente e possibilitando o surgimento da biota moderna das florestas tropicais com o início da formação da Bacia Amazônica como um ambiente continental, entre 8 e 9 Ma (Lundberg et al., 1998; Roddaz et al., 2005). Tal estimativa é coincidente com a separação de *Oecomys* em relação aos demais sigmodontíneos (~ 8,81 Ma) e anterior à conseguinte diversificação do gênero (~ 6,87 Ma; Figura 1, Tabela 2). O Arco de Iquitos é uma formação geológica atualmente submersa, mas ainda ativa, que promove alterações na drenagem amazônica, sobretudo sobre aquelas bacias que separa, a do Acre e Solimões (Munis, 2013). Este arco parece atuar como uma barreira física ou ecológica para diferentes clados de pequenos mamíferos e sapos (da Silva e Patton, 1998; Loughheed et al., 1999; Patton et al., 2000), o que pode explicar a separação de *O. sp. 2* de outros táxons do complexo *O. bicolor* (~ 5,44 Ma) e seu isolamento na porção noroeste do Peru (Figura 5 – capítulo 1), sendo esta a única espécie analisada com distribuição exclusiva em ambientes de Floresta Ombrófila Aberta, segundo a divisão de Daly e Prance (1989).

A intensa atividade orogênica na porção norte dos Andes há cerca de 10 Ma levou à configuração quase idêntica à atual da cordilheira e causou mudanças no curso dos rios da Bacia Amazônica de oeste para leste (Hoorn et al., 2010). Tais alterações impulsionaram a formação completa do rio Amazonas por volta de 7 Ma, no Mioceno Superior (Figueiredo et al., 2009, 2010), o qual continuou o isolamento das formações cristalinas do Pré-Cambriano conhecidas como escudos Brasileiro e das Guianas (Cordani et al., 1988; Gibbs e Barron, 1993), iniciado no Mioceno Inferior devido à formação do grande Lago Amazonas (Prado e Percequillo, 2013). Estas mudanças acabaram confinando *O. nitedulus* ao escudo das Guianas e *O. bicolor* ao norte do rio Amazonas no Brasil (Figura 4 – capítulo 1), um padrão similar ao encontrado para *Zygodontomys* (Prado e Percequillo, 2013) e consistente com tais explicações. Além

disso, o Escudo das Guianas aparentemente permaneceu como uma área relativamente estável durante as mudanças ambientais que ocorreram no Mioceno e Plioceno (Lim, 2012). O platô das Guianas (>500 m de altitude), onde *O. nitedulus* está distribuída, é uma região que pode ter servido para a expansão de espécies vindas da região andina a partir do final do Mioceno (Lim et al., 2010), e que tem atuado como local de endemismos ou barreira biogeográfica à distribuição de mamíferos (Lim, 2012).

Ainda, associada ao soerguimento intenso na área setentrional andina, a elevação da Serra Nevada de Santa Marta, no norte da Colômbia, durante o Plioceno Inferior (há cerca de 4,5 Ma), provavelmente fechou possíveis passagens existentes entre as florestas trans-andinas e a face cis-andina (Hoorn et al., 2010). Tendo em vista que *O. bicolor* apresenta distribuição geográfica ampla, desde o centro-leste do Panamá até a Amazônia, e é a única espécie de *Oecomys* de pequeno porte registrada em ambas as faces dos Andes (Prado e Percequillo, 2013; Figura 4 – capítulo 1), tal evento pode ter isolado algumas populações mais próximas ao oceano Pacífico e causado a migração de populações cis-andinas de *O. bicolor* e de outras espécies em direção à Amazônia.

Para o complexo *O. bicolor*, *O. cleberi* é a única espécie com ampla distribuição pelo Cerrado, um bioma dominado por florestas semi-decíduas, mas que também abriga uma pequena proporção de matas de galeria ao longo de toda sua extensão (Costa, 2003). Também há registros inéditos desse táxon para a Amazônia (Figura 4 – capítulo 1) em áreas florestadas próximas às margens de rios, o que reafirma seu hábito primariamente arborícola. *Oecomys cleberi* mostra-se filogeneticamente mais próxima a táxons com distribuição na Amazônia brasileira, *O. bicolor* e *O. sp. 1*, dos quais divergiu há cerca de 4,18 Ma (IC 95 % = 2,42-6,53 Ma), o que demonstra sua afinidade filogeográfica tanto com o Cerrado quanto com a Amazônia. Esse padrão de distribuição pode ser explicado pelo fato de que o Cerrado tem formação tardia em relação à Amazônia, iniciando sua constituição como um cinturão de formações xeromórficas entre

o final do Mioceno e início do Plioceno (Simon et al., 2009). Padrões como esse, em que táxons tem distribuição tanto na Amazônia quanto no Cerrado, ou cujos parentes mais próximos habitam estas regiões, já foram demonstrados para pequenos mamíferos (Costa, 2003; Carmignotto et al., 2012, 2014; Rocha et al., 2014), corroborando a conexão histórica entre estes dois domínios.

Dentre os diversos modelos não paleogeográficos de formação de barreiras na Amazônia, que discorrem sobre eventos ao longo do Neogeno e que conduzem à especiação alopátrica, encontra-se a hipótese dos Refúgios, proposta por Haffer (1969) e posteriormente modificada por Haffer (1993, 1997) e Haffer e Prance (2001). Esta aponta que a alternância de condições climáticas levou a ciclos de retração e expansão de fragmentos florestais estáveis (refúgios) na Amazônia, existentes sobretudo em locais onde o relevo permitia a criação de gradientes de chuva durante as fases mais secas do Cenozoico, isso é, próximo aos Andes, ao longo das encostas de montanhas das Guianas e do sul da Venezuela e perto do Oceano Atlântico no leste do Pará. Essas manchas remanescentes de vegetação úmida encontravam-se cercadas por ambientes áridos durante épocas mais secas, enquanto reconectavam-se devido à ampliação da flora em períodos mais propícios (Haffer e Prance, 2001). Essa explicação é plausível para explicar a diversificação do complexo *Oecomys bicolor*, que se deu do final do Mioceno até a metade do Plioceno.

Entretanto, dados paleoclimáticos e paleobotânicos demonstram que não há evidências suficientes para comprovar que quedas de temperatura, sobretudo nos períodos glaciais do Cenozoico, tenham reduzido a precipitação a ponto de levar à existência de vegetação savânica e xérica ao redor de ambientes méxicos. Ao contrário, a maior redução dos níveis de chuva parece ter ocorrido nas estações úmidas (Bush et al., 2004), além de que a comunidade florística datada da metade do Mioceno ao Plioceno mostra que a flora moderna das áreas de terra firme e várzea é similar àquela do passado

(Hoorn, 1994; Pons e De Franceschi, 2007). Ademais, a localização dos refúgios e das zonas de contato secundário pós-expansão das espécies são incertas e discordantes, dependendo do táxon avaliado (Lynch, 1988; Moritz et al., 2000).

Outra hipótese de diversificação advém da existência de grandes rios como barreiras, os quais aparentemente contribuem para a diferenciação genética e estruturação filogeográfica das espécies. Segundo as premissas dessa teoria, as linhagens de uma margem serão monofiléticas em relação às do lado oposto, além de que linhagens de bancos opostos coalescerão como grupos-irmãos (Leite e Rogers, 2013). Entretanto, este não parece ser o caso para o complexo *O. bicolor*, cujas espécies-irmãs não se encontram separadas por cursos d'água, mas sobretudo por eventos geológicos ocorridos no passado.

Em suma, a descoberta e reinterpretação de dados fósseis, paleoambientais e paleogeográficos, aliado às filogenias datadas, tem se mostrado alternativas plausíveis para explicar os padrões de diversificação encontrados na Amazônia. Isso não significa que as hipóteses tradicionais não possam ter implicações evolutivas significativas para os táxons, mas demonstram que estas podem não ser os fatores exclusivos que atuam como geradores dos padrões de riqueza encontrados na Amazônia.

5. REFERÊNCIAS

- Aguiar, M.A.M., M. Baranger, E.M. Baptestini, L. Kaufman e Y. Bar-Yam 2009. Global patterns of speciation and diversity. *Nature* 460:384–387.
- Antoine, P.O, D. de Franceschi, J.J. Flynn, A. Nel, P. Baby, M. Benammi, Y. Calderón, N. Espurt, A. Goswami e R. Salas-Gismondi. 2006. Amber from western Amazonia reveals Neotropical diversity during the middle Miocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:13595–13600.
- Bacon, C.D., D. Silvestro. C. Jaramillo. B.T. Smith. P. Chakrabarty e A. Antonelli. 2015.

- Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:6110–6115.
- Bloom, D.D. e N.R. Lovejoy. 2011. *The biogeography of marine incursions in South America*. In: (J.S. Albert e R.E. Reis, eds.) Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. University of California Press, Berkeley. p. 137–144.
- Bonvicino, C.R., J.A. Oliveira e P.S. D’Andrea. 2008. *Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS. 120 pp.
- Brady, S.G. 2017. Army ant invasions reveal phylogeographic processes across the Isthmus of Panama. *Molecular Ecology* 26:703–705.
- Bush, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21:5-17.
- Bush, M.B., P.E. Oliveira, P.A. Colinvaux, M.C. Miller e J.E. Moreno. 2004. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214:359–393.
- Bush, M.B. e J. Flenley. 2006. *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Springer, Nova Iorque. 428 pp.
- Bush, M.B., J. Crisci e R.J. Whittaker. 2007. Special issue: Conservation and Biogeography of Amazonia. *Journal of Biogeography* 34:1289.
- Calsbeek, R. e T.B. Smith. 2003. Ocean currents mediate evolution in island lizards. *Nature* 426:552–555.
- Carmignotto, A.P., M.D. Vivo e A. Langguth. 2012. *Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America*. In: (B.D. Patterson e L.P. Costa, eds.) Bones, clones and biomes. The history and

- geography of recent Neotropical mammals. The University of Chicago Press, Chicago. p. 307–350.
- Carmignotto, A.P., A.M. Bezerra e F.H. Rodrigues. 2014. Nonvolant small mammals from a southwestern area of Brazilian Cerrado: diversity, habitat use, seasonality, and biogeography. *Therya* 5:535–558.
- Colinvaux, P.A. 1993. *Pleistocene biogeography and diversity in tropical forests of South America*. In: (P. Goldblatt, ed.) Biological relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven. p. 473–499.
- Condamine, F.L., K.L. Silva-Brandão, G.J. Kergoat e F.A.H. Sperling. 2012. Biogeographic and diversification patterns of Neotropical Troidini butterflies (Papilionidae) support a museum model of diversity dynamics for Amazonia. *BMC Evolutionary Biology* 12:82.
- Cordani, U.G., W. Teixeira, C.C.G. Tassinari, K. Kawashita, e K. Sato. 1988. The growth of the Brazilian shield. *Episodes* 11:163–167.
- 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.
- Daly, C.D. e G.T. Prance. 1989. *Brazilian Amazon*. In: (D.G. Campbell e D. Hammond, eds). Floristic inventory of tropical countries. NYBG/WWF, New York. p. 401-426.
- Darriba, D., G.L. Taboada, R. Doallo e D. Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9:772.
- Dobson, D.M., G.R. Dickens e D.K. Rea. 2001. Terrigenous sediment on Ceara Rise: a Cenozoic record of South American orogeny and erosion. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165:215–229.
- Drummond, A.J., S.Y.W. Ho, M.J. Phillips e A. Rambaut. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4:e88.

- Drummond, A.J., M.A. Suchard, D. Xie e A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29:1969–1973.
- Endler, J. 1982. *Pleistocene forest refuges: fact or fancy?* In: (G.T. Prance, ed.) Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, Nova Iorque. p. 179–200.
- Engel, S.R., K.M. Hogan, J.F. Taylor e S.K. Davis. 1998. Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution* 15:35–49.
- Fabre, P.H., N.S. Upham, L.H. Emmons, F. Justy, Y.L. Leite, A.C. Loss, L. Orlando, M. Tilak, B.D. Patterson e E.J.P. Douzery. 2017. Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution* 34:613–633.
- Flynn, J.J., R. Charrier, D.A. Croft e A.R. Wyss. 2012. *Cenozoic Andean faunas: shedding new light on South American mammal evolution, biogeography, environments, and tectonics*. In: (B.D. Patterson e L.P. Costa, eds.) Bones, clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals. The University of Chicago Press, Chicago. p. 51–75.
- Figueiredo, J., C. Hoorn, P. van der Ven e E. Soares. 2009. Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin. *Geology* 37:619–622.
- Figueiredo, J., C. Hoorn, P. van der Ven e E. Soares. 2010. Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin: Reply. *Geology* 38:213.
- Fjeldså, J. 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 3:207–226.
- Gibbs, R.J. e C.N. Barron. 1993. *The Geology of the Guiana Shield*. Oxford University

- Press, Oxford. 246 pp.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131–137.
- Haffer, J. 1993. Time's cycle and Time's arrow in the history of Amazonia. *Biogeographica* 69:15-45.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* 6:451–476.
- Haffer, J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 68:917–947.
- Haffer, J. e G.T. Prance. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16:579–607.
- Hayes, F.E. e J.N. Sewlal. 2004. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography* 31:1809–1818.
- Hedges, S.B. 1996. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:163–196.
- Herskovitz, P. 1966. *Mice, land bridges and Latin American faunal interchange*. In: (R.L. Wenzel e V.J. Tipton, eds.) *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Natural History, Chicago. p. 725–751.
- Herskovitz, P. 1972. *The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecologic review*. In: (A. Keast, F.C. Erk e B. Glass, eds.) *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. SUNY Press, Nova Iorque. p. 311–431.
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109:1–55.
- Hoorn, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle–Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology,*

- Palaeoecology* 112:187–238.
- Hoorn, C., F.P. Wesselingh, H. Ter Steege, M.A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sanchez-Meseguer, C.L. Anderson, J.P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F.R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Sarkinen e A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330:927–931.
- Hovikoski, J. 2006. Miocene Western Amazonia in the light of sedimentological and ichnological data. Tese, Annales Universitatis Turkuensis. 138 pp.
- Jaramillo, C., M.J. Rueda e G. Mora. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311:1893–1896.
- Kalliola, R. e S. Flores-Paitan. 1998. *Geoecologia y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru*. Turku: Annales Universitatis Turkuensis. 544 pp.
- Leite, R.N. e D.S. Rogers. 2013. Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Organisms Diversity & Evolution* 13:639–664.
- Leite, Y.L.R., P.J.R. Kok e M. Weksler. 2015. Evolutionary affinities of the ‘Lost World’ mouse suggest a late Pliocene connection between the Guiana and Brazilian shields. *Journal of Biogeography* 42:706–715.
- Lim, B.K., M.D. Engstrom, J.C. Patton e J.W. Bickham. 2010. Molecular phylogenetics of Reig's short-tailed opossum (*Monodelphis reigi*) and its distributional range extension into Guyana. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 75:287–293.
- Lim, B.K. 2012. *Biogeography of mammals from the Guianas of South America*. In: (B.D. Patterson e L.P. Costa, eds.) *Bones, clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals*. The University of Chicago Press, Chicago. p. 230–

258.

- Lougheed, S.C., C. Gascon, D.A. Jones, J.P. Bogart e P.T. Boag. 1999. Ridges and rivers: a test of competing hypothesis of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 266:1829-1835.
- Loss-Oliveira, L., B.O. Aguiar e C.G. Schrago. 2012. Testing synchrony in historical biogeography: the case of new world primates and hystricognathi rodents. *Evolutionary Bioinformatics* 8:127–137.
- Lundberg, J.G., L.G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M.C.S.L. Malabarba e F. Wesselingh. 1998. *The stage for Neotropical fish diversification: a history of South American rivers*. In: (M.C.S.L. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena, C.A.S. Lucena, eds.) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre. p. 13–48.
- Lynch, J.D. 1988. *Refugia*. In: (A.A. Myers e P.S. Giller, eds.) *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, Nova Iorque. p. 309–342.
- Miller, M.A., W. Pfeiffer e T. Schwartz. 2010. *Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees*. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, New Orleans, Louisiana. p. 1–8.
- Montes, C., A. Cardona, C. Jaramillo, A. Pardo, J.C. Silva, V. Valencia, C. Ayala, L.C. Pérez-Angel, L.A. Rodríguez-Parra, V. Ramirez e H. Niño. 2015. Middle Miocene closure of the central American seaway. *Science* 348:226–229.
- Mora, A., P. Baby, M. Roddaz, M. Parra, S. Brusset, W. Hermoza e N. Espurt. 2010. *Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin*. In: (C. Hoorn e F. Wesselingh, eds.)

- Amazonia: Landscape and Species Evolution - A look into the past. Wiley, Oxford. p. 38–60.
- Moritz, C., J.L. Patton, C.J. Schneider e T.B. Smith. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:533–563.
- Morley, R.J. 2000. *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley and Sons, Nova Iorque. 378 pp.
- Morrone, J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782:1–110.
- Munis, M.B. 2013. Arco Purus: um gráben invertido revelado pela geofísica separando as Bacias do Solimões e do Amazonas. *Contribuições à Geologia da Amazônia* 8:117–133.
- O’Dea, A., H.A. Lessios, A.G. Coates, R.I. Eytan, S.A. Restrepo-Moreno, A.L. Cione, L.S. Collins, A. de Queiroz, D.W. Farris, R.D. Norris, R.F. Stallard, M.O. Woodburne, O. Aguilera, M.P. Aubry, W.A. Berggren, A.F. Budd, M.A. Cozzuol, S.E. Coppard, H. Duque-Caro, S. Finnegan, G.M. Gasparini, E.L. Grossman, K.G. Johnson, L.D. Keigwin, N. Knowlton, E.G. Leigh, J.S. Leonard-Pingel, P.B. Marko, N.D. Pyenson, P.G. Rachello-Dolmen, E. Soibelzon, L. Soibelzon, J.A. Todd, G.J. Vermeij e J.B.C. Jackson. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2:e1600883.
- Parada, A., U. F. J. Pardiñas, J. Salazar-Bravo, G. D’Elía e E.R. Palma. 2013. Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16:960–968.
- Patterson, B. e R. Pascual. 1968. The fossil mammal fauna of South America. *The*

- Quarterly Review of Biology* 43:409–451.
- Patton, J.L. e M.N. Silva. 2001. *Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian mammals*. In: (I.C.G. Vieira, J.M.C. da Silva, D.C. Oren e M.A. D`Incao, eds.) Biological and cultural diversity of Amazonia. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém. p. 139–164.
- Patton, J.L., M.N.F. Silva e J.R. Malcolm. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244:1–306.
- Pole, M. 1994. The New Zealand flora – entirely long-distance dispersal? *Journal of Biogeography* 21:625–635.
- Pole, M.S. 2001. Can long-distance dispersal be inferred from the New Zealand plant fossil record? *Australian Journal of Botany* 49:357–366.
- Pons, D. e D. De Franceschi. 2007. Neogene woods from western Peruvian Amazon and palaeoenvironmental interpretation. *Bulletin of Geosciences* 82:343–354.
- Poux, C., P. Chevret, D. Huchon, W.W. de Jong e E.J. Douzery. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology* 55:228–244.
- Prado, J.R. e A.R. Percequillo. 2013. Geographic distribution of the genera of the Tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia* 44:1–120.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20:68–73.
- Rambaut, A., M.A. Suchard, D. Xie e A.J. Drummond. 2014. Tracer v1.6. Disponível em <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> (Acesso em 02 de fevereiro de 2017).
- Räsänen, M.E., J.S. Salo e R.J. Kalliola. 1987. Fluvial perturbation in the western Amazon

- Basin: Regulation by long-term Sub-Andean tectonics. *Science* 238:1398–1401.
- Raxworthy, C.J., M.R.J. Forstner e R.A. Nussbaum. 2002. Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature* 415:784–787.
- Reig, O.A. 1980. A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *Journal of Zoology* 192:257–281.
- Reig, O.A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sul-americanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética* 7:333–365.
- Ribas, C.C., A. Aleixo, A.C.R. Nogueira, C.Y. Miyaki e J. Cracraft. 2011. Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279:681–689.
- Rocha, R.G., E. Ferreira, B.M.A. Costa, I.C.M. Martins, Y.L.R. Leite, L.P. Costa e C. Fonseca. 2011. Small mammals of the mid-Araguaia River in central Brazil, with the description of a new species of climbing rat. *Zootaxa* 2789:1–34.
- Rocha, R.G., C. Fonseca, Z. Zhou, Y.L.R. Leite e L.P. Costa. 2012. Taxonomic and conservation status of the elusive *Oecomys cleberi* (Rodentia, Sigmodontinae) from central Brazil. *Mammalian Biology* 77:414–419.
- Rocha, R.G., E. Ferreira, I.C.M. Martins, L.P. Costa e C. Fonseca. 2014. Seasonally flooded stepping stones: emerging diversity of small mammal assemblage in the Amazonia-Cerrado ecotone, central Brazil. *Zoological Studies* 53:60.
- Roddaz, M., P. Baby, S. Brusset, W. Hermoza e J.M. Darrozes. 2005. Forebulge dynamics and environmental control in Western Amazonia: the case study of the Arch of Iquitos (Peru). *Tectonophysics* 399:87–108.
- Rosa, C.C., T. Flores, J.C. Pieczarka, R.V. Rossi, M.I.C. Sampaio, J.D. Rissino, P.J.S. Amaral e C.Y. Nagmachi. 2012. Genetic and morphological variability in South

- American rodent *Oecomys* (Sigmodontinae, Rodentia): evidence for a complex of species. *Journal of Genetics* 91:265–277.
- Rull, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17:2722–2729.
- Rull, V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 26:508–513.
- Ruokolainen, K., H. Tuomisto, M.J. Macía, M.A. Higgins e M. Yli-Halla. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology* 23:13–25.
- Santos, J.C., L.A. Coloma, K. Summers, J.P. Caldwell, R. Ree e D.C. Cannatella. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from Late Miocene Andean lineages. *PLoS Biology* 7: e1000056.
- Savage, J.M. 1974. The Isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Natural History Museum of Los Angeles* 260:1–51.
- Schrago, C.G. 2007. On the time scale of new world primate diversification. *The American Journal of Physical Anthropology* 132:344–354.
- Schrago, C.G. e C.A. Russo. 2003. Timing the origin of New World monkeys. *Molecular Biology and Evolution* 20:1620–1625.
- Schrago, C.G., A.N. Menezes, M.A. Moreira, A. Pissinatti e H.N. Seuanez. 2012. Chronology of deep nodes in the neotropical primate phylogeny: insights from mitochondrial genomes. *PLoS ONE* 7:e51699.
- Schrago, C.G., B. Mello e A.E. Soares. 2013 Combining fossil and molecular data to date the diversification of New World Primates. *The Journal of Evolutionary Biology*

26:2438–2446.

- da Silva, M.N.F. e J.L. Patton. 1998. Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Molecular Ecology* 7:475–486.
- Steppan, S.J., R.M. Adkins e J. Anderson. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* 53:533–553.
- Simon, M.F., R. Grether, L.P. de Queiroz, C. Skema, R.T. Pennington e C.E. Hughes. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:20359–20364.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38:361–389.
- Smith, B.T., J.E. McCormack, A.M. Cuervo, M.J. Hickerson, A. Aleixo, C.D. Cadena, J. Pérez-Emán, C.W. Burney, X. Xie, M.G. Harvey, B.C. Faircloth, T.C. Glenn, E.P. Derryberry, J. Prejean, S. Fields e R.T. Brumfield. 2014. The drivers of tropical speciation. *Nature* 515:406–409.
- Sugden, D. 2000. Quaternary climate change and South America. *Journal of Quaternary Science* 15:299–468.
- ter Steege, H. ATDN e RAINFOR. 2010. *Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon*. In: (C. Hoorn e F. Wesselingh, eds.) *Amazonia: Landscape and Species Evolution - A look into the past*. Wiley, Oxford. p. 349–359.
- Vences, M., J. Freyhof, R. Sonnenberg, J. Kosuch e M. Veith. 2001. Reconciling fossils and molecules: Cenozoic divergence of cichlid fishes and the biogeography of Madagascar. *Journal of Biogeography* 28:1091–99.

- Vences, M., D.R. Vieites, F. Glaw, H. Brinkmann, J. Kosuch, M. Veith, e A. Meyer. 2003. Multiple overseas dispersal in amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:2435–42.
- Vilela, J.F., B. Mello, C.M. Voloch e C.G. Schrago. 2014. Sigmodontine rodents diversified in South America prior to the complete rise of the Panamanian Isthmus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 52: 249–256.
- Voloch, C.M., J.F. Vilela, L. Loss-Oliveira e C.G. Schrago. 2013. Phylogeny and chronology of the major lineages of New World hystricognath rodents: insights on the biogeography of the Eocene/Oligocene arrival of mammals in South America. *BMC Research Notes* 6:160.
- Wallace, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20:107–110.
- Wesselingh, F.P., M.E. Räsänen, G. Irion, H.B. Vonhof, R. Kaandorp, W. Renema, L. Romero-Pittman e M. Gingras. 2002. Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene long-lived lake complex in Western Amazonia. *Cainozoic Research* 1:35–81.
- Winkworth, R.C., S.J. Wagstaff, D. Glenny e P. Lockhart. 2002. Plant dispersal N.E.W.S. from New Zealand. *Trends in Ecology & Evolution* 17:514–520.
- Winston, M., D. Kronauer e C. Moreau. 2016. Early and dynamic colonization of Central America drives speciation in Neotropical army ants. *Molecular Ecology* 26:859–870.

TABELAS

Tabela 1. Modelo evolutivo, valores de parâmetro *Gamma*, proporção de sítios invariáveis (Pinvar) e razão entre transição/transversão (ti/tv) calculado para cada marcador genético. CITB: citocromo b; IRBP: gene da proteína ligante do fotorreceptor retinóide.

Marcador	Modelo Evolutivo	<i>Gamma</i>	Pinvar	ti/tv
CITB	GTR	1,042	0,541	-
IRBP	HKY	0,953	0,441	1,8112

Tabela 2. Datação molecular resultante do conjunto concatenado de dados mitocondrial e nuclear. A idade média de cada nó é dada em milhões de anos (Ma), juntamente com os limites inferiores e superiores dos intervalos de credibilidade de 95%, derivados da análise Bayesiana de relógio molecular relaxado. Os pontos de calibração são indicados na seção Metodologia.

Nó	Mediana	IC 95%
A	6,87	4,36-10,4
B	6,44	3,93-9,69
C	6,43	4,04-9,72
D	6,04	3,82-9,14
E	5,58	3,39-8,52
F	5,44	3,34-8,25
G	5,2	3,16-7,87
H	4,82	2,88-7,35
I	4,77	2,75-7,34
J	4,55	2,72-7,1
K	4,51	2,63-7,05
L	4,18	2,42-6,53
M	3,95	2,25-6,2
N	3,93	2,29-6,19
O	2,91	1,51-4,66

FIGURAS

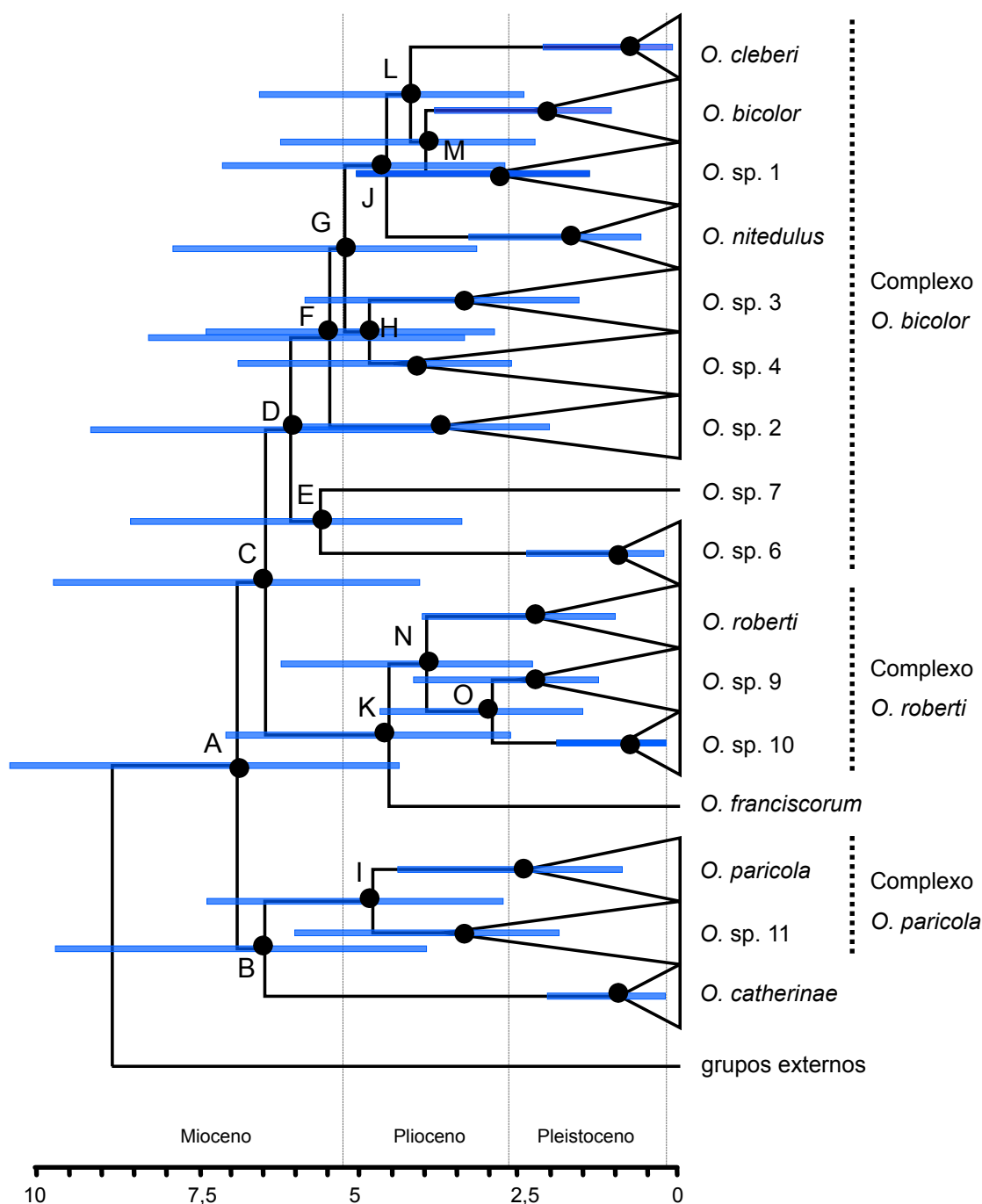


Figura 1. Cronograma ilustrando a diversificação de 16 espécies de *Oecomys* e 10 grupos externos (não mostrados) obtida a partir da análise Bayesiana de uma matriz concatenada de sequências dos genes CITB e IRBP. Barras azuis indicam intervalo de confiança de 95% da estimativa do tempo de divergência para cada nó. Círculos pretos indicam clados com probabilidades posteriores $\geq 0,95$. Letras associadas aos nós correspondem às datas fornecidas na Tabela 2.

APÊNDICES

Apêndice 1. Lista de espécimes por espécie para os quais foram geradas sequências do gene mitocondrial citocromo b (CITB) e do gene nuclear da proteína ligante do fotorreceptor retinóide (IRBP), utilizadas nas análises filogenéticas.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 200882		Presente estudo
	MVZ 200897		Presente estudo
<i>Oecomys catherinae</i>	MNLM 247		Presente estudo
	MNLM 271		Presente estudo
<i>Oecomys cleberi</i>	CMUNB2317		Presente estudo
	UFES-CTA 1377		Presente estudo
<i>Oecomys franciscorum</i>	MNLM 1917		Presente estudo
<i>Oecomys nitedulus</i>	MHNG 1886.037		Presente estudo
	MHNG 1886.043		Presente estudo
<i>Oecomys paricola</i>	MPEG 41840		Presente estudo
	UFPA-M 1532		Presente estudo
<i>Oecomys roberti</i>	AL 2805		Presente estudo
	AL 2806		Presente estudo

Apêndice 1. Continuação.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Oecomys</i> sp. 1	UFPA-M 1560		Presente estudo
	UFPA-M 1569		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 2	MVZ 154990		Presente estudo
	MVZ 154992		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 3	MPEG 41838		Presente estudo
	UFES-CTA 1455		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 4	M 97074		Presente estudo
	UFPA-M 252		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 6	UFRO-M 378		Presente estudo
	UFRO-M 619		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 7	MVZ 200904		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 9	MN 71242		Presente estudo
	UFPA-M 1574		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 10	UFPA-M 1016		Presente estudo
	UFPA-M 1054		Presente estudo
<i>Oecomys</i> sp. 11	UFPA-M 433		Presente estudo
	UFPA-M 1842		Presente estudo

Apêndice 1. Continuação.

Táxon	Nº de coletor/tombo	Nº. GenBank	Referência
<i>Akodon montensis</i>		CITB: AY195864; IRBP: AY277426	Leite et al. (2015)
<i>Akodon serrensis</i>		CITB: EF101889; IRBP: AY277429	Leite et al. (2015)
<i>Auliscomys micropus</i>		CITB: HM167894; IRBP: AY277457	Leite et al. (2015)
<i>Calomys callosus</i>		CITB: AY439002; IRBP: AY277440	Leite et al. (2015)
<i>Holochilus brasiliensis</i>		CITB: EU579496; IRBP: 163585	Leite et al. (2015)
<i>Holochilus sciureus</i>		CITB: EU579497; IRBP: EU649049	Leite et al. (2015)
<i>Oligoryzomys flavescens</i>		CITB: GU185919; IRBP: AY163609	Agrellos et al. (2012); Leite et al. (2015)
<i>Oligoryzomys fornesi</i>		CITB: DQ826022; IRBP: AY163610	Agrellos et al. (2012); Leite et al. (2015)
<i>Oxymycterus delator</i>		CITB: AF454767; IRBP: AY277466	Leite et al. (2015)
<i>Oxymycterus rufus</i>		CITB: AY275126; IRBP: AY277469	Leite et al. (2015)

