

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

**Preenchendo lacunas: um olhar para os pequenos
mamíferos amazônicos**

Roger Rodrigues Guimarães

Vitória, ES
Julho, 2021

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

**Preenchendo lacunas: um olhar para os pequenos
mamíferos amazônicos**

Roger Rodrigues Guimarães

Orientadora: Prof. Dr^a. Leonora Pires Costa
Coorientadora: Dr^a. Rita Gomes Rocha

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

Vitória, ES
Julho, 2021

AGRADECIMENTOS

Esta Tese não teria sido possível sem o suporte de diversos seres vivos que tive a sorte e prazer de encontrar ao longo da vida. Agradeço a minha família pelo suporte, aos amigos, da UFES e da vida, por me aturarem e por último aos mestres que me moldaram na forma de pensar. Às agências de fomento, CNPq, CAPES e FAPES, pelos apoios financeiros em minha carreira acadêmica, especialmente ao projeto CSI da diversidade aprovado pela FAPES (#80600417/17) ao qual essa tese está vinculada.

Também gostaria de agradecer as seguintes coleções, seus curadores e suas respectivas equipes: Coleção de Tecidos Animais da UFES, Coleção de Mamíferos da UFES, Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley-CA), National Museum of Natural History (Washington-DC), Field Museum of Natural History (Chicago-IL).

SUMÁRIO

Resumo	07
Abstract	09
Lista de Tabelas	11
Lista de Figuras	14
Introdução Geral	21
O gênero <i>Marmosops</i>	25
Estrutura da tese e Objetivo Geral	26
Referências	27
Capítulo 1: “Morphological and molecular discordance in the taxonomic rearrangement of the <i>Marmosops pinheiroi</i> complex (Marsupialia: Didelphidae)”	35
Abstract	36
Introduction	37
Material and methods	38
Results	43
Discussion	46
Acknowledgments	51
References	52
Figures	59
Supplementary figures	62
Table	67
Appendix	68
Supplementary table	72

Capítulo 2: “Morphological variation within <i>Marmosops marina</i> (Marsupialia: Didelphidae) (Ferreira, 2020) in the Tapajós region”	80
Abstract	81
Introduction	82
Material and methods	83
Results	85
Discussion	87
References	89
Acknowledgments	90
Table	92
Figures	93
Appendix	101
Capítulo 3: “Levantamento de pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Amazônia, Brasil, incluindo novos táxons e ampliações de distribuição”	104
Resumo	104
Abstract	105
Introdução	106
Material e métodos	108
Resultados	111
Discussão	119
Agradecimentos	123
Referências	124
Informação Suplementar	133
Figuras	140
Tabelas	157

Gazetteer	168
Capítulo 4: “New records of the rare little rufous mouse opossum, <i>Marmosa lepida</i> (Thomas,1888) (Mammalia, Didelphidae) in southeastern Amazon, Brazil” ...	171
Abstract	171
Introduction	172
Methods	172
Results	174
Discussion	175
Acknowledgments	176
References	176
Figures	181
Tables	185
Considerações Finais	191

RESUMO

Embora a Amazônia seja uma das áreas mais biodiversas do mundo, informações sobre sua riqueza ainda são incipientes, incluindo informação sobre a distribuição de espécies, relações filogenéticas e biogeográficas. Entre os mamíferos, as relações filogenéticas e padrões biogeográficos dos pequenos mamíferos são especialmente pouco conhecidas, incluindo mesmo dados básicos como o conhecimento e registro sobre o número e distribuição de espécies desse grupo na Amazônia. Esta tese pretende contribuir para o conhecimento básico sobre a fauna de pequenos mamíferos da Amazônia e no estreitamento dessas lacunas, frequentemente citadas como Déficit Linneano e Wallaceano. Para a correta identificação dos espécimes foram utilizadas ferramentas clássicas de morfometria e morfologia, bem como ferramentas moleculares. O primeiro capítulo analisa a diversidade genética da cuíca delgada do gênero *Marmosops*, mais especificamente do complexo *M. pinheiroi*, que inclui uma espécie recentemente descrita - *Marmosops marina* - com base apenas por sua morfologia. O objetivo deste trabalho foi testar se o arranjo taxonômico proposto para o complexo *pinheiroi* se mantinha com a adição de dados moleculares e uso de análises de delimitação de espécies e, ainda, propor um modelo para a diversificação dessa nova espécie na região do rio Tapajós. Concluímos que a diversidade do complexo de espécies ao qual *M. marina* pertence poderá estar a ser subestimado com base na sua morfologia, sendo que o cenário com três espécies foi o mais parcimonioso com base em dados moleculares, embora um cenário com quatro e cinco espécies não possa ser descartado. Ainda, determinamos na época do Plioceno a diversificação da linhagem que deu origem à nova espécie e identificamos o rio Tapajós como uma barreira provável e eficaz para o fluxo gênico das populações analisadas e, conseqüentemente, na distribuição de grupos. No segundo capítulo analisamos a morfologia de *M. marina*, tentando elucidar como ela varia na região específica do Tapajós. Não obtivemos sucesso em distinguir morfologicamente os haplogrupos das margens esquerda e direita deste rio, linhagens identificadas no primeiro capítulo, assim mantendo a coesão desta espécie. Embora alguns caracteres analisados tenham se mostrado variáveis dentre aqueles que constam na descrição original de *M. marina*. O terceiro capítulo trata de um levantamento da mastofauna e de sua riqueza em uma área próxima ao deságue do rio Madeira e da região metropolitana de Manaus. Percebemos que a riqueza observada no trabalho se mostrou subestimada e registramos três possíveis novos táxons, além de dois aumentos de distribuição conhecida para duas espécies. No

quarto capítulo analisamos espécimes de um pequeno marsupial provenientes de coletas anteriores à inundação da área da represa da usina de Belo Monte no rio Xingú, com fins de identificação dos mesmos. Identificamos o espécime como *Marmosa lepida*, um raro marsupial de difícil captura. Mais esforços, que incluam inventários básicos de fauna e estudos de sistemática, são ainda necessários para se atinja um nível razoável de compreensão da diversidade e dos processos responsáveis pela origem e distribuição de vários dos mais distintos grupos que o bioma amazônico abriga.

Palavras-chave: Rio Tapajós; Rio Madeira; Rio Amazonas; Rio Xingú; Didelphidae; Fileografia; Echimyidae; Sigmodontinae; Delimitação de espécies.

ABSTRACT

Although the Amazon is one of the most biodiverse areas in the world, information about its richness is still incipient, namely species distribution and boundaries, phylogenetic relationships and biogeographic patterns. Among mammals, small non-volant mammals are particularly poorly known, including basic knowledge of number and distribution of species. This thesis aims to narrow this gap, referred as Linnean and Wallacean shortfall. To do so we collected and examined specimens from poorly known regions in the Amazon, with the goal to conduct studies on systematics and distributional patterns of small mammals, especially marsupials. Our analyses relied on classical morphometric and morphological tools, as well as molecular data. The first chapter investigate the genetic diversity of the slender mouse opossums of the *Marmosops pinheiroi* complex, that includes *Marmosops marina* - a species recently described on morphological basis. Our goal was to test whether the proposed taxonomic arrangement for this species complex was sustained with the addition of molecular data and the use of species delimitation analyzes, and to propose a model for the diversification of this species in the Tapajós River region. We concluded that the diversity of the species complex to which *M. marina* belongs is underestimated by its morphology. The scenario with three species is the most parsimonious based on molecular data, although the four and five species scenarios cannot be discarded. Also, we identified that the emergence of the taxon probably took place at the Pliocene and that the Tapajós river acts as an effective barrier to gene flow between the analyzed populations and, consequently, plays an important role on distribution patterns of this group. In the second chapter, we analyze the morphology of *M. marina*, trying to elucidate how it varies in the specific region of Tapajós. We were not successful in finding robust morphological characters to distinguish the lineages across riverbanks identified in the previous chapter, thus sustaining the cohesion of the species. However, some characters have shown some degree of variation, departing to some extent from the original description of *M. marina*. The third chapter is based on a mammal survey and its richness account in an area close to the drain of the Madeira River and the metropolitan region of Manaus. We noticed that the observed richness of mammals in this paper was underestimated, registering three possible new taxa and reporting the increase of the distribution for two different species. In the fourth chapter, we analyzed and identified a set of specimens that were collected prior to the flooding of

the Belo Monte dam area in the Xingú River. One of the analyzed specimens belong to *Marmosa lepida*, a poorly known and seldomly trapped marsupial. More efforts, including faunal inventories and systematic studies, are still badly needed to achieve a reasonable understanding of the diversity and the process underlying the emergence and the distribution of one of most distinctive groups that the Amazonia is home to.

Keywords: Tapajós River; Madeira River; Amazon River; Xingú River; Didelphidae; Phylogeography; Echimyidae; Sigmodontinae; Species delimitation.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.1** - Genetic differentiation estimated through F_{ST} for the four putative species of the Pinheiroi complex. *M. marina sensu stricto* comprises TAP-E and XIN-W. Numbers in bold correspond to significant values ($p < 0.01$). **67**
- Tabela S1.1** - Known distribution and sequences of *Marmosops (Sciophanes)*, Parvidens Group, included in this report. In the locality column, numbers in parentheses correspond to localities mapped in Figure S1.1 and listed in the gazetteer. All voucher specimens and associated tissues sampled for this study are preserved in the following collections: AMNH (American Museum of Natural History, New York), CM (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh), ROM (Royal Ontario Museum, Toronto), UFES-MAM (Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória), UFPA M (Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Pará, Belém), USNM (United States National Museum of Natural History, Washington D.C.). **72**
- Tabela 2.1** - Cranial and dental measurements of adult specimens of the Pinheiroi complex. Mean, SD, and range are given in mm. n is the sample size. Variables are defined in text. **92**
- Tabela S3.1** - Medidas externas e cranianas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Didelphis marsupialis* do município de Autazes. Para a descrição das medidas, veja Rossi *et al.* (2010). **133**
- Tabela S3.2** - Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Marmosa demerarae* do município de Autazes. Seguindo Rossi *et al.* (2010). **134**

Tabela S3.3 - Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de <i>Marmosops ocellatus</i> do município de Autazes. Seguindo Rossi <i>et al.</i> (2010).	135
Tabela S3.4 - Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de <i>Metachirus nudicaudatus</i> e <i>Philander opossum</i> do município de Autazes. Seguindo Rossi <i>et al.</i> (2010).	136
Tabela S3.5 - Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de <i>Proechimys aff. kulinae</i> do município de Autazes. Seguindo Patton & Rogers (1983).	137
Tabela S3.6 - Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de <i>Proechimys quadruplicatus</i> do município de Autazes. Seguindo Patton & Rogers (1983).	138
Tabela S3.7 - Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de <i>Proechimys</i> sp. do município de Autazes. Seguindo Patton & Rogers (1983).	139
Tabela 3.1 - Localização e altitude para cada transecto para armadilhas de isca no município de Autazes-AM, Brasil. <i>Datum</i> WGS 84.	157
Tabela 3.2 - Riqueza, abundância e locais de registro de capturas por campanha para cada espécie amostrada no município de Autazes-AM, Brasil. Nomenclatura do transecto segue a Tabela 3.1.	158
Tabela 3.3 - Número de acesso do GenBank das sequências utilizadas para as inferências filogenéticas dos gêneros <i>Marmosops</i> e <i>Proechimys</i> e suas respectivas referências. Acrônimos das coleções: UFES-MAM, Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (Vitória); UFES-CTA, Coleção de Tecidos Animais da Universidade Federal do Espírito Santo (Vitória); AMNH, American Museum of Natural History (Nova Iorque); BMNH, Natural History Museum (Londres); CBF,	

Colección Boliviana de Fauna (La Paz); CM, Carnegie Museum of Natural History (Pittsburg); CTUA, Colección Teriológica Universidad de Antioquia (Medellín); FMNH, Field Museum of Natural History (Chicago); ICN, Instituto de Ciencias Naturales (Bogotá); KU, Biodiversity Institute, University of Kansas (Lawrence); Laboratório de Biologia e Controle da Esquistossomose, Fiocruz (Rio de Janeiro); MNHNCG, Museum National d'Histoire Naturelle (Paris); MPEG, Museu Paraense Emílio Goeldii (Pará); MSB, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico (Albuquerque); MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, University of California (Berkeley); MZUSP, Museu de Zoologia Universidade de São Paulo (São Paulo); QCAZ, Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador (Quito); ROM, Royal Ontario Museum (Toronto); UMMZ, University of Michigan, Museum of Zoology (Ann Arbor); USNM, United States National Museum of Natural History (Washington). Quando não disponível o número de tombo em coleção científica, providenciamos apenas o número de coletor. 159

Tabela 4.1 - Records of *Marmosa lepida* sorted according to numbered localities mapped in Figure 4.1, and corresponding reference and/or voucher number and Genbank accession number when available. Global Biodiversity Information Facility = GBIF; Field Museum of Natural History = FMNH; Museum of Vertebrate Zoology = MVZ; Royal Ontario Museum = ROM; Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève = MHNG; Kansas University Museum = KU; Colección de Mamíferos del Instituto de Ciencias Naturales = ICN-MHN-Ma; University of Michigan Museum of Zoology = UMMZ; Museo de la Escuela Politécnica Nacional = MEPN. 185

Tabela 4.2 - Selected measurements (mm) and weight (g) of three specimens of *Marmosa lepida* from the Belo Monte flooded area, Vitória do Xingu, Pará, Brazil. 188

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1 - Map (left) showing localities of some of the specimens used in the molecular analysis.

Whitish colours indicate low elevations, greyish medium elevations and blackish higher altitudes. Phylogeny of the Parvidens Group (right) obtained by Bayesian analysis of cytochrome b (CYTB) dataset. For more details on the phylogenetic tree see Figure S1.2. Numbers at internal nodes indicates uncorrelated p mean distances between main clades discussed in the text (above) and Bayesian Posterior probability (BPP) of the major clades (below). BPP < 95% is not mentioned in the tree. **PA** = Purus Arch and **TA** = Tapajós Arch (modified from Leite & Rogers, 2013). **XIN** = Xingú River, **TAP** = Tapajós River, **MAD** = Madeira River and **AM** = Amazon River. Coloured polygons show the distribution of species of the Pinheiroi complex (modified from Ferreira *et al.*, 2020). Different dashed and continuous lines correspond to the clades recovered in the CYTB dataset. 59

Figura 1.2 - Ultrametric concatenated tree (CYTB + BRCA1) for the Parvidens Group putative species. Each vertical bar corresponds to the results of different species delimitation methods for each molecular marker. The morphology column corresponds to lineages screened by Ferreira *et al.* (2020). The SAMOVA bar correspond to the number of groups suggested by the analysis only for the Pinheiroi complex using mtDNA. Numbers in parentheses correspond to the numbers of species identified by the different analysis. 60

Figura 1.3 - Species tree chronogram based on analysis of 800 bp from the mtDNA CYTB for the Parvidens Group and outgroups (not shown) made on *BEAST. The 95% highest posterior density intervals of dates are shown at each node. Dashed lines indicate the limits of the epochs. 61

- Figura S1.1** - Map showing localities of some of the specimens used in the molecular analyses. Green colours indicate low elevations, yellow medium elevations and brown higher elevations. Numbers matches the localities mentioned in the Table S1.1 and the gazetteer. **62**
- Figura S1.2** - Phylogeny of the Parvidens Group obtained by Bayesian analysis of cytochrome b (CYTB) dataset. Numbers in parentheses correspond to localities listed in Table S1.1 and Figure S1.1. See Table S1.1 for GenBank accession numbers. **63**
- Figura S1.3** - Haplotype network of cytochrome b (CYTB) dataset of *M. marina sensu lato*. Tapajós West Bank appears to be a putative undescribed species. Numbers in parentheses correspond to localities listed in Table S1.1. **64**
- Figura S1.4** - Phylogeny of the Parvidens Group obtained by Bayesian analysis of breast cancer activating 1 (BRCA1) dataset. Numbers in parentheses correspond to localities listed in Table S1.1 and Figure S1.1. See Table S1.1 for GenBank accession numbers. **65**
- Figura S1.5** - Species tree chronogram based on analysis of 1682 bp from two genes (CYTB + BRCA1) for the Parvidens Group and outgroups (not shown) made on *BEAST. The 95% highest posterior density intervals of dates are shown at each node. Dashed lines indicate the limits of the epochs. **66**
- Figura 2.1** - Dorsal and ventral cranial views of adult specimens of Parvidens Group. Tapajós West bank (**A**, male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (**B**, male UFPA M 1285) *Marmosops pinheiroi* (**C**, female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (**C**, female USNM 545543) *Marmosops parvidens* (**E**, female FMNH 18545 holotype) and *Marmosops pakaraimae* (**F**, male USNM 385046). Scale bar = 1 cm. **93**
- Figura 2.2** - Lateral cranial and mandible views of adult specimens of Parvidens Group. Tapajós West bank (**A**, male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (**B**, male UFPA M 1285)

Marmosops pinheiroi (C, female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (C, female USNM 545543) *Marmosops parvidens* (E, female FMNH 18545 holotype) and *Marmosops pakaraimae* (F, male USNM 385046). Scale bar = 1 cm. 94

Figura 2.3 - Dorsal and ventral views of skins of Parvidens Group. Left to right: Tapajós West bank (male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (male UFPA M 1285), *Marmosops pinheiroi* (female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (female USNM 545543), *Marmosops parvidens* (female USNM 548439) and *Marmosops pakaraimae* (male USNM 385046). Scale bar = 1 cm. 95

Figura 2.4 - Lateral view of skins of Parvidens Group. Left to right: Tapajós West bank (male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (male UFPA M 1285), *Marmosops pinheiroi* (female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (female USNM 545543), *Marmosops parvidens* (female USNM 548439) and *Marmosops pakaraimae* (male USNM 385046). Scale bar = 1 cm. 96

Figura 2.5 - Map showing the frequencies of the different states of the character of ventral fur, segmented in several regions for female specimens of the Pinheiroi Complex. Colors in the map means the distributions of different lineages for the group. Number in parenthesis means the number of specimens analyzed. 97

Figura 2.6 - Map showing the frequencies of the different states of the character of ventral fur, segmented in several regions for male specimens of the Pinheiroi Complex. Colors in the map means the distributions of different lineages for the group. Number in parenthesis means the number of specimens analyzed. 98

Figura 2.7 - Ventral fur variation of *Marmosops marina* from the Tapajós region, Mamãe-Anã (Palito) locality (west bank) (bottom) and Mamãe-Anã (Canta Galo) locality (east bank) (top). Males are more whitish than females, that are more buffy, in all localities in the Tapajós region. Numbers correspond to age criteria following Voss & Jansa

(2009), when possible (All specimens from Canta Galo are age 6 except two specimens age 3). 99

Figura 2.8 - Multivariate morphometric analyses of cranial measurements of species of Parvidens Group (n = 60), with the exception of *M. pakaraimae* and *M. woodalli*. Covariance vectors between the original characters and the two principal components (PC) functions. 100

Figura 3.1 - Mapa do município de Autazes, suas ecorregiões e principais rios. Linha preta significa limites dos municípios de Autazes e Itacoatiara. Círculo preto corresponde à localidade 1. Área cinza no mapa interno corresponde ao estado do Amazonas e o retângulo vermelho corresponde à área ampliada no mapa maior. 140

Figura 3.2 - Mapa do município de Autazes, suas ecorregiões e principais rios. Linha preta significa limites dos municípios de Autazes e Itacoatiara. Círculo preto corresponde à localidade 1. Área cinza no mapa interno corresponde ao estado do Amazonas e o retângulo vermelho corresponde à área ampliada no mapa maior. 141

Figura 3.3 - Gráfico da curva de rarefação. Barras em cada ponto da curva mostram o desvio padrão. 142

Figura 3.4 - Gráfico dos estimadores de riqueza para o município de Autazes. Barras em cada ponto da curva correspondem ao desvio padrão. 143

Figura 3.5 - Vistas lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Didelphis marsupialis* - UFES-MAM 2709, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 144

Figura 3.6 - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Marmosa demerarae* - UFES-MAM 2653 (esquerda) e UFES-MAM 2708 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a

1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 145

Figura 3.7 - Inferência Bayesiana para o marcador mitocondrial Citocromo b mostrando as relações das espécies do subgênero *Marmosops* (*Marmosops*) e a posição das amostras coletadas no município de Autazes, indicada pela barra preta. Nomenclatura dos clados segue Diaz-Nieto *et al.* 2016. Grupos externos: *Didelphis*, *Monodelphis*, *Marmosa* e *Marmosops* (*Sciophanes*). Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 146

Figura 3.8 - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Marmosops ocellatus* - UFES-MAM 2645 (esquerda) e UFES-MAM 2706 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 147

Figura 3.9 - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Metachirus nudicaudatus* - UFES-MAM 2652 (esquerda) e UFES-MAM 2704 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 148

Figura 3.10 - Vista lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Philander opossum* - UFES-MAM 2837, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 149

Figura 3.11 - Vistas lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula de *Oecomys* sp. - UFES-MAM 2642, coletado no município de Autazes. Barra de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 150

- Figura 3.12** - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Proechimys aff. kulinae* - UFES-MAM 2649 (esquerda) e UFES-MAM 2835 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). **151**
- Figura 3.13** - Registro de cuidado parental em *Proechimys aff. kulinae*. Fêmea e jovem capturados na mesma armadilha. **152**
- Figura 3.14** - Inferência Bayesiana para o marcador mitocondrial Citocromo b mostrando as relações filogenéticas de espécies do gênero *Proechimys* e a posição das amostras coletadas no município de Autazes, indicadas pela barra preta e seus respectivos grupos de espécies à qual pertencem seguindo classificação morfológica de Leite & Patton (2015). Grupos externos: *Trinomys*. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). **153**
- Figura 3.15** - Vista lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Proechimys quadruplicatus* - UFES-MAM 2842, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). **154**
- Figura 3.16** - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Proechimys* sp. - UFES-MAM 2640 (esquerda) e UFES-MAM 2637 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). **155**
- Figura 3.17** - Vista lateral, dorsal e ventral do crânio e espinhos de *Coendou* sp. - UFES-MAM 2843, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de

Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM). 156

Figura 4.1 - Map showing known records occurrence for *Marmosa lepida*. Hatched area represents occurrence range from IUCN red list. Gray area corresponds to Amazonia biome. Black circles correspond to locations of specimens found at online databases (GBIF and GenBank) and/or literature (numbers correspond to localities listed in Table 4.1). Orange circles in the amplified map correspond to collecting localities of the three new specimens of *Marmosa lepida*. Red solid line is the interstate highway (BR-230). 181

Figura 4.2 - Dorsal, ventral and lateral views skulls and mandibles of the three specimens of *Marmosa (Stegomarmosa) lepida* collected at Vitória do Xingu, Pará, Brazil: UFES-MAM 2927 (left), 2921 (middle), 2948 (right). 182

Figura 4.3 - Ventral (above) and dorsal (below) views of two specimens of *Marmosa (Stegomarmosa) lepida* collected at Vitória do Xingu, Pará, Brazil. A) UFES-MAM 2921 and B) UFES-MAM 2948. Scale bar = 1 cm. 183

Figura 4.4 Scheme of the scales on the tail and dorsal view of these scales of *Marmosa (Stegomarmosa) lepida* (UFES-MAM 2921) collected at Vitória do Xingu, Pará, Brazil. 184

INTRODUÇÃO GERAL

A Amazônia é uma das florestas com maior biodiversidade do mundo (Myers *et al.*, 2000; ter Steege *et al.*, 2003). Inserida na região Neotropical, ocupa grande parte do continente Sul-Americano, indo desde a cordilheira dos Andes até o oceano Atlântico e constitui-se em sua maioria de florestas úmidas de baixa altitude. Entretanto, essa grande área florestal possui histórias pretéritas bem distintas em sua toda extensão. Desde a separação do mega continente de Gondwana, a região neotropical passou por diversas mudanças e eventos geológicos distintos como: erosão e deposição de sedimentos, surgimentos de regiões montanhosas devido a movimentação tectônica, conexão e isolamento de outros biomas, incursões marinhas, entre outros. (Moraes *et al.*, 2020). Muitas hipóteses foram lançadas para explicar essa imensa biodiversidade (Haffner 2008; Bonvicino & Weksler 2012; Leite & Rogers 2013). Algumas delas baseadas em eventos geológicos (e.g., arcos estruturais ou paleoarcos - Da Silva & Patton 1998; Loughheed *et al.* 1999; Patton *et al.* 2000), hipóteses dando ênfase em mudanças ambientais ou climáticas (e.g., Refúgios Pleistocênicos - Haffer, 1969) e gradientes ecológicos (Patton & Smith 1992; Funk *et al.*, 2007; Antonelli *et al.*, 2010) e), enquanto outras tenham como foco a formação dos rios amazônicos (Wallace 1854; Ayres & Clutton-Brock 1992; Hoorn *et al.*, 2010). Embora pareça haver uma discordância entre as hipóteses, elas possuem um denominador área comum: a Amazônia é muito heterogênea e todas essas diferenças entre as áreas do bioma são importantes para desvendar o porquê de sua gigantesca biodiversidade (Bonvicino & Weksler 2012; Leite & Rogers 2013).

Uma das primeiras hipóteses a serem sugeridas foi a de rios como barreiras, proposta por Wallace (1854), durante suas expedições pelo bioma. Wallace percebeu que a distribuição de algumas espécies de primatas era limitada pelos grandes rios

amazônicos, que agiam como barreiras intransponíveis para esses animais. Muitos trabalhos avaliaram a importância dos grandes rios Amazônicos como uma barreira efetiva para os mais diversos táxons, porém com resultados diferentes. Um dos rios mais estudados para vertebrados foi o rio Juruá, embora a hipótese de que esse rio atue como uma barreira para a grande maioria das populações estudadas tenha sido refutada (Lougheed *et al.*, 1999; Gascon *et al.*, 2000; Patton *et al.*, 2000). Por outro lado, rios do leste Amazônico (e.g., Rios Tapajós, Xingú, Araguaia e Tocantins) que nascem do escudo brasileiro e possuem uma trajetória mais estável, quando comparados com rios meandráticos do oeste Amazônico, apresentam uma maior eficácia em separar populações e impedir o fluxo gênico entre elas. Ayres & Clutton-Brock (1992) reportaram que a distribuição de algumas espécies de primatas era limitada por rios de acordo com a quantidade de material em suspensão na coluna d'água e velocidade do fluxo de água, e Bates *et al.* (2004) mostraram que o rio Teles Pires, afluente do rio Tapajós, parece separar populações de seis espécies de aves geneticamente diferentes.

Outra hipótese mais recente foi sugerida no final da década de sessenta pelo alemão Jürgen Haffer (Haffer, 1969). Nela, Haffer sugeria que durante as eras glaciais em que o globo experimentou na época pleistocênica, a temperatura média do planeta diminuiu alguns graus. Com isso, a paisagem da Terra sofreu diversas modificações, entre elas a fragmentação das florestas Amazônicas, quando poucas áreas florestais teriam se mantido preservadas, funcionando como verdadeiros refúgios. Neles, seus organismos se mantiveram isolados até a era glacial acabar e as florestas voltarem a suas condições anteriores, porém com organismos já distintos devido ao processo de evolução que sofreram durante o isolamento, e com possível expansão posterior de suas distribuições (Haffer, 1969; Vanzolini & Williams, 1970). Entretanto, esse modelo já foi contestado por vários autores, que argumentam que a especiação dos mais variados grupos se deu

em momento anterior à época pleistocênica (e.g., Plioceno) (da Silva & Patton, 1993; Moritz *et al.*, 2000, Steiner *et al.*, 2005; Antonelli *et al.*, 2010), ou ainda que as áreas florestais não atingiram redução tão significativa para se retraírem em refúgios circundados por áreas abertas nunca preponderantes na área, mas sim tiveram alteração na sua composição florística, de acordo com dados paleobotânicos (Colinvaux, 1987; Colinvaux *et al.*, 1996; 2001; Bush & Oliveira, 2006). Todavia, em um trabalho mais recente, Haffer (2008) argumenta que as glaciações resultantes do ciclo da cadeia de Milankovitch podem ser estendidas até o terciário, e que essas mudanças climáticas ajudaram a moldar a distribuição dos seres nos diversos biomas Neotropicais

Entretanto, todo o bioma Amazônico é bem distinto, havendo subdivisões. Uma de suas divisões mais conspícua é a divisão Leste-Oeste, com limites nos rios Negro e Madeira. Em sua porção Oeste, o bioma estaria mais suscetível a eventos geológicos que climáticos (mais próximo da periferia da placa tectônica), o que ajudou a moldar sua biota (Hoorn *et al.*, 2010). Em contraste, a parte Leste, situada nos escudos da Guiana e brasileiro, seria geologicamente mais estável, com rochas datadas do Pré-cambriano (formação Crato) (Leite & Rogers, 2013), por isso sofrendo menos com eventos geológicos. Ainda, a parte sul da porção leste, limitada ao norte pelo rio Amazonas e antes considerada como uma unidade, foi subdividida em quatro novas zonas de endemismo: Belém, Xingú, Tapajós e Rondônia (Silva, 2005), sendo uma das áreas menos estudadas no bioma (Leite & Rogers, 2013).

Dentre essas novas zonas de endemismo, a bacia do rio Tapajós se destaca por seu tamanho e influência no sistema de drenagem amazônico, correspondendo a 10 % de toda bacia e sendo o quinto maior tributário do rio Amazonas, fornecendo cerca de 6 % do volume de água do mesmo rio (Moraes *et al.*, 2020). Geologicamente, a bacia do rio

Tapajós possui duas porções bem distintas: uma bem antiga, que corre pelo escudo brasileiro (Pré-cambriano), e outra mais recente, perto da foz no rio Amazonas e de origem Cenozoica (Santos *et al.*, 1975). Mesmo sendo um rio mais estável, quando comparado aos rios do oeste amazônico, o rio Tapajós possui uma história bem dinâmica, mudando de trajetória e volume de água ao longo de sua existência (Moraes *et al.*, 2020), o que pode influenciar a biota local ao longo de sua evolução. Embora estudos com outros vertebrados no rio Tapajós sejam extensos (Moraes *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2019), principalmente quanto ao teste da hipótese do rio como barreira, para pequenos mamíferos não-voadores a realidade não é a mesma.

Pequenos mamíferos não-voadores compreendem basicamente roedores e marsupiais. Esses animais, extremamente abundantes na região Neotropical, especialmente no bioma amazônico (Bonvicinno & Weskler, 2012). A região Amazônica é considerada um berço e um museu de espécies (McKenna & Farrell, 2006) com novas espécies sendo descobertas a cada ano (Patterson, 2000; Bonvicinno & Weskler, 2012). Mesmo assim, ainda nos dias de hoje, conhecemos muito pouco sobre a biodiversidade Neotropical e a história evolutiva e biogeográficas desses animais (déficits Linneano e Wallaceano) (Lomolino, *et al.*, 2006). A ordem Rodentia, que na região Neotropical é basicamente constituída por duas famílias: Echimyidae e Cricetidae (subfamília Sigmodontinae principalmente), esta última representando um dos grupos mais biodiversos do planeta com mais de 70 gêneros conhecidos (Patton, Pardiñas & D'Élia 2015). Marsupiais da família Didelphidae são um dos grupos vivos mais antigos de mamíferos e amplamente distribuídos na América Latina (Astúa, 2015), com apenas uma espécie na América do Norte (*Didelphis virginiana*), ao norte do México. Essa família conta com 19 gêneros, alguns deles com mais de 20 espécies (e.g., *Marmosa*, *Monodelphis* e *Marmosops*) (Pavan, 2019; Voss *et al.*, 2020).

Dentre os marsupiais, os gêneros mais diversos (e.g., *Marmosa*, *Monodelphis* e *Marmosops*) possuem uma taxonomia confusa, com várias espécies crípticas e complexos de espécies necessitando de revisões sistemáticas, assim como de várias linhas de evidências para a correta diagnose de espécimes e na descrição de novas espécies, informações estas que são atualmente insuficientes ou mesmo indisponíveis para o grupo como um todo.

O gênero Marmosops

O gênero *Marmosops* descrito por Matschie, 1916, trata-se de um pequeno marsupial sem marsúpio, cauda preênsil e máscara nos olhos (Díaz-Nieto & Voss, 2016). Tem hábito de vida escansorial, ou seja, explora bem os ambientes arborícolas e terrestres e é distribuído em sua vasta maioria pelo continente Sul-Americano (Gardner, 2008). O gênero nunca foi inteiramente revisionado até o trabalho de Díaz-Nieto *et al.* (2016) e Díaz-Nieto & Voss (2016), embora vários trabalhos pontuais, com diferentes espécies, tenham sido publicados nas duas últimas décadas (Mustringi & Patton, 1997; Díaz-Nieto *et al.*, 2011; Voss *et al.*, 2013). De taxonomia confusa, por muito tempo foi considerado como *Marmosa*, até Gardner & Creighton (1989) perceberem que estas espécies, antes referidas por Mastchie (1916), formavam um grupo bem estruturado e distinto de *Marmosa*. Um trabalho molecular posterior mostrou que estes dois gêneros não pertencem nem a mesma tribo (Voss & Jansa, 2009) (*Marmosa* pertencendo a tribo Marmosini e *Marmosops* a tribo Thylamyini). O gênero *Marmosops* conta com mais de duas dezenas de espécies descritas, sendo a mais recente do final do ano passado, *M. marina* (Ferreira, *et al.*, 2020).

Embora estudos recentes incorporam evidências moleculares (Mustringi & Patton, 1997; Voss *et al.*, 2013), muito do que se conhece sobre o gênero é fruto apenas de dados morfológicos. Díaz-Nieto *et al.* (2016) acessou dados moleculares de todo

gênero e descreveu dois subgêneros (*Marmosops* e *Sciphanes*), com cinco clados bem resolvidos, dividindo todo gênero em cinco grupos de espécies. Embora apenas a revisão do subgênero *Marmosops* (*Sciphanes*) tenha sido alvo de trabalho revisionário (Díaz-Nieto & Voss, 2016).

Estrutura da tese e Objetivo Geral

A diversidade da mastofauna amazônica brasileira ainda é muito subestimada, com várias áreas desprovidas de levantamento primário, o primeiro passo lógico e necessário para se compreender adequadamente a biodiversidade deste grupo zoológico neste bioma. Mesmo sendo uma zona biogeográfica riquíssima em número e abundância de espécies, a região Neotropical ainda carece de muitos estudos para um adequado entendimento sobre os limites geográficos da distribuição de sua biodiversidade, suas relações filogenéticas e biogeográfica, assim como os processos que envolvidos na sua formação.

Para isso, este trabalho se utilizou de parcerias com outros pesquisadores para obtenção de espécimes e dados associados, além de coletas próprias, para tentar elucidar padrões de distribuições e diversificação da fauna de pequenos mamíferos não-voadores de um dos maiores biomas brasileiros, e assim diminuir as lacunas de conhecimentos básicos sobre a mesma.

Esta tese está dividida em quatro capítulos, os quais foram/serão publicados como trabalhos científicos independentes, além da presente introdução e considerações finais.

O primeiro capítulo analisa a diversidade genética de um pequeno marsupial, a cuíca delgada do gênero *Marmosops*, com ênfase no complexo de espécies do grupo Pinheiroi, especialmente na espécie *Marmosops marina* que foi recentemente descrita apenas com suporte morfológico. O objetivo foi testar se o arranjo taxonômico proposto para este complexo de espécies se mantinha com a adição de dados moleculares e, ainda,

propor um modelo para a diversificação dessa possível espécie na região do rio Tapajós. Este trabalho foi publicado *on-line* no periódico *Systematics and Biodiversity* no dia 04 de junho de 2021.

No segundo capítulo, nós trabalhamos com a mesma espécie do capítulo anterior, porém avaliando sua morfologia, tentando elucidar como esta varia na região específica do Tapajós, onde obtivemos um número relevante de amostras para análise. O manuscrito encontra-se em fase de preparação para publicação.

O terceiro capítulo trata de um levantamento da mastofauna e de sua riqueza em uma área próxima ao deságue do rio Madeira. Publicado em 2018, em um volume especial de listas de espécies e aumento de distribuição geográfica do *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*.

No quarto capítulo analisamos espécimes de um pequeno marsupial provenientes de coletas anteriores à inundação da área da represa da usina de Belo Monte no rio Xingú, com fins de identificação dos mesmos. Publicado também em 2018 na *Check list*.

REFERÊNCIAS

- Antonelli, A., Quijada–Mascarenas, A., Crawford, A. J., Bates, J. M., Velazco, P. M. & Wuster, W. (2010) Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. In C. Hoorn & F. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past* (pp. 386–404). Wiley–Blackwell.
- Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., Faurby, S., Guedes, T., Hoorn, C., Lohmann, L., Matos-Maraví, P., Ritter, C., Sanmartín, I., Silvestro, D., Tejedor, M., ter Steege, H., Tuomisto, H., Werneck, F., Zizka, A.,

- Edwards, S. (2018). Conceptual and empirical advances in neotropical biodiversity research. *PeerJ*, 6, e5644.
- Astúa, D. (2015). Order Didelphimorphia. Family Didelphidae (opossums). In: D. E. Wilson & R. A. Mittermeier (Eds). *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials* (pp. 70–187). Barcelona: Lynx Edicions.
- Ayres, J. M., & Clutton-brock, T. H. (1992). River boundaries and species range size in Amazonian primates. *The American Naturalist*, 140, 531–7.
- Baker, P. A., Fritz, S. C., Dick, C.W., Eckert, A. J., Horton, B. K., Manzoni, S., Ribas, C. C., Garziane, C. N., Battisti, D. S. (2014) The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth Science-Reviews*, 135, 38–47.
- Bates, J. M., Haffer, J. & Grismer, E. (2004) Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós, a major Amazonian River. *Journal of Ornithology*, 145, 199–205.
- Bonvicino, C. R., & Weksler, M. (2012). Speciation in Amazonia: patterns and predictions of a network of hypotheses. In B. D. Patterson & L. P. Costa (Eds.), *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent Neotropical mammals* (pp. 259–282). Chicago: The University of Chicago Press.
- Bush, M. B., de Oliveira, P. E. (2006). The Rise and fall of the Refugial Hypothesis of the Amazonian Speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica*, 6.
- Colinvaux, P. A. (1987). Amazon diversity in the light of the paleoecological record. *Quaternary Science Reviews*, 6, 93-114.

- Colinvaux, P. A., de Oliveira, P. E., Moreno, J. E., Miller, M. C., Bush, M. B. (1996). A long pollen record from lowland Amazonia: Forest and cooling in glacial times. *Science*, 274, 85-88.
- da Silva, M. N. F. & Patton, J. L. (1993) Amazonian phylogeography: mtDNA sequence variation in arboreal echimyid rodents (Caviomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2, 243– 255.
- da Silva, M. N., & Patton, J. L. (1998). Molecular phylogeography and the evolution and conservation of amazonian mammals. *Molecular Ecology*, 7, 475–486.
- Díaz-Nieto, J. F., Gómez-Laverder, M., Sánchez-Giraldo, C. (2011). Rediscovery and redescription of *Marmosops handleyi* (Pine, 1981) (Didelphimorphia: Didelphidae), the least known Andean slender mouse opossum. *Mastozoologia Neotropical*, 18, 45–61.
- Díaz-Nieto, J. F., Jansa, S. A., Voss, R. S. (2016). DNA sequencing reveals unexpected recent diversity and an ancient dichotomy in the American marsupial genus *Marmosops* (Didelphidae: Thylamyini). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176, 914–940.
- Díaz-Nieto, J. F., & Voss, R. S. (2016). A revision of didelphid marsupial genus *Marmosops*, part 1. Species of the subgenus *Sciophanes*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 402, 1–70.
- Endler, J. A. (1982) Pleistocene Forest refuges: fact or fancy? In G. T. Prance (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics* (pp. 641–657). Columbia University Press.

- Ferreira, C., Oliveira, A. C. M., Lima-Silva, L. G., Rossi, V. R. (2020). Taxonomic review of the slender mouse opossums of the ‘Parvidens’ group from Brazil (Didelphimorphia: Didelphidae: *Marmosops*), with description of a new species. *Zootaxa*, 4890(2), 201–233.
- Funk, W. C., Caldwell, J. P., Peden, C. E., Padial, J. M., De la riva, I., Cannatella, C. (2007). Tests of biogeographic hypotheses for diversification in the Amazonian Forest frog, *Physalaemus petersi*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 825–837.
- Gardner, A. L., Creighton, G. K. (1989). A new generic name for Tate’s (1933) *microtarsus* group of South American mouse opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102, 3–7.
- Gardner, A. L. (2008) *Mammals of South America, vol. 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago: Chicago University Press, 669 pp.
- Gascon, C., Malcolm, J. R., Patton, J. L., da Silva, M. N. F., Bogart, J. P., Loughheed, S. C., Peres, C. A., Neckel, S., Boag, P. T. (2000). Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 13672–13677.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest birds. *Science*, 165, 131–137.
- Haffer, J. (2008). Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 917–947.
- Hoorn, C. et al. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.

- Leite, R. N., Rogers, D. S. (2013). Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Organisms Diversity & Evolution*, *13*, 639–664.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Brown, J. H. (2006). *Biogeography, third edition*. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 845 pp.
- Lougheed, S. C., Gascon, C., Jones, D. A., Bogart, J. P. & Boag, P. T. (1999). Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *Proceeding of Royal Society of London*, *266*, 1829–1835.
- Matschie, P. (1916). Bemerkungen über die Gattung *Didelphis* L. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde, Berlin 1916, 259–272.
- McKenna, D. D., Farrell, B. D. (2006). Tropical forests are both evolutionary cradles and museums of leaf beetle diversity. *Proceedings of National Academy Sciences*, *109*, 10947– 11095.
- Moraes, L. J. C. L., Pavan, D., Barros, M. C., Ribas, C. C. (2016). The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in south– eastern Amazonia. *Journal of Biogeography*, *43*(11), 2113–2124.
- Moraes, L. J. C. L., Ribas, C. C., Pavan, D., Werneck, F. P. (2020). Biotic and landscape evolution in Amazonian contact zone: Insights from the herpetofauna of the Tapajós River basin, Brazil. In A. C. Carnaval & V. Rull (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* (pp. 683–712). Switzerland: Springer Nature Switzerland AG.

- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., Smith, T. B. (2000). Diversification of Rainforest faunas: An integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 533–563.
- Mustrangi, M. A., Patton, J. L. (1997). Phylogeography and systematics of the slender mouse opossum *Marmosops* (Marsupialia, Didelphidae). *University of California Publications in Zoology*, 130, 1–86.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Pavan, S. E. (2019). A revision of *Monodelphis glirina* group (Didelphidae: Marmosini), with a description of a new species from Roraima, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 100, 103–117.
- Patterson, B. D. (2000). Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions*, 6, 145–151.
- Patton, J. L., Smith, M. F. (1992). mtDNA Phylogeny of Andean mice: a test of diversification across ecological gradients. *Evolution*, 46, 174–183.
- Patton, J. L., da Silva, M. N., Malcolm, J. R. (2000). Mammals of the rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin American Museum of Natural History*, 244, 1–306.
- Santos, D. B., Fernandes, P. E. C. A., Dreher, A. M., Cunha, F. M. B., Basei, M. A. S., Teixeira, J. B. G. (1975). Geologia. In RADAMBRASIL (Ed), *Tapajós* (pp. 15–117). Brasília: Projeto Radam Brasil.

- Silva, J. M. C., Rylands, A. B., da Fonseca, G. A. B. (2005). The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*, 19, 689–694.
- Silva, S. M., Peterson, A. T., Carneiro, L., Burlamaqui, T. C. T., Ribas, C. C., Sousa-Neves, T., Miranda, L. S., Fernandes, A. M., d’Horta, F. N., Araújo-Silva, L. E., Batista, R., Bandeira, C. H. M. M., Dantas, S. M., Ferreira, M., Martins, D. M., Oliveira, J., Rocha, T. C., Sardelli, C. H., Thom, G., Rêgo, P. S., Santos, M. P., Sequeira, F., Vallinoto, M., Aleixo, A. (2019). A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Science Advances*, 5, eaat5752.
- Steiner, C., Tilak, M., Douzery, E. J. P., Catzeflis, F. M. (2005). New DNA data from a transthyretin nuclear intron suggest an Oligocene to Miocene diversification of living South America opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 363–379.
- ter Steege, H. et al. (2003). A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 12, 2255–2277.
- Vanzolini, P. E., Williams, E. E. (1970). South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 19, 1–298.
- Voss, R. S., Jansa, S. A. (2003). Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of didelphine relationships with denser taxon sampling. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 276, 1–82.

- Voss, R. S., Tarifa, T., Yensen, E. (2004). An introduction to *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae), with the description of a new species from Bolivia and notes on the taxonomy and distribution of other Bolivian forms. *American Museum Novitates*, 3466, 1–40.
- Voss, R. S., Jansa, S. A. (2009). Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of new world metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 322, 1–177.
- Voss, R. S., Lim, B. K., Díaz-Nieto, J. F., Jansa, S. A. (2013). A new species of *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae) from the Pakaraima highlands of Guyana, with remarks on the origin of the endemic Pantepui mammal fauna. *American Museum Novitates*, 3778, 1–27.
- Voss, R. S., Gutiérrez, E. E., Solari, S., Rossi, R. V., Jansa, S. A. (2014). Phylogenetic relationships of mouse opossums (Didelphidae: *Marmosa*) with revised subgeneric classification and notes on sympatric diversity. *American Museum Novitates*, 3817, 1–27.
- Voss, R. S., Giarla, T. C., Díaz-Nieto, J. F., Jansa, S. A. (2020). A Revision of the didelphid marsupial Genus *Marmosa* Part 2. Species of the Rapposa group (Subgenus *Micoureus*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 439, 1–62.
- Wallace, A. R. (1854). On the Monkeys of the Amazon. *Annals and Magazine of Natural History*, 14, 451–454.

1 - Morphological and molecular discordance in the taxonomic rearrangement of the *Marmosops pinheiroi* complex (Marsupialia: Didelphidae)

Roger Rodrigues Guimarães, Rita Gomes Rocha, Ana Carolina Loss, Ana Cristina

Mendes-Oliveira, Bruce D. Patterson and Leonora Pires Costa

(RRG) Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) - Av. Fernando Ferrari, 514, Vitória-ES, Brazil, 29075-910. roger.guimaraes@ufes.aluno.br

(RGR) CIBIO/InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto, Campus de Vairão, 4485-661 Vairão, Portugal.

Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) - Av. Fernando Ferrari, 514, Vitória-ES, Brazil, 29075-910. ritagomesrocha@gmail.com

(ACL) National Institute of the Atlantic Forest – Av. José Ruschi, 4, Santa Teresa-ES, Brazil. 29650-000. carol.loss@gmail.com

(ACMO) Universidade Federal do Pará – Av. Augusto Corrêa, 01, Belém-PA, Brazil, 66075-110. cris.mastozoologia@gmail.com

(BDP) Field Museum of Natural History – 1400 South Lake Shore Drive, Chicago-IL, United States, 60605. bpatterson@fieldmuseum.org

(LPC) Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) - Av. Fernando Ferrari, 514, Vitória-ES, Brazil, 29075-910. leonoracosta@yahoo.com

ABSTRACT

Marmosops is one of the most speciose genera of didelphid marsupials, is widely distributed in the Neotropical region, and has been the subject of several taxonomic and systematic revisions. Within the genus, the Pinheiroi complex is distributed in eastern Amazonia and recently has been split into three species, based only on morphology. We analysed both mitochondrial (CYTB) and nuclear (BRCA1) data of a large number of specimens of the Pinheiroi complex from the Tapajós region to test the three-species hypothesis. Our molecular data supported a conservative scenario of four lineages with high molecular divergence within the Pinheiroi complex: one from the Tapajós West bank (until now treated as *M. marina*), another from the Tapajós East bank (*M. marina sensu stricto*), a third from the Xingú East bank (*M. woodalli*), and a fourth from the Amazon North bank (*M. pinheiroi*). But a scenario of five species within the Pinheiroi complex was not excluded. We restrict *M. marina* to the Tapajós-Xingú interfluve. Speciation in the Pinheiroi complex was estimated to have taken place in the late Miocene. Both Amazon and Tapajós Rivers have important roles in the differentiation of this complex, either by forming a complete barrier to an existing taxon or by restricting the gene flow between populations on each side of the river. The divergence of major clades on opposite sides of the Amazon and Tapajós Rivers occurred almost simultaneously during the Late Pliocene.

Keywords: Amazonia-Biogeography-Cryptic Species-Marsupial-Riverine barrier hypothesis-Species Delimitation-Tapajós River.

INTRODUCTION

Marmosops represents one of the most speciose genera of didelphid marsupials, with 22 currently recognised species (Díaz-Nieto *et al.*, 2016; Díaz-Nieto & Voss, 2016; Voss *et al.*, 2019; Ferreira *et al.*, 2020), rivalling *Monodelphis* (23 currently recognised species; Pavan, 2019) and *Marmosa* (with 22 currently recognised species; Voss *et al.*, 2014; Voss *et al.*, 2020). In the last decade, this genus has been the subject of several taxonomic and systematic revisions (Díaz-Nieto *et al.*, 2011; Voss *et al.*, 2013; Nascimento *et al.*, 2015; Díaz-Nieto *et al.*, 2016; Díaz-Nieto & Voss, 2016; Voss *et al.*, 2019; Ferreira *et al.*, 2020). A deep basal dichotomy in the genus was noticed using molecular tools, leading to the description of two new subgenera: *Marmosops* (*Marmosops*) and *Marmosops* (*Sciophanes*) (Díaz-Nieto *et al.*, 2016). The subgenus *Sciophanes*, with 12 species, is composed by three major groups: Fuscatus, Bishopi and Parvidens (Díaz-Nieto & Voss, 2016).

Cryptic diversity, *i. e.*, two or more species classified under the same name because they are morphologically indistinguishable (Bickford *et al.*, 2007), is common within *Marmosops* (Díaz-Nieto *et al.*, 2016; Díaz-Nieto & Voss, 2016). *Marmosops pinheiroi*, included in the Parvidens group, along with *Marmosops parvidens* and *Marmosops pakaraimae*, is one example of cryptic diversity (Díaz-Nieto *et al.*, 2016). Although Díaz-Nieto *et al.* (2016) tentatively suggested that the two genetic lineages of *M. pinheiroi* separated by the Amazon River could be associated with different names, ‘*pinheiroi*’ to the north and ‘*woodalli*’ to the south of the river, further evidence failed to distinguish them morphologically, and both clades were retained in the same nominal species (Díaz-Nieto & Voss, 2016). In disagreement with the later, Ferreira *et al.* (2020) restricted *M. pinheiroi* (*stricto sensu*) to the north of the Amazon River, revalidated *M.*

woodalli from the east of the Xingú River to the east of Tocantins and Maranhão states, and described a new species, *Marmosops marina* from the east bank of the Madeira River to the west bank of the Xingú River. Ferreira *et al.* (2020) argued that these three species can be positively distinguished using a unique combination of morphological characters. But no molecular data was used to corroborate their taxonomic hypothesis.

Furthermore, Ferreira *et al.* (2020) suggested that although the large Amazonian rivers, including the Tapajós, Araguaia and Tocantins, do not limit the geographic distribution of *M. woodalli* and *M. marina*, they may be acting as barriers to the gene flow of the populations of both species. Molecular data have already supported the role of the Tapajós River as a geographic barrier for several taxa, acting as both a primary barrier (Haffer, 1997; Bates *et al.*, 2004) as well as an area of secondary contact (Moraes *et al.*, 2020). In addition, the geomorphological dynamics of this river over time helped shape the contrasting evolutionary patterns of several taxa inhabiting this region (Ribas *et al.*, 2012; Werneck *et al.*, 2012; Moraes *et al.*, 2020).

Here, we tested the species rearrangement for the Pinheiroi complex as suggested by Ferreira *et al.* (2020). We used new molecular data for the three recognised species: *M. pinheiroi*, *M. woodalli* and *M. marina* and employed several phylogenetic and species delimitation analyses to test the validity of these species. The phylogenetic species concept, in which a species is the smallest monophyletic cluster of ancestors and its descendants (Cracraft, 1983), was the basis of our discussion on the Pinheiroi complex. We also take advantage of a large sample of the Pinheiroi complex collected on both banks of the Tapajós River to test the hypothesis that this river represents a geographic barrier to populations of this species, as suggested by Ferreira *et al.* (2020).

MATERIALS AND METHODS

Sampling and studied area

Sampling was conducted on both banks of the middle Tapajós River, between the municipalities of Jacareacanga and Itaituba, in Pará state, between the coordinates 4°30'42" S, 56°17'28" W; 5°46'01" S, 57°17'16" W (Figure 1.1 and S1.1). The field work took place during 2012 (October) and 2013 (January, March and June). The Tapajós River has an extension of about 800 km and reaches its maximum width in the region upstream of Itaituba, with about 13 km. This river has its origin in the Brazilian Shield, and it is classified as a clearwater river due to its crystalline transparency, with little material in suspension (Junk *et al.*, 2011). The Tapajós represents the fifth largest river of the Amazon basin.

Sampling in the Tapajós basin was performed in 12 transects of 5 km each, arranged perpendicular to the river, with six trails on each riverbank, at least 15 km apart from each other. Each transect contained five collection points 1 km apart. The specimens of *Marmosops* were captured using Sherman and Tomahawk live traps and pitfall traps, totalling a sampling effort of 48,000 and 18,040 trap-night for live-traps and pitfall traps, respectively. Voucher specimens are deposited at the Museum of Zoology of the Federal University of Pará (MZUFPA). Sampling was in accordance with the Capture/Collection/Transport License, Authorization #158/2012 issued by IBAMA, process number 02001.003642/2009-22, following the guidelines of the American Society of Mammalogists (Sikes *et al.*, 2016). A total of 97 samples were collected from the Tapajós River region and were included in the analysis (Table S1.1 and Figure S1.1).

Molecular data

DNA was extracted from tissue samples preserved in ethanol, using the salt-based extraction protocol described in Bruford *et al.* (1992). We sequenced two molecular markers, the mitochondrial Cytochrome b (CYTB), totalizing 800 base pairs (bp), and the nuclear Breast Cancer Activating 1 exon 11 (BRCA1), totalizing 882 bp, using primers described in Smith & Patton (1993) and Voss & Jansa (2009), respectively. Polymerase chain reactions (PCR) were carried out as described in Díaz-Nieto *et al.* (2016) and Guimarães *et al.* (2018). PCR products were purified using the ExoSap-IT enzymes (USB Corporation). Samples were sequenced in both directions using the same PCR primers listed before in the sequencer ABI 3500 (Applied Biosystems, Life Technologies, Thermo Fisher Scientific, Waltham Massachusetts). Sequences were aligned in Geneious R9.1 (Biomatters, Auckland, New Zealand) using the ClustalW algorithm. BRCA1 alleles were phased with DnaSP v6 (Rozas *et al.*, 2017). We sequenced a total of 83 original sequences and used 26 sequences from GenBank (Table S1.1).

Phylogenetic analysis

We performed phylogenetic analyses of CYTB and BRCA1 separately, using *Marmosops* (*Marmosops*) *noctivagus* and *Marmosa lepida* as outgroups (sequences of both specimens were generated as described above, Table S1.1). Phylogenetic analyses were performed using Bayesian Inference (BI) implemented in the Mr. Bayes v. 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012) by running 10,000,000 generations of Markov chain Monte Carlo (MCMC), sampling trees each 1,000 generations, including one cold and three heated chains. The best nucleotide substitution model was selected using the jModeltest (Posada, 2008) under the Bayesian information criterion (BIC). To verify the convergence of the MCMC chains, *i. e.*, ESS above 200, we used TRACER v. 1.7 (Rambaut *et al.*, 2018). The first 25% of the trees were discarded as burn-in and the remainder trees were summarised in the

Maximum-clade-credibility tree using TreeAnnotator v. 1.7.2 (Drummond *et al.*, 2012). The consensus tree was visualised in FigTree 1.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>). Genetic distances for CYTB among clades were estimated using uncorrelated (p) distances in MEGA 7 (Kumar *et al.*, 2016).

The time-scaled coalescent species tree was obtained using BI implemented in the software *BEAST v. 1.8 (Heled & Drummond, 2010) using the two unlinked molecular markers, and the mitochondrial marker alone. We used a Yule Speciation prior with a lognormal distribution, unlinked clock models across markers, and specified a relaxed clock for both analyses. We performed several exploratory analyses for the species tree, testing various scenarios for the Pinheiroi complex, varying from one species (considering the entire complex as a single species, i.e., *M. pinheiroi*) to five species (*M. pinheiroi*, *M. woodalli*, *M. marina*, Xingú West bank, and Tapajós West bank). To perform the final analysis, we chose the scenario where all the tested species were supported. To calibrate the tree, we used two fossil records of a closely related genus and assumed a lognormally distributed prior with mean and standard deviation (SD) of 1.0 for each, specifying the following offsets: the divergence between *Philander* and *Didelphis* at 3.3 million years ago (Mya); and the divergence of *Marmosa* and *Monodelphis* at 12.1 Mya (see Jansa *et al.*, 2014 for complete description of the fossil record and ages). Additionally, we calibrated the most recent common ancestor (MRCA) for *Marmosops* species using a normally distributed prior with a mean of 9.4 Mya and standard deviation of 1.25, following the estimates of Jansa *et al.* (2014). Runs were performed with 10,000,000 generations sampling every 1,000 trees. We checked the convergence of the MCMC using TRACER v. 1.7 (Rambaut *et al.*, 2018). The first 25% of the trees were discarded in the burn-in and summarised in the Maximum-clade-

credibility tree using TreeAnnotator v. 1.7.2 (Drummond *et al.*, 2012). The consensus tree was visualised in FigTree 1.4.

Species delimitation

In order to investigate the putative species delimitation within the Parvidens group of the genus *Marmosops* and particularly within the Pinheiroi complex, we performed several different analyses of species delimitation. By using a comprehensive approach of combining different species delimitation methods, we aimed to infer the most accurate scenario of species diversification (i.e., most congruent scenario among the methods). The methods varied in their levels of conservatism and utilised different statistical approaches, such as being a coalescent-based or a genetic distance-based method. Species delimitation was performed for each marker (CYTB and BRCA1) separately.

A dataset of only unique haplotypes of unlinked CYTB and BRCA1 was used to generate separately an ultrametric tree in BEAST v. 1.8 (Heled & Drummond, 2010) for each marker. A lognormal and a relaxed clock was used along with the respective evolutionary models for each marker with empirical frequencies. The MCMC setup, convergence analysis, burn-in, and summarisation process were all the same as described above for the species tree analysis.

We used the General Mixed Yule coalescent model (GMYC) implemented in package SPLITS (Pons *et al.*, 2006) and the Bayesian version (bGMYC) (Reid & Carstens, 2012), allowing a single shift from a Yule process to a coalescent process, and using the same parameters described in Díaz-Nieto *et al.* (2016). For bGMYC, we sampled 100 random trees from the posterior distribution of trees from BEAST analysis using the APE package (Paradis *et al.*, 2004) in R software (R Core Team, 2015). Poisson tree process (PTP) and Bayesian version (mPTP) analyses were performed on the online

platform (<http://species.h-its.org>), which also uses a coalescent process (Zhang *et al.*, 2013).

Lastly, we performed the Automatic Barcode Gap Discovery (ABGD) (Puillandre *et al.*, 2012) online (<http://wwwabi.snv.jussieu.fr/public/abgd/>), using the Kimura-2-parameter (k2p) divergence method. We set $P_{min} = 0.001$, $P_{max} = 0.1$, Steps = 10 and $X = 1.5$.

Spatial analyses of molecular variance were performed for CYTB using SAMOVA 1.0 (Dupanloup *et al.*, 2002) to identify groups of populations within the Pinheiroi complex, taking into account their genetic differentiation and geographic distances. Analyses were performed for $K = 2$ to 10 to select the optimal number of groups (K), with the total of the 26 sampling points. K was selected based on the maximum (or plateau) value of the fixation index F_{CT} (variance among groups relative to the total variance) and on the minimum number of groups with single populations. The genetic differentiation between groups as defined in SAMOVA was assessed with pairwise F_{ST} estimates, using ARLEQUIN 3.5.1.3 (Excoffier & Lischer, 2010). The P -value was estimated using 10,000 permutations.

We reconstructed a haplotype network for the CYTB of *M. marina sensu* Ferreira *et al.* (2020) using the median-joining algorithm in POPART v. 1.7 (Leigh & Bryant, 2015).

RESULTS

Phylogenetic and Phylogeographic analysis

Our phylogenetic analyses using CYTB with the HKY + G substitution model recovered the five recognised species of the Parvidens group with high support: *M. pakaraimae*, *M.*

parvidens, *M. pinheiroi*, *M. woodalli*, and *M. marina sensu lato* (Ferreira *et al.*, 2020). The Pinheiroi complex samples represent five geographically structured groups (Figures 1.1, 1.2 and Figure S1.2). The clade of *Marmosops pinheiroi* is restricted to the Guyana Shield on the North bank of the Amazon River. The clade of *Marmosops woodalli* comprises specimens from Belém, Santana do Araguaia (West bank of Araguaia River) and Altamira (East bank of Xingú River), all in the state of Pará. *Marmosops marina sensu lato* comprises three distinct clades, here referred as Tapajós East bank (TAP-E), Tapajós West bank (TAP-W), and Xingú West bank (XIN-W) (Figures 1.1, 1.2 and Figure S1.2). TAP-E clade is formed by specimens from the Itaituba municipality on the East bank of the Tapajós River, while the TAP-W clade consists of specimens from the West bank of the Tapajós River. XIN-W is represented by specimens from the municipality of Vitória do Xingú on the West bank of the Xingú River, at Belo Monte dam.

SAMOVA for the CYTB marker supported four genetic groups of the Pinheiroi complex ($K = 4$) ($\Phi_{CT} = 0.87863$ and $\Phi_{ST} = 0.9378$), corresponding to the *M. pinheiroi*, *M. woodalli*, *M. marina* TAP-W and *M. marina* TAP-E + XIN-W clades found in the phylogenetic analysis using CYTB. F_{ST} values showed high significant levels of genetic differentiation among these four groups (Table 1.1).

The haplotype network of the CYTB marker supported three haplogroups within *M. marina sensu lato* (*M. marina* TAP-W, *M. marina* TAP-E and *M. marina* XIN-W) with no shared haplotypes among them and showed geographic structure of samples (Figure S1.3). Both banks of the Tapajós River are separated by many mutational steps as is the Xingú West bank (Figure S1.3).

The phylogenetic analyses of the BRCA1 dataset with the HKY substitution model yielded four clades within the Parvidens group: a clade comprised of samples from

the Tapajós River (*M. marina sensu lato*), another clade comprised of *M. pinheiroi* + *M. woodalli*, and the remaining two species in the group (*M. pakaraimae* and *M. parvidens*) (Figure S1.4).

Both the analyses of CYTB and BRCA1 supported an East-West division in the Pinheiroi complex by clustering samples from both banks of the Tapajós in Western Amazonia as one clade (*M. marina sensu lato*), and the samples from the Eastern Amazonia as another (*M. pinheiroi* + *M. woodalli*) (Figures 1.1, 1.2, S1.2, S1.3 and S1.4).

The lowest genetic divergence value in CYTB was observed between *M. pinheiroi* and *M. woodalli* (5.3%) and highest value was observed between *M. pinheiroi* and the combined *M. parvidens* + *M. pakaraimae* clade (14.4%). The deep dichotomy within the Pinheiroi complex showed a mean divergence of 12.8%. The clades separated by the Tapajós River (*i. e.*, *M. marina* TAP-W and TAP-E) showed a genetic difference of 6.8% (Figure 1.1).

The final analysis of the species tree for the CYTB dataset was performed assuming five clades for the Pinheiroi complex (Figure 1.3), while of the final species tree for the combined dataset was performed assuming four clades for the Pinheiroi complex (Figure S1.5), the same four groups screened by SAMOVA. The most recent common ancestor (MRCA) for the Parvidens group was estimated to have lived in the Late Miocene (Figures 1.3 and S1.5). The oldest cladogenetic event corresponds to the East-West division, which is also estimated for the Late Miocene (Figures 1.3 and S1.5). Splits of these major clades on opposite sides of the Tapajós River and the Amazon River happened almost simultaneously during the Late Pliocene: *marina* TAP-E + *marina* XIN-W and TAP-W (Figures 1.3 and S1.5) and *M. pinheiroi* and *M. woodalli* (Figures 1.3 and S1.5). The split between *marina* TAP-E and *marina* XIN-W occurred during the Pleistocene (Figure 1.3).

Putative species delimitation

The single-threshold GMYC and the bGMYC models using CYTB showed similar results and identified three clusters (Figure 1.2), one including *M. pakaraimae* + *M. parvidens* as a single putative species, and the others separating the Pinheiroi complex into two putative species, one in the West (both banks of Tapajós, *i.e.*, *M. marina sensu lato*) and another in the East (*M. pinheiroi* + *M. woodalli*). This scenario of three species is corroborated by the mPTP model using BRCA1 (Figure 1.2). Both GMYC and bGMYC models using BRCA1 revealed a scenario with only one putative species for the whole Parvidens group.

PTP, mPTP and the ABGD analyses of CYTB yielded the most speciose scenario, suggesting seven putative species: *M. pakaraimae*, *M. parvidens*, *M. pinheiroi*, *M. woodalli*, *M. marina* TAP-W, *M. marina* TAP-E and *M. marina* XIN-W (Figure 1.2). The same scenario was corroborated by the ABGD model of BRCA1 (Figure 1.2). However, the PTP model of BRCA1 inferred only five putative species: *M. pakaraimae*, *M. parvidens*, *M. marina* TAP-W, *M. woodalli* + *M. pinheiroi*. This analysis also showed an unusual cluster of *M. marina* XIN-W and specimens of *M. marina* from a single TAP-E locality (Boca do Rato, Figure S1.1 and Gazetteer).

DISCUSSION

Molecular data suggest that the diversity of the Pinheiroi complex is underestimated by the morphological dataset presented by Ferreira *et al.* (2020). The molecular data suggests four, or possibly five, species within the Pinheiroi complex occur in Amazonia.

The more conservative four species scenario, which is supported by the coalescent analysis of both markers and the SAMOVA of the mtDNA, includes *M. pinheiroi* from the Amazon North bank, *M. woodalli* from the Xingú East bank, TAP-W from the Tapajós West bank, and *M. marina* TAP-E + *M. marina* XIN-W from the Tapajós East bank. Considering that SAMOVA is the only analysis that takes geographic distance of samples into account, and samples from West Xingú clade are geographically isolated from other samples of *M. marina sensu lato*, it is reasonable to consider that genetic divergence found in this lineage could be explained by geographic distance instead of a speciation event. This four species scenarios the least disruptive scenario relative to the current taxonomy of the Pinheiroi complex (Ferreira *et al.*, 2020).

Although we were able to obtain molecular data from specimens of both banks of the Tapajós River, also used by Ferreira *et al.* (2020), we were not able to obtain molecular data from specimens of the type series, or from the holotype of *M. marina*. But considering the geographic location of the type locality of *M. marina* in the municipality of Alta Floresta, Mato Grosso State, Brazil, on the right bank of Teles Pires River (Ferreira *et al.*, 2020), we suggest that *M. marina* is restricted the east side of the Tapajós (*i. e.*, *M. marina* TAP-E + *M. marina* XIN-W). Therefore, we now discontinue the use of *M. marina sensu* Ferreira *et al.* (2020) and suggest that *M. marina* is restricted to the Tapajós-Xingú interfluve. Samples from West Tapajós (*i.e.*, TAP-W) clade could represent a new undescribed species. The fact that different methods, both conservative (*i. e.*, GMYC) and relaxed (*i. e.*, ABGP), recovered TAP-W as a putative species, as well as *M. pakaraimae* and *M. parvidens* – two currently recognised species in the Parvidens group – is a strong argument to consider this lineage a new species. Although Ferreira *et al.* (2020) were not able to differentiate populations from both margins of the Tapajós

River using morphological data, we recommend that these specimens should be re-examined for new diagnostic characters that could distinguish them.

In the more species-rich scenario, the mitochondrial marker suggests a five-species scenario for the Pinheiroi complex, including all four described above plus *M. marina* XIN-W (but see the above-mentioned explanation). On the other hand, the nuclear marker suggests a two-species scenario for the Pinheiroi complex: it supports TAP-W, TAP-E, and XIN-W as a single species (representing *M. marina sensu lato*), but it fails to distinguish *M. woodalli* from *M. pinheiroi*. Nuclear coding regions usually are more conserved than mitochondrial ones (Nichols, 2001) and, in several cases, may fail to diagnose species due to incomplete lineage sorting (Baker and Bradley, 2006; Moore, 1995), which can explain the observed differences between molecular markers. Despite these differences, both mitochondrial and nuclear data support the main East-West dichotomy in the Pinheiro complex: *M. pinheiroi* + *M. woodalli* and West Xingú + East Tapajós + West Tapajós. The fact that CYTB resolved these lineages (TAP-E and TAP-W) and the high F_{ST} values observed between them may indicate that they are indeed in the process of speciation. Although the genetic divergence between the two clades in the Tapajós region is not high (~6.8%), other species from the same group were less divergent, *e. g.*, *M. pinheiroi* and *M. woodalli*. One could argue that genetic distance is not strong evidence of speciation as pairwise distance is highly variable among species of *Marmosops* (Díaz-Nieto *et al.*, 2016). Similarly, both *Marmosops (Marmosops) incanus* and *Marmosops (Marmosops) paulensis* are also geographically structured with high intraspecific genetic differentiation for the mitochondrial marker; the lack of diagnostic characters led previous authors to treat both taxa as a single species (Díaz-Nieto *et al.*, 2016). This same pattern is reported in several other studies of small mammals (*e. g.*, Lóss *et al.*, 2011; Voss *et al.*, 2019).

Cryptic species present a conundrum to many taxonomists and systematists in the molecular era as they have to decide whether to give a new name to lineages supported only by molecular data, without known features distinguishing their morphology and ecology. More molecular data of the Pinheiroi complex from its entire geographic range, especially of the two species described and revalidated by Ferreira *et al.* (2020) (*i. e.*, *M. marina sensu lato* and *M. woodalli*), is needed in order to have a more accurate evaluation for the group.

Furthermore, populations of the Pinheiroi complex have allopatric distributions, being physically separated by several geographic barriers, such as the Tapajós, Xingú and Amazon Rivers. Although sympatry between species of *Marmosops* is common, particularly members from different subgenera, when it occurs, sympatric species usually differ in body size (Díaz-Nieto *et al.*, 2016), which is the case for *M. (Sciophanes) marina* and *M. (Marmosops) noctivagus* in the Tapajós region.

The speciation of the Parvidens group seems to follow, at least partially, the paleobiogeographic model for Amazonia proposed by Ribas *et al.* (2012). The ancestor of the Parvidens group would have been distributed in northeastern Amazonia, followed by subsequent southwestward expansion and differentiation. The diversification of the Parvidens group within northeastern Amazonia has been associated with the habitat shift hypothesis, in which the highland endemic species (*M. pakaraimae*) is sister to the adjacent lowland forest species (*M. parvidens*) (Voss *et al.*, 2013). Furthermore, the MRCA of *M. pinheiroi*, *M. woodalli*, *M. marina* and TAP-W would have expanded and diversified into the southwestern range of this group, where the Amazon River would have acted as a permeable barrier. Indeed, the divergence of their MRCA from its sister group (*M. pakaraimae* + *M. parvidens*) occurred during the late Miocene, long before the

Pliocene age for the establishment of the transcontinental Amazon River (Ribas *et al.*, 2012).

The MRCA of *M. pinheiroi*, *M. woodalli* and *M. marina* gave rise to lineages in eastern and western Amazonia, with the Amazon and Xingú Rivers acting as barriers to separate these lineages. Although the Xingú River may have limited gene flow between these east and west lineages, their divergence was much older (dated to the Late Miocene) than the river itself, which was established during 0.8–0.3 Ma in the Pleistocene epoch (Ribas *et al.*, 2012). Similar patterns of east-west subdivisions are found in mammals (Patton *et al.*, 2000) and birds (Cracraft & Prum, 1988). But the limits of this division are not congruent. The Purus Arch, located in western Amazonia between the Solimões, Negro and Madeira Rivers (Leite & Rogers, 2013), is identified as the main driver of the diversification of other taxa (Cracraft & Prum, 1988; Patton *et al.*, 2000). Further east, the Lower Tapajós Arch area, located between the Tapajós and Xingú Rivers, has also been implicated as the limit between eastern and western Amazonia basins (Leite & Rogers, 2013); this feature is much closer geographically to the current range of the Pinheiroi complex. However, the role of the Lower Tapajós Arch or remnants of this arch, such as the elevated area of the Monte Alegre Dome, in the diversification of Amazonian taxa remains unknown.

Further differentiation within the Pinheiroi complex, detected only in mtDNA, is concordant with separation across both Amazon and Tapajós Rivers. Reciprocal monophyly, which confirms the formation of a complete barrier to an existing taxon (Patton *et al.*, 2000), was observed for clades distributed on either side of the Amazon (*i. e.*, *M. pinheiroi* and *M. woodalli*) and Tapajós (*M. marina* TAP-E and TAP-W) Rivers. In addition, the separation of the sister clades to the north (Guyana Shield) and south (east of the Xingú) of the Amazon River is consistent with the Pliocene age for the

establishment of this river (Latrubesse *et al.*, 2010). Although estimates of the age of the modern Amazon basin are controversial, varying between 7.0–2.0 Ma (Hoorn *et al.*, 2010; Ribas *et al.*, 2012), the role of this river system as a barrier has been demonstrated for several other taxa (Costa 2003; Ribas *et al.*, 2012; Voss *et al.*, 2020). Concomitantly, the diversification event at the Tapajós River is also dated during the Pliocene, but the accurate timing of the full establishment of this river remains unknown (Moraes *et al.*, 2020). Previous authors argued that diversification at the Tapajós River varied in time, with at least three time periods of divergence, and are consistent with the high landscape dynamism in this basin but did not exclude that this basin may represent a secondary contact area (Moraes *et al.*, 2020). Rivers acting to subdivide the ancestral range of a taxon via vicariance is only one of the many hypotheses that can explain the arrangements of biodiversity in Amazonia, which need better understanding.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the following curators and collection support staff who helped us and gave access to important specimens: S. Briones and M. Londoño-Galvia (FMNH), J. L. Patton and C. Conroy (MVZ), D. P. Lunde (USNM) and A. R. Percequillo (Coleção de Mamíferos ESALQ/USP). E. Chiquito, B. Fonseca, B. H. C. Evaldt, J. Dallapicola and J. Prado helped us with several analyses. This study was partially funded by a research grant from Fundação de Amparo a Pesquisa e Inovação do Espírito Santo, Brazil (FAPES, ref.: 0650.2015). This study was partly financed by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brasil) – Finance Code 001. R. G. Rocha was supported by research contract (CEECIND/01087/2018) from the Portuguese Foundation for Science and Technology (FCT). A. C. Loss had a CNPq fellowship (process number

302375/2020-1). A. C. Mendes-Oliveira collected the specimens in the Tapajós Region with funding from Centrais Elétricas do Norte do Brasil and was also funded by CNPq with a Productivity grant. L. P. Costa acknowledges continuous support from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brasil) and Fundação de Amparo a Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES, Brasil).

REFERENCES

- Baker, R. J., & Bradley, R. D. (2006). Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy*, 87(4), 643–662.
- Bates, J. M., Haffer, J., Grismer, E. (2004). Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós, a major Amazonian river. *Journal of Ornithology*, 145, 199–205.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K., Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(3), 148–155.
- Bruford, M., Hanotte, O., Brookfield, J., Burke, T. (1992). Single-locus and DNA fingerprinting. In A. Hoelzel (Ed.), *Molecular genetic analyses of populations. A practical approach* (pp. 225–269). Oxford: IRL Press.
- Costa, L. P. (2003). The historical bridge between Amazonia and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30, 71–86.
- Cracraft, J. (1983) Species concepts and speciation analysis. In R. F. Johnston (Ed.), *Current Ornithology*, (pp. 159–187). New York, NY: Springer.

- Cracraft, J., & Prum, R. O. (1988). Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, *42*(3), 603–620.
- Del'Arco, J. O., Bezerra, P. E. L. (1989). Geologia. In Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (Ed.), *Geografia do Brasil* (pp. 35–51). Rio de Janeiro: IBGE.
- Díaz-Nieto, J. F., Gómez-Laverder, M., Sánchez-Giraldo, C. (2011). Rediscovery and redescription of *Marmosops handleyi* (Pine, 1981) (Didelphimorphia: Didelphidae), the least known Andean slender mouse opossum. *Mastozoologia Neotropical*, *18*, 45–61.
- Díaz-Nieto, J. F., Jansa, S. A., Voss, R. S. (2016). DNA sequencing reveals unexpected recent diversity and an ancient dichotomy in the American marsupial genus *Marmosops* (Didelphidae: Thylamyini). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *176*, 914–940.
- Díaz-Nieto, J. F., & Voss, R. S. (2016). A revision of didelphid marsupial genus *Marmosops*, part 1. Species of the subgenus *Sciophanes*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *402*, 1–70.
- Dupanloup, I., Schneider, S., Excoffier, L. (2002). A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, *11*(12), 2571–2581.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, *29*, 1969–1973.
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver. 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, *10*, 564–567.
- Ferreira, C., Oliveira, A. C. M., Lima-Silva, L. G., Rossi, V. R. (2020). Taxonomic review of the slender mouse opossums of the 'Parvidens' group from Brazil

- (Didelphimorphia: Didelphidae: *Marmosops*), with description of a new species. *Zootaxa*, 4890(2), 201–233.
- Guimarães, R. R., Loss, A. C., Costa, L. P. (2018). New records of the rare little rufous mouse opossum, *Marmosa lepida* (Thomas, 1888) (Mammalia: Didelphidae) in southeastern Amazonia, Brazil. *Check List*, 14, 113–119.
- Haffer, J. (1997). Contact zones between birds of Southern Amazonia. *Ornithological Monographs*, 48, 281–305.
- Heled, J., & Drummond, A. J. (2010). Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 570–580.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Sttege, Hter., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.
- Jansa, S. A., Barker, F. K., Voss, R. S. (2014). The early diversification history of didelphid marsupials: a window into South America’s ‘splendid isolation’. *Evolution*, 68, 684–695.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J. M., Wittmann, F. (2011). A classification of major naturally occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31, 623–640.
- Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K. (2016). MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33, 1870–1874.

- Latrubesse, E. M., Cazzuol, M., Silva-Caminha, S. A. F., Rigsby, C. A., Absy, M. L., Jaramillo, C. (2010). The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River. *Earth Science Revision*, *99*, 99–124.
- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). POPART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*, 1110–1116.
- Leite, R. N., Rogers, D. S. (2013). Revisiting the Amazonian phylogeography: insights into diversification hypothesis and novel perspectives. *Organisms Diversity & Evolution*, *13*, 639–664.
- Lóss, S. F., Costa, L. P., Leite, Y. L. R. (2011). Geographic variation, phylogeny and systematic status of *Gracilinanus microtarsus* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae). *Zootaxa*, *2761*, 1–33.
- Moore, W. S. (1995). Inferring phylogenies from mtDNA variation: Mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees. *Evolution*, *49*(4), 718–726.
- Moraes, L. J. C. L., Ribas, C. C., Pavan, D., Werneck, F. P. (2020). Biotic and landscape evolution in Amazonian contact zone: Insights from the herpetofauna of the Tapajós River basin, Brazil. In A. C. Carnaval & V. Rull (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* (pp. 683–712). Switzerland: Springer Nature Switzerland AG.
- Nascimento, D. C., Olímpo, A. P. M., Conceição, E., Campos, B. A. T. P., Fraga, E. C., Barros, M. C. (2015). Phylogeny of *Marmosops* and the occurrence of *Marmosops pinheiroi* (Pine, 1981) (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Cerrado savanna of Maranhão, Brazil. *Genetics and Molecular Research*, *14*, 304–313.
- Nichols, R. (2001). Gene trees and species trees are not the same. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*, 358–364.

- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Patton, J. L., Da Silva, M. N. F., Malcom, J. R. (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.
- Pavan, S. E. (2019). A revision of *Monodelphis glirina* group (Didelphidae: Marmosini), with a description of a new species from Roraima, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 100, 103–117.
- Pons, J., Barraclough, T. G., Gomez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D., Hazell, S., Kamoun, S., Sumlin, W., Vogler, A. (2006). Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology*, 55, 595–609.
- Posada, D. (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1253–1256.
- Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S., Achaz, G. (2012). ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, 21, 1864–1877.
- R Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org/>.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., Suchard, M. A. (2018). Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901–904.
- Reid, N. M., & Carstens, B. C. (2012). Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. *BMC Evolutionary Biology*, 12, 1–11.

- Ribas, C. C., Aleixo, A., Nogueira, A. C. R., Miyaki, C. Y., Cracraft, J. (2012). A paleobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 681–689.
- Ronquist, F., Teslenko, M. Mark, P. V. D., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., Huelsenbeck, J. P. (2012). Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 3299–3302.
- Sikes, R. S., Bryan II, J. A., Byman, D., Danielson, B. J, Eggleston, J., Gannon, M. R., ... Willoughby, J. R. (2016). 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97(3), 663–688.
- Smith, M. F., & Patton, J. L. (1993). The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50, 149–177.
- Voss, R. S., & Jansa, S. A. (2009). Phylogenetic relationships and classification of Didelphidae marsupials, an extent radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 322, 1–177.
- Voss, R. S., Lim, B. K., Díaz-Nieto, J. F., Jansa, S. A. (2013). A new species of *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae) from the Pakaraima highlands of Guyana, with remarks on the origin of the endemic Pantepui mammal fauna. *American Museum Novitates*, 3778, 1–27.

- Voss, R. S., Gutiérrez, E. E., Solari, S., Rossi, R. V., Jansa, S. A. (2014). Phylogenetic relationships of mouse opossums (Didelphidae: *Marmosa*) with revised subgeneric classification and notes on sympatric diversity. *American Museum Novitates*, 3817, 1–27.
- Voss, R. S., Fleck, D. W., Jansa, S. A. (2019). Mammalian diversity and Matses ethnomammalogy in Amazonian Peru Part 3: marsupials (Didelphimorphia). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 432, 1–87.
- Voss, R. S., Giarla, T. C., Díaz-Nieto, J. F., Jansa, S. A. (2020). A Revision of the didelphid marsupial Genus *Marmosa* Part 2. Species of the Rapposa group (Subgenus *Micoureus*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 439, 1–62.
- Werneck, F. P., Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., Sites, J. W. Jr. (2012). Deep diversification and long-term persistence in the South American ‘Dry Diagonal’: integrating continent-wide phylogeography and distribution modelling of geckos. *Evolution*, 66, 3014–3034.
- Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P., Stamatakis, A. (2013). A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29(22), 2869–2876.

FIGURES

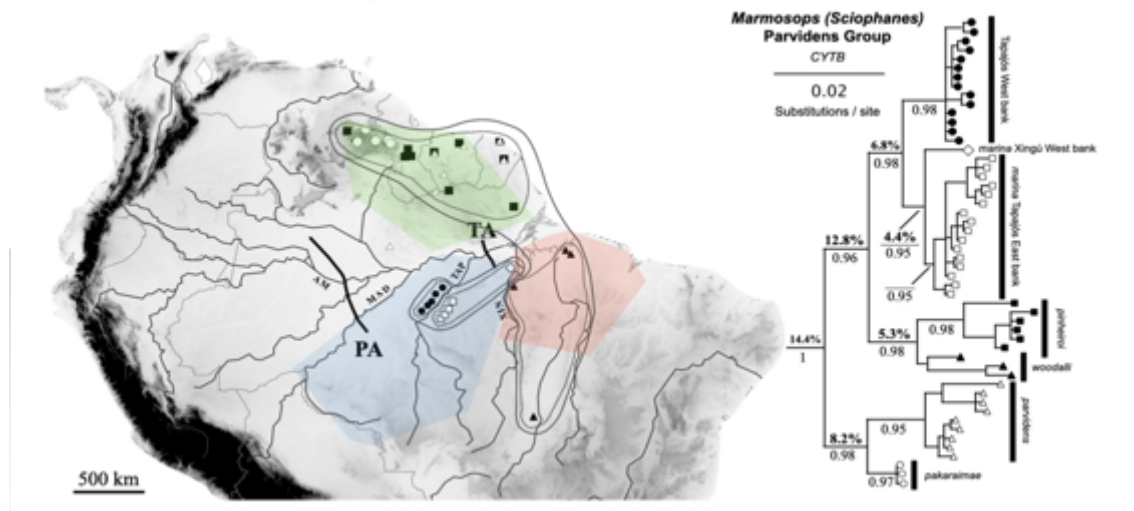


Figure 1.1 - Map (left) showing localities of some of the specimens used in the molecular analysis. Whitish colours indicate low elevations, greyish medium elevations and blackish higher altitudes. Phylogeny of the Parvidens Group (right) obtained by Bayesian analysis of cytochrome b (CYTB) dataset. For more details on the phylogenetic tree see Figure S1.2. Numbers at internal nodes indicates uncorrelated p mean distances between main clades discussed in the text (above) and Bayesian Posterior probability (BPP) of the major clades (below). BPP < 95% is not mentioned in the tree. **PA** = Purus Arch and **TA** = Tapajós Arch (modified from Leite & Rogers, 2013). **XIN** = Xingú River, **TAP** = Tapajós River, **MAD** = Madeira River and **AM** = Amazon River. Coloured polygons show the distribution of species of the Pinheiroi complex (modified from Ferreira *et al.*, 2020). Different dashed and continuous lines correspond to the clades recovered in the CYTB dataset.

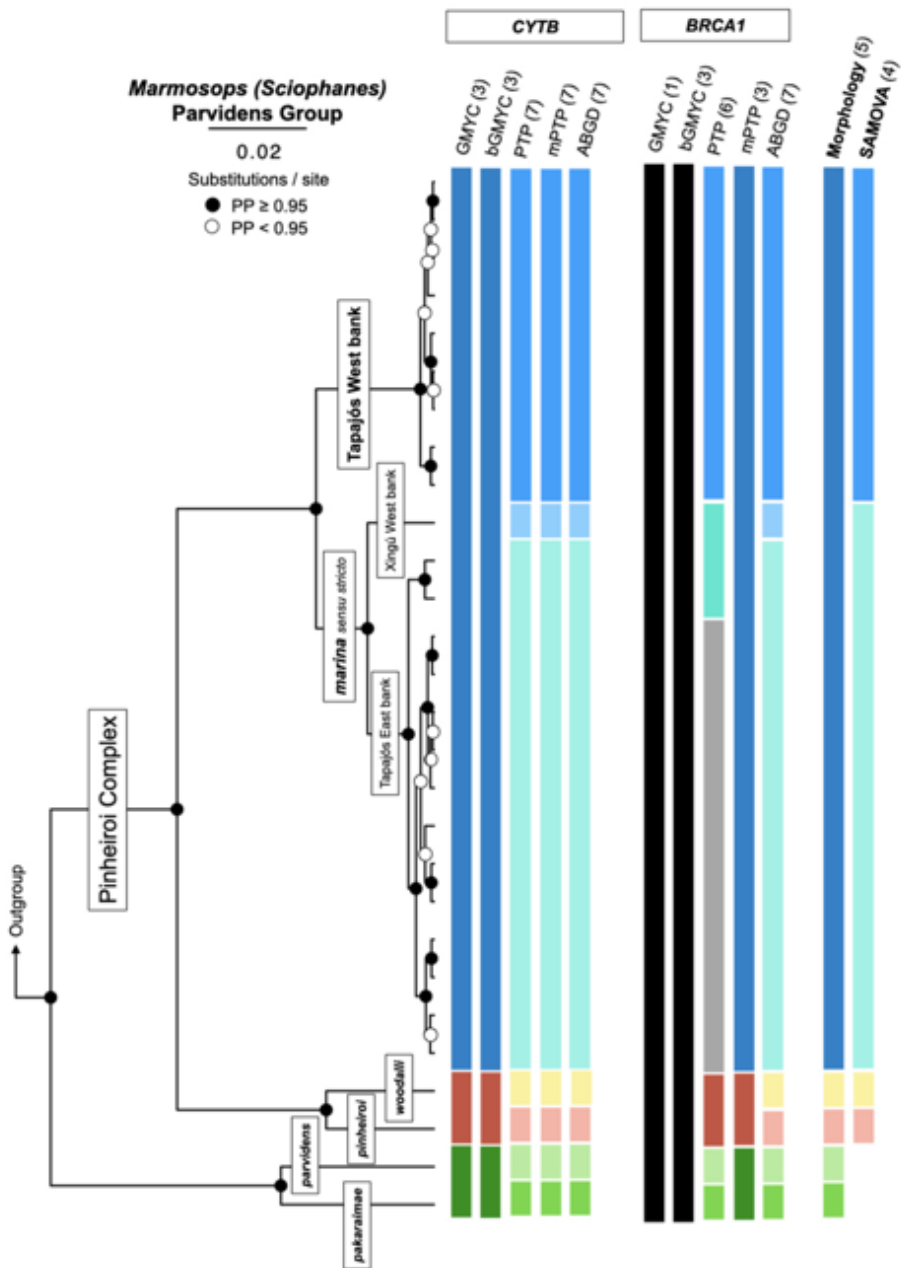


Figure 1. 2 – Ultrametric concatenated tree (CYTB + BRCA1) for the Parvidens Group putative species. Each vertical bar corresponds to the results of different species delimitation methods for each molecular marker. The morphology column corresponds to lineages screened by Ferreira *et al.* (2020). The SAMOVA bar correspond to the number of groups suggested by the analysis only for the Pinheiroi complex using mtDNA. Numbers in parentheses correspond to the numbers of species identified by the different analysis.

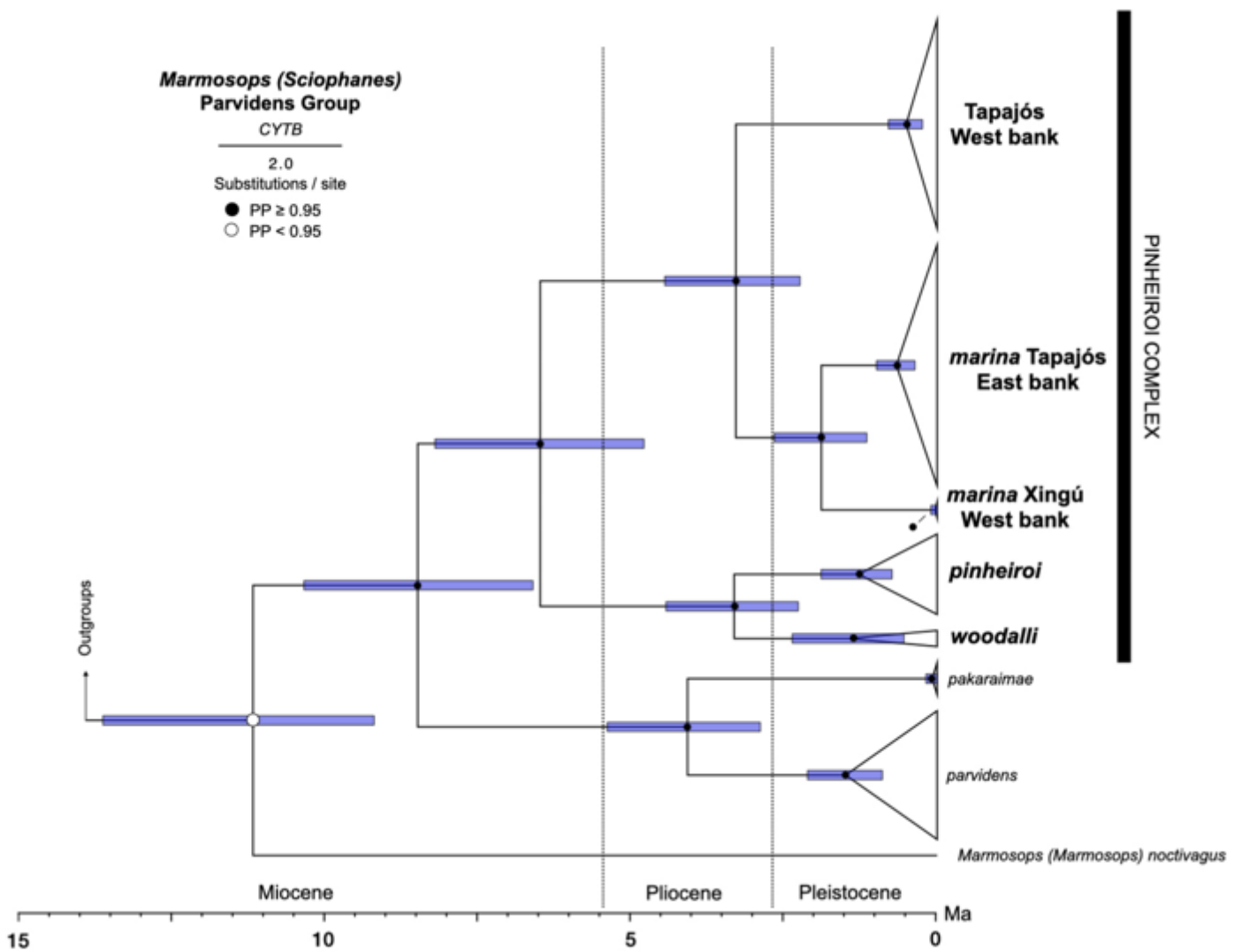


Figure 1.3 – Species tree chronogram based on analysis of 800 bp from the mtDNA CYTB for the Parvidens Group and outgroups (not shown) made on *BEAST. The 95% highest posterior density intervals of dates are shown at each node. Dashed lines indicate the limits of the epochs.

SUPPLEMENTARY FIGURES

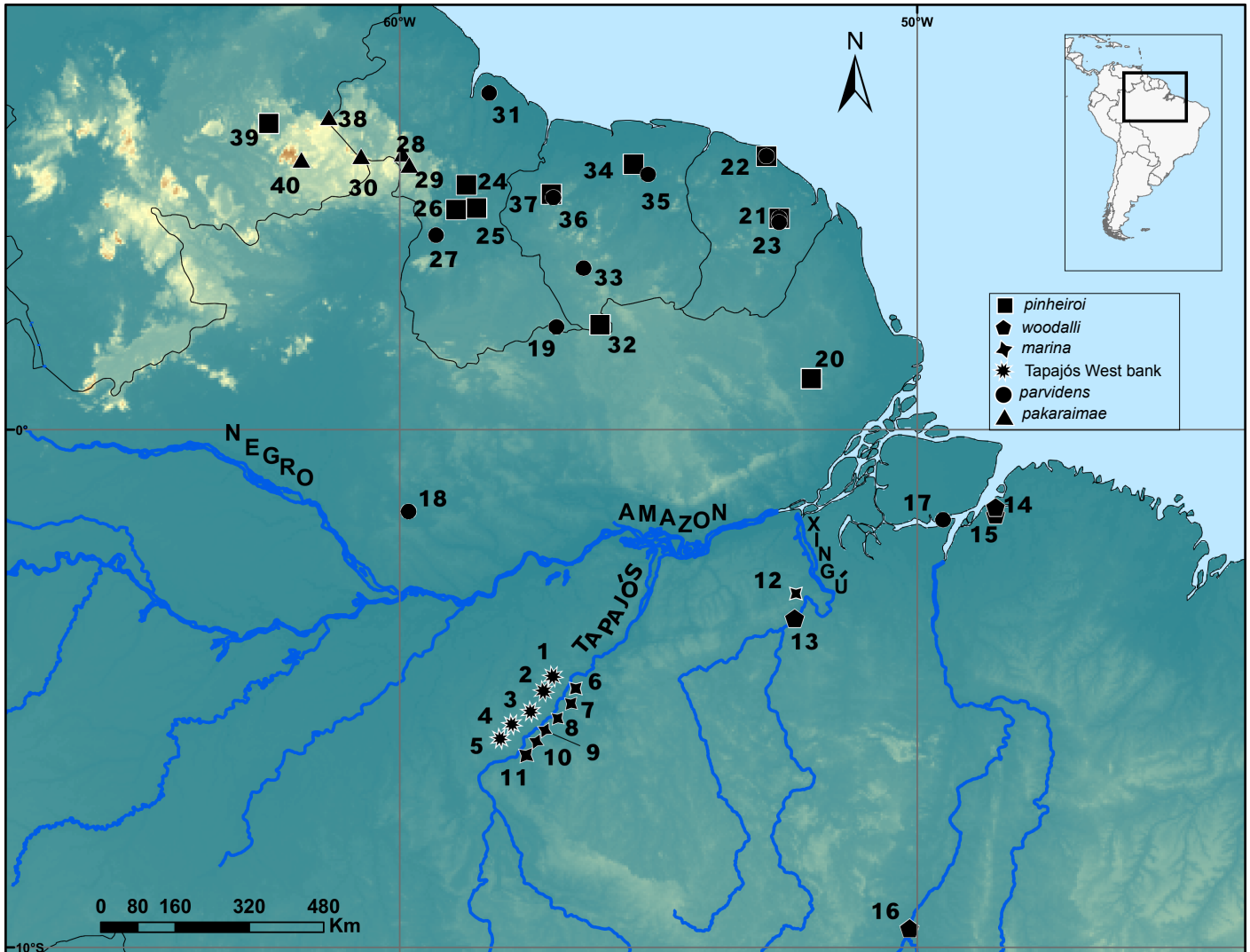


Figure S1.1 – Map showing localities of some of the specimens used in the molecular analyses. Green colours indicate low elevations, yellow medium elevations and brown higher elevations. Numbers matches the localities mentioned in the Table S1.1 and the gazetteer.

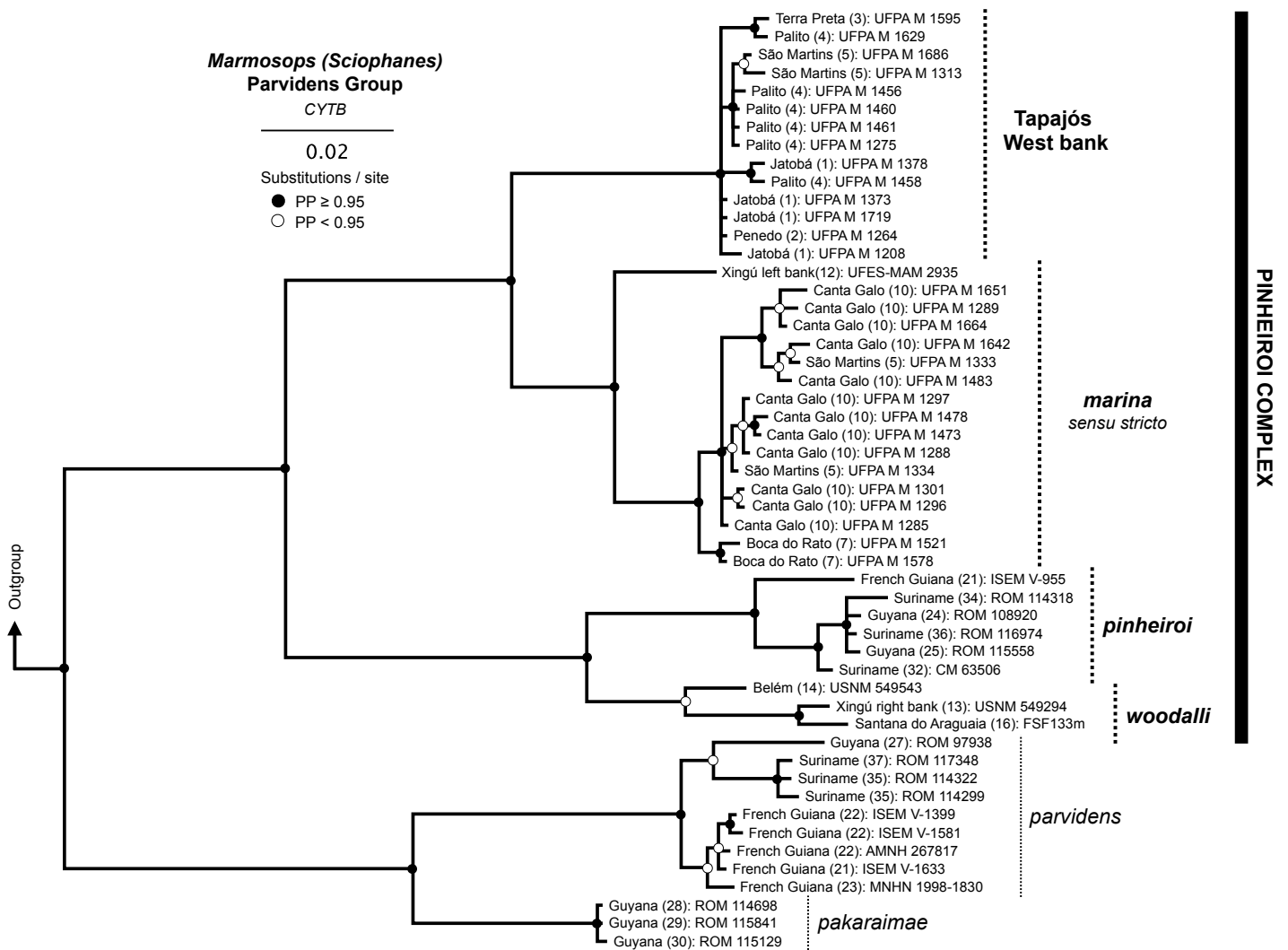


Figure S1.2 – Phylogeny of the Parvidens Group obtained by Bayesian analysis of cytochrome b (CYTB) dataset. Numbers in parentheses correspond to localities listed in Table S1.1 and Figure S1.1. See Table S1.1 for GenBank accession numbers.

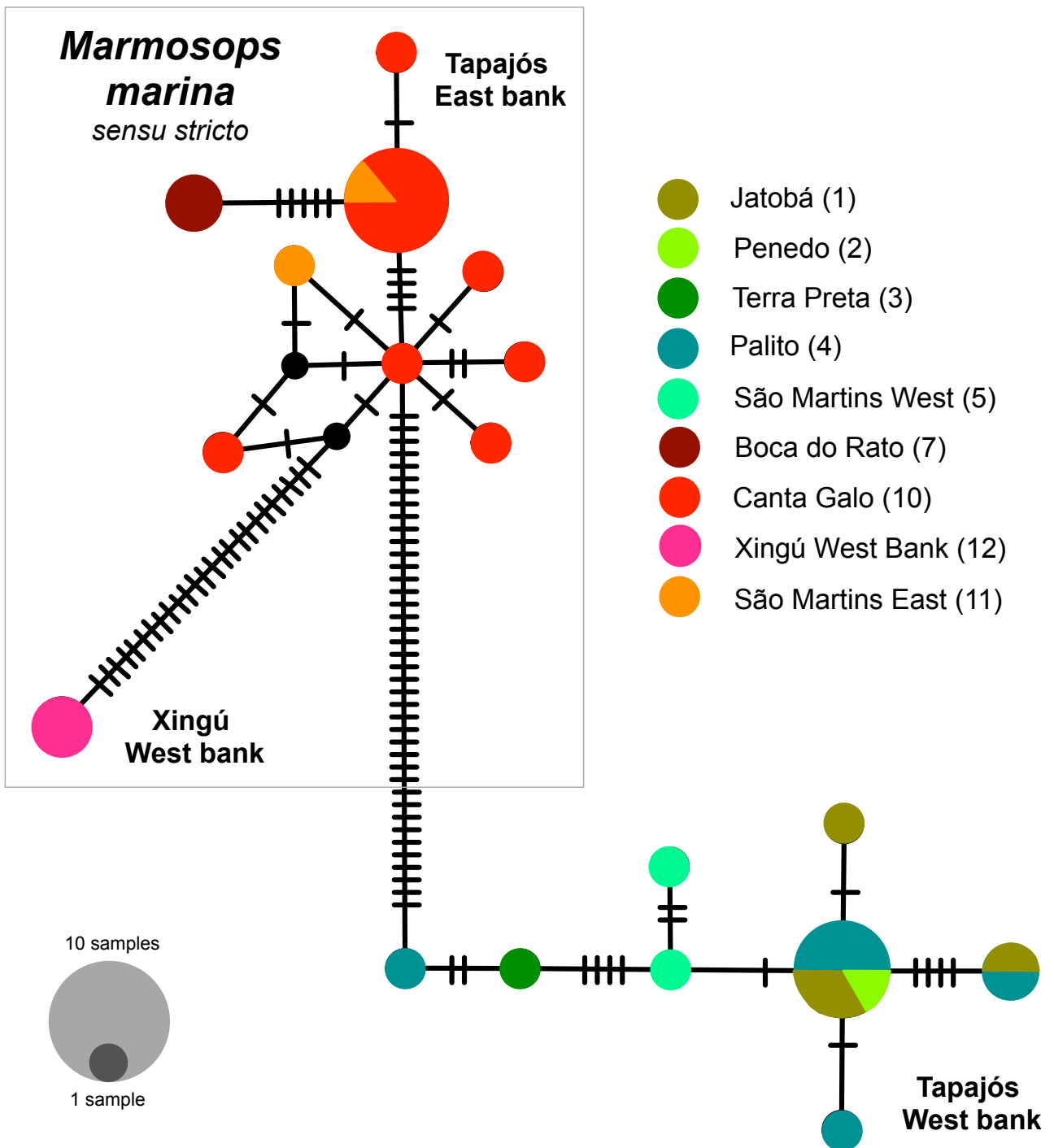


Figure S1.3 - Haplotype network of cytochrome b (CYTB) dataset of *M. marina sensu lato*. Tapajós West Bank appears to be a putative undescribed species. Numbers in parentheses correspond to localities listed in Table S1.1.

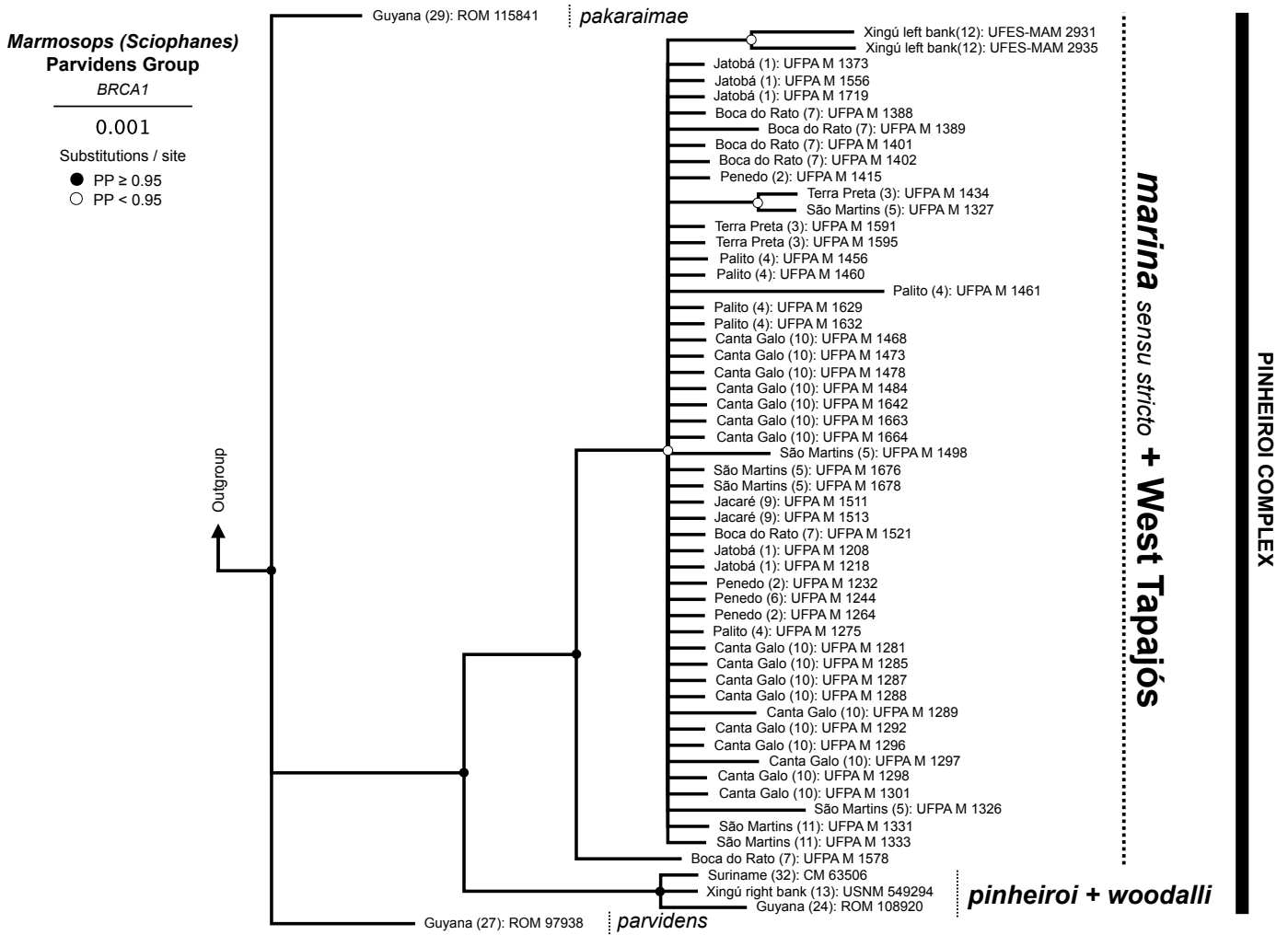


Figure S1.4 – Phylogeny of the Parvidens Group obtained by Bayesian analysis of breast cancer activating 1 (BRCA1) dataset. Numbers in parentheses correspond to localities listed in Table S1.1 and Figure S1.1. See Table S1.1 for GenBank accession numbers.

Morphological and molecular discordance in *Marmosops pinheiroi*

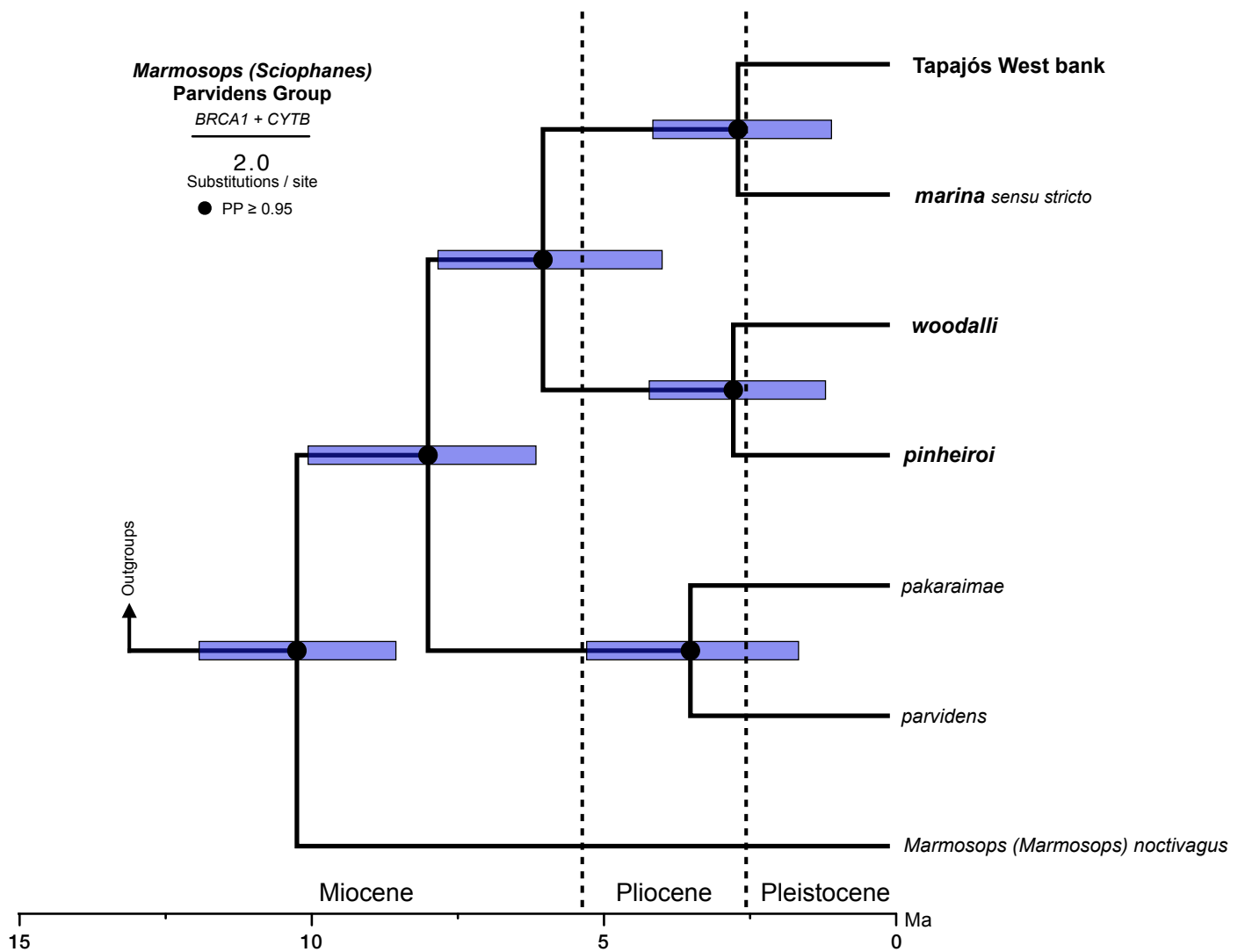


Figure S1.5 – Species tree chronogram based on analysis of 1682 bp from two genes (CYTB + BRCA1) for the Parvidens Group and outgroups (not shown) made on *BEAST. The 95% highest posterior density intervals of dates are shown at each node. Dashed lines indicate the limits of the epochs.

TABLE

Table 1.1 – Genetic differentiation estimated through F_{ST} for the four putative species of the Pinheiroi complex. *M. marina sensu stricto* comprises TAP-E and XIN-W. Numbers in bold correspond to significant values ($p < 0.01$).

	<i>M. pinheiroi</i>	West Tapajós	<i>M. marina sensu stricto</i>
West Tapajós	0.385		
<i>M. marina sensu stricto</i>	0.663	0.843	
<i>M. woodalli</i>	0.659	0.813	0.683

APPENDIX

Gazetteer

This gazetteer contains all localities of specimens used here and other known collecting localities of specimens of the Parvidens Group. Departments or states are given in bold, coordinates (latitude, longitude, in decimal degrees), and the elevation (a. s. l., m), when available, in italic font. Numbers of localities are the same in the Figure S1.1 and Table S1.1. Here, *M. marina* is restricted to East bank of Tapajós and West bank of Xingú. See discussion section for more details.

BRAZIL

1. **Pará**, Jatobá West bank of Tapajós river (-5.018, -56.749, *c. 31 m*). ‘West Tapajós’ clade.
2. **Pará**, Penedo West bank of Tapajós river (-5.412, -56.883, *c. 31 m*). ‘West Tapajós’ clade.
3. **Pará**, Terra Preta West bank of Tapajós river (-5.486, -57.044, *c. 31 m*). ‘West Tapajós’ clade.
4. **Pará**, Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (-5.7, -57.223, *c. 31 m*). ‘West Tapajós’ clade.
5. **Pará**, São Martins West bank of Tapajós river (-6.081, -57.598, *c. 31 m*). ‘West Tapajós’ clade.
6. **Pará**, Penedo East bank of Tapajós river (-5.182, -56.681, *c. 31 m*). *Marmosops marina*.
7. **Pará**, Boca do Rato East bank of Tapajós river (-5.371, -56.685, *c. 31 m*). *Marmosops marina*.

Capítulo 1

8. **Pará**, Bom Jardim East bank of Tapajós river (-5.554, -56.847, c. 31 m).
Marmosops marina.
9. **Pará**, Jacaré East bank of Tapajós river (-5.665, -56.986, c. 31 m). *Marmosops marina*.
10. **Pará**, Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (-5.837, -57.213, c. 31 m). *Marmosops marina*.
11. **Pará**, São Martins East bank of Tapajós river (-6.076, -57.398, c. 31 m).
Marmosops marina.
12. **Pará**, Vitória do Xingú, West bank of Xingú river (-3.21, -51.76, c. 28 m).
Marmosops marina.
13. **Pará**, Altamira 52 km SSW East Bank of Xingú river (-1.45, -48.833, c. 130 m).
Marmosops woodalli.
14. **Pará**, Belém (-1.45, -48.4833, c. 77 m). *Marmosops woodalli*.
15. **Pará**, Utinga (-1.45, -48.4833). *Marmosops woodalli*.
16. **Pará**, Santana do Araguaia (-9.63, -50.144). *Marmosops woodalli*.
17. **Pará**, Rio Tocantins (-1.75, -49.5). *Marmosops parvidens*.
18. **Amazonas**, MCSE Reserves, 80 km N Manaus (-1.5833, -59.8333). *Marmosops parvidens*.
19. **Amazonas**, Faro, Boca rio Paratucu (1.9833, -56.9667). *Marmosops parvidens*.
20. **Amapá**, Serra do Navio, Rio Amapari km 190 EFA (0.9833, -52.05, c. 100 m).
Marmosops pinheiroi.

FRENCH GUIANA

21. **Les Nouragues** (4.0833, -52.6667 c. 210 m). *Marmosops pinheiroi* and
Marmosops parvidens.

Morphological and molecular discordance in *Marmosops pinheiroi*

22. **Paracou** (5.2833, -52.9167 c. 210 m). *Marmosops pinheiroi* and *Marmosops parvidens*.
23. **River Arataye** (4.00, -52.6667 c. 30 m). *Marmosops parvidens*.

GUYANA

24. **Potaro-Siparuni**, Iwokrama Forest, Turtle Mountain, 10 km NW Kurupukari (4.7333, -58.7167, c. 50 m). *Marmosops pinheiroi*.
25. **Potaro-Siparuni**, Iwokrama Forest, Kabukalli Landing (4.2833, -58.5167, c. 100 m). *Marmosops pinheiroi*.
26. **Potaro-Siparuni**, Iwokrama Forest, Canopy Walkway (4.25, -58.9167, c. 100 m). *Marmosops pinheiroi*.
27. **Upper Takutu-Upper Essequibo**, karanambo (3.75, -59.3, 100 m). *Marmosops parvidens*.
28. **Potaro-Siparuni**, Mount Ayanganna, First Plateau Camp (5.3333, -59.95, 1100 m). *Marmosops pakaraimae*.
29. **Potaro-Siparuni**, Mount Wokomung, First Plateau Camp (5.1167, -59.8167, 1130 m). *Marmosops pakaraimae*.
30. **Cuyuni-Mazaruni**, Mount Roraima, 'Second Camp' (5.2833, -60.75, 800 m). *Marmosops pakaraimae*.
31. **Demerara-Mahaica**, Hyde Park, 40 km up the Demerara River (6.5, -58.2667, c. 100 m). *Marmosops parvidens*.

SURINAME

32. **Nickerie**, Sipaliwini Airstrip (2.0333, -56.1333, c. 280 m). *Marmosops pinheiroi*.

Capítulo 1

33. **Nickerie**, Kayser Gebergte Airstrip, E of Zuid River (3.116667, -56.45, c. 278 m). *Marmosops parvidens*.
34. **Brokopondo**, Finisanti, (5.1333, -55.4833, XX m). *Marmosops pinheiroi*.
35. **Brokopondo**, Brownsberg Nature Park, Jeep Trail (4.9333, -55.2, 500 m). *Marmosops parvidens*.
36. **Sipaliwini**, Bakhuis Transect 9 (4.4781, -57.0417, 170 m). *Marmosops pinheiroi* clade Amazon North bank.
37. **Sipaliwini**, Bakhuis Transect 13 (4.5461, -57.0628, 175 m). *Marmosops parvidens*.

VENEZUELA

38. **Bolivar**, 85 km SSE El Dorado, km 121 (6.03333, -61.3667, 1032 m). *Marmosops pakaraimae*.
39. **Bolivar**, Auyán-tepui (5.916667, -62.5333, 460 m). *Marmosops pinheiroi*.
40. **Bolivar**, Churi-tepui, Camp 5 (5.216667, -61.9, c. 1494 m). *Marmosops pakaraimae*.

SUPPLEMENTARY TABLE

Molecular Data

Table S1.1 – Known distribution and sequences of *Marmosops (Sciophanes)*, Parvidens Group, included in this report. In the locality column, numbers in parentheses correspond to localities mapped in Figure S1.1 and listed in the gazetteer. All voucher specimens and associated tissues sampled for this study are preserved in the following collections: AMNH (American Museum of Natural History, New York), CM (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh), ROM (Royal Ontario Museum, Toronto), UFES-MAM (Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória), UFPA M (Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Pará, Belém), USNM (United States National Museum of Natural History, Washington D.C.).

Locality	Species	Voucher	Collector	CYTB (bp) / GenBank #	BRCA1 (bp) / GenBank #	Source
Brazil: Jatobá West bank of Tapajós river (1)	'West Tapajós'	UFPA M 1373	JA 06	772 / MW960703	-	This report
Brazil: Jatobá West bank of Tapajós river (1)	'West Tapajós'	UFPA M 1378	JA 11	772 / MW960697	-	This report
Brazil: Jatobá West bank of Tapajós river (1)	'West Tapajós'	UFPA M 1556	JA 27	-	882 / MW960670	This report
Brazil: Jatobá West bank of Tapajós river (1)	'West Tapajós'	UFPA M 1719	JA 52	772 / MW960704	882 / MW960662	This report
Brazil: Jatobá West bank of Tapajós river (1)	'West Tapajós'	UFPA M 1208	JMIA 49	772 / MW960699	882 / MW960679	This report
Brazil: Jatobá West bank of Tapajós river (1)	'West Tapajós'	UFPA M 1218	JMIA 63	-	882 / MW960660	This report

Capítulo 1

Locality	Species	Voucher	Collector	CYTB (bp) / GenBank #	BRCA1 (bp) / GenBank #	Source
Brazil: Penedo West bank of Tapajós river (2)	'West Tapajós'	UFPA M 1232	JMIC 11	-	882 / MW960661	This report
Brazil: Penedo West bank of Tapajós river (2)	'West Tapajós'	UFPA M 1264	JMIE 04	772 / MW960702	882 / MW960659	This report
Brazil: Penedo West bank of Tapajós river (2)	'West Tapajós'	UFPA M 1415	JC 11	-	882 / MW960686	This report
Brazil: Terra Preta West bank of Tapajós river (3)	'West Tapajós'	UFPA M 1434	JE 07	-	882 / MW960647	This report
Brazil: Terra Preta West bank of Tapajós river (3)	'West Tapajós'	UFPA M 1591	JE 15	-	882 / MW960667	This report
Brazil: Terra Preta West bank of Tapajós river (3)	'West Tapajós'	UFPA M 1595	JE 19	772 / MW960695	882 / MW960663	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1453	JG 03	-	-	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1456	JG 06	772 / MW960708	882 / MW960654	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1458	JG 08	772 / MW960698	-	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1460	JG 10	772 / MW960706	882 / MW960668	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1461	JG 11	772 / MW960707	882 / MW960655	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1629	JG 23	772 / MW960696	882 / MW960658	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1632	JG 26		882 / MW960666	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Palito) West bank of Tapajós river (4)	'West Tapajós'	UFPA M 1275	JMIG 03	772 / MW960705	882 / MW960669	This report
Brazil: São Martins West bank of Tapajós river (5)	'West Tapajós'	UFPA M 1313	JMII 08	772 / MW960700	-	This report
Brazil: São Martins West bank of Tapajós river (5)	'West Tapajós'	UFPA M 1326	JMII 24	-	882 / MW960649	This report
Brazil: São Martins West bank of Tapajós river (5)	'West Tapajós'	UFPA M 1327	JMII 25	-	882 / MW960657	This report

Morphological and molecular discordance in *Marmosops pinheiroi*

Locality	Species	Voucher	Collector	CYTB (bp) / GenBank #	BRCA1 (bp) / GenBank #	Source
Brazil: São Martins West bank of Tapajós river (5)	'West Tapajós'	UFPA M 1498	JI 12	-	-	This report
Brazil: São Martins West bank of Tapajós river (5)	'West Tapajós'	UFPA M 1676	JI 23	-	882 / MW960693	This report
Brazil: São Martins West bank of Tapajós river (5)	'West Tapajós'	UFPA M 1678	JI 25	-	882 / MW960664	This report
Brazil: São Martins West bank of Tapajós river (5)	'West Tapajós'	UFPA M 1686	JI 33	772 / MW960701	-	This report
Brazil: Penedo East bank of Tapajós river (6)	<i>marina</i>	UFPA M 1244	JMID 11	-	882 / MW960678	This report
Brazil: Boca do Rato East bank of Tapajós river (7)	<i>marina</i>	UFPA M 1388	JB 03	-	882 / MW960674	This report
Brazil: Boca do Rato East bank of Tapajós river (7)	<i>marina</i>	UFPA M 1389	JB 04	-	882 / MW960673	This report
Brazil: Boca do Rato East bank of Tapajós river (7)	<i>marina</i>	UFPA M 1401	JB 16	-	882 / MW960685	This report
Brazil: Boca do Rato East bank of Tapajós river (7)	<i>marina</i>	UFPA M 1402	JB 17	-	-	This report
Brazil: Boca do Rato East bank of Tapajós river (7)	<i>marina</i>	UFPA M 1578	JB 026	772 / MW960711	882 / MW960648	This report
Brazil: Boca do Rato East bank of Tapajós river (7)	<i>marina</i>	UFPA M 1521	JL 04	772 / MW960710	882 / MW960691	This report
Brazil: Bom Jardim East bank of Tapajós river (8)	<i>marina</i>	UFPA M 1420	JD 003	-	-	This report
Brazil: Bom Jardim East bank of Tapajós river (8)	<i>marina</i>	UFPA M 1424	JD 007	-	-	This report
Brazil: Jacaré East bank of Tapajós river (9)	<i>marina</i>	UFPA M 1511	JK 006	-	882 / MW960689	This report
Brazil: Jacaré East bank of Tapajós river (9)	<i>marina</i>	UFPA M 1513	JK 008	-	882 / MW960690	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1468	JH 05	-	882 / MW960687	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1473	JH 11	772 / MW960719	882 / MW960672	This report

Capítulo 1

Locality	Species	Voucher	Collector	CYTB (bp) / GenBank #	BRCA1 (bp) / GenBank #	Source
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1478	JH 17	772 / MW960717	882 / MW960671	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1483	JH 23	772 / MW960724	-	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1484	JH 24	-	882 / MW960688	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1642	JH 35	772 / MW960722	-	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1651	JH 44	772 / MW960720	-	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1663	JH 56	-	882 / MW960692	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1664	JH 57	772 / MW960725	882 / MW960677	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1281	JMIH 05	-	882 / MW960680	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1285	JMIH 11	772 / MW960714	882 / MW960681	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1287	JMIH 13	-	882 / MW960676	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1288	JMIH 14	772 / MW960718	882 / MW960682	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1289	JMIH 15	772 / MW960721	882 / MW960675	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1292	JMIH 22	-	882 / MW960652	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1296	JMIH 27	772 / MW960713	882 / MW960683	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1297	JMIH 28	772 / MW960716	882 / MW960651	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1298	JMIH 30	-	882 / MW960653	This report
Brazil: Mamãe-Anã (Canta Galo) East bank of Tapajós river (10)	<i>marina</i>	UFPA M 1301	JMIH 34	772 / MW960712	882 / MW960684	This report

Morphological and molecular discordance in *Marmosops pinheiroi*

Locality	Species	Voucher	Collector	CYTB (bp) / GenBank #	BRCA1 (bp) / GenBank #	Source
Brazil: São Martins East bank of Tapajós river (11)	<i>marina</i>	UFPA M 1331	JMIJ 31	-	-	This report
Brazil: São Martins East bank of Tapajós river (11)	<i>marina</i>	UFPA M 1333	JMIJ 33	772 / MW960723	882 / MW960656	This report
Brazil: São Martins East bank of Tapajós river (11)	<i>marina</i>	UFPA M 1334	JMIJ 34	772 / MW960715	-	This report
Brazil: Vitória do Xingú West bank of Xingú river (12)	<i>marina</i>	UFES-MAM 2935	BM 62529	772 / MW960709	882 / MW960665	This report
Brazil: Vitória do Xingú West bank of Xingú river (12)	<i>marina</i>	UFES-MAM 2931	BM 60614	-	882 / MW960650	This report
Brazil: Altamira 52 km SSW East Bank of Xingú river (13)	<i>woodalli</i>	USNM 549294	MDC589	1149 / KC954765.1	882 / KT454018.1	Voss <i>et al.</i> (2013)
Brazil: Belém (14)	<i>woodalli</i>	USNM 545543		1149 / KC954767.1		Voss <i>et al.</i> (2013)
Brazil: Santana do Araguaia (16)	<i>woodalli</i>		FSF133m	800/KR190442		Rocha <i>et al.</i> (2015)
Guyana: Potaro-Siparuni, Iwokrama Forest, Turtle Mountain, 10 km NW Kurupukari (24)	<i>pinheiroi</i>	ROM 108920	F-43900	800 / AJ606431.1	2034 / FJ159302.1	Steiner & Catzeflis (2004), Voss & Jansa (2009)
Guyana: Potaro-Siparuni, Iwokrama Forest, Kabukalli landing (25)	<i>pinheiroi</i>	ROM 111558	F-44687	800 / AJ606433.1		Steiner & Catzeflis (2004)
Suriname: Brokopondo, Finisanti (34)	<i>pinheiroi</i>	ROM 114318	F-41348	800 / AJ606432.1		Steiner & Catzeflis (2004), Borisenko <i>et al.</i> (2008)
Suriname: Nickerie Sipaliwini Airstrip (32)	<i>pinheiroi</i>	CM 63506	TK10169	1149 / KC954766.1	882 / KT454027.1	Voss <i>et al.</i> (2013)

Capítulo 1

Locality	Species	Voucher	Collector	CYTB (bp) / GenBank #	BRCA1 (bp) / GenBank #	Source
Suriname: Sipaliwini Bakhuis transect 9 (36)	<i>pinheiroi</i>	ROM 116974	F-54337	1149 / KC954764.1		Voss <i>et al.</i> (2013)
French Guiana: Les Nouragues (21)	<i>pinheiroi</i>		ISEM V-955	800 / AJ606430.1		Steiner & Catzeflis (2004)
French Guiana: Paracou (22)	<i>parvidens</i>	AMNH 267817	LHE1161	1149 / KC954761.1		Voss <i>et al.</i> (2013)
French Guiana: Paracou (22)	<i>parvidens</i>	ISEM V-1399		800 / AJ606425.1		Steiner & Catzeflis (2004)
French Guiana: Paracou (22)	<i>parvidens</i>	ISEM V-1581		800 / AJ606426.1		Steiner & Catzeflis (2004)
French Guiana: Les Nouragues (21)	<i>parvidens</i>	ISEM V-1633	ISEM T- 3832	645 / KC954762.1		Voss <i>et al.</i> (2013)
French Guiana: River Arataye (23)	<i>parvidens</i>	MNHN 1998-1830		800 / AJ606423.1		Steiner & Catzeflis (2004)
Guyana: Upper Takutu-Upper Essequibo (27)	<i>parvidens</i>	ROM 97938	FN-33439	645 / KC954760.1	882 / KT454003.1	Voss <i>et al.</i> (2013), Diaz-Nieto <i>et al.</i> (2016)
Suriname: Brokopondo Brownsberg Nature Park (35)	<i>parvidens</i>	ROM 114299	F-41329	755 / AJ606429.1		Steiner & Catzeflis (2004)

Morphological and molecular discordance in *Marmosops pinheiroi*

Locality	Species	Voucher	Collector	CYTB (bp) / GenBank #	BRCA1 (bp) / GenBank #	Source
Suriname: Brokopondo Brownsberg Nature Park (35)	<i>parvidens</i>	ROM 114322	F-41352	800 / AJ606427.1		Steiner & Catzeflis (2004)
Suriname: Sipaliwini Bakhuis Transect 13 (37)	<i>parvidens</i>	ROM 117348	F-54669	1149 / KC954759.1		Voss <i>et al.</i> (2013), Borisenko <i>et al.</i> (2008)
Guyana: Potaro-Siparuni, Mount Ayanganna, First Plateau Camp (28)	<i>pakaraimae</i>	ROM 114698	F-46454	1149 / KC954768.1		Voss <i>et al.</i> (2013)
Guyana: Potaro-Siparuni, Mount Wokomung, First Plateau Camp (29)	<i>pakaraimae</i>	ROM 115841	F-47080	1149 / KC954770.1	882 / KT454001.1	Voss <i>et al.</i> (2013), Diaz-Nieto <i>et al.</i> (2016)
Guyana: Cuyuni-Mazaruni, Mount Roraima (30)	<i>pakaraimae</i>	ROM 115129	F-46739	1149 / KC954769.1		Voss <i>et al.</i> (2013)
Brazil: Jatobá West bank of Tapajós river (Outgroup)	<i>noctivagus</i>	UFPA M 1716	JA 45	772 / MW960694	882 / MW960646	This report
Brazil: Vitória do Xingú West bank of Xingú river (Outgroup)	<i>Marmosa lepida</i>	UFES-MAM 2948	BM 80318	800 / MG586489		Guimarães <i>et al.</i> (2018)

REFERENCES

Borisenko, A. V., Lim, B. k., Ivanova, N. V., Hanner, R. (2008). DNA barcoding in surveys of small mammals communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources*, 8(3), 471–479.

Capítulo 1

Díaz-Nieto, J. F., & Voss, R. S. (2016). A revision of didelphid marsupial genus *Marmosops*, part 1. Species of the subgenus *Sciophanes*.

Bulletin of the American Museum of Natural History, 402, 1–70.

Guimarães, R. R., Loss, A. C., Costa, L. P. (2018). New records of the rare little rufous mouse opossum, *Marmosa lepida* (Thomas, 1888)

(Mammalia: Didelphidae) in southeastern Amazonia, Brazil. *Check List*, 14, 113–119.

Rocha, R. G., Justino, F. J., Leite, Y. L. R., Costa, L. P. (2015). DNA from owl pellet bones uncovers hidden biodiversity. *Systematics and*

Biodiversity, 13, 402–412.

Steiner, C., & Catzeflis F. M. (2004). Genetic Variation and Geographical Structure of five mouse-sized opossums (Marsupialia, Didelphidae)

throughout the Guiana Region. *Journal of Biogeography*, 31, 959–973.

Voss, R. S., & Jansa, S. A. (2009). Phylogenetic relationships and classification of Didelphidae marsupials, an extent radiation of New World

metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 322, 1–177.

Voss, R. S., Lim, B. K., Díaz-Nieto, J. F., Jansa, S. A. (2013). A new species of *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae) from the Pakaraima

highlands of Guyana, with remarks on the origin of the endemic Pantepui mammal fauna. *American Museum Novitates*, 3778, 1–

**2 - Morphological variation within *Marmosops marina* (Marsupialia: Didelphidae)
(Ferreira, 2020) in the Tapajós region**

Roger Rodrigues Guimarães*, Rita Gomes Rocha and Leonora Pires Costa

*(RRG) Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) - Av. Fernando Ferrari, 514,
Vitória-ES, Brazil, 29075-910. roger.guimaraes@ufes.aluno.br*

*(RGR) CIBIO/InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos,
Universidade do Porto, Campus de Vairão, 4485-661 Vairão, Portugal and Universidade
Federal do Espírito Santo (UFES) - Av. Fernando Ferrari, 514, Vitória-ES, Brazil, 29075-
910. ritagomesrocha@gmail.com*

*(LPC) Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) - Av. Fernando Ferrari, 514,
Vitória-ES, Brazil, 29075-910. leonoracosta@yahoo.com*

ABSTRACT

Small marsupials of the genus *Marmosops*, occurring from Panama to south Bolivia and south Brazil, have long been mistaken with other didelphid species. The taxonomy and systematics of this genus is not fully understood, having suffered several rearrangements in the last years. *Marmosops marina*, the most recent described species of the genus, occurs in the south of the Amazon River, from the west bank from the Xingú River to the west bank of the Madeira River and it is distinguishable from other species of the genus by a combination of qualitative characters. Molecular data suggests that *M. marina* comprises two lineages, possibly different species, occurring in opposite margins of the Tapajós River. Here we evaluate the morphological variation of specimens of *M. marina*, particularly a large series of specimens from both Tapajós riverbanks, based on qualitative and quantitative analysis. Despite some variation, particularly in the talonid of m4, the comparative morphological analysis did not reveal any diagnostic character for specimens of *M. marina* from the Tapajós region. All examined characters showed no significant variation between margins and collectively matches the original description of the species, supporting the morphological cohesiveness of the species. Morphometric analysis also failed to distinguish the lineages revealed by genetic data, suggesting that these could be slightly different populations of the same species occurring in opposite banks of the river. A more complete analysis encompassing the entire known distribution of the *M. marina* is needed to shed light on both morphological and molecular variation of this species

Keywords: Slender opossum; Parvidens group; Pinheiroi complex; Amazon; morphology.

INTRODUCTION

Small, black-masked eye, and pouchless marsupials of the genus *Marmosops* have long been mistaken by other morphological alike didelphids, such as *Marmosa*, but systematic studies have shown that they are not close related, and now they are classified in a different tribe, the Thylamyini tribe (Voss & Jansa, 2009, Voss & Jansa, 2003; Voss et al., 2004). These small marsupials of the genus *Marmosops* comprise 22 recognized species (Ferreira et al., 2020; Guimarães et al., 2021), occurring from Panama to south Bolivia and south Brazil and accounting for approximately 45% of the diversity within the tribe. (Díaz-Nieto & Voss 2016).

The taxonomy and systematics of the genus *Marmosops* is not fully understood, having suffered several rearrangements in the last years, including the description of two new subgenera: *Marmosops (Marmosops)* and *Marmosops (Sciophanes)* (Díaz-Nieto et al. 2016), and description and revalidation of several species (Díaz-Nieto et al., 2011; Voss et al., 2013; García et al., 2014; Ferreira et al., 2020). *Marmosops marina*, the most recent described species of this genus (Ferreira et al., 2020), is included in the Parvidens group, along with *Marmosops parvidens*, *Marmosops pakaraimae*, *Marmosops pinheiroi*, *Marmosops woodalli*. *Marmosops marina* occurs in the south of the Amazon River, from the west bank from the Xingú River to the west bank of the Madeira River (Ferreira et al., 2020). According to the same authors, *M. marina* is distinguishable from other members of the Parvidens group by an unique combination of morphological characters. Subsequently, Guimarães et al. (2021) tested the species rearrangement for the Parvidens group using molecular data and suggested that the diversity of this group is possibly underestimated by the morphological dataset presented by Ferreira et al. (2020). *Marmosops marina sensu* Ferreira et al. (2020) may represent two species, with *M. marina* restricted to the interfluve Tapajós-Xingú and a

closely related and undescribed species occurring in the west bank of the Tapajós river (Guimarães *et al.* 2021), since this river represents a barrier to the gene flow of these two lineages in opposite riverbanks (Guimarães *et al.* 2021).

Taking advantage of a large specimen series of *M. marina sensu* Ferreira *et al.* (2020) collected on both banks of the Tapajós river, we evaluated the morphological diversity within this sample, aiming to disentangle whether the two lineages supported by molecular data represent indeed two diagnosable species or if they should be kept under the same nominal species.

MATERIALS AND METHODS

Sampling

Sampling was conducted in both banks of the Tapajós River, between the municipalities of Jacareacanga and Itaituba, in the state of Pará, between the coordinates 5°04'55" S, 56°51'34" W; 5°46'01" S, 57°17'16" W. The specimens of *Marmosops* were captured using live traps, Sherman and Tomahawks, and pitfall traps, totaling a sampling effort of 48,000 and 18,040 trap-nights for live-traps and pitfall traps, respectively. Voucher specimens are deposited at the Museum of Zoology of the Federal University of Pará (MZUFPA). We examined a total of 67 specimens of *Marmosops* (dried skins and skulls). Sampling was in accordance with the Capture/Collection/Transport License, Authorization #158/2012 issued by IBAMA, process number 02001.003642/2009-22, following the guidelines of the American Society of Mammalogists (Sikes *et al.*, 2016).

Specimens

In order to morphologically compare the specimens collected in the Tapajós region ($n = 67$) with the specimens from other regions, we examined other specimens ($n = 27$) deposited in the following collections: Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago), Coleção de Mamíferos da UFES (UFES-MAM, Vitória) and National Museum of Natural History (USNM, Washington D.C.).

Comparative morphology

Considering that species of *Marmosops* can only be diagnosed by qualitative morphological characters in the integument, skull and dentition (Díaz-Nieto & Voss, 2016), we examined all the specimens following the anatomical terminology proposed in Díaz-Nieto & Voss (2016) and Ferreira *et al.* (2020), except for the ventral fur, which was subdivided into different regions. The following characters were analyzed in the integument: dorsal pelage color, lateral pelage color, ventral pelage color (divided in chin, throat, chest, abdomen, groin and limbs), dorsal pelage of manus and pes, color of metacarpal and digits of manus and pes, carpal tubercles, antebrachial vibrissae, mammae, caudal coloration. The following characters were examined in the skull: nasal shape, lacrimal foramen, incisive foramina, maxopalatine fenestrae, posterolateral palatal foramen, squamosal-Jugal overlap, sub squamosal foramen, palatine fenestrae and ethmoid foramen. The following characters were examined in the dentition: C1 accessory cusp, M3 anterior cingulum, metacolone of upper molars, c1 morphology, relative height of m1 entoconid and m2 paraconid and talonid of m4. For a complete description of the states of the characters and illustrations see Díaz-Nieto *et al.* (2011), Díaz-Nieto & Voss (2016) and Ferreira *et al.* (2020).

Morphometric analysis

We took 11 craniodental measurements following Díaz-Nieto & Voss (2016), including: condylobasal length (CBL), nasal length (NL), nasal breadth (NB), least interorbital breadth

(LIB), zygomatic breadth (ZB), palatal length (PL), palatal breadth (PB), maxillary toothrow length (MTR), length of molars (LM), length of M1-M3 (M1-M3) and width of M3 (WM3). For a complete description and illustration of the craniodental measurements see Díaz-Nieto & Voss (2016).

Craniodental measurements were taken with the use of a digital caliper. All the measures were recorded to nearest 0.01 mm, but presented here rounded to 0.1 mm. We recorded measurements only from fully adult specimens. Following Voss & Jansa (2009), a specimen is considered an adult when all the upper permanent dentition is completely erupted.

We used the software Past 2.14 (Hammer *et al.*, 2001) for the morphometrics analysis, based on log normal transformed craniodental measurements of adult specimens. External and label measures were excluded from the analysis due to bias from different collector's methodology.

A total of 57 specimens were used in this analysis, including 41 of *M. marina sensu* Ferreira *et al.* (2020) (22 of the east and 19 of the west bank of the Tapajós River), 12 of *M. pinheiroi* and four of *M. parvidens*. We assessed data normality with the Shapiro Wilk's test (Shapiro & Wilk, 1965), and used only data following the normal distribution. We also performed the *test t* to check sexual dimorphism intraspecific. We performed Principal Component Analysis (PCA) to evaluate clusters in the morphometric space to verify if these clusters reflect the lineages screened in the phylogenetic analysis.

RESULTS

All examined characters, including integument, skull and dentition, showed no significant variation between the specimens of both Tapajós river margins (Figures 2.1–2.4) and matches the original description of *M. marina*.

The skulls of the specimens of both Tapajós riverbanks showed two incisive foramina extended to canines and two long maxillopalatine fenestrae (Figure 2.1). The preprotocrista and the anterolabial cingulum of upper molars formed a narrow and continuous shelf along the anterior margin in most specimens (87.8 %). The metacolone of upper molars is also developed in most of the specimens (~83 %). The talonid of the lower fourth molar was the only feature that exhibited some variation between riverbanks, with the specimens of the west riverbank showing a tricuspid form in 42.1 % of the specimens, instead of the usually bicuspid form (57.9 % of the specimens of the west bank and 100 % of the specimens of the east bank).

The ventral fur of specimens from both Tapajós riverbanks exhibited a broader variation, for both sexes (Figures 2.4–2.6), when compared to specimens from other clades of the *Parvidens* group (*i.e.*, *M. pinheiroi* and *M. woodalli*). The ventral fur of the abdomen, chest, groin and limbs screened the biggest variations in number of state of characters, in contrast with the chin, for both sexes, and throat for males (Figures 2.5 and 2.6). The color of ventral fur of the female specimens, is consistently more buffy in contrast to the whitish ventral fur of males (Figure 2.7) for both banks in all the localities. The antebrachial vibrissae revealed one distal vibrissa dorsally located and usually three proximal vibrissae ventrally positioned, which has never been described for the species.

The *test t* showed no statistical difference between both sexes of *M. marina* in both Tapajós riverbanks. The morphometric analysis also revealed a great overlap between specimens of *M. marina* from both Tapajós riverbanks and specimens of *M. pinheiroi* (Table 2.1). Bivariant of the two principal component (PC) showed complete overlap between

specimens of *M. marina* (Figure 2.8). The PC1 and the PC2 screened for 26.73 % and 17.84 % of the variation, respectively.

DISCUSSION

Although *Marmosops marina* comprises two different genetic lineages with the Tapajós river limiting their distribution (Guimarães et al 2021), it seems to be a cohesive morphological species, as described by previous authors (Ferreira et al. 2020). We were not able to find any diagnosable feature for these two genetic lineages. However, we found some morphological variation that was not reported in the original description of *M. marina*.

The talonid of the lower fourth molar is the only character showing some degree of variation between the two lineages of *M. marina*. Within the Parvidens group, the talonid of *M. pinheiroi* is described as often bicuspid, while for *M. parvidens* and *M. pakaraimae* is reported as being only tricuspid (Díaz-Nieto & Voss (2016). Ferreira *et al.* (2020) argue that this character is variable for all members of the Parvidens group (except *M. pakaraimae*, which they did not analyzed), although usually tricuspid. For populations of *M. marina* of the Tapajós region, this character is variable between margins, being bicuspid in the specimens of the east riverbank and showing both states, bicuspid and tricuspid, in the west riverbank. However, due to the observed overall variation, this character is not accountable as diagnostic feature of populations in each Tapajós riverbank.

The upper third molar (M3) presented a continuous, narrow shelf in the anterior cingulum in most cases, but five specimens from both banks of the Tapajós river did not present this narrow shelf, being separated from the preprotocrista. The metacolune also showed some variation, with seven specimens of east/west Tapajós exhibiting an

undeveloped metacolune state. The state of character varies with age; therefore, this variation could be related with worn in these specimens, because all of them are in the age 7.

The vibrissae from the antebrachial was described for *Marmosops handleyi* of the Fuscatus group (Díaz-Nieto *et al.* 2011) but never before described for the Parvidens group.

The variation on the ventral fur was noticed by the previous authors (Díaz-Nieto & Voss, 2016; Ferreira *et al.*, 2020), but our attempt to categorize and seek for a pattern failed, with every locality displaying different configurations. The only noticeable pattern was the color of the ventral fur, but this variation was observed between sexes rather than different populations.

Several clues support our decision to maintain *M. marina* under the same nominal species, despite speciation may be occurring to at least some extent. Firstly, morphological data support a cohesive species, with no differentiation separating the lineages of *M. marina* detected by molecular data on opposite Tapajós riverbanks (Guimarães *et al.* 2021). In addition, populations of *M. marina* show an allopatric distribution, being physically separated by the Tapajós River. Although genetically different populations could represent a complex of cryptic species, with no gene flow among them, the fact that lineages of *M. marina* occur in allopatry could indicate only a conspicuous molecular divergence. Similarly, both *Marmosops (Marmosops) incanus* and *Marmosops (Marmosops) paulensis* are also geographically structured with high intraspecific genetic differentiation, but the lack of a diagnostic characters led previous authors to treat both taxa as a single species (Díaz-Nieto *et al.* 2016). This same pattern is reported in several other studies of small mammals (Lóss *et al.* 2011; Voss *et al.* 2019).

A more complete analysis comprehending the entire known distribution of the *M. marina* is needed to shed light on both morphological and molecular variation of this species.

REFERENCES

- Díaz-Nieto JF, Gómez-Laverder M, Sánchez-Giraldo C. 2011.** Rediscovery and redescription of *Marmosops handleyi* (Pine, 1981) (Didelphimorphia: Didelphidae), the least known Andean slender mouse opossum, *Mastozoologia Neotropical* 18: 45–61.
- Díaz-Nieto JF, Jansa SA, Voss RS. 2016.** DNA sequencing reveals unexpected recent diversity and an ancient dichotomy in the American marsupial genus *Marmosops* (Didelphidae: Thylamyini), *Zoological Journal of the Linnean Society* 176: 914–940.
- Díaz-Nieto JF, Voss RS. 2016.** A revision of didelphid marsupial genus *Marmosops*, part 1. Species of the subgenus *Sciophanes*, *Bulletin of the American Museum of Natural History* 402: 1–70.
- Ferreira C, Oliveira ACM, Lima-Silva LG, Rossi VR. 2020.** Taxonomic review of the slender mouse opossums of the ‘Parvidens’ group from Brazil (Didelphimorphia: Didelphidae: *Marmosops*), with description of a new species, *Zootaxa* 4890(2): 201–233.
- García FJ, Sánchez-Hernández J, Semedo T. 2014.** Descripción de una nueva especie de comadreja ratona del género *Marmosops* Matschie, 1916 (Didelphimorphia, Didelphidae), *Theyra* 5: 701–723.
- Guimarães RR, Rocha RG, Loss AC, Mendes-Oliveira AC, Patterson BD, Costa LP. 2021.** Morphological and molecular discordance in the taxonomic rearrangement of the *Marmosops pinheiroi* complex (Marsupialia: Didelphidae), *Systematics and Biodiversity* XX: 1–12.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001.** PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis, *Paleontologia Electronica* 4: 1–9.
- Shapiro SS & Wilk MB. 1965.** An analysis of variance test for normality (complete samples), *Biometrika* 52: 591–611.
- Sikes RS, et al. 2016.** 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education, *Journal of Mammalogy* 97(3): 663–688.

Voss RS, Jansa SA. 2003. Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of didelphine relationships with denser taxon sampling, *Bulletin of the American Museum of Natural History* 276: 1–82.

Voss RS, Tarifa T, Yensen E. 2004. An introduction to *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae), with the description of a new species from Bolivia and notes on the taxonomy and distribution of other Bolivian forms, *American Museum Novitates* 3466: 1–40.

Voss RS, Jansa SA. 2009. Phylogenetic relationships and classification of Didelphidae marsupials, an extent radiation of New World metatherian mammals, *Bulletin of the American Museum of Natural History* 322: 1–177.

Voss RS, Lim BK, Díaz-Nieto JF, Jansa SA. 2013. A new species of *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae) from the Pakaraima highlands of Guyana, with remarks on the origin of the endemic Pantepui mammal fauna, *American Museum Novitates* 3778: 1–27.

Voss RS, Fleck DW, Jansa SA. 2019. Mammalian diversity and Matse ethnomammalogy in Amazonian Peru Part 3: marsupials (Didelphimorphia), *Bulletin of the American Museum of Natural History* 432: 1–87.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the following curators and collection support staff who helped us and gave access to important specimens: B. D. Patterson, S. Briones and M. Londoño-Galvia (FMNH), J. L. Patton and C. Conroy (MVZ) and D. P. Lunde (USNM). E. Chiquito, B. Fonseca and B. H. C. Evaultd helped us with several analyzes. This study was partly financed by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brasil) –

Morphological variance of *Marmosops marina* in the Tapajós region

Finance Code 001. R. G. Rocha was supported by research contract (CEECIND/01087/2018) from the Portuguese Foundation for Science and Technology (FCT). L. P. Costa acknowledges continuous support from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brasil) and Fundação de Amparo a Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES, Brasil).

TABLE

Table 2.1 – Cranial and dental measurements of adult specimens of the Pinheiroi complex. Mean, SD, and range are given in mm. *n* is the sample size.

Variables are defined in text.

Measurement	<i>pinheiroi</i>				<i>woodalli</i>			Tapajós West bank			<i>marina</i>		
	Holotype	Mean ± SD	Range	<i>n</i>	Mean ± SD	Range	<i>n</i>	Mean ± SD	Range	<i>n</i>	Mean ± SD	Range	<i>n</i>
CBL	28.22	28.11 ± 1.37	24.35–29.81	12	28.36 ± 0.57	27.96–28.77	2	28.44 ± 0.7	26.59–29.4	18	28.48 ± 0.76	27.33–29.61	20
NL	13.33	13.1 ± 1.42	9.55–14.4	10	12.83 ± 0.44	12.52–13.14	2	13.42 ± 0.49	12.3–14.05	18	13.32 ± 1.02	11.44–14.97	22
PL	16.12	15.91 ± 0.8	13.84–16.94	12	15.95 ± 0.22	15.8–16.11	2	16.09 ± 0.38	15.3–16.64	17	16.25 ± 0.53	15.24–16.99	21
MTR	11.22	11.46 ± 0.29	11.04–11.98	11	11.14 ± 0.13	11.05–11.23	2	11.37 ± 0.24	10.75–12	18	11.36 ± 0.27	10.85–11.8	23
M1-M3	4.68	4.93 ± 0.19	4.66–5.37	12	4.77 ± 0.08	4.72–4.83	2	4.83 ± 0.18	4.51–5.07	15	4.93 ± 0.14	4.72–5.21	18
WM3	1.79	1.91 ± 0.11	1.76–2.05	12	1.9 ± 0.16	1.79–2.02	2	1.82 ± 0.07	1.69–1.91	15	1.84 ± 0.1	1.62–2.02	18
PB	8.59	8.87 ± 0.29	8.4–9.25	11	8.84 ± 0.22	8.69–9	2	8.5 ± 0.24	8.02–8.92	18	8.58 ± 0.22	8.3–8.93	23
NB	2.18	3.06 ± 0.49	2.18–3.86	12	3.19 ± 0.35	2.95–3.44	2	3.78 ± 0.39	3.26–5	18	3.83 ± 0.28	3.33–4.55	23
LIB	5.45	5.45 ± 0.21	5.08–5.96	12	5.36 ± 0.21	5.21–5.51	2	5.51 ± 0.18	5.24–5.94	18	5.39 ± 0.21	5.02–5.79	22
ZB	14.94	14.86 ± 0.79	13.13–15.96	9	14.89 ± 0.15	14.78–15	2	14.76 ± 0.37	13.9–15.43	17	14.75 ± 0.38	14.02–15.49	22
LM	20.41	20.3 ± 1.24	16.71–21.67	12	20.2 ± 0.44	19.89–20.51	2	20.51 ± 0.46	18.95–21.12	18	20.57 ± 0.54	19.53–21.51	23

FIGURES

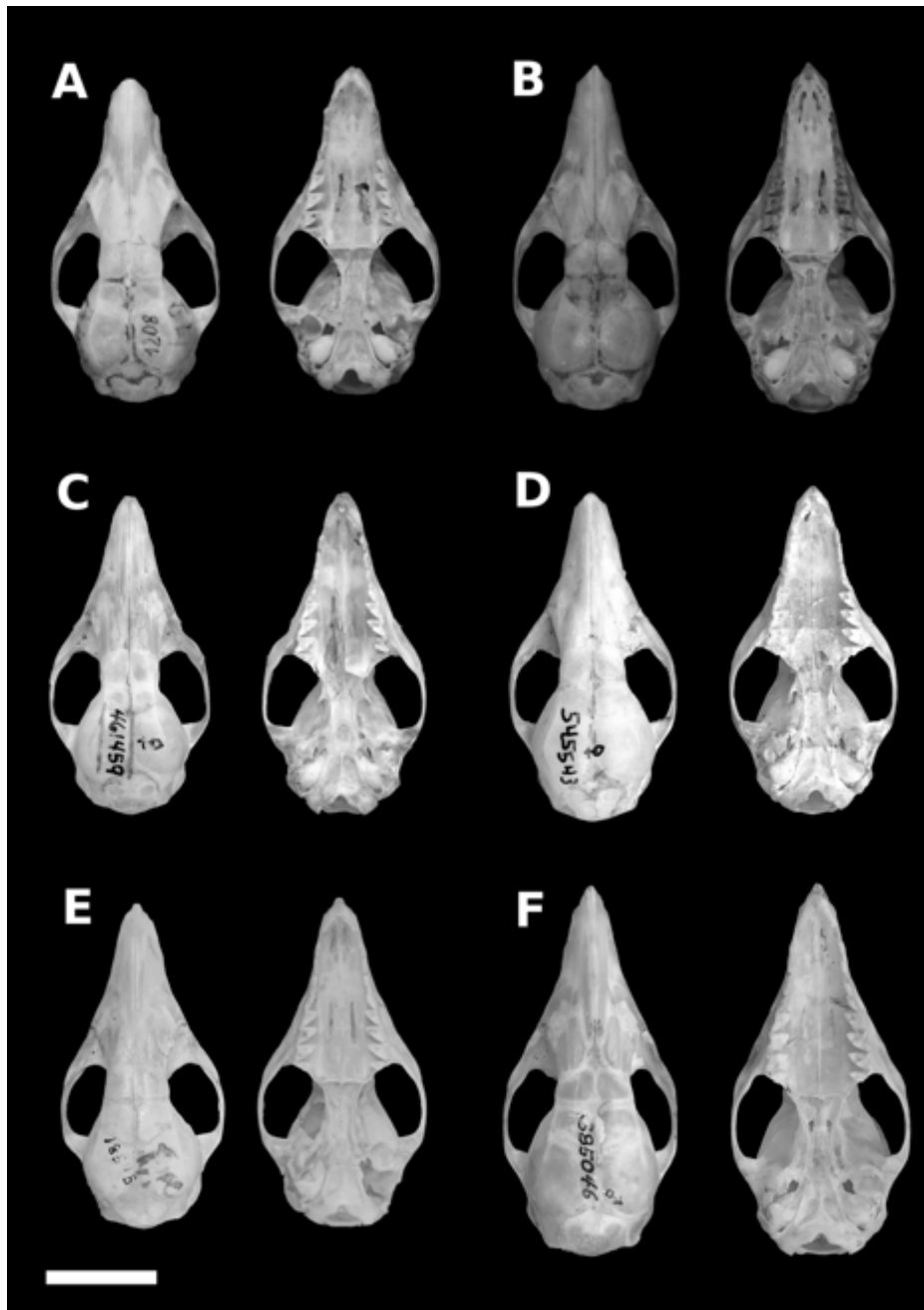


Figure 2.1 – Dorsal and ventral cranial views of adult specimens of Parvidens Group. Tapajós West bank (A, male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (B, male UFPA M 1285) *Marmosops pinheiroi* (C, female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (C, female USNM 545543) *Marmosops parvidens* (E, female FMNH 18545 holotype) and *Marmosops pakaraimae* (F, male USNM 385046). Scale bar = 1 cm.

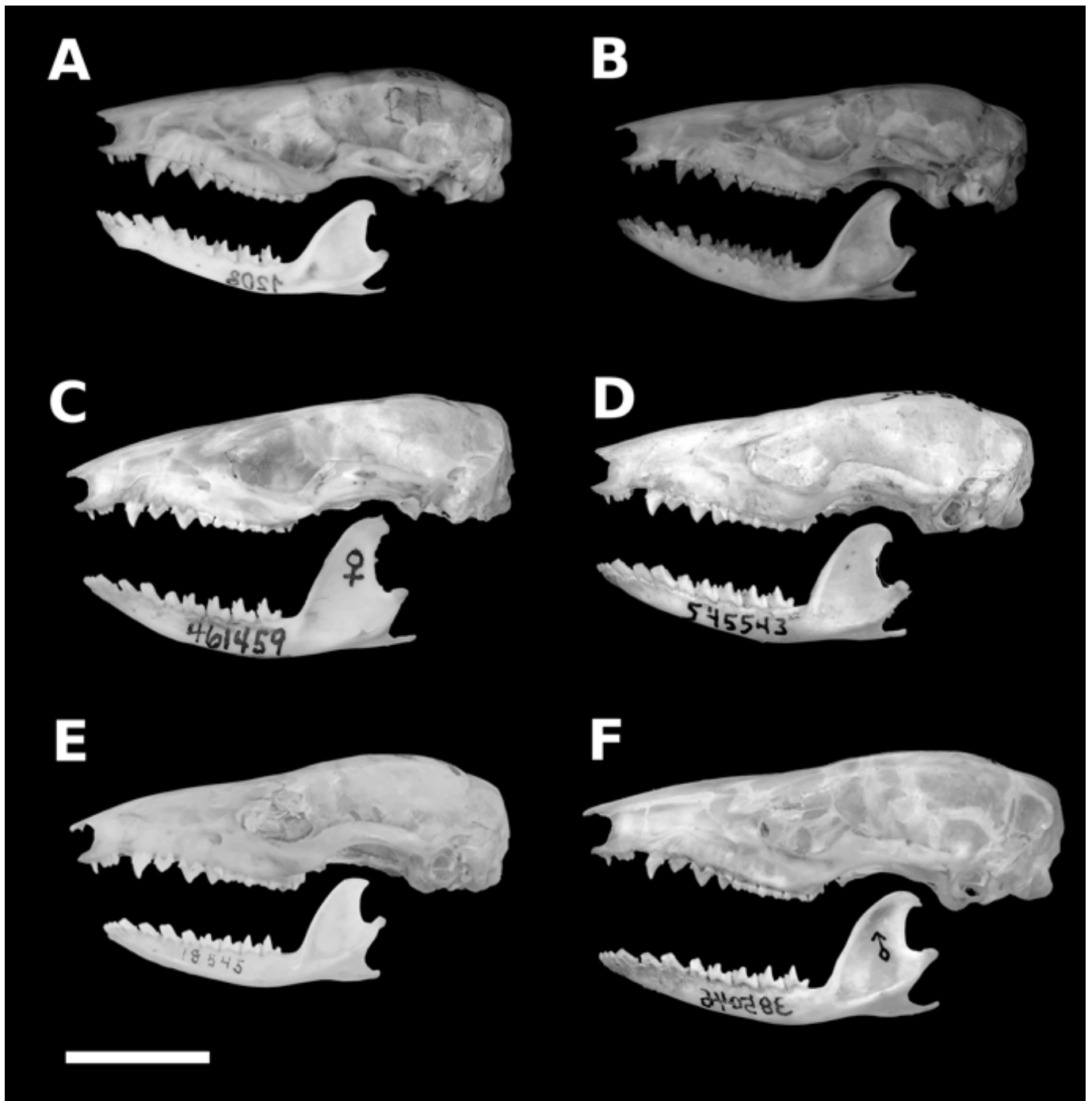


Figure 2.2 - Lateral cranial and mandible views of adult specimens of Parvidens Group. Tapajós West bank (A, male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (B, male UFPA M 1285) *Marmosops pinheiroi* (C, female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (C, female USNM 545543) *Marmosops parvidens* (E, female FMNH 18545 holotype) and *Marmosops pakaraimae* (F, male USNM 385046). Scale bar = 1 cm.



Figure 2.3 – Dorsal and ventral views of skins of Parvidens Group. Left to right: Tapajós West bank (male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (male UFPA M 1285), *Marmosops pinheiroi* (female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (female USNM 545543), *Marmosops parvidens* (female USNM 548439) and *Marmosops pakaraimae* (male USNM 385046). Scale bar = 1 cm.



Figure 2.4 – Lateral view of skins of Parvidens Group. Left to right: Tapajós West bank (male UFPA M 1208), *Marmosops marina* (male UFPA M 1285), *Marmosops pinheiroi* (female USNM 461459 holotype), *Marmosops woodalli* (female USNM 545543), *Marmosops parvidens* (female USNM 548439) and *Marmosops pakaraimae* (male USNM 385046). Scale bar = 1 cm.

Morphological variance of *Marmosops marina* in the Tapajós region

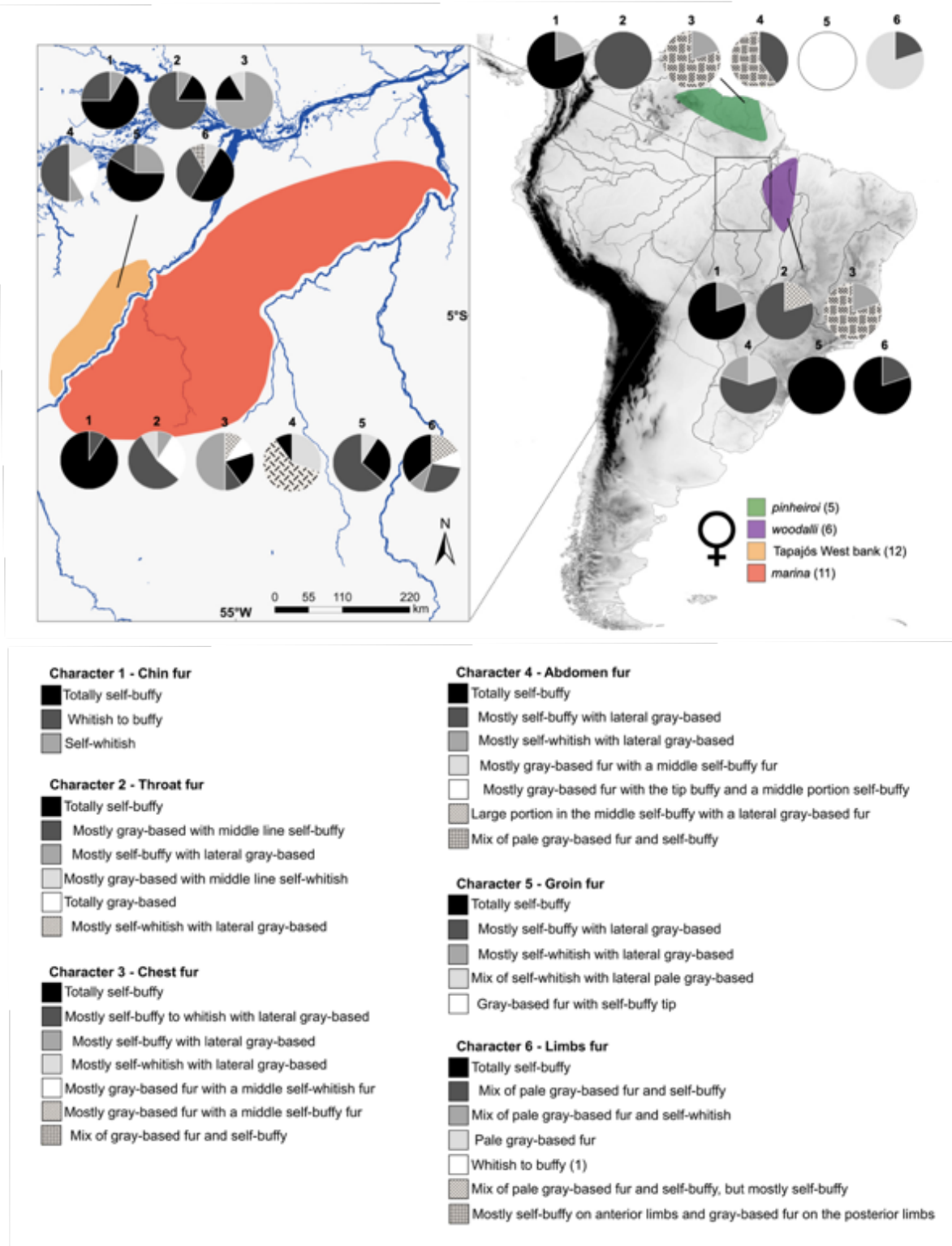


Figure 2.5 – Map showing the frequencies of the different states of the character of ventral fur, segmented in several regions for female specimens of the Pinheiroi Complex. Colors in the map means the distributions of different lineages for the group. Number in parenthesis means the number of specimens analyzed.

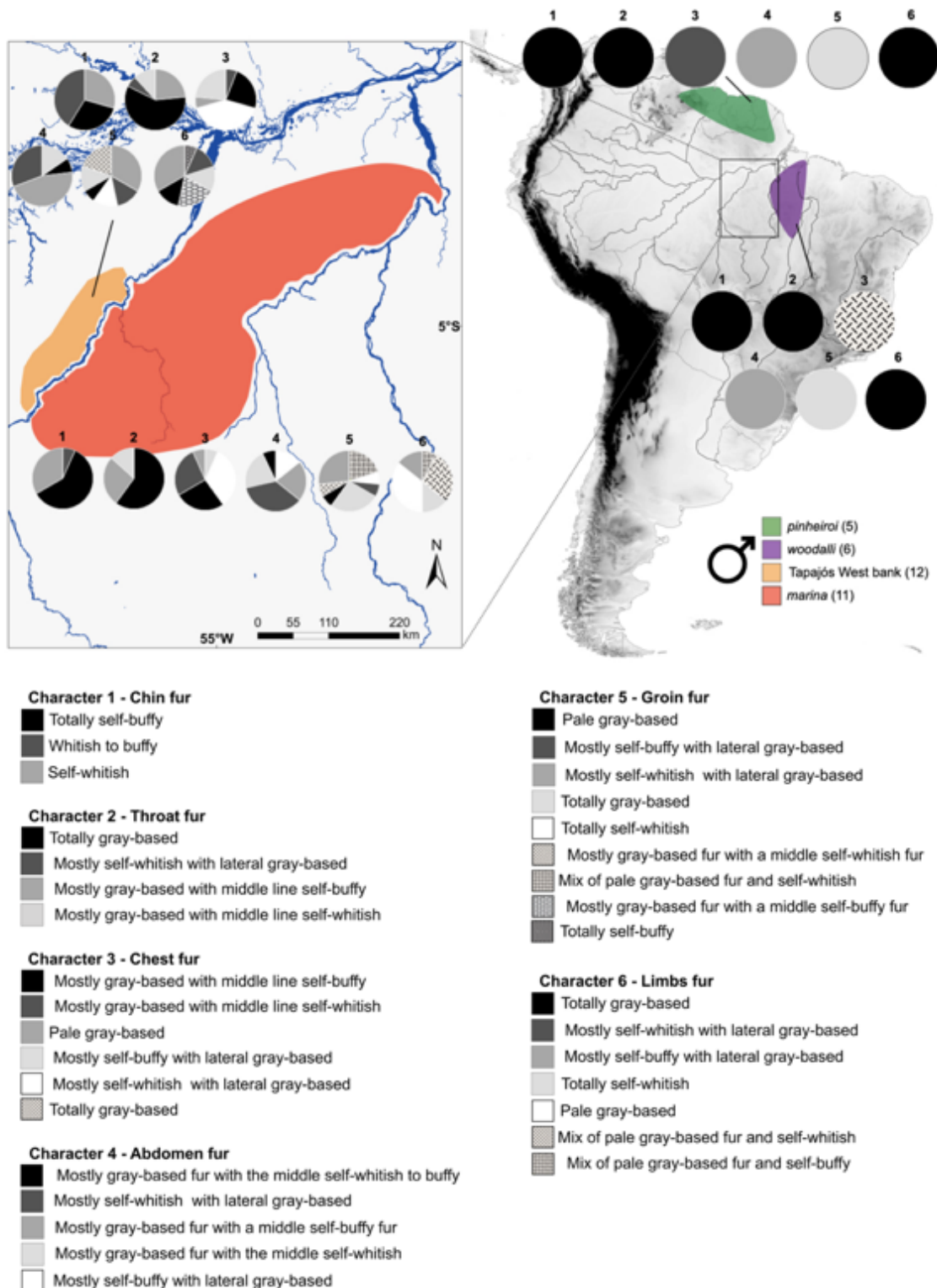


Figure 2.6 – Map showing the frequencies of the different states of the character of ventral fur, segmented in several regions for male specimens of the Pinheiroi Complex. Colors in the map means the distributions of different lineages for the group. Number in parenthesis means the number of specimens analyzed.

Morphological variance of *Marmosops marina* in the Tapajós region



Figure 2.7 – Ventral fur variation of *Marmosops marina* from the Tapajós region, Mamãe-Anã (Palito) locality (west bank) (bottom) and Mamãe-Anã (Canta Galo) locality (east bank) (top). Males are more whitish than females, that are more buffy, in all localities in the Tapajós region. Numbers correspond to age criteria following Voss & Jansa (2009), when possible (All specimens from Canta Galo are age 6 except two specimens age 3).

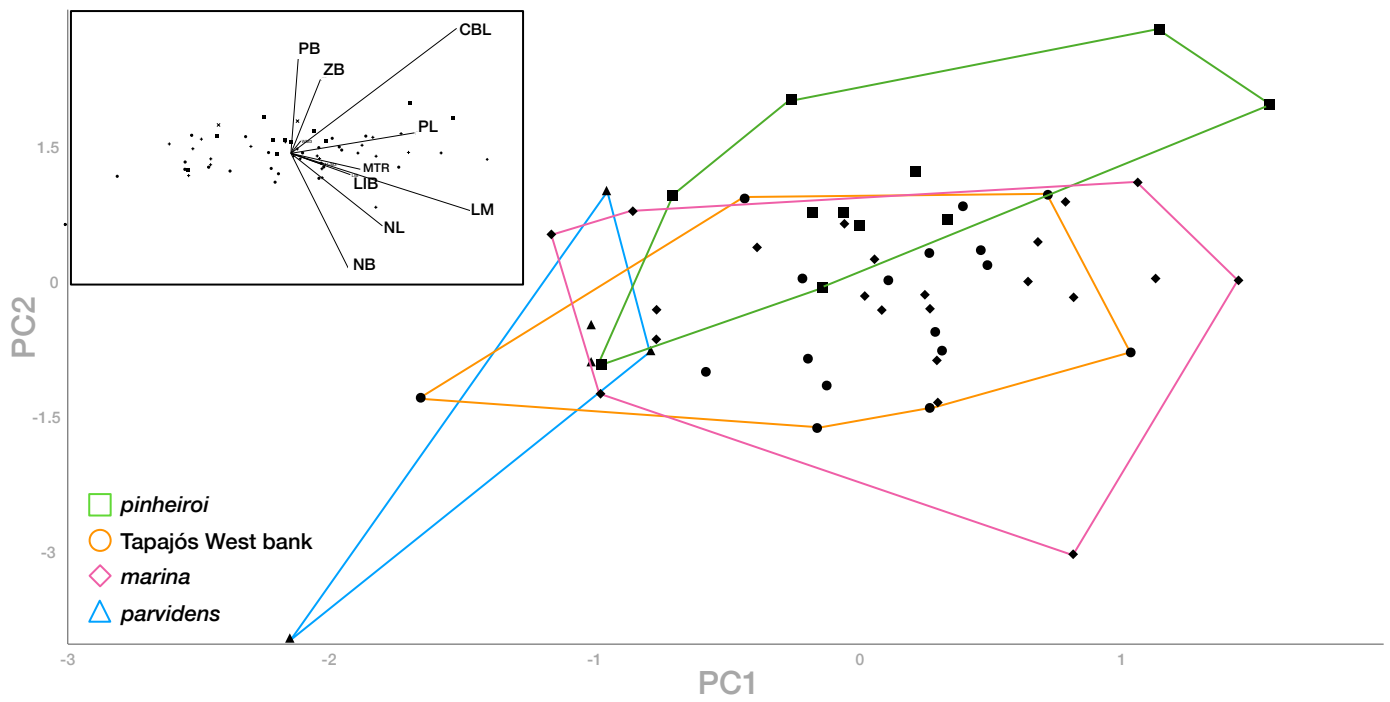


Figure 2.8 – Multivariate morphometric analyses of cranial measurements of species of Parvidens Group (n = 60), with the exception of *M. pakaraimae* and *M. woodalli*. Covariance vectors between the original characters and the two principal components (PC) functions.

APPENDIX

Gazetteer

This gazetteer contains all localities of specimens used in the morphological analysis. All the departments or states are given in bold and the elevation (a.s.l, m), when available, in italic font.

BRAZIL

1. **Pará**, Jatobá west bank of the Tapajós River (-5.018, -56.749). *Marmosops marina* (*l.s.*): UFPA M 1208, UFPA M 1214, UFPA M 1373, UFPA M 1381, UFPA M 1556 and UFPA M 1719.
2. **Pará**, Penedo west bank of the Tapajós River (-5.412, -56.883). *Marmosops marina* (*l.s.*): UFPA M 1232, UFPA M 1408 and UFPA M 1415.
3. **Pará**, Terra Preta west bank of the Tapajós River (-5.486, -57.044). *Marmosops marina* (*l.s.*): UFPA M 1591, UFPA M 1592, UFPA M 1594 and UFPA M 1595.
4. **Pará**, Mamãe-Anã (Palito) west bank of the Tapajós River (-5.7, -57.223). *Marmosops marina* (*l.s.*): UFPA M 1275, UFPA M 1452, UFPA M 1453, UFPA M 1456, UFPA M 1458, UFPA M 1460, UFPA M 1461, UFPA M 1623, UFPA M 1629, UFPA M 1630, UFPA M 1631 and UFPA M 1632.
5. **Pará**, São Martins west bank of the Tapajós River (-6.081, -57.598). *Marmosops marina* (*l.s.*): UFPA M 1489, UFPA M 1498, UFPA M 1499, UFPA M 1617, UFPA M 1676, UFPA M 1678, UFPA M 1681 and UFPA M 1686.
6. **Pará**, Penedo (Centrinho) west bank of the Tapajós River (-5.467, -56.889). *Marmosops marina* (*l.s.*): UFPA M 1264, UFPA M 1433 and UFPA M 1434.
7. **Pará**, Penedo east bank of the Tapajós River (-5.182, -56.681). *Marmosops marina* (*s.s.*): UFPA M 1239, UFPA M 1244 and UFPA M 1735.

8. **Pará**, Boca do Rato east bank of the Tapajós River (-5.371, -56.685). *Marmosops marina* (s.s.): UFPA M 1388, UFPA M 1401 and UFPA M 1402.
9. **Pará**, Bom Jardim east bank of the Tapajós River (-5.554, -56.847) *Marmosops marina* (s.s.): UFPA M 1421, UFPA M 1424 and UFPA M 1425.
10. **Pará**, Jacaré east bank of the Tapajós River (-5.665, -56.986). *Marmosops marina* (s.s.): UFPA M 1442, UFPA M 1509, UFPA M 1510, UFPA M 1511 and UFPA M 1513.
11. **Pará**, Mamãe-Anã (Canta Galo) east bank of the Tapajós River (-5.837, -57.213). *Marmosops marina* (s.s.): UFPA M 1281, UFPA M 1285, UFPA M 1288, UFPA M 1289, UFPA M 1292, UFPA M 1296, UFPA M 1301, UFPA M 1413, UFPA M 1468, UFPA M 1478, UFPA M 1483, UFPA M 1484, UFPA M 1642, UFPA M 1663, UFPA M 1664.
12. **Pará**, São Martins east bank of the Tapajós River (-6.076, -57.398). *Marmosops marina* (s.s.): UFPA M 1328 and UFPA M 1334.
13. **Pará**, Vitória do Xingú, west bank of the Xingú River (-3.21, -51.76). *Marmosops marina* (s.s.): UFES-MAM 2931 and UFES-MAM 2935.
14. **Pará**, Altamira 52 km SSW east Bank of the Xingú River (-1.45, -48.833, c. 130 m). *Marmosops woodalli*: USNM 549294.
15. **Pará**, Belém (-1.45, -48.4833, c. 77 m). *Marmosops woodalli*: USNM 545542 and USNM 545543.
16. **Pará**, Utinga (-1.45, -48.4833). *Marmosops woodalli*: USNM 393529, USNM 393530, USNM 393531 and USNM 393534.
17. **Pará**, Santana do Araguaia, Araguaia River (-9.63, -50.144). *Marmosops woodalli*: FSF133m.

Morphological variance of *Marmosops marina* in the Tapajós region

18. **Amazonas**, MCSE Reserves, 80 km N Manaus (-1.5833, -59.8333). *Marmosops parvidens*: USNM 579985, USNM 579986, USNM 579987, USNM 579988, USNM 579989 and USNM 579990.
19. **Amapá**, Serra do Navio, Rio Amapari km 190 EFA (0.9833, -52.05, *c. 100 m*). *Marmosops pinheiroi*: USNM 461459, USNM 461460, USNM 461462, USNM 461463, USNM 461464 and USNM 461465.

FRENCH GUIANA

20. **River Arataye** (4.00, -52.6667 *c. 30 m*). *Marmosops parvidens*: USNM 548439.

GUYANA

21. **Demerara-Mahaica**, Hyde Park, East Demerara-West coast Barbice 40 km Demerara River (6.5, -58.2667, *c. 100 m*). *Marmosops parvidens*: FMNH 18545.

SURINAM

22. **Nickerie**, Kayser Gebergte Airstrip, E of Zuid River (3.116667, -56.45, *c. 900 m*). *Marmosops parvidens*: FMNH 93169.
23. **Brokopondo**, Finisanti, Saramaca River (5.1333, -55.4833). *Marmosops pinheiroi*: FMNH 95320.

VENEZUELA

24. **Bolivar**, 85 km SSE El Dorado, km 121 (6.03333, -61.3667, *1032 m*). *Marmosops pakaraimae*: USNM 38504

3 - Levantamento de pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Amazônia, Brasil, incluindo novos táxons e ampliações de distribuição.

Roger Rodrigues Guimarães^{1*}, Angelica Aparecida Simões Bolzan¹, Leonora Pires Costa¹

1. Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), Vitória, Espírito Santo, Brasil.

RESUMO: A Amazônia é a maior área de floresta tropical do mundo e abriga grande parte da diversidade conhecida de mamíferos. Entretanto, conhecimentos básicos sobre atributos biológicos de mamíferos amazônicos é incipiente, com novas espécies sendo descritas continuamente. Nesse contexto encontra-se o município de Autazes, cuja área desperta grande interesse econômico devido ao seu potencial para mineração e, conseqüentemente, alvo de possíveis perturbações ambientais. No entanto, a fauna local é pouco conhecida. Este trabalho teve como objetivo caracterizar, registrar e descrever aspectos morfológicos e genéticos da fauna de pequenos mamíferos não-voadores de Autazes. As amostragens ocorreram de outubro de 2013 a dezembro de 2014, nas estações chuvosa e seca, usando armadilhas de iscas com um esforço total de 7600 armadilhas-noite. Foram registradas 10 espécies, sendo cinco de marsupiais e cinco de roedores (dentre estas, três potencialmente novas). Apesar do grande esforço realizado na amostragem, a riqueza observada foi abaixo da esperada, o que denota provavelmente a necessidade da utilização de outros métodos de amostragem e maior tempo de amostragem a fim de melhor registrar a diversidade local. O grupo dos marsupiais foi o mais abundante, sendo *Didelphis marsupialis* a espécie mais frequente. Foram registradas duas extensões de distribuição geográfica conhecida, para as espécies *Proechimys quadruplicatus* (cerca de 140 km) e *Marmosops ocellatus* (aproximadamente 790 km). A grande maioria das capturas ocorreram no estrato terrestre, e

quase todas as espécies encontram-se na categoria de menor risco pela IUCN, pouco preocupantes.

Palavras-Chave: Inventário; Taxocenose; Rio Madeira;

ABSTRACT: Small non-volant mammals of Autazes, state of Amazonas, southwest Amazon, Brazil: inventory, new taxa and range extensions. The Amazon is the largest tropical forest in the world and hosts much of its mammal diversity. However, basic information about biological attributes of Amazonian mammals is scarce, with new species being described continuously. In this context, the municipality of Autazes has great economic value due to its potential for mining and cattle, among other economic activities that impact the environment. But, so far, its biodiversity is poorly studied. This study aimed to register, characterize and describe morphological and genetic aspects of the fauna of small non-volant mammals of Autazes. Collecting trips occurred from October 2013 to December 2014, in rainy and dry seasons. The animals were trapped using live baits traps with a total effort of 7600 night-traps. The observed richness was 10 species: five of them were marsupials and the other five rodents (which three are potentially undescribed taxa). Despite the effort, the observed richness was lower than expected, which probably indicates the need to use other sampling methods and/or more days in the field in order to better record the local diversity. Marsupials were the most abundant group recorded, being *Didelphis marsupialis* the most frequent species captured. Two extensions of known geographic distribution were recorded for the species *Proechimys quadruplicatus* (about 140 km) and *Marmosops ocellatus* (approximately 790 km). The great majority of the captures occurred in the ground, and almost all species are in the lowest risk category of IUCN, Least Concern.

Keywords: Survey; Species composition; Madeira River.

INTRODUÇÃO

A região Neotropical abarca grande parte da diversidade do planeta, sendo sua fauna e flora ainda muito pouco conhecidas e, para muitas regiões, ainda não há informações básicas sobre a ocorrência de diversos táxons, dentre esses os mamíferos (Bonvicino & Weksler, 2012). Dentro dessa região biogeográfica a Amazônia é o maior bioma, abrigando a maior área de floresta tropical do planeta (WWF, 2017), com mais de cinco milhões de quilômetros quadrados. Essa região abriga uma grande diversidade de espécies de mamíferos, compreendendo atualmente 140 gêneros e 430 espécies (Paglia *et al.*, 2012). Embora esse número esteja subestimado, já soma cerca de um terço de todas as espécies de mamíferos da América do Sul (Bonvicino & Weksler, 2012). A Amazônia é também o bioma com maior número de espécies endêmicas desse grupo — cerca de 60% de toda a mastofauna. Dentre as espécies de mamíferos descritas nos últimos 20 anos, 74% são consideradas exclusivas do Brasil e 53% possuem distribuição restrita, sendo o maior número delas ocorrentes na Amazônia (Paglia *et al.*, 2012).

Há 23 ecorregiões reconhecidas para a Amazônia (Life, 2015). Segundo a WWF (2001), a biodiversidade não segue padrões uniformes de distribuição, mas sim um padrão complexo determinado por diversos fatores (*e.g.*, geologia e clima). Provavelmente, apenas um processo não explica todos os padrões encontrados para a fauna dessa região, sendo este, resultado da combinação de diversos desses fatores (Leite & Rogers, 2013). Logo, inventários faunísticos são imprescindíveis, e ainda extremamente necessários para o conhecimento e a própria descrição de faunas locais, especialmente em países megadiversos como o Brasil (Mittermeier *et al.*, 2005; Myers *et al.*, 2000). Estas atividades de inventariamentos, além de gerarem conhecimento básico sobre a ocorrência de espécies em uma determinada região, servem como fontes de informação para estudos em outras áreas,

tais como sistemática, ecologia e evolução, e são a base para o delineamento de estratégias de conservação e manejo, além de contribuírem sobremaneira para o enriquecimento do acervo de coleções científicas zoológicas - um patrimônio biológico inquestionável, passado, presente ou futuro.

Os interflúvios do Uamatã/Trombetas, Purus/Madeira, Madeira/Tapajós e Várzeas de Monte Alegre, são importantes ecorregiões que abrigam grandes centros de endemismo de fauna (Silva *et al.*, 2005). Estes interflúvios fazem parte da maior bacia hidrográfica do mundo e abrigam grandes rios como o rio Madeira e Tapajós. Assim, compreender a biodiversidade desses centros torna-se fundamental para se conhecer os processos evolutivos sobre a fauna e flora desse bioma. Adicionalmente, poucos estudos ainda são realizados nesses centros de endemismo do oeste amazônicos, sendo mamíferos o grupo de vertebrados menos estudado (Leite & Rogers, 2013).

Nos últimos 20 anos, tecnologias de fácil acesso a dados genéticos permitiram compartilhar e obter informações relevantes ao estudo das espécies (e.g. sistemáticas, filogeográficas), já descritas e potencialmente novas, sendo uma delas a tecnologia DNA *Barcoding* (Borisenko *et al.*, 2003), auxiliando assim o processo de identificação dos espécimes, utilizando marcadores moleculares (Galtier *et al.*, 2009). Apesar de pesquisas relacionadas a área de genética e biologia molecular serem de alto custo e demandarem muito tempo laboratorial, quando comparadas com estudos morfológicos, algumas tecnologias como a de DNA *Barcoding* vêm colaborando para facilitar pesquisas nesse campo (Borisenko *et al.*, 2003). Além disso, análises moleculares ajudam a resolver a identificação de indivíduos de espécies crípticas e entender dimorfismo sexual, entre outros aspectos (Agrizzi *et al.*, 2012), auxiliando, portanto, em estudos de taxonomia, sistemática e evolução.

Dentre os grupos de mamíferos neotropicais, os marsupiais, principalmente os da família Didelphidae, possuem importância relevante na composição faunística dessa região

biogeográfica. Eles são o terceiro grupo mais diverso de mamíferos neotropicais, atrás apenas de morcegos (Chiroptera) e roedores (Rodentia; Agrizzi *et al.*, 2012). Os didelfídeos, junto com os roedores, fazem parte do grupo ecológico denominado “pequenos mamíferos não-voadores”, com grande importância na dinâmica florestal, seja como disseminadores de sementes ou como indicadores de alterações locais do habitat e da paisagem (Pardini & Umetsu, 2006). Assim, a carência de estudos pontuais sobre a taxocenose de pequenos mamíferos amazônicos pode resultar em déficits significativos no conhecimento da fauna de mamíferos Neotropicais. Dessa forma, o presente estudo visa caracterizar a fauna de pequenos mamíferos não-voadores em florestas do município de Autazes, Amazonas, utilizando ferramentas moleculares e morfológicas, sendo o primeiro levantamento realizado na região.

MATERIAL E MÉTODOS

As amostragens foram realizadas em seis áreas do município de Autazes, Amazonas (Figura 3.1). O município tem uma área de 7.599.282 km² e faz parte da região metropolitana de Manaus. Possui uma população de 37.752 habitantes, e densidade populacional de 4,97 hab/km² (IBGE, 2016). O município é conhecido por sua grande atividade agropecuária, principalmente de búfalos, sendo um expoente em exportação de leite dessa espécie no Brasil, e também pela mineração. É cortado por diversos rios, com destaques para os rios Preto, Pantaleão, Mamori e Madeira, que influenciam no sistema de chuvas da região. Com clima equatorial, abrange três ecorregiões do bioma Amazônico: Uatumã/Trombetas, Madeira/Tapajós e Várzeas Monte Alegre (Life, 2015; Figura 3.1). Pelos fatores citados acima, a área amostrada encontra-se muito devastada, configurando um mosaico de pastagens e alguns fragmentos de mata preservada (e.g. florestas de igapó, matas de várzea e

florestas de terra firme), mesmo com uma baixa densidade populacional. A captura, coleta e transporte de material biológico foi feita com autorização do órgão ambiental do estado do Amazonas IPAAM (11898/13) em nome de Roger Rodrigues Guimarães.

Foram realizadas três expedições para amostragem de pequenos mamíferos não-voadores (Tabela 3.1), sendo a primeira com 14 dias de duração (época de cheia); a segunda com 17 dias (época seca); e a última com sete dias de duração (época de cheia); totalizando 7600 armadilhas-noite em 38 noites de amostragem.

Para as amostragens, foram utilizadas armadilhas de arame galvanizado com gancho e armadilhas do tipo Sherman, iscadas com abacaxi e pasta de amendoim a cada dois dias. Seis localidades foram amostradas em 13 transectos (Tabela 3.1), cada uma contendo 20 pontos de amostragem, estes equidistantes cerca de 20 m, tentando amostrar a variedade de ambientes da região e locais de amostragem, onde os proprietários permitiram as atividades de coleta. Cada ponto contou com os dois tipos de armadilhas utilizadas e suas posições foram alternadas no estrato terrestre e no estrato arbóreo (1,0–1,5 m acima do solo), sempre que possível. Cada transecto foi amostrado em pelo menos duas épocas, uma seca e outra chuvosa. A maioria dos indivíduos capturados foram examinados, marcados com anilhas metálicas, submetidos à realização de medidas corporais externas padrões para pequenos mamíferos não-voadores (comprimento total do corpo, comprimento da cauda, comprimento do tarso da pata inferior, comprimento da orelha e a massa do indivíduo), identificados ao nível de espécie, sempre que possível, e soltos na mesma trilha, ao passo que alguns espécimes representativos desses táxons previamente identificados em campo foram coletados como material testemunho (Tabela 3.2). Os espécimes coletados encontram-se depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES-MAM) e os correspondentes tecidos preservados na Coleção de Tecidos Animais da UFES (UFES-CTA; Tabela 3.3).

O trabalho de identificação taxonômica dos espécimes coletados foi realizado através de análises morfológicas e genéticas. Para as análises genéticas foram utilizadas 48 amostras de tecido hepático dos espécimes coletados, tombadas na UFES-CTA (Tabela 3.3). O DNA foi extraído segundo o método descrito por Bruford *et al.* (1992) e quantificado em espectrofotômetro Nanodrop (NanoDrop Technologies Inc). O marcador mitocondrial Citocromo B (*citb*) foi o escolhido para as reações em cadeia de polimerase (PCR), por ser amplamente utilizado para identificação à nível específico para o grupo e, conseqüentemente, possuir uma grande base de dados já gerados para comparação. Na PCR foram utilizados 2,5 µl de 10× *buffer*, 1,0 µl de MgCl₂ a 50 mM, 0,5 µl de *deoxynucleotide triphosphate mix* (dNTP) (10 mM para cada nucleotídeo), 0,3 µl para cada *primer* (MVZ 05 e MVZ 16 de Smith & Patton, 1993) a 10 mM, três unidades de Taq Platinum (Invitrogen Corporation, Carlsbad, California), e 1,0 µl DNA alvo com volume final de 25 µL de reação. As condições para amplificação foram: desnaturação a 94°C por 5 minutos, 39 ciclos para abertura da dupla fita a 94°C por 30 segundos, anelamento a 48°C por 45 segundos e extensão a 72°C por 45 segundos, e uma última etapa de extensão 72°C por 5 minutos. Os produtos de PCR foram purificados utilizando a enzima ExoSAP-IT™ PCR Product Cleanup (Thermo Fisher Scientific). O DNA purificado foi submetido a reação de sequenciamento, utilizando o kit BigDye® (Life Technologies Corporation), seguindo recomendações do fabricante e, em seguida, precipitado. Por fim, as amostras de DNA foram sequenciadas no sequenciador ABI 3500 (Life Technologies Corporation) nos dois sentidos para uma maior acurácia.

Todas as sequências foram submetidas à análise, por meio da ferramenta BLAST (GenBank®), para que a identificação preliminar dos gêneros e espécies, quando possível, pudesse ser confirmada. Após essa etapa, as sequências foram alinhadas, utilizando o programa Geneious versão R7 (Keaser *et al.*, 2013). Para algumas espécies foram construídas árvores filogenéticas, também com a finalidade de confirmação da identificação, com a

utilização de sequências retiradas do GenBank, apenas sequências confiáveis já publicadas foram consideradas para a comparação (Tabela 3.3), além das geradas no presente estudo. Foram feitas análises de inferência Bayesiana no mrBayes versão 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012) com 10^6 gerações, sendo uma árvore amostrada a cada 10^3 . O melhor modelo de evolução e distâncias gênicas foi encontrado utilizando o Mega versão 7.0 (Tamura *et al.*, 2016). As distâncias genéticas foram aferidas utilizando o modelo de Kimura-2-parâmetros (Kimura, 1980).

Nas análises morfológicas, a faixa etária dos espécimes foi avaliada segundo a classificação descrita por Loss *et al.* (2011), para a ordem Didelphimorphia, onde leva-se em consideração a presença do quarto molar eclodido e sua condição de desgaste e a forma do terceiro pré-molar, além de 29 medidas cranianas descritas por Rossi *et al.* (2010; Tabelas S3.1–S3.5). Para classificação da idade dos indivíduos da família Echimyidae a metodologia utilizada foi a sugerida por Patton & Rogers (1983), que também usa a presença do quarto molar para determinação da fase adulta. Essa mesma fonte foi utilizada para a descrição das medidas do crânio realizadas no presente estudo para este táxon (Tabelas S3.6 e S3.7).

Para avaliar o esforço amostral da coleta foram feitas duas curvas de acumulação de espécies: a curva do coletor e a curva de rarefação (Oksanen *et al.*, 2015). Para estimar a riqueza de espécies foram usados três estimadores não-paramétricos baseados na riqueza observada e na abundância das espécies: o Chao1 (Chao, 1987, 1984), o ACE (Chao & Lee, 1992; Chao & Yang, 1993) e o Jackknife 2 (Smith & Van Belle, 1984). Todas as análises foram realizadas no programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2016).

RESULTADOS

Foram capturados 117 indivíduos, incluindo duas ordens e 10 espécies, sendo cinco da ordem Didelphimorphia e cinco da ordem Rodentia (Tabela 3.2), totalizando um sucesso de captura de 1,53%. Dos 117 espécimes, 74,36% pertenciam a família Didelphidae. As duas espécies mais capturadas foram *Didelphis marsupialis* (35%) e *Marmosa (M.) demerarae* (23%). Destes, 48 espécimes (Gazetteer e Tabela S3.1–S3.7) foram coletados, preparados e depositados nas Coleções acima citadas.

Do material coletado, três espécies foram consideradas *singletons* (representadas por apenas um indivíduo na amostra) e uma *doubleton* (representada por apenas dois indivíduos na amostra). Quatro espécies foram consideradas “unicatas” (espécies ocorreram em uma única amostra) e nenhuma “duplicata” (espécies ocorreram em duas amostras).

Independentemente do método de ajuste utilizado, as curvas de acumulação de espécies não estabilizaram (Figuras 3.2 e 3.3). As estimativas da riqueza foram mais elevadas (Chao 1 = 12.2 ± 0.29 ; ACE = 15.2 ± 0.65 ; Jackknife 2 = 18.2 ± 0.64) que o número de espécies observadas (Sobs = 10.2 ± 1.59) e as suas curvas não se estabilizaram (Figura 3.4).

Ordem Didelphimorphia

Família Didelphidae

***Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758**

Foi a espécie mais abundante, com 41 registros de captura, incluindo três recapturas (Tabela 3.2). As capturas ocorreram predominantemente no solo, apenas duas capturas no estrato arbóreo. Foram coletados cinco indivíduos de *Didelphis marsupialis*, assim identificados por possuírem orelhas pretas (Figura 3.5) e serem capturados em florestas de baixa altitude no bioma Amazônico (Cerqueira & Tribe, 2008; Voss & Jansa, 2009), sendo eles um macho sub-adulto (classe 5), uma fêmea adulta (classe 6; Figura 3.5) e 3 fêmeas jovens (classe 3; Tabela S3.1). A identificação molecular dos espécimes corroborou a morfológica, tendo

apresentado 99% de similaridade, em média, com outras sequências de *Didelphis marsupialis*, quando analisados pela ferramenta BLAST. **Distribuição:** Sul do México, por toda América Central adentrando pela América do Sul, sendo limitada nesta pelos biomas áridos (*e.g.*, Cerrado e Caatinga; Cerqueira & Tribe, 2008). No Brasil ocorre exclusivamente na região Amazônica nos estados do Amazonas, Pará, Acre, Rondônia, Tocantins, Roraima, Amapá, Mato Grosso e Maranhão (Astua de Moraes *et al.*, 2016). A espécie é classificada como pouco preocupante segundo a IUCN (Astua de Moraes *et al.*, 2016).

Marmosa (Micoureus) demerarae Thomas, 1905

Segunda espécie registrada como mais abundante, 27 indivíduos (Tabela 3.2). Capturas foram observadas predominantemente no extrato arbóreo, com algumas capturas no extrato terrestre. Para as análises morfológicas do material coletado foram examinados 10 indivíduos dessa espécie, dos quais cinco eram fêmeas adultas, quatro machos adultos e um macho jovem (Tabela S3.2; Figura 3.6). O tamanho corporal varia de médio a grande (125–235mm) quando comparado com outros membros do mesmo gênero. A pelagem tem cor marrom acinzentada ou marrom, os pelos são longos e lanosos, a cauda é mais longa que o comprimento cabeça-corpo (Figura 3.6), além de possuir escamas rombóides em padrão espiral, contendo três pelos por escama; destes pelos, o central é mais longo que os dois laterais, sendo todos os pelos aproximadamente com a mesma espessura. Apresentam aproximadamente menos de 1/3 da cauda coberta por pelos. Todos os caracteres morfológicos observados estão de acordo com os descritos por Gardner & Creighton (2008a) para a espécie. Do crânio, destacam-se os processos pós orbitais bem desenvolvidos, característicos do gênero, e com uma crista pronunciada, que em algumas populações, incluindo a utilizada para esta análise, apresentam um dimorfismo sexual grande, tendo uma base mais robusta em machos (Figura 3.6). A partir do BLAST, os indivíduos foram

identificados como pertencentes à espécie *Marmosa demerarae*, tendo 97% de similaridade, em média, com outras sequências de *Marmosa demerarae* na base de dados de sequências disponíveis no GenBank. **Distribuição:** ocorre na América do Sul, cis-Andina, em todo o bioma Amazônico, Floresta Atlântica do nordeste e matas de galeria e enclaves do Cerrado no Brasil (Costa, 2003; De la Sancha *et al.*, 2012). Segundo as distribuições geográficas de ocorrência disponíveis para o grupo (De la Sancha *et al.*, 2012; Gardner & Creighton, 2008a), consideramos os indivíduos como pertencentes à subespécie *Marmosa (Micoureus) demerarae dominus* (Thomas, 1920), sendo que esta ocorre em simpatria com *Marmosa (M.) regina* que, quando comparada com *M. (M.) demerarae*, possui menos pêlos na base da cauda (Patton *et al.*, 2000). A espécie é classificada como pouco preocupante pela IUCN (Brito *et al.*, 2015).

Marmosops ocellatus (Tate, 1931)

Foram capturados 11 indivíduos desta espécie, predominantemente em armadilhas no solo, com três registros no extrato arbóreo (Tabela 3.2). Por meio de análises morfológicas do material testemunho, foram identificados 10 indivíduos do gênero *Marmosops* (Tabela S3.3; Figuras 3.7 e 3.8), dos quais quatro eram fêmeas adultas, três machos adultos e dois machos jovens. Além de um espécime adulto que foi registrado e identificado a partir de um crânio de indivíduo predado e encontrado dentro da armadilha. Os indivíduos do gênero foram identificados a partir do terceiro dígito das patas anteriores, que é mais longo que os dígitos vizinhos e por não apresentarem processo pós orbital (Figura 3.8), características que os diferem de *Marmosa* e *Gracilinanus* (Gardner & Creighton, 2008a). Das características do crânio, destacam-se o formato e a robustez das bulas auditivas (Figura 3.8). Os espécimes coletados foram classificados do subgênero *Marmosops (Marmosops)* por possuírem uma abertura mais ovalada no osso esquamosal (Díaz-Nieto *et al.* 2016). Pela ferramenta BLAST

os espécimes analisados molecularmente obtiveram, em média, 98% de similaridade com *Marmosops ocellatus*; e 97%, com *Marmosops impavidus*. No entanto, a partir da filogenia encontrada (Figura 3.7) para os indivíduos analisados, classificamos os mesmos como pertencentes à espécie *Marmosops ocellatus*, já que *M. impavidus* é parafilético (clados “Juruá” e “Galvez” são identificados como *M. impavidus*), sendo provavelmente um sinônimo júnior de *M. ocellatus* (veja Díaz-Nieto *et al.*, 2016). **Distribuição:** cis-Andina na porção oeste da Amazônia. No Brasil, ocorre nos estados do Amazonas e Acre. Com esse novo registro aumenta-se a distribuição conhecida para a espécie em cerca de 790 km, onde o limite a leste anterior era o Rio Juruá (3°19'00”S, 66°01'00”O, WGS 84; Díaz-Nieto *et al.*, 2016). A espécie é classificada como pouco preocupante pela IUCN (Solari & Cáceres, 2016).

Metachirus nudicaudatus (É. Geoffroy, 1803)

Foram capturados seis espécimes, todos no chão (Tabela 3.2), dois coletados e quatro soltos. Por análises morfológicas do material coletado foram identificados dois indivíduos da espécie, sendo um macho adulto (classe 6) e uma fêmea adulta (classe 6) (Tabela S3.4; Figura 3.9). Os indivíduos apresentavam pelagem dorsal amarronzada, com a região central do dorso mais escura até o flanco, e clareando gradualmente para as laterais do corpo (Figura 3.9). A fêmea não apresentava bolsa, ambos indivíduos possuem regiões acima dos olhos onde a pelagem era mais pálida creme-amarelada, presença de máscara escura que abrange do nariz as orelhas, mesclando com a parte de cima da cabeça, medialmente acima das regiões de pelagem pálida sobre os olhos (Figura 3.9). A cauda longa, maior que o comprimento cabeça-corpo, possui poucos pelos. O único caractere diagnóstico sugerido por Gardner & Dagosto (2008) que não foi evidenciado foi o clareamento na base da cauda, com muita variação populacional. Para a morfologia craniana notou-se a presença de fenestras maxilopalatinas

(Figura 3.9), característica descrita como ausente por Gardner & Dagosto (2008), não se tratando, portanto, de uma boa característica diagnóstica para o grupo. A ferramenta BLAST demonstrou sequências com 97% em média de similaridade com outros indivíduos da mesma espécie. **Distribuição:** alguns países da América da Central (Nicarágua, Costa Rica e Panamá) e ampla distribuição na América do Sul, exceto em latitudes maiores (*e.g.*, Argentina, Uruguai e Chile) e biomas áridos do Brasil (*e.g.* Cerrado e Caatinga) (Gardner & Dagosto, 2008; Miranda *et al.*, 2009). A espécie é classificada como pouco preocupante pela IUCN (Brito *et al.*, 2015).

Philander opossum (Linnaeus, 1758)

Foram coletados dois indivíduos dessa espécie, todos no solo (Tabela 3.2), sendo ambas fêmeas adultas (classe 6) (Tabela S3.4; Figuras 3.10). Apresentam pelagem dorsal cinza-preto, região de pelos de cor pálida sobre os olhos, cauda com tamanho pouco maior que o comprimento cabeça-corpo (Figura 3.10). A cauda possui padrão de coloração bicolor, aproximadamente, 1/2 a 2/3 preta e o restante da mesma esbranquiçada, sendo a base da cauda coberta por pelos. Orelhas pretas, exceto na base. Presença de bolsa nas fêmeas (Figura 3.10). Segundo Patton & Da Silva (2008) o osso nasal em indivíduos desse gênero é lateralmente maior do que o observado em *Didelphis*, na junção da maxila com o frontal, porém não consideramos essa característica como diagnóstica para o grupo, por não ser observada de forma clara nos indivíduos analisados (Figura 3.10). Os espécimes foram classificados como *Philander opossum*, contando com 98,75% de similaridade, em média, em relação à outras sequências da espécie, quando analisados por BLAST. **Distribuição:** América Central e grande parte da região Amazônica. Está ausente da região caribenha e dos Llanos da Colômbia e Venezuela, da Caatinga e da floresta Atlântica do Brasil (Patton & Da Silva,

2008). A espécie é classificada como pouco preocupante pela IUCN (De La Sancha *et al.*, 2016).

Ordem Rodentia

Família Cricetidae

Oecomys sp.

O indivíduo capturado foi encontrado morto dentro da armadilha, possivelmente uma tentativa de predação, sem cauda e com uma perfuração no pescoço, no extrato arbóreo (Tabela 3.2). Foi identificado como pertencente ao gênero *Oecomys*, pela ferramenta BLAST, com 95% de similaridade com *Oecomys* sp. e *Oecomys cleberi*. O espécime, depositado em via úmida, trata-se de um jovem sub-adulto (Figura 3.11). Segundo Duda (2017) o espécime foi identificado como *Oecomys* sp. 5, um táxon novo ainda não descrito pertencente ao complexo *cleberi*, espécime UFES-MAM 2642 – RRG 6 (R. Duda, com. pess.). **Distribuição:** por se tratar provavelmente de um novo táxon ainda não descrito formalmente, a única distribuição conhecida é o registro do município de Autazes.

Família Echimyidae

Gênero *Proechimys*

Proechimys aff. *kulinae*

Oito espécimes foram capturados, todos no estrato terrestre (Tabela 3.2), e coletados. Destes, um macho adulto e três sub-adultos, sendo dois machos e uma fêmea, e quatro jovens, sendo dois machos e duas fêmeas (Tabela S3.5; Figura 3.12). Dois indivíduos foram capturados na mesma armadilha (Figura 3.13), uma fêmea lactante, sub-adulta de acordo com o desgaste dos molares, e um jovem. Apesar de não terem sido feitos testes genéticos para averiguação de elo maternal entre os indivíduos, é possível que os mesmos se tratem de mãe e filho, desde que há estudos documentando o cuidado parental com a prole neste grupo que, geralmente,

geram poucos filhotes por ninhada, nascidos já em adiantado estado de desenvolvimento (Patton *et al.*, 2000). Morfologicamente os oito espécimes foram classificados como pertencentes ao grupo de espécies *gardneri* (Patton, 1987; Patton & Leite, 2015), sendo pequenos em tamanho e encontrados na região do oeste Amazônico. A ferramenta BLAST indicou com 88% de grau de similaridade, em média, com *Proechimys guyannensis*. Análises filogenéticas nos permitiram concluir que se tratava de outra espécie, *Proechimys kulinae* (Figura 3.14). Os indivíduos agrupam-se também no clado do grupo *gardneri* (Figura 3.14). Classificamos o táxon como *Proechimys aff. kulinae* de acordo com a filogenia para o grupo e a morfologia dos espécimes (J. Dallapicolla, com. pess.), dados não publicados.

Distribuição: conhecida apenas do município de Autazes e rios Içá e Japurá (ao norte do rio Amazonas) (J. Dallapicolla, com. pess.).

Proechimys quadruplicatus Hershkovitz, 1948

Um único espécime sub-adulto (Tabela S3.6; Figuras 3.15) foi coletado no estrato terrestre na margem direita do rio Madeira (Tabela 3.2) e, de acordo com o BLAST realizado, possui 97% de similaridade com *Proechimys quadruplicatus*. A filogenia do grupo coloca este indivíduo dentro do grupo *goeldii*, agrupando-o com outros espécimes de *Proechimys quadruplicatus* (Figura 3.14). **Distribuição:** Norte da América do Sul, em regiões cis-Andinas do Equador, Peru, Colômbia, Venezuela e Brasil (IUCN, 2017; Patton & Leite, 2015). No Brasil nos estados do Amazonas e Roraima. Este espécime foi capturado na margem direita do rio Madeira, o que expande a distribuição descrita por Patton & Leite (2015) para regiões ao sul do rio Amazonas, em cerca de 140 km. A espécie é classificada como pouco preocupante pela IUCN (Roach & Naylor, 2016).

Proechimys sp.

Dentre os ratos de espinho terrestres, outros 19 indivíduos foram capturados, todos no estrato terrestre (Tabela 3.2). Destes, oito foram coletados, taxidermizados e sequenciados. Segundo a ferramenta BLAST, esses espécimes possuem 88% de similaridade com *Proechimys guyannensis*. Pela filogenia (Figura 3.14), vê-se que estes oito espécimes se agrupam com o grupo de espécies *goeldii*, segundo Patton (1987) e Patton & Leite (2015), porém em um clado distinto, com divergência gênica de 9% entre eles pelo marcador *citb*, compatível com a relatada entre outras espécies do grupo. Dessa forma, e também por estar em simpatria com outras espécies do gênero na área de distribuição, concluímos que possa se tratar provavelmente de um novo táxon ainda não descrito - análises morfológicas adicionais e comparações com representantes de outras espécies são, portanto, minimamente necessárias. Possui tamanho corporal maior, quando comparado às demais espécies de *Proechimys* registradas na mesma região, mas de tamanho compatível com outras espécies do mesmo grupo (Tabela S3.5–S3.7; Figura 3.16). **Distribuição:** há apenas registros na região do município de Autazes.

Família Erethizontidae

Gênero *Coendou*

O indivíduo classificado como pertencente ao gênero *Coendou* foi encontrado já morto na trilha 6A (Tabela 3.2), espécime coletado na margem direita do Rio Madeira. Foram coletados o crânio, material osteológico pós-craniano e espinhos (Figura 3.17). Em decorrência do estado de conservação do animal, e em virtude da falta de tecido, não foram feitas análises filogenéticas e nem análises morfológicas para este indivíduo. Consequentemente, não foi possível identificar a qual espécie o indivíduo pertence.

DISCUSSÃO

As áreas florestais localizadas no município de Autazes, apesar de se encontrarem na região metropolitana de Manaus, ainda são pouco inventariadas e desconhecidas em termos biológicos. No entanto, podem já ser consideradas de grande interesse e relevância faunística, quando se trata de pequenos mamíferos não-voadores. Neste estudo foram encontrados três possíveis novos táxons deste grupo ainda não descritos (*Oecomys* sp., *Proechimys* sp. e *Proechimys* aff. *kulinae*). Essas descobertas corroboram a importância de novas amostragens em áreas naturais de municípios que compõem o bioma amazônico, mesmo aqueles próximos a regiões metropolitanas, e a utilização de múltiplas ferramentas para identificação correta dos espécimes (e.g., molecular e morfológica). Segundo Leite & Rogers (2013), estudos de filogeografia com mamíferos são os mais escassos dentre os vertebrados neste bioma.

Foram registrados dois aumentos de distribuição. Para *Marmosops ocellatus* registra-se um aumento de aproximadamente 790 km em sua distribuição conhecida, onde o limite leste era alto rio Juruá (Diaz-Nieto *et al.*, 2016). *Proechimys quadruplicatus* teve um aumento de 140 km em sua distribuição conhecida, expandindo-a para regiões ao sul do rio Amazonas. Esses novos aumentos de distribuição, mostram que grandes rios do oeste amazonense não são uma barreira física para esses grupos, fato que pode estar ligado a características do regime de secas e cheias desses rios, que formam meandros (Patton *et al.*, 2000).

Dos 117 espécimes de pequenos mamíferos não-voadores registrados, 74% são da família Didelphidae e o restante da ordem Rodentia. As duas espécies mais capturadas foram *Didelphis marsupialis* e *Marmosa (M.) demerarae*, com 35% e 23% das capturas totais, respectivamente. Uma maior abundância de *D. marsupialis* pode ser explicada por dois fatores: ser esta uma espécie generalista e de hábitos alimentares onívoros (Paglia *et al.*, 2012) e a área inventariada em questão ser altamente impactada, com poucos remanescentes

de florestas secundárias, já que suas florestas originais foram degradadas. Espécies desse gênero possuem maior vagilidade e, portanto, capacidade de explorar um território maior e uma variedade maior de recursos, além de ser amplamente distribuído no bioma (Cerqueira & Tribe, 2007). Vale ressaltar que esta espécie também é capturada em ambientes conservados, e que sua alta abundância em coletas não necessariamente significa que área seja degradada (Bonvicino *et al.*, 2002).

A grande predominância de capturas no solo (78,45%) reflete o hábito terrestre e/ou escansorial da maioria das espécies capturadas. Entre as espécies de hábito exclusivamente terrestre estão *Metachirus nudicaudatus*, *Proechimys* sp., *Proechimys aff. kulinae* e *Proechimys quadruplicatus* (Paglia *et al.*, 2012). Os ratos de espinho *Proechimys* sp. e *Proechimys aff. kulinae* foram registrados em sintopia, em dois transectos (3A e 3B), fato já registrado para outras espécies do mesmo gênero (Patton *et al.*, 2000), o que parece ocorrer mais frequentemente com espécies congêneres de tamanhos muito discrepantes, o que imaginamos tornar o reconhecimento intraespecífico, por parte dos espécimes, mais fácil para pequenos mamíferos não-voadores (Díaz-Nieto & Voss, 2016; Patton *et al.*, 2000). De hábito escansorial estão *Didelphis marsupialis*, *Marmosops ocellatus* e *Philander opossum*, todos com preferência pelo estrato terrestre (Paglia *et al.*, 2012). Entre as espécies *Philander opossum* e *Metachirus nudicaudatus* foi observado um padrão de simpatria, porém elas não ocorrem em sintopia, possivelmente por explorarem características ecológicas semelhantes (Crouzeilles *et al.*, 2010). Segundo Crouzeilles *et al.* (2010), o gênero *Metachirus* apresenta predominância por locais úmidos; em contrapartida *Philander* apresenta predominância por locais secos. Analisando os pontos de coleta, indivíduos do gênero *Metachirus* foram coletados exclusivamente na ecorregião de interflúvio Uatumã/Trombetas, nas proximidades do rio Pantaleão, geralmente nos transectos da localidade três, que são mais úmidos, enquanto os indivíduos do gênero *Philander* na ecorregião de Várzeas de Monte Alegre, nos transectos

da localidade cinco, ambiente mais seco, corroborando Crouzeilles *et al.* (2010). Por último, com hábito arborícola estão *Marmosa demerarae* e *Oecomys* sp., sendo que espécimes da espécie marsupial ocasionalmente capturados no solo, onde forrageiam para procura de alimentos (Macedo *et al.*, 2007).

A ideia de que uma maior amostragem leva a estabilização nas curvas de acumulação é irreal, visto que a inclusão de unidades amostrais não resultará na adição significativa de novas espécies, não havendo, portanto, ascensão nas curvas. Isto é um ponto de debate para os trabalhos realizados com grupos diversos que habitam florestas tropicais (Schilling & Batista, 2008). Isto pois essas florestas aportam a maior biodiversidade do mundo, o que torna a completa estabilização das curvas algo irrealista (Longino *et al.*, 2002).

Diferentes estimadores vão estimar diferentes riquezas de espécies, fazendo necessário o uso concomitante de mais de um estimador (O'hara, 2005). Nenhum deles infere com certeza quantas espécies podem existir em uma região, e o aconselhado é tratar essas estimativas como estimativas mínimas da riqueza (ver Longino *et al.*, 2002; Ohara, 2005).

Os resultados das análises faunísticas indicam que, apesar do grande esforço amostral, a metodologia de coleta não foi suficiente para amostrar toda a riqueza da região. Um maior esforço amostral, utilizando outras metodologias de coleta, *e.g.* armadilhas de queda, em associação com as armadilhas usadas nesta pesquisa poderiam revelar uma diversidade mais próxima da riqueza estimada (Barros *et al.*, 2015; Bovendorp *et al.*, 2017; Umetsu, 2006).

A maioria das espécies capturadas neste estudo em remanescentes no município de Autazes estão classificadas como *Least Concern* (pouco preocupante) pela IUCN Red List of threatened species (IUCN, 2017), o que é esperado para regiões urbanas e/ou áreas com ocupação histórica humana (Guerra & Leite, 2017).

O presente estudo contribuiu com novos conhecimentos sobre a fauna de pequenos mamíferos não-voadores de uma área do bioma Amazônico que, apesar de se situar em uma

região metropolitana, demonstra relevância para a investigação da fauna de pequenos mamíferos amazônicos, incluindo a possibilidade da ocorrência de três novos táxons, com ocorrência na área em questão. Com esta lista comentada de espécies de pequenos mamíferos de Autazes, incluindo informações morfológicas e genéticas sobre os espécimes coletados, espera-se fomentar o interesse sobre novas investigações na área, sejam estes inventários faunísticos, estudos sistemáticos dos espécimes coletados ou estudos ecológicos nas duas ecorregiões presentes na mesma.

AGRADECIMENTOS

Gostaríamos de agradecer especialmente à Luíz Fernando Bandeira de Melo Silva, pelo convite à R.R. Guimarães de ir a campo, o que resultou na coleta de espécimes cruciais para o artigo. Agradecimentos também à Jeronymo Dallapicolla e Jim Patton pela disposição no auxílio nas identificações e análises a respeito do gênero *Proechimys*; Juliana Justino de Freitas, Ana Heloísa de Carvalho e Elisandra Chiquito pelo suporte no trabalho laboratorial; Felipe Gatti que ajudou com análises e para Ana Carolina Loss Rodrigues e Edú Baptista Guerra, pelas considerações no texto do manuscrito. Esse estudo é parte do Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas na Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) de A.A.S. Bolzan, sob orientação de L.P. Costa e co-orientação de R.R. Guimarães. Leonora P. Costa é bolsista de Produtividade em Pesquisa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico Tecnológico (CNPq) e foi coordenadora de projeto com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES), que financiou as análises morfológicas e moleculares da pesquisa. Roger R. Guimarães é doutorando do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Biologia Animal da UFES e bolsista da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Angélica A. S. Bolzan é graduada em Ciências Biológicas pela UFES e recebeu auxílio através do Programa Integrado de Bolsas para Graduação/ Projetos Especiais de Apoio ao Ensino (PaEPE I) pela UFES. Roger R. Guimarães participou das coletas e preparou os espécimes; A.A.S. Bolzan fez as análises e medidas morfológicas e morfométricas e o tratamento de imagens; R.R. Guimarães e A.A.S. Bolzan atuaram nas identificações moleculares e morfológicas dos espécimes. Todos os autores trabalharam conjuntamente na análise e discussão de dados, assim como na redação do manuscrito.

REFERÊNCIAS

Agrizzi J, Loss AC, Farro APC, Duda R, Costa LP, Leite YL. 2012. Molecular diagnosis of Atlantic Forest mammals using mitochondrial DNA sequences: didelphid marsupials. *The Open Zoology Journal* 5: 2-9.

Astua de Moraes D, Lew D, Costa LP, Pérez-Hernandez R. 2016. *Didelphis marsupialis*. The IUCN red list of threatened species. Versão 3.1. Disponível em: www.iucnredlist.org/details/40501/0. Acessado em 29 de dezembro de 2017.

Barros CS, Puttker T, Pinotti BR, Pardini R. 2015. Determinants of capture-recapture success: an evaluation of trapping methods to estimate population and community parameters for Atlantic forest small mammals. *Zoologia (Curitiba)* 32(5): 334-344.

Bonvicino CR, Weksler M. 2012. Speciation in Amazonia: patterns and predictions of a network of hypotheses, Pp. 259-283, In: Patterson BD, Costa LP (Eds.), *Bones, Clones and Biomes*. The University of Chicago Press, Chicago.

Bonvicino CR, Lindbergh SM, Maroja LS. 2002. Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Brazilian Journal of Biology* 62(4B): 765-774.

Borisenko AV, Lim BK, Ivanova NV, Hanner RH, Hebert PD. 2008. DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources* 8(3): 471-479.

Bovendorp RS, MCCleery RA, Galetti M. 2017. Optimizing sampling methods for small mammal communities in Neotropical rainforests. *Mammal Review* 47(2): 148-158.

Brito D, Astua de Moraes D, Lew D, De la Sancha N. 2015. *Metachirus nudicaudatus*. The IUCN red list of threatened species. Versão 3.1. Disponível em: www.iucnredlist.org/details/40509/0. Acessado em 29 de dezembro de 2017.

Brito D, Astua de Moraes D, Lew D, Soriano P. 2015. *Marmosa demerarae*. The IUCN red list of threatened species. Versão 3.1. Disponível em: www.iucnredlist.org/details/40510/0. Acessado em 29 de dezembro de 2017.

Bruford MW, Hanotte O, Brookfield JFY, Burke T. 1992. Single-locus and DNA fingerprinting. Pp. 225–269, In: Hoelzel AR (ed.), *Molecular genetic analyses of populations. A Practical Approach*. IRL Press at Oxford University Press, Oxford.

Cerqueira R, Tribe CJ. 2008. Genus *Didelphis*. Pp. 17-25, In: Gardner AL (Ed.), *Mammals of South America, Volume 1 Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago University Press, Chicago.

Colwell R. 2016. EstimateS Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples, Versão 9.1.0. Disponível em: <http://www.rabibiol.org/> 28 de outubro de 2017.

Chao A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265-270.

Chao A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783-791.

Chao A, Lee SM. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87: 210-217.

Chao A, Yang MC. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika* 80: 193-201.

<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/EstimateSPages/EstimateSRRegistration.htm>.

Costa LP. 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.

Crouzeilles R, Barros CS, Fernandez FA. 2010. *Philander frenatus* e *Metachirus nudicaudatus*: competição ou necessidades ecológicas diferentes na floresta atlântica? *Mastozoología Neotropical* 17(1): 135-140.

De La Sancha N, D'Élia G, Teta P. 2012. Systematics of the subgenus of the mouse opossum *Marmosa (Micoureus)* (Didelphimorphia, Didelphidae) with noteworthy records from Paraguay. *Mammalian Biology* 77(2012): 229-236.

De La Sancha N, Pérez-Hernandez R, Costa LP, Brito D, Cáceres N. 2016. *Philander opossum*. The IUCN red list of threatened species. Versão 3.1. Disponível em: www.iucnredlist.org/details/40516/0. Acessado em 29 de dezembro de 2017.

Dias SC. 2008. Planejando estudos de diversidade e riqueza: uma abordagem para estudantes de graduação. *Biological Sciences* 26(4): 373-379.

Díaz-Nieto JF, Jansa SA, Voss RS. 2016. DNA sequencing reveals unexpected Recent diversity and an ancient dichotomy in the american marsupial genus *Marmosops* (Didelphidae: Thylamyini). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176(4), 914-940.

Díaz-Nieto JF, Voss RS. 2016. A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosops* part 1. Species in subgenus *Sciophanes*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 402: 1-70.

Duda RC. 2017. Diversificação do complexo *Oecomys bicolor* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). Tese de doutorado em Ciências Biológicas (Biologia Animal), Programa de

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Brasil.

Galtier N, Nabholz B, Glémin S, Hurst GDD. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology*, 18(22): 4541-4550.

Gardner AL, Creighton Gk. 2008a. Genus *Marmosops*. Pp. 61-74, in Gardner AL (Ed.), *Mammals of South America, Volume 1, marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago University Press, Chicago.

Gardner AL, Creighton Gk. 2008b Genus *Micoureus*. Pp. 74-82, In: Gardner AL (Ed.), *Mammals of South America, Volume 1 marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago University Press, Chicago.

Gardner AL, Dagosto M. 2008. Tribo *Metachirini*. Pp. 35, In: Gardner AL (Ed.), *Mammals of South America, Volume 1 marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago University Press, Chicago.

Guerra EB, Leite YL. 2017. Non-volant mammals of the Mestre Álvaro environmental protection area, state of Espírito Santo, southeastern Brazil. *Check List*, 13(6): 935-943.

Gutiérrez EE, Jansa SA, Voss RS. 2010. Molecular Systematics of Mouse Opossums (Didelphidae: Marmosa): Assessing Species Limits using Mitochondrial DNA Sequences, with Comments on Phylogenetic Relationships and Biogeography. *American Museum Novitates*, 3692(3692): 1-22.

Hortal J, Bello F, Diniz-Filho JAF, Lewinsohn TM, Lobo JM, Ladle RJ. 2015. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46: 523-549.

IBGE. 2006. Censo agropecuário de 2006. Disponível em: ww2.ibge.gov.br/home/estatistica/economia/agropecuaria/censoagro/2006/default.shtm.

Acessado em 28 de dezembro de 2017.

IBGE. 2016. Contagem populacional 2016. Disponível em: ww2.ibge.gov.br/home/estatistica/populacao/estimativa2016/default.shtm. Acessado em 28 de dezembro de 2017.

Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Mentjies P, Drummond A. 2013. Geneious R7, versão 7.0. Disponível em: www.geneious.com.

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120.

Lazar A, Nacif C, Weksler M, Bonvicino CR. 2017. The karyotype of *Trinomys paratus* (Rodentia: Echimyidae) with comments about its phylogenetic relationship. *Mammalia* 82(1): 93-98.

Leite RN, Rogers DS. 2013. Revisiting amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Organisms, diversity and evolution* 13(4): 639-664.

LIFE. 2015. Ecorregiões do Brasil. Versão I – 15.01.2015. Disponível em: www.institutolife.org/wp-content/uploads/2015/01/Caderno-Tecnico-Ecorregioes-do-Brasil.pdf. Acessado em 28 de dezembro de 2017.

Longino JT, Coddington J, Colwell RK. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83: 689-702.

Lóss S, Costa LP, Leite YLR. 2011. Geographic variation, phylogeny and systematic status of *Gracilinanus microtarsus* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae). *Zootaxa* 2761: 1-33.

Macedo J, Loretto D, Mello MCS, Freitas SR, Vieira MV, Cerqueira R. 2007. História natural dos mamíferos de uma área perturbada do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Janeiro, Brasil. Pp. 165-182, In: Faria CC, Castro EV (Eds.), *Ciência e Conservação na Serra dos Órgãos*. IBAMA, Brasília.

Magurran, A. 2004. How many species? Pp. 72-98, In: Magurran (ed.), *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Malden.

Miranda CL, Rossi RV, De Sousa J, Júnior S, Lima MGM, Santos MPD. 2009. Mammalia, Didelphimorphia, Didelphidae, *Metachirus nudicaudatus*, municipality of José de Freitas, state of Piauí, northeastern Brazil: distribution extension. *Check List* 5(2): 360-363.

Mittermeier RA, Fonseca GAB, Rylands AB, Brandon KA. 2005. Brief history of biodiversity conservation in Brazil. *Conservation Biology* 19: 601-607.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 43: 853-858.

O'hara RB. 2005. Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *Journal of Animal Ecology* 74: 375-386.

Oksanen JF, Blanchet G, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H, 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Paglia AP, da Fonseca GAB, Rylands AB, Herrmann G, Aguiar LMS, Chiarello AG, Leite YLR, Costa LP, Siciliano S, Kierulff MCM, Mendes SL, Tavares VC, Mittermeier RA, Patton JL. 2012. Lista anotada dos mamíferos do Brasil 2ª Edição Annotated checklist of Brazilian mammals. *Occasional Papers in Conservation Biology* 6: 1-76.

Pardini R, Umetsu F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da reserva florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. *Biota Neotropica* 6(2).

Patton JL. 1987. Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana: Zoology (new series)* 39: 305-345.

Patton JL, Da Silva MNF. 2008. Genus *Philander*. Pp. 27-35, In: Gardner AL (Ed.), Mammals of South America, Volume 1 marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. Chicago University Press, Chicago.

Patton JL, Da Silva MNF, Malcolm JR. 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 JL, Leite RN. 2015. Genus *Proechimys* J. A. Allen. Pp. 950-989, In: Patton JL, Pardinã UFJ, D'Elia G (Eds.) Mammals of South America, Volume 2 rodents. The University of Chicago Press, Chicago.

Patterson BD, Velazco PM. 2008. Phylogeny of the rodent genus *Isothrix* (Hystricognathi, Echimyidae) and its diversification in Amazonia and the Eastern Andes. Journal of Mammalian Evolution 15(3): 181-201.

Patton JL, Rogers MA. 1983. Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae). Zeitschrift für Säugetierkunde 48(6): 363-370.

Roach N, Naylor L. 2006. *Proechimys quadruplicatus*. The IUCN red list of threatened species. Versão 3.1. Disponível em: <http://www.iucnredlist.org/details/18296/0>. Acessado em 29 de dezembro de 2017.

Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2, versão 3.2. Disponível em: <http://mrbayes.sourceforge.net>.

Rossi RV, Voss RS, Lunde DP. 2010. A Revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa* Part 1. The species in Tate's '*Mexicana*' and '*Mitis*' sections and other closely related forms. Bulletin of the American Museum of Natural History 334: 1-83.

Schilling, AC, Batista, JLF. 2008. Curva de acumulação de espécies e suficiência amostral em florestas tropicais. Revista Brasileira de Botânica 31: 179-187.

Smith E, van Belle G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40: 119-129.

Smith MF, Patton JL. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontini tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50(3): 149-177.

Silva JMC, Rylands AB, Fonseca AB. 2005. The fate of amazonian areas of endemism. *Conservation Biology* 19: 689-694.

Solari S, Cáceres N. 2016. *Marmosops impavidus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Versão 3.1. Disponível em: www.iucnredlist.org/details/89333331/0. Acessado em 29 de dezembro de 2017.

Steiner C, Sourrouille P, Catzefflis F. 2000. Molecular characterization and mitochondrial sequence variation in two sympatric species of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) in French Guiana. *Biochemichal Systematics and Ecology* 28(10): 963-973.

Steiner CC, Catzefflis FM. 2004. Genetic variation and geographical structure of five mouse-sized opossums (Marsupialia, Didelphidae) throughout the Guiana Region. *Journal of Biogeography* 31(6): 959-973.

Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipiski A, Kumar S. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis, version 7.0. Disponível em: www.megasoftware.net.

Tavares WC, Pessoa LM, Seuanez HN. 2015. Plio-Pleistocene history of the endangered spiny rat *Trinomys eliasi* (Echimyidae) from Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of Mammalogy* 96(1): 94-106.

Tomasco IH, Lessa EP. 2011. The evolution of mitochondrial genomes in subterranean caviomorph rodents: Adaptation against a background of purifying selection. *Molecular Phylogenetics Evolution* 61(1): 64-70.

Umetsu F, Naxara L, Pardini R. 2006. Evaluating the efficiency of pitfall traps for sampling small mammals in the neotropics. *Journal of Mammalogy* 87(4): 757-765.

Vilela RV, Machado T, Ventura K, Fagundes V, de J Silva MJ, Yonenaga-Yassuda Y. 2009. The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), based on molecular and karyologic data. *BMC Evolutionary Biology* 9: 29.

Voss RS, Jansa SA. 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 322: 1-177.

Voss RS, Lim BK, Diaz-Nieto JF, Jansa SA. 2013. A New Species of *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae) from the Pakaraima Highlands of Guyana, with Remarks on the Origin of the Endemic Pantepui Mammal Fauna. *American Museum Novitates* 3778: 1-27.

WWF. 2001. Global 200 Priority Ecoregions. Disponível em: www.wwf.org.br/natureza_brasileira/areas_prioritarias/amazonia1/arpa_pub/?uNewsID=3200. Acessado em 29 de dezembro de 2017.

WWF. 2017. Desenvolvimento Sustentável. Disponível em: https://www.wwf.org.br/natureza_brasileira/reducao_de_impactos2/amazonia/. Acessado em: 29 de dezembro de 2017

INFORMAÇÃO SUPLEMENTAR

As informações suplementares a seguir estão disponíveis *on-line* para este artigo.

Tabela S3.1 – Medidas externas e cranianas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Didelphis marsupialis* do município de Autazes. Para a descrição das medidas, veja Rossi *et al.* (2010).

<i>Didelphis marsupialis</i>					
	UFES-MAM 2641	UFES-MAM 2644	UFES-MAM 2646	UFES-MAM 2650	UFES-MAM 2709
SEXO	F	F	F	M	F
IDADE	3,0	3,0	3,0	3,0	6,0
CT	560,0	455,0	463,0	512,0	871,0
CC	287,0	240,0	225,0	257,0	451,0
PT	44,0	39,0	39,0	40,0	61,0
O	43,0	40,0	41,0	39,0	58,0
P	284,0	196,0	194,0	167,0	1360,0
GLS	63,5	57,2	56,6	59,7	99,1
CBL	64,8	55,8	55,2	61,1	101,6
RL	27,8	23,4	24,0	24,9	43,8
NL	31,5	27,0	28,0	8,9	48,6
PL	42,2	37,0	36,8	39,0	64,9
MTR	—	—	—	—	42,3
UMS	—	—	—	—	18,1
LM4	—	—	—	—	3,6
WM2	4,8	3,6	—	—	4,7
WM4	—	—	—	—	5,2
HC	7,0	5,8	6,2	6,0	9,9
PB	—	—	—	—	29,6
PPB	15,7	16,7	17,8	16,0	18,7
BB	10,8	9,5	9,5	9,8	16,3
BTB	18,8	16,9	17,7	17,6	24,9
LTB	6,7	7,6	7,4	7,7	9,3
TBO	0,6	0,6	0,6	0,4	0,6
NB	11,1	8,3	9,2	8,8	15,3
BRC	12,0	1,2	10,2	11,0	17,7
BRJ	21,7	18,4	21,8	21,5	34,3
LIB	13,6	12,4	12,6	12,7	20,9
POC	10,6	10,1	10,6	10,4	12,4
BBC	19,1	19,0	18,1	19,6	22,8
ZB	31,2	28,7	28,8	30,0	48,4
LM	51,5	44,6	45,0	46,6	83,3
LMS	—	—	—	—	20,6
Lm4	—	—	—	—	5,5
Wm2	2,7	2,6	2,3	2,9	3,0

Capítulo 3

Tabela S3.2 – Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Marmosa demerarae* do município de Autazes. Seguindo Rossi *et al.* (2010).

<i>Marmosa (Micoreus) demerarae</i>										
	UFES-MAM 2647	UFES-MAM 2651	UFES-MAM 2653	UFES-MAM 2655	UFES-MAM 2707	UFES-MAM 2708	UFES-MAM 2712	UFES-MAM 2831	UFES-MAM 2832	UFES-MAM 2840
SEXO	F	F	M	M	M	F	M	F	F	M
IDADE	6,0	6,0	6,7	6,0	3,0	7,0	7,0	6,0	6,7	6,0
CT	429,0	390,0	446,0	457,0	445,0	387,0	429,0	388,0	391,0	471,0
CC	254,0	228,0	261,0	271,0	210,0	233,0	251,0	233,0	224,0	270,0
PT	26,0	26,0	30,0	30,0	20,0	26,0	23,0	26,0	22,0	22,0
O	26,0	27,0	29,0	23,0	21,0	23,0	30,0	26,0	26,0	28,0
P	79,0	72,5	120,0	125,0	53,0	71,0	141,0	75,0	75,0	133,0
GLS	42,9	42,3	45,2	46,6	38,8	41,0	44,5		42,2	43,9
CBL	41,6	40,6	43,8	45,0	37,0	39,4	43,2		40,2	42,8
RL	15,0	16,4	17,3	17,8	14,4	14,8	16,7		15,5	17,0
NL	19,1	19,7	20,3	21,2	16,8	18,1	20,0		18,6	20,5
PL	24,4	24,6	25,5	26,0	21,9	23,1	25,3		24,0	25,3
MTR	17,0	16,8	17,3	18,0	—	16,3	17,9		16,6	18,1
UMS	8,3	8,6	8,6	8,7	—	8,5	8,9		8,6	9,0
LM4	1,6	1,6	1,5	1,6	—	1,5	1,6		1,6	1,7
WM2	2,5	2,4	2,3	2,6	2,6	2,4	2,3		2,2	2,3
WM4	2,9	3,0	2,8	3,0	—	2,7	3,2		2,7	3,1
HC	3,6	3,6	3,9	3,8	3,3	3,1	4,3		3,5	4,1
PB	13,5	13,6	13,6	13,7	—	12,9	14,2		13,5	14,7
PPB	11,8	12,4	14,0	14,0	12,1	14,1	13,2		11,6	13,1
BB	7,9	8,4	8,3	8,9	7,3	7,9	9,3		8,5	9,0
BTB	12,8	12,8	13,4	13,7	11,5	12,1	13,8		12,4	13,1
LTB	5,5	5,5	5,9	5,8	5,2	5,2	5,8		5,7	5,4
TBO	1,1	1,3	1,1	1,3	1,2	1,1	1,5		1,4	1,1
NB	5,1	6,3	6,5	6,5	5,6	5,5	6,5		5,8	6,2
BRC	7,6	7,7	7,8	7,9	6,8	7,3	8,2		7,9	8,5
BRJ	14,6	15,1	16,1	15,0	13,4	13,1	14,5		14,0	15,0
LIB	7,1	7,4	8,5	8,3	6,7	6,8	7,9		7,1	7,9
POC	6,3	6,3	6,8	6,6	6,9	6,1	6,4		6,1	6,6
BBC	14,7	15,5	14,8	14,7	13,5	14,2	14,9		13,2	15,1
ZB	23,8	24,7	25,4	25,7	20,9	22,9	26,2		23,4	26,7
LM	31,8	30,9	32,9	33,7	27,4	30,3	32,4		31,0	32,1
LMS	9,5	9,5	9,4	9,7	9,7	9,3	9,7		9,1	10,0
Lm4	2,5	2,3	2,5	2,5	2,6	2,5	2,4		2,3	2,6
Wm2	1,6	1,4	1,4	1,7	1,8	1,4	1,4		1,2	1,5

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Tabela S3.3 – Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Marmosops ocellatus* do município de Autazes. Seguindo Rossi *et al.* (2010).

<i>Marmosops ocellatus</i>										
	UFES-MAM 2643	UFES-MAM 2645	UFES-MAM 2654	UFES-MAM 2657	UFES-MAM 2659	UFES-MAM 2703	UFES-MAM 2706	UFES-MAM 2711	UFES-MAM 2836	UFES-MAM 2841
SEXO	M	M	M	M	F	F	F	F	—	F
IDADE	3,0	6,0	3,0	6,0	6,0		6,0	6,0	5,6	
CT	190,0	290,0	212,0	285,0	280,0	282,0	262,0	262,0	—	286,0
CC	107,0	169,0	123,0	160,0	159,0	142,0	146,0	150,0	—	166,0
PT	14,0	19,0	16,0	19,0	18,0	19,0	16,0	11,0	—	16,0
O	16,0	23,0	19,0	20,0	20,0	19,0	18,0	11,0	—	21,0
P	9,0	33,0	10,0	42,0	23,0	85,0	31,0	31,5	—	33,0
GLS	26,6	33,3	27,6	35,1	31,8			32,6	30,5	
CBL	25,8	32,2	25,7	34,6	32,0			31,4	29,2	
RL	8,8	13,4	10,4	14,7	12,8			13,1	11,2	
NL	10,4	15,5	11,6	16,8	14,3			15,2	13,4	
PL	14,7	18,6	15,5	19,9	18,7			18,8	17,4	
MTR	—	13,3	—	14,1	13,1			13,4	—	
UMS	—	6,7	—	6,9	6,5			6,6	—	
LM4	—	1,0	—	1,1	1,2			1,2	—	
WM2	1,1	1,7	1,5	1,8	1,7			1,9	1,7	
WM4	—	2,1	—	2,2	2,2			2,3	—	
HC	1,7	2,8	2,4	3,7	2,7			2,8	2,5	
PB	—	9,8	—	10,6	10,0			10,4	—	
PPB	8,5	9,0	8,5	9,0	9,5			10,3	10,0	
BB	4,3	6,1	5,1	6,7	6,0			6,4	5,6	
BTB	7,8	9,4	9,4	10,1	9,6			9,9	10,2	
LTB	4,1	4,9	4,4	4,8	4,8			4,5	5,8	
TBO	1,1	1,1	0,9	1,7	1,6			1,1	1,0	
NB	2,3	4,5	3,6	4,7	3,6			4,1	3,6	
BRC	3,8	5,2	4,1	5,6	5,1			5,7	4,6	
BRJ	8,4	10,0	9,7	12,7	10,4			11,8	10,9	
LIB	4,6	5,9	5,3	5,8	5,8			5,8	5,6	
POC	5,2	5,8	5,5	5,5	5,6			5,3	6,0	
BBC	9,4	12,2	11,0	12,3	12,0			11,8	11,7	
ZB	13,8	17,1	14,3	18,3	17,0			17,9	15,5	
LM	17,7	23,3	19,1	24,7	23,1			23,8	21,9	
LMS	—	7,5	6,6	7,5	7,4			7,5	7,2	
Lm4	—	2,0	1,1	2,0	2,1			2,1	2,0	
Wm2	1,2	1,1	1,0	1,3	1,0			1,1	1,0	

Tabela S3.4 – Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Metachirus nudicaudatus* e *Philander opossum* do município de Autazes. Seguindo Rossi *et al.* (2010).

	<i>Philander opossum</i>		<i>Metachirus nudicaudatus</i>	
	UFES-MAM	UFES-MAM	UFES-MAM	UFES-MAM
	2837	2838	2652	2704
SEXO	F	F	M	F
IDADE	6,0	5,6	6,0	6,0
CT	559,0	526,0	627,0	647,0
CC	260,0	252,0	335,0	370,0
PT	41,0	41,0	49,0	45,0
O	33,0	31,0	32,0	38,0
P	298,0	300,0	510,0	442,0
GLS	63,6	63,9	59,9	60,7
CBL	61,7	61,8	57,5	61,1
RL	26,4	27,0	26,1	26,3
NL	31,6	29,5	29,8	29,6
PL	40,7	40,6	34,3	35,4
MTR	28,2	—	24,4	24,7
UMS	12,9	—	10,6	11,5
LM4	2,2	—	2,3	2,5
WM2	3,0	3,3	2,9	3,2
WM4	3,5	—	3,8	3,7
HC	6,4	6,9	6,3	5,7
PB	17,4	—	18,2	18,1
PPB	17,8	17,4	12,1	12,0
BB	11,2	11,5	16,2	14,7
BTB	16,9	17,2	17,3	16,1
LTB	7,1	6,7	7,4	7,3
TBO	0,6	0,6	0,4	1,6
NB	7,3	7,0	9,0	9,4
BRC	9,0	9,1	9,4	9,7
BRJ	18,7	18,3	21,0	19,7
LIB	11,2	11,5	12,3	11,9
POC	9,2	9,0	8,5	8,3
BBC	18,8	16,4	17,3	16,3
ZB	31,4	31,0	30,7	28,8
LM	50,8	50,5	46,5	47,0
LMS	14,5	15,5	12,5	15,4
Lm4	4,1	4,0	3,2	2,9
Wm2	1,7	2,0	1,7	1,8

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Tabela S3.5 – Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Proechimys aff. kulinae* do município de Autazes. Seguindo Patton & Rogers (1983).

<i>Proechimys aff. kulinae</i>								
	UFES-MAM 2649	UFES-MAM 2656	UFES-MAM 2658	UFES-MAM 2705	UFES-MAM 2833	UFES-MAM 2834	UFES-MAM 2835	UFES-MAM 2839
SEXO	F	M	F	F	M	M	F	M
IDADE	8,0	6,0	2,0	6,0	6,0	7,0	7,0	7,0
CT	316,0	267,0	193,0	265,0	282,0	304,0	265,0	317,0
CC	125,0	97,0	71,0	99,0	99,0	121,0	99,0	124,0
PT	42,0	41,0	33,0	39,0	40,0	41,0	36,0	43,0
O	21,0	21,0	17,0	18,0	22,0	22,0	19,0	23,0
P	167,0	103,0	49,0	140,0	114,0	162,0	105,0	133,0
GLS	49,2	44,1	36,9	44,3	43,7	47,9	44,7	47,7
ZB	23,8	21,2	18,8	21,9	20,3	22,3	20,1	21,9
PLA	10,6	13,3	10,6	14,3	13,7	14,6	14,7	14,5
PLB	6,2	5,2	4,5	6,0	5,7	5,8	6,0	6,2
MB	19,2	16,6	15,5	17,6	16,1	18,1	16,7	18,1
RB	7,1	6,9	6,3	6,4	6,8	7,1	6,2	7,3
BaL	33,7	29,5	24,8	29,6	29,7	32,9	30,9	31,9
CD	14,6	13,4	13,4	14,3	13,1	15,0	13,6	14,9
RD	9,1	7,9	6,6	7,7	7,9	8,7	8,0	8,6
MTRL	7,3	—	—	—	—	7,1	7,0	7,3
NL	18,9	15,7	13,1	16,7	15,8	17,5	16,5	17,6
IOC	10,4	9,6	8,7	9,9	8,6	10,1	8,8	9,4
RL	19,6	17,0	13,5	17,4	16,9	19,1	18,0	19,3
MaxB	8,0	6,2	6,0	6,7	6,5	7,4	6,9	7,3
D	10,5	9,0	10,6	9,1	9,0	9,8	9,4	9,5
IFL	3,8	3,3	2,9	3,0	3,3	2,6	4,0	3,3
BuL	10,2	9,6	8,5	8,2	8,7	9,7	9,4	9,6
PPL	22,2	19,8	18,0	20,4	20,6	21,4	19,8	21,6
MFW	3,6	3,9	3,2	3,4	4,1	4,6	3,5	4,0

Tabela S3.6 – Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Proechimys quadruplicatus* do município de Autazes. Seguindo Patton & Rogers (1983).

<i>Proechimys quadruplicatus</i>	
	UFES-MAM 2842
SEXO	F
IDADE	5,0
HBL	365,0
TL	135,0
HFL	51,0
EH	22,0
P	242,0
GLS	
ZB	
PLA	
PLB	
MB	
RB	
BaL	
CD	
RD	
MTRL	
NL	
IOC	
RL	
MaxB	
D	
IFL	
BuL	
PPL	
MFW	

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Tabela S3.7 – Medidas selecionadas (mm) e massa corporal (g) de espécimes coletados de *Proechimys* sp. do município de Autazes. Seguindo Patton & Rogers (1983).

<i>Proechimys</i> sp.								
	UFES-MAM 2637	UFES-MAM 2638	UFES-MAM 2639	UFES-MAM 2640	UFES-MAM 2648	UFES-MAM 2660	UFES-MAM 2702	UFES-MAM 2710
SEXO	F	M	F	M	M	F	M	M
IDADE	8,0	8,0	8,0	8,0	2,0	2,0	2,0	7,0
CT	245,0	311,0	385,0	425,0	250,0	218,0	246,0	362,0
CC	—	—	168,0	179,0	101,0	77,0	95,0	150,0
PT	52,0	68,0	57,0	56,0	40,0	41,0	39,0	52,0
O	22,0	29,0	27,0	24,0	21,0	19,0	21,0	21,0
P	349,0	584,0	360,0	437,0	90,0	63,0	85,0	294,0
GLS	57,5	66,2	58,7	60,3	40,6	37,5	40,7	54,1
ZB	26,3	28,5	26,3	26,0	21,4	19,5	20,5	24,7
PLA	20,3	22,0	19,9	20,0	12,9	11,8	13,1	16,8
PLB	8,6	8,6	9,2	8,4	5,4	5,1	5,3	7,1
MB	20,1	22,8	21,0	20,3	17,6	16,5	17,5	20,7
RB	8,1	9,0	8,7	8,7	7,1	6,5	6,5	7,0
BaL	39,5	45,7	40,1	42,0	27,4	25,1	27,6	36,2
CD	17,9	16,4	16,9	17,2	16,0	14,6	14,9	15,9
RD	11,3	12,1	10,8	11,8	7,5	7,0	7,6	10,0
MTRL	9,0	9,0	8,6	9,0	—	—	—	—
NL	21,5	25,3	21,6	23,3	14,1	12,4	13,4	21,0
IOC	12,7	14,5	13,5	12,8	10,3	10,2	9,9	12,3
RL	23,8	27,6	24,8	25,0	14,8	13,5	15,3	21,3
MaxB	9,2	10,2	9,3	8,5	7,0	6,9	8,0	8,0
D	14,4	14,5	12,5	12,7	8,4	7,7	8,5	10,9
IFL	5,4	5,4	5,3	4,5	3,7	3,4	3,7	4,5
BuL	10,4	10,9	8,7	10,9	9,5	7,9	9,4	9,7
PPL	25,6	28,6	26,7	26,7	19,0	18,4	19,7	25,6
MFW	4,4	5,6	4,5	4,5	2,8	2,9	3,0	4,2

FIGURAS

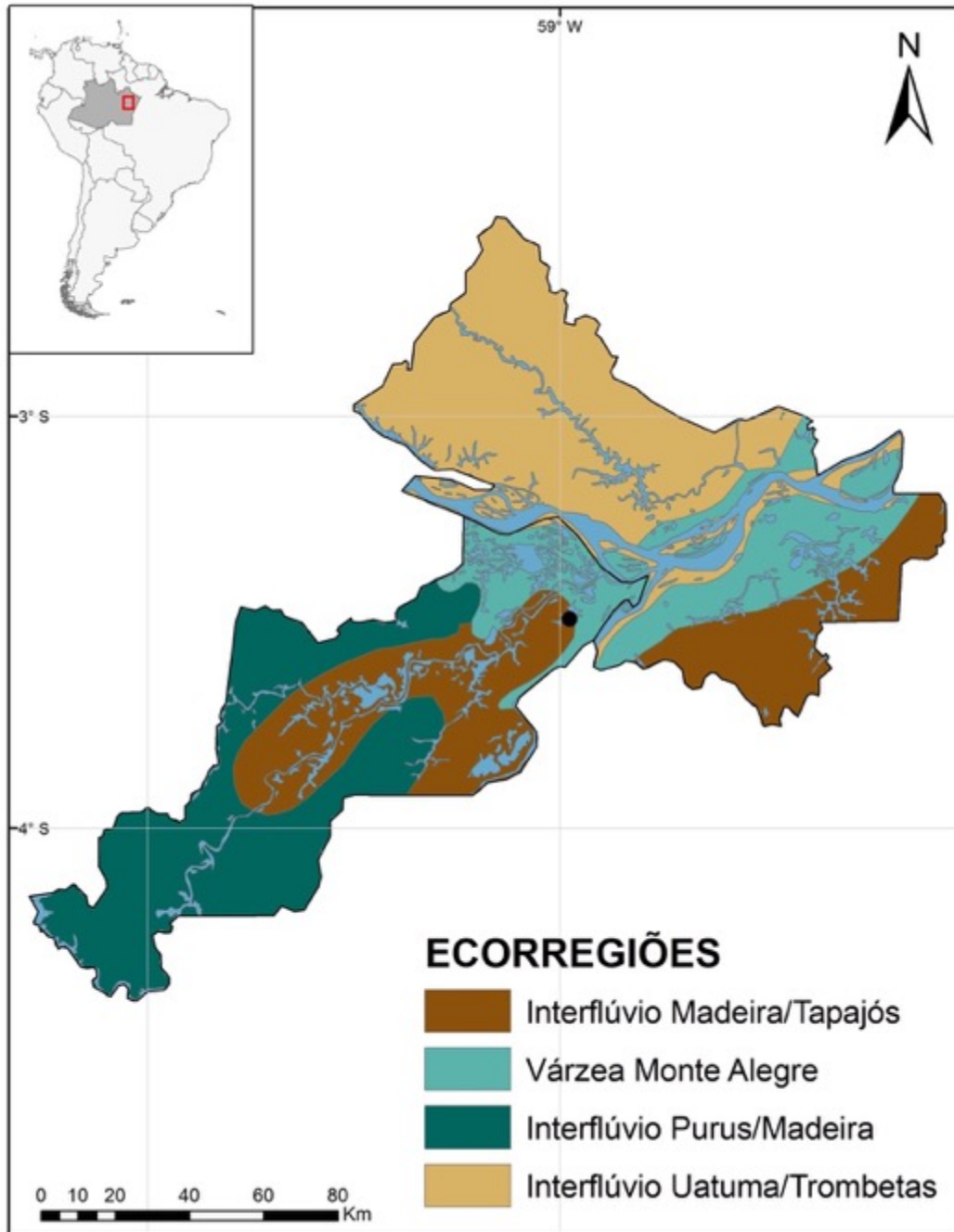


Figura 3.1 – Mapa do município de Autazes, suas ecorregiões e principais rios. Linha preta significa limites dos municípios de Autazes e Itacoatiara. Círculo preto corresponde à localidade 1. Área cinza no mapa interno corresponde ao estado do Amazonas e o retângulo vermelho corresponde à área ampliada no mapa maior.

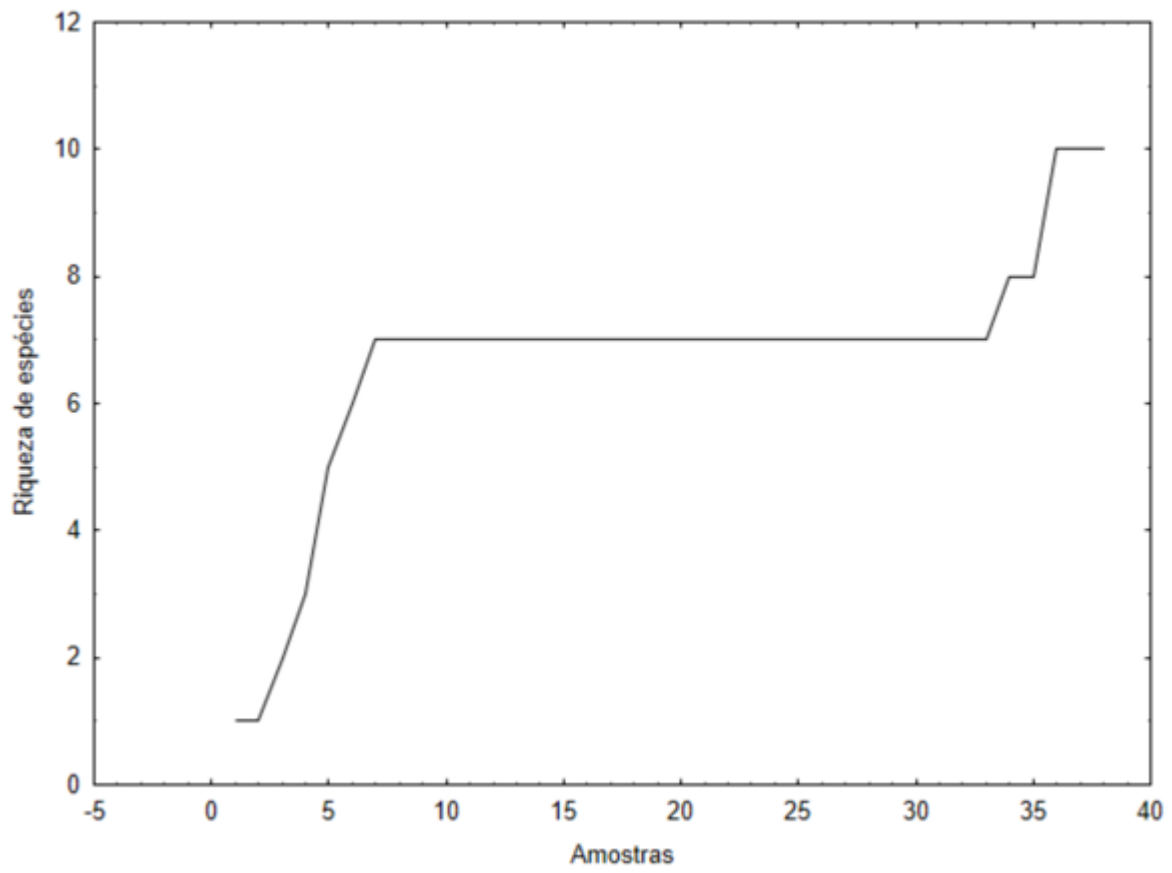


Figura 3.2 – Gráfico da curva do coletor.

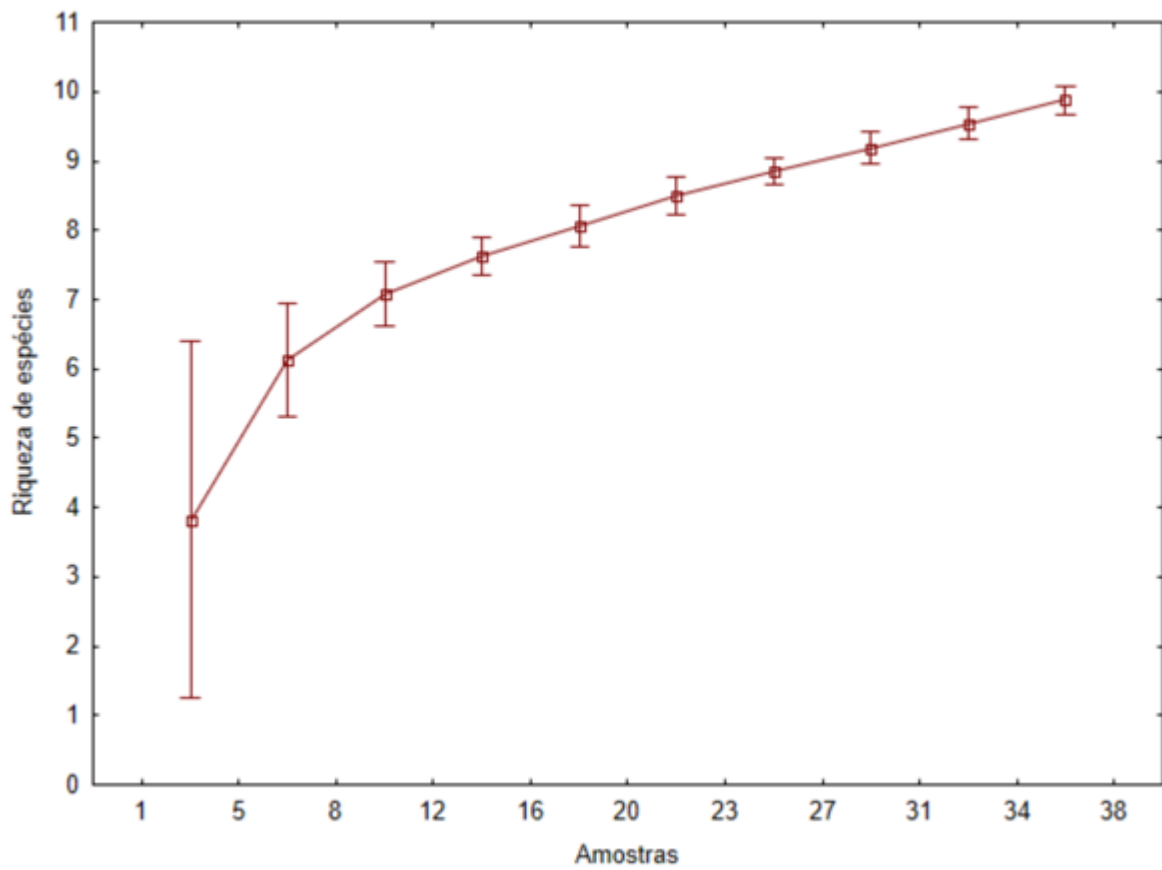


Figura 3.3 – Gráfico da curva de rarefação. Barras em cada ponto da curva mostram o desvio padrão.

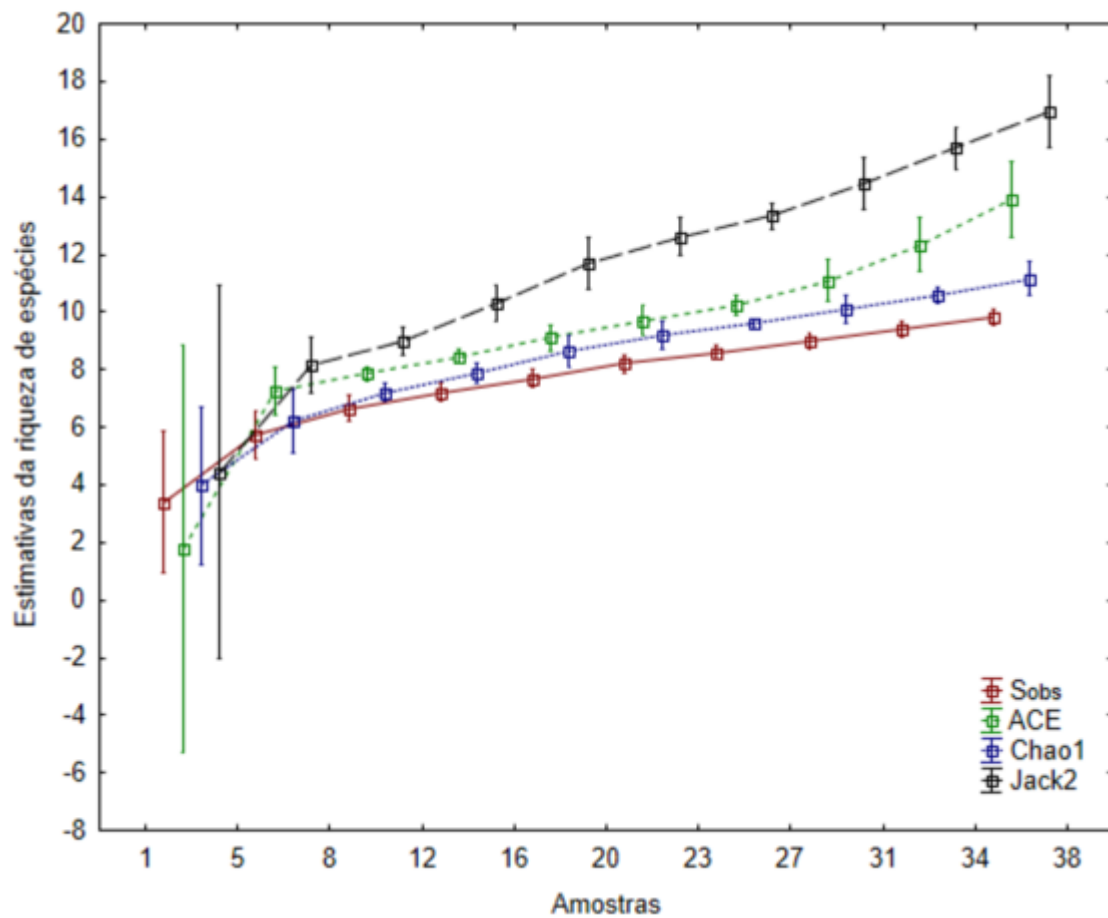


Figura 3.4 – Gráfico dos estimadores de riqueza para o município de Autazes. Barras em cada ponto da curva correspondem ao desvio padrão.



Figura 3.5 – Vistas lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Didelphis marsupialis* - UFES-MAM 2709, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

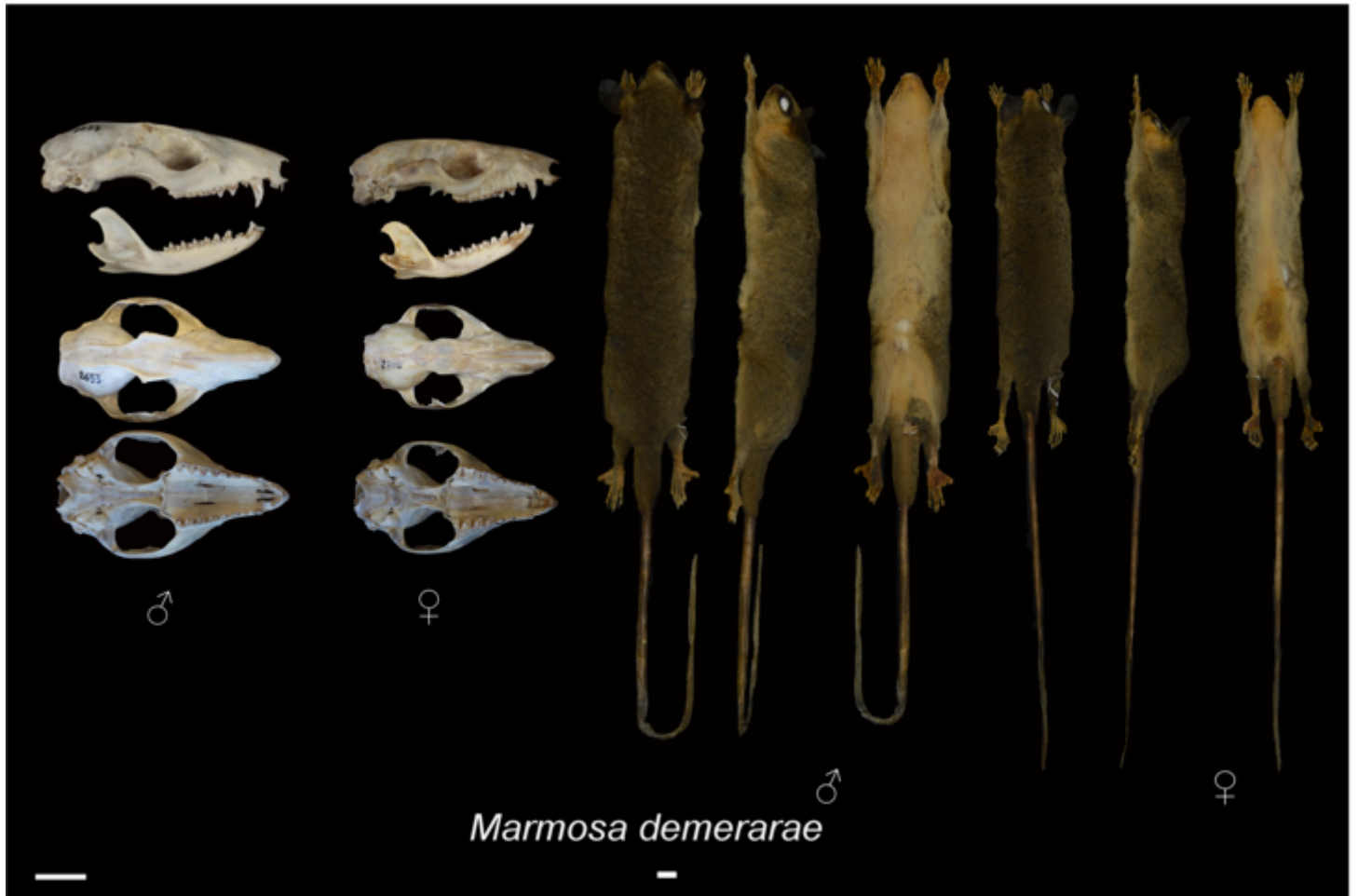


Figura 3.6 - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Marmosa demerarae* - UFES-MAM 2653 (esquerda) e UFES-MAM 2708 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

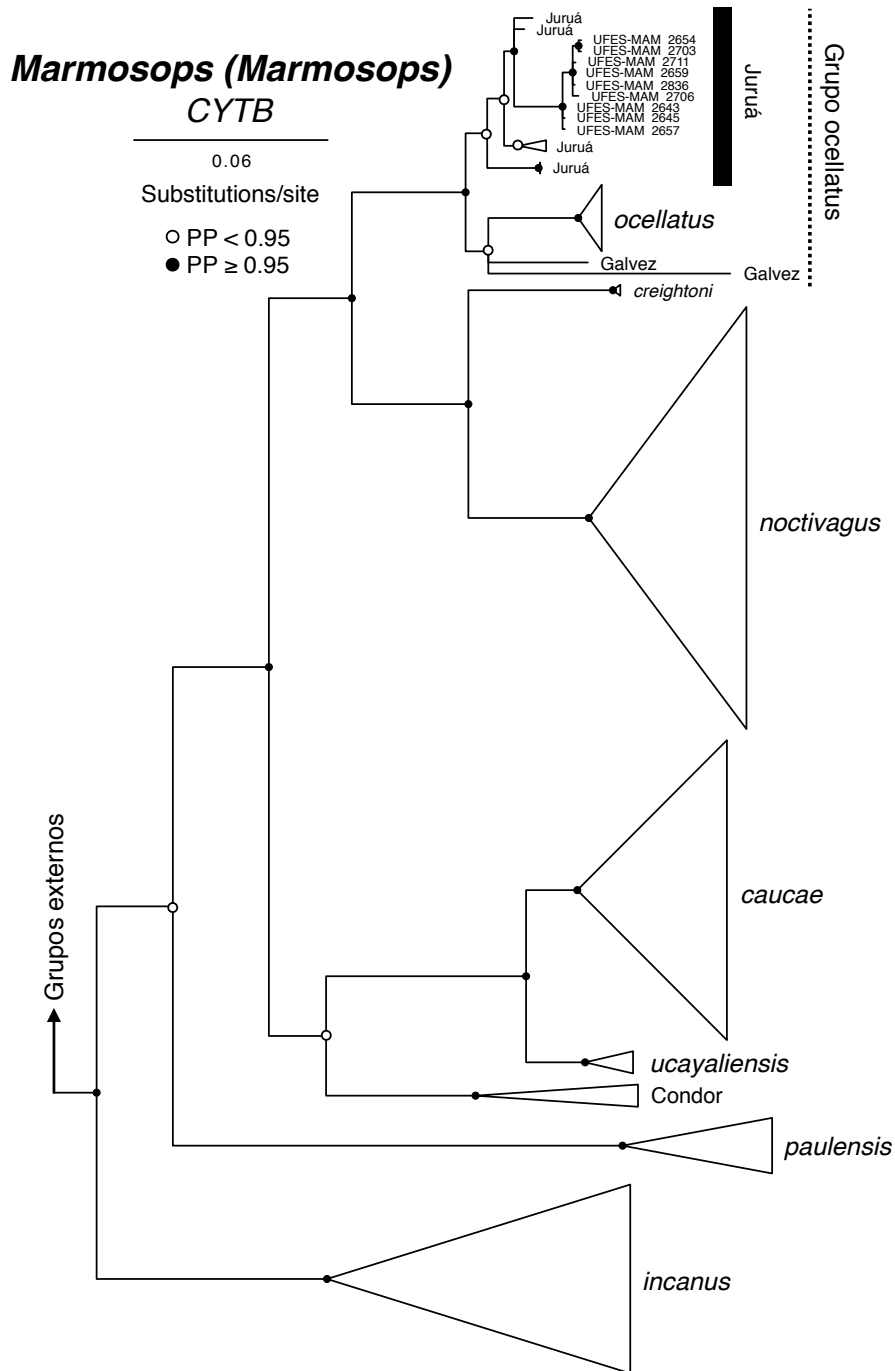


Figura 3.7 – Inferência Bayesiana para o marcador mitocondrial Citocromo b mostrando as relações das espécies do subgênero *Marmosops (Marmosops)* e a posição das amostras coletadas no município de Autazes, indicada pela barra preta. Nomenclatura dos clados segue Diaz-Nieto *et al.* 2016. Grupos externos: *Didelphis*, *Monodelphis*, *Marmosa* e *Marmosops (Sciophanes)*. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

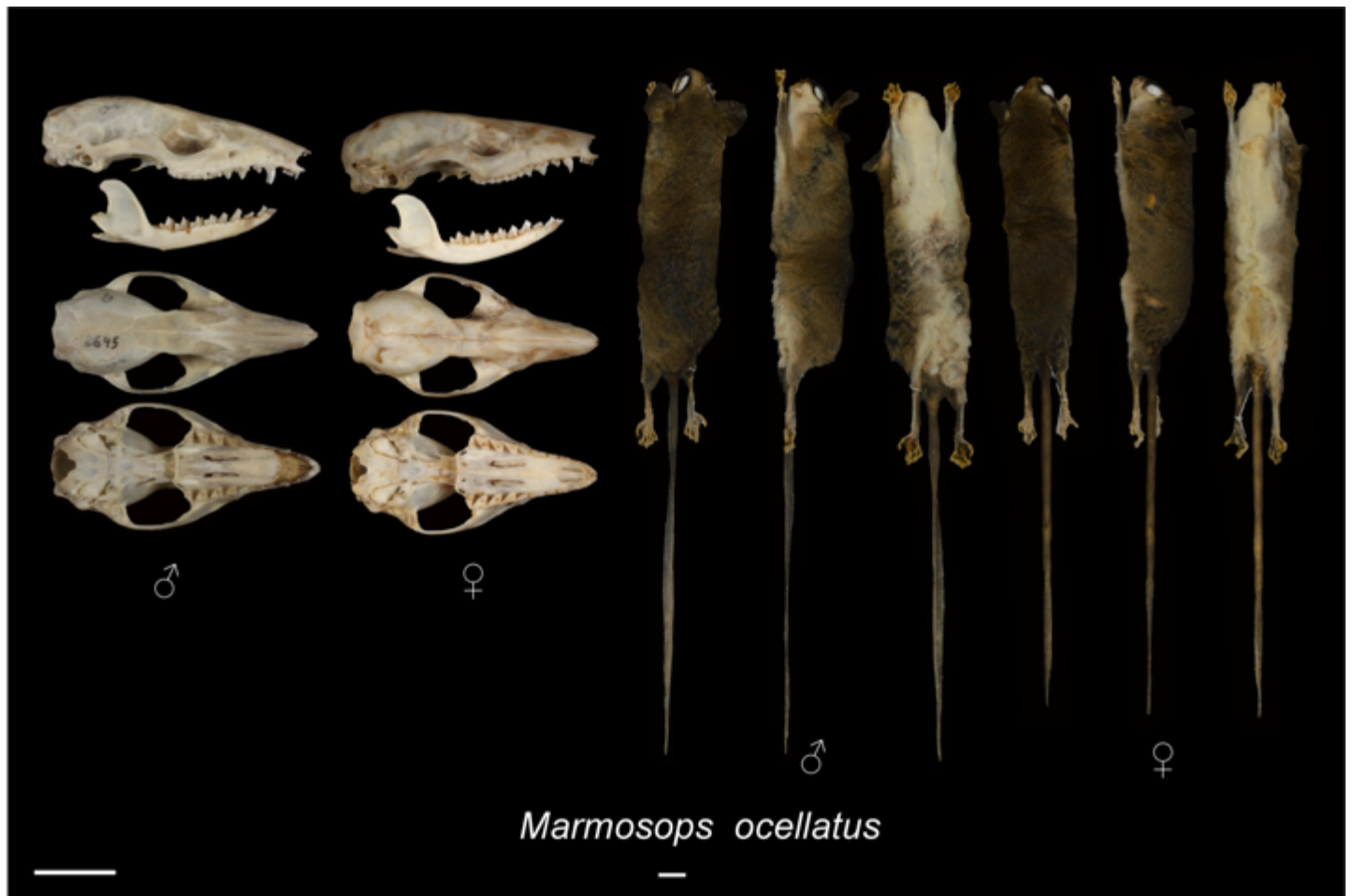


Figura 3.8 - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Marmosops ocellatus* - UFES-MAM 2645 (esquerda) e UFES-MAM 2706 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

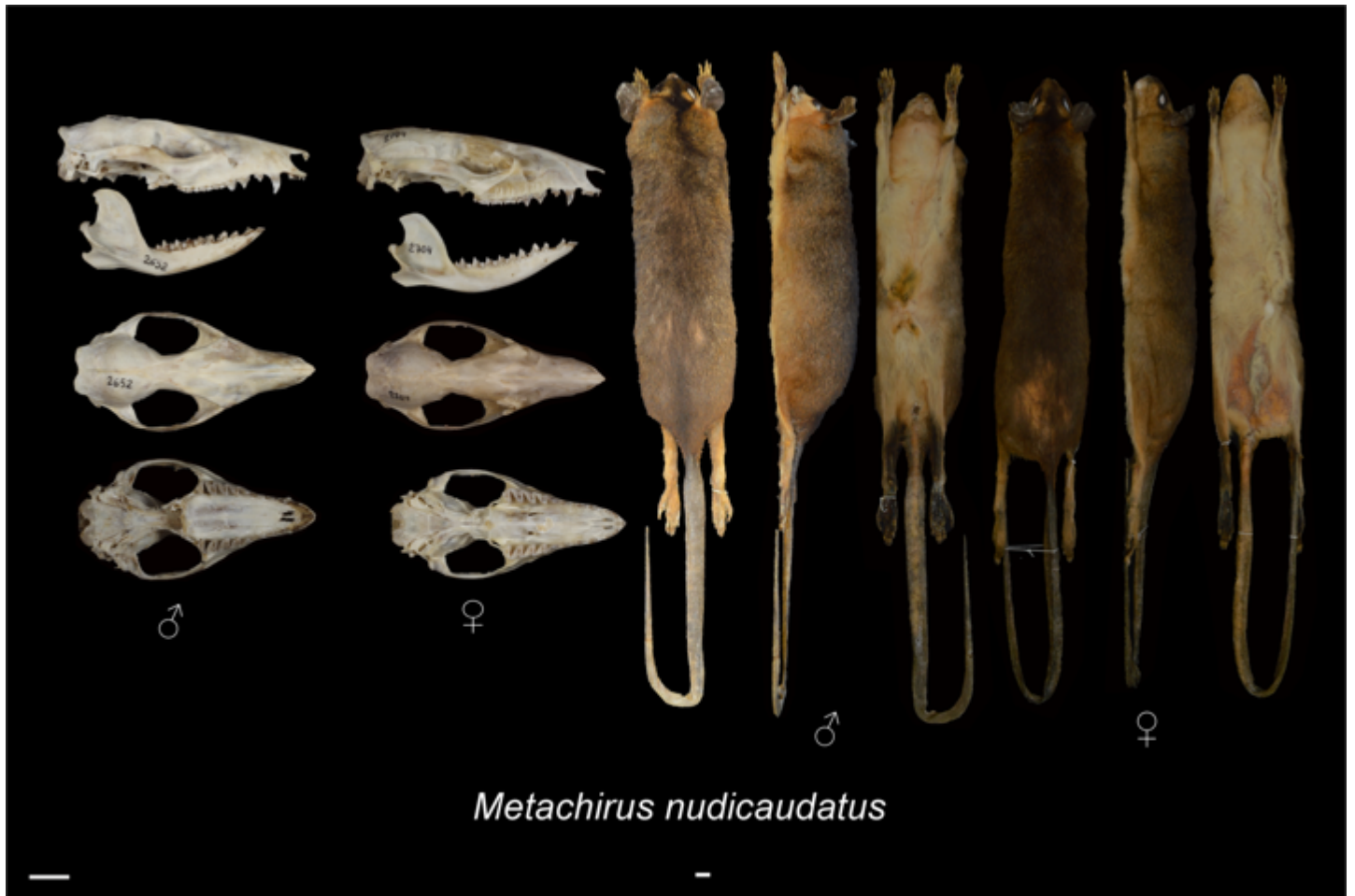


Figura 3.9 - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Metachirus nudicaudatus* - UFES-MAM 2652 (esquerda) e UFES-MAM 2704 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

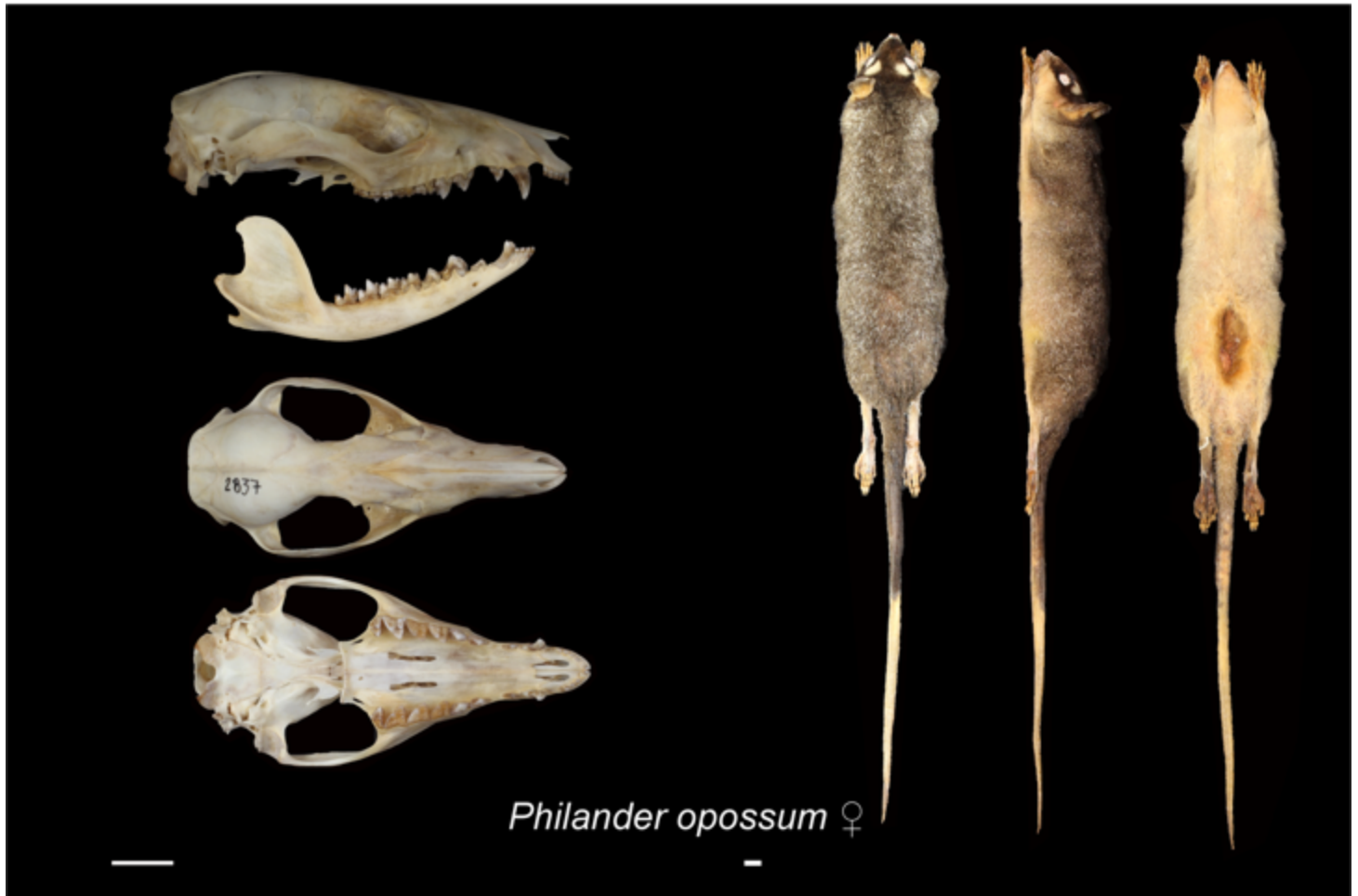


Figura 3.10 - Vista lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Philander opossum* - UFES-MAM 2837, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).



Figura 3.11 – Vistas lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula de *Oecomys* sp. - UFES-MAM 2642, coletado no município de Autazes. Barra de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

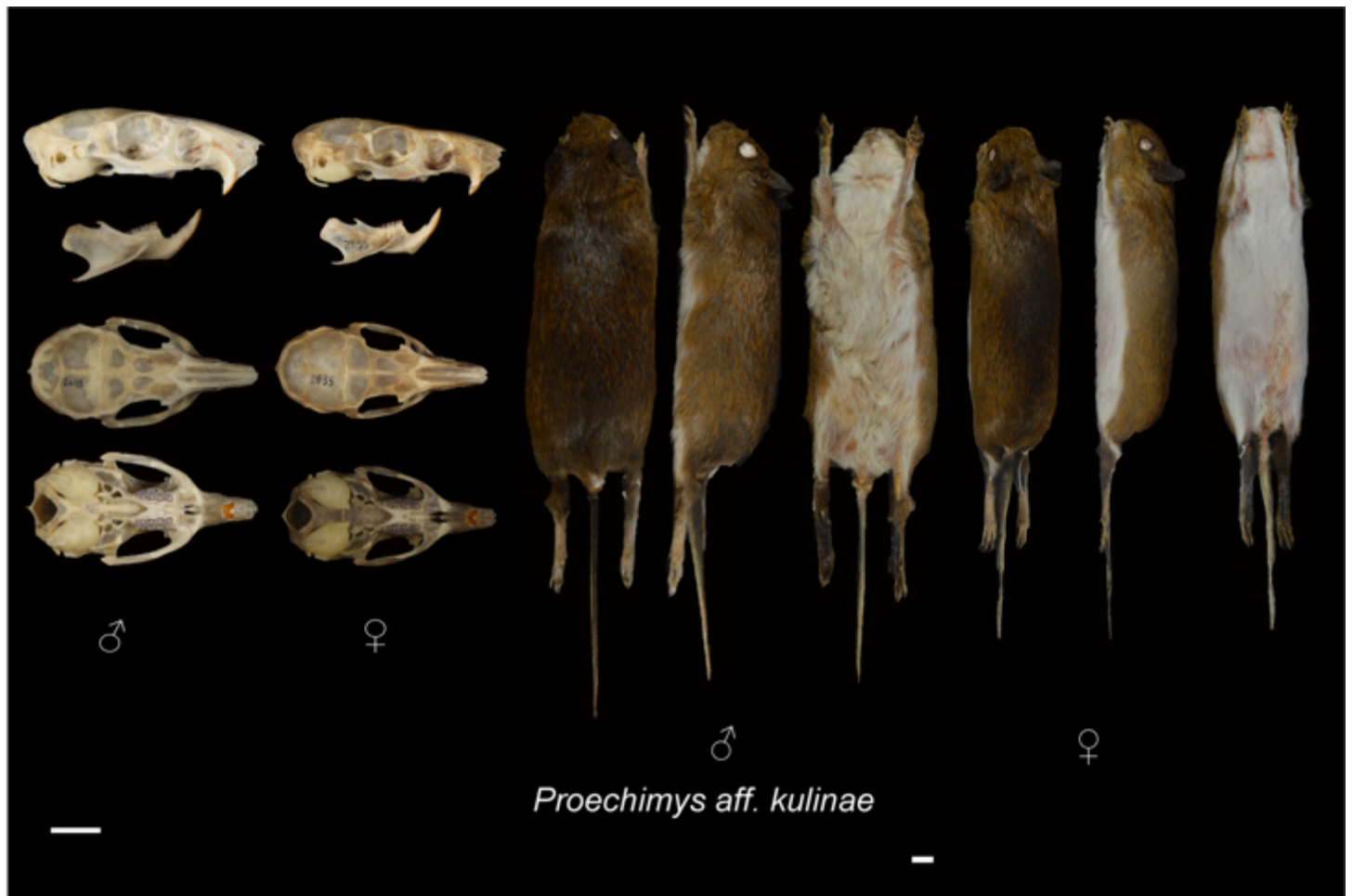


Figura 3.12 - Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Proechimys aff. kulinae* - UFES-MAM 2649 (esquerda) e UFES-MAM 2835 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).



Figura 3.13 – Registro de cuidado parental em *Proechimys aff. kulinae*. Fêmea e jovem capturados na mesma armadilha.

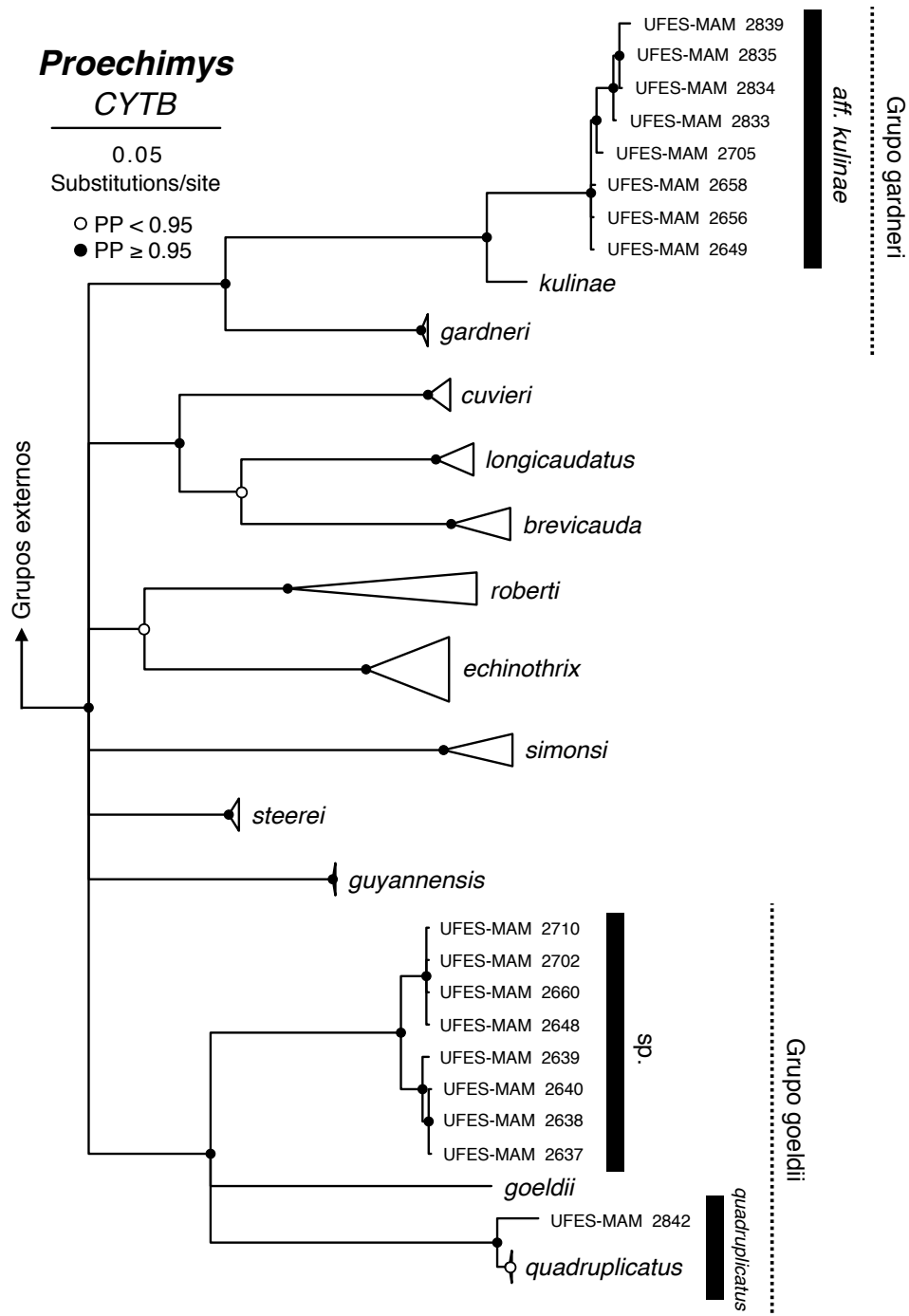


Figura 3.14 - Inferência Bayesiana para o marcador mitocondrial Citocromo b mostrando as relações filogenéticas de espécies do gênero *Proechimys* e a posição das amostras coletadas no município de Autazes, indicadas pela barra preta e seus respectivos grupos de espécies à qual pertencem seguindo classificação morfológica de Leite & Patton (2015). Grupos externos: *Trinomys*. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

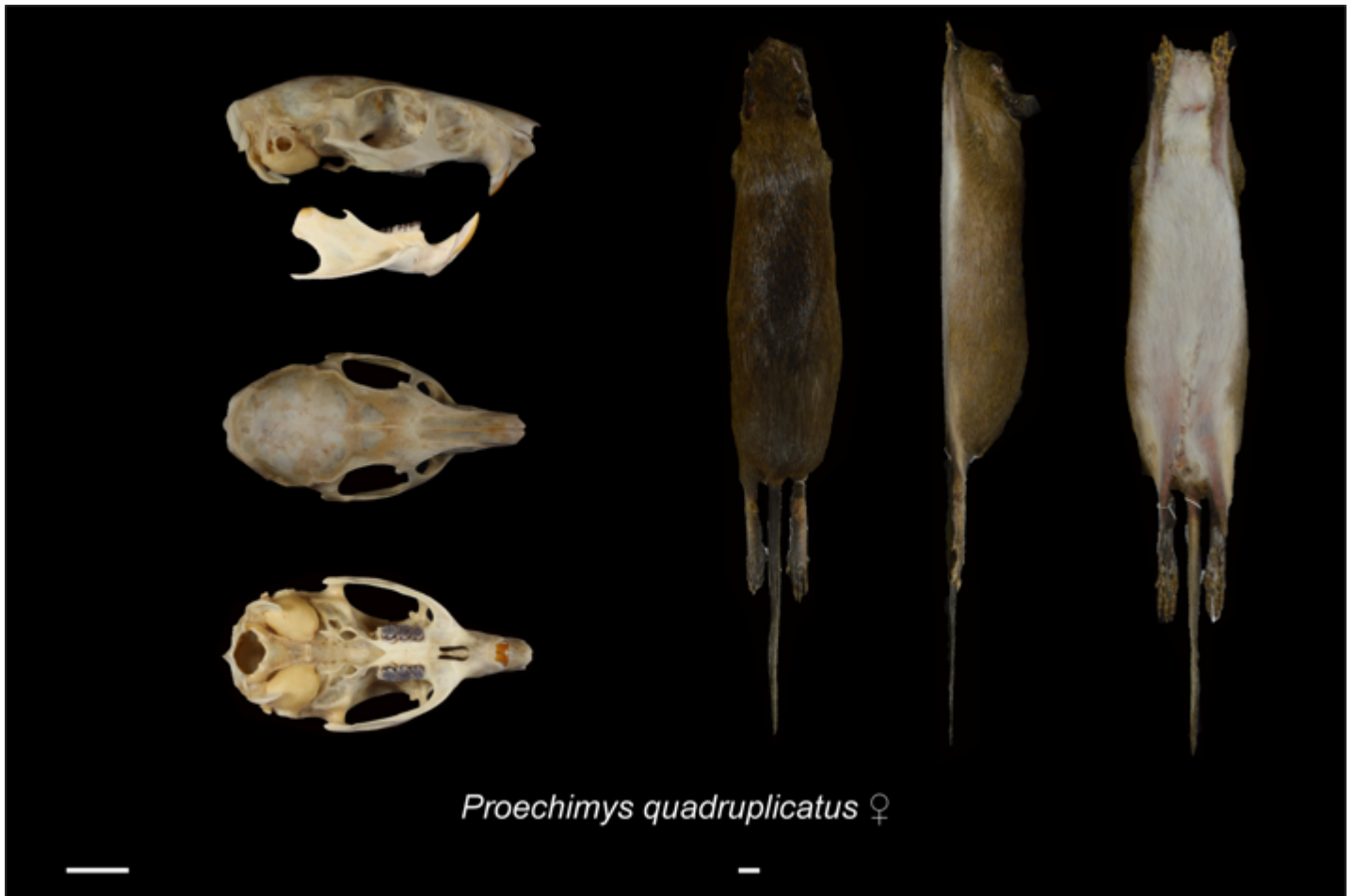


Figura 3.15 - Vista lateral, dorsal e ventral do crânio e mandíbula e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Proechimys quadruplicatus* - UFES-MAM 2842, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

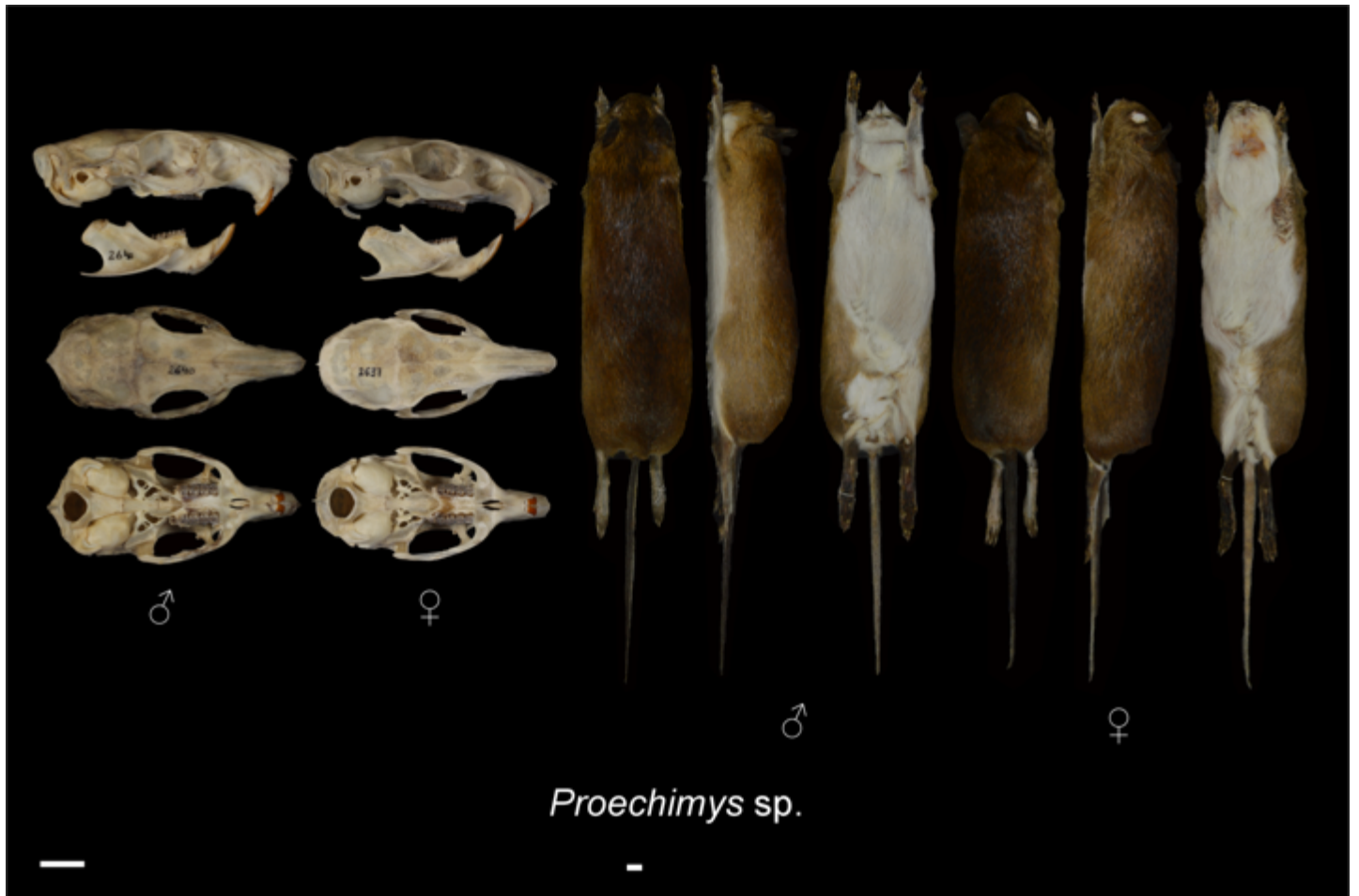


Figura 3.16 – Vistas laterais, dorsais e ventrais dos crânios e mandíbulas e vistas dorsal, lateral e ventral da pele de *Proechimys* sp. - UFES-MAM 2640 (esquerda) e UFES-MAM 2637 (direita), coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

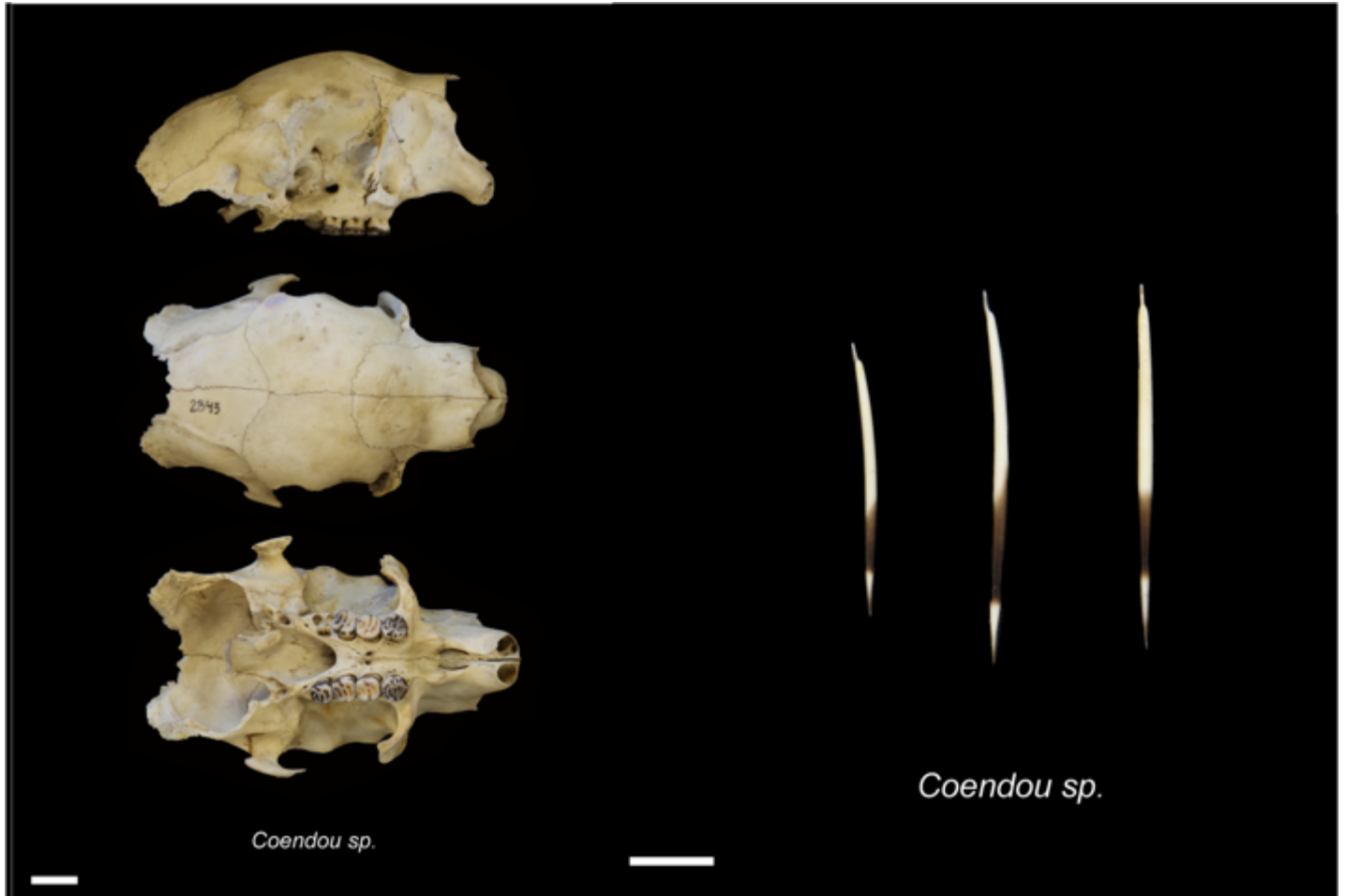


Figura 3.17 – Vista lateral, dorsal e ventral do crânio e espinhos de *Coendou sp.* - UFES-MAM 2843, coletado no município de Autazes. Barras de escala igual a 1cm. Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

TABELAS

Tabela 3.1 – Localização e altitude para cada transecto para armadilhas de isca no município de Autazes-AM, Brasil. *Datum* WGS 84.

Localidade	Transecto	Coordenada Geográfica	Altitude (m)
1	A	3°29'31"S, 58°58'34"O	28
	B	3°29'04"S, 58°57'36"O	22
2	A	3°28'41"S, 59°00'28"O	18
	B	3°28'28"S, 59°01'08"O	34
3	A	3°29'10"S, 59°03'22"O	12
	B	3°29'12"S, 59°03'14"O	15
4	A	3°31'26"S, 58°54'48"O	22
	B	3°31'31"S, 58°55'09"O	26
	C	3°31'16"S, 58°54'45"O	21
5	A	3°32'27"S, 58°56'46"O	36
	B	3°32'36"S, 58°56'34"O	38
6	A	3°33'37"S, 58°54'03"O	24
	B	3°33'12"S, 58°53'36"O	22

Capítulo 3

Tabela 3.2 – Riqueza, abundância e locais de registro de capturas por campanha para cada espécie amostrada no município de Autazes-AM, Brasil. Nomenclatura do transecto segue a Tabela 3.1.

Ordem/Família	Espécie	Localidade/Transecto	Número de Capturas		Abundância Relativa
			Solo	Sub-bosque	
Didelphimorphia					
Didelphidae					
	<i>Didelphis marsupialis</i>	2A, 3A e 3B	11	1	35,04%
		1B, 2A, 2B, 3A, 3B, 4A e 4B	27	2	
	<i>Marmosa demerarae</i>	3A e 3B	2	4	23,1%
		1A, 1B, 2B, 3A, 3B, 4A e 4B	3	15	
		4C	3	—	
	<i>Marmosops ocellatus</i>	2A, 2B, 3A e 3B	4	1	9,4%
		2B, 3A e 3B	2	1	
		5A e 5B	2	—	
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	3B	1	—	5,13%
		3A e 3B	5	—	
	<i>Philander opossum</i>	5A e 5B	2	—	1,71%
Rodentia					
Cricetidae					
	<i>Oecomys</i> sp.	1A	—	1	0,85%
Echimyidae					
	<i>Proechimys</i> aff. <i>Kulinae</i>	3A e 3B	3	—	6,84%
		3B	1	—	
		5A e 5B	4	—	
	<i>Proechimys quadruplicatus</i>	6A	1	—	0,85%
	<i>Proechimys</i> sp.	1A, 3A e 3B	9	—	16,23%
		1A, 2B, 3A, 3B e 4B	10	—	
Erethizontidae					
	<i>Coendou</i> sp.	6A	1	—	0,85%

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Tabela 3.3 – Número de acesso do GenBank das sequências utilizadas para as inferências filogenéticas dos gêneros *Marmosops* e *Proechimys* e suas respectivas referências. Acrônimos das coleções: UFES-MAM, Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (Vitória); UFES-CTA, Coleção de Tecidos Animais da Universidade Federal do Espírito Santo (Vitória); AMNH, American Museum of Natural History (Nova Iorque); BMNH, Natural History Museum (Londres); CBF, Colección Boliviana de Fauna (La Paz); CM, Carnegie Museum of Natural History (Pittsburg); CTUA, Colección Teriológica Universidad de Antioquia (Medellín); FMNH, Field Museum of Natural History (Chicago); ICN, Instituto de Ciencias Naturales (Bogotá); KU, Biodiversity Institute, University of Kansas (Lawrence); Laboratório de Biologia e Controle da Esquistossomose, Fiocruz (Rio de Janeiro); MNHNCG, Museum National d'Histoire Naturelle (Paris); MPEG, Museu Paraense Emílio Goeldii (Pará); MSB, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico (Albuquerque); MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, University of California (Berkeley); MZUSP, Museu de Zoologia Universidade de São Paulo (São Paulo); QCAZ, Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador (Quito); ROM, Royal Ontario Museum (Toronto); UMMZ, University of Michigan, Museum of Zoology (Ann Arbor); USNM, United States National Museum of Natural History (Washington). Quando não disponível o número de tombo em coleção científica, providenciamos apenas o número de coletor.

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Proechimys quadruplicatus</i>	UFES-MAM 2842	Este estudo	
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2637	Este estudo	
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2638	Este estudo	

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2639	Este estudo	
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2640	Este estudo	
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2648	Este estudo	
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2660	Este estudo	
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2702	Este estudo	
<i>Proechimys sp.</i>	UFES-MAM 2710	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2649	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2656	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2658	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2705	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2833	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2834	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2835	Este estudo	
<i>Proechimys aff. kulinae</i>	UFES-MAM 2839	Este estudo	
<i>Proechimys brevicauda</i>	MVZ 7737	JL Patton Com. Pess.	

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Proechimys brevicauda</i>	MVZ 8385	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys cuvieri</i>	MNHNCG-1998-313	Steiner <i>et al.</i> , 2000	AJ251403
<i>Proechimys cuvieri</i>	MNHNCG-1999-1090	Steiner <i>et al.</i> , 2000	AJ251402
<i>Proechimys echinothrix</i>	MVZ 403	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys echinothrix</i>	MVZ 404	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys echinothrix</i>	MVZ 430	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys gardineri</i>	MVZ 16084	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys gardineri</i>	MVZ 16037	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys goeldii</i>	MVZ 197575	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys guyannensis</i>	MVZ 160094	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys guyannensis</i>	MVZ 9044	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys kulinae</i>	MVZ 15906	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys longicaudatus</i>	MSB 59654	Tomasco & Lessa 2011	HM544128
<i>Proechimys longicaudatus</i>	MVZ 197661	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys quadruplicatus</i>	MVZ 8381	JL Patton Com. Pess.	

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Proechimys quadruplicatus</i>	MVZ 8275	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys roberti</i>	MVZ 197993	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys roberti</i>	-	Vilela <i>et al.</i> , 2009	EU544666
<i>Proechimys simonsi</i>	FMNH 175283	Patterson & Velazco 2008	EU313250
<i>Proechimys steerei</i>	MVZ 15709	JL Patton Com. Pess.	
<i>Proechimys steerei</i>	MVZ 15837	JL Patton Com. Pess.	
<i>Trinomys paratus</i>	LBCE 17662	Lazar <i>et al.</i> , 2017	KY553155
<i>Trinomys paratus</i>	LBCE 17658	Lazar <i>et al.</i> , 2017	KY553154
<i>Trinomys setosus</i>	AMOPI01	Tavares <i>et al.</i> , 2015	KF562096
<i>Didelphis marsupialis</i>	USNM 578138	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437726.1
<i>Marmosa murina</i>	USNM 549291	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437773.1
<i>Monodelphis arlindoi</i>	CM 68359	Gutierrez <i>et al.</i> , 2010	HM106338.1
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2643	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2645	Este estudo	

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2654	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2657	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2659	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2703	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2706	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2711	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2836	Este estudo	
<i>Marmosops ocellatus</i>	UFES-MAM 2841	Este estudo	
<i>Marmosops carri</i>	AMNH 188353	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437698
<i>Marmosops carri</i>	USNM 372933	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437869
<i>Marmosops fuscatus</i>	AMNH 276509	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437763
<i>Marmosops fuscatus</i>	BMNH 1903.1.5.2	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437706
<i>Marmosops invictus</i>	USNM 337962	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437867
<i>Marmosops bishopi</i>	AMNH 268938	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437830
<i>Marmosops bishopi</i>	FMNH 169800	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437855

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Marmosops bishopi</i>	MPEG 28041	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437765
<i>Marmosops bishopi</i>	ICN 18338	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437741
<i>Marmosops bishopi</i>	CBF 7531	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437723
<i>Marmosops bishopi</i>	MSB 55843	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437817
<i>Marmosops bishopi</i>	USNM 584464	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437771
<i>Marmosops bishopi</i>	KU 157969	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437844
<i>Marmosops bishopi</i>	KU 157971	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437847
<i>Marmosops magdalenae</i>	CTUA 434	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437710
<i>Marmosops magdalenae</i>	FMNH 69822	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437727
<i>Marmosops chucha</i>	ICN 18788	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437742
<i>Marmosops chucha</i>	FMNH 70926	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437731
<i>Marmosops ojasii</i>	USNM 371299	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437868
<i>Marmosops pinheroi</i>	CM 63506	Voss <i>et al.</i> , 2013	KC954765
<i>Marmosops pinheroi</i>	ROM 111558	Lim <i>et al.</i> , 2011	JF457809
<i>Marmosops woodalli</i>	USNM 549294	Voss <i>et al.</i> , 2013	KC954764

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Marmosops woodalli</i>	USNM 545543	Voss <i>et al.</i> , 2013	KC954766
<i>Marmosops pakaraimae</i>	ROM 114698	Voss <i>et al.</i> , 2013	KC954767
<i>Marmosops parvidens</i>	ISEMV-1633	Voss <i>et al.</i> , 2013	KC954761
<i>Marmosops parvidens</i>	ISEMV-1581	Steiner & Catzeflis 2004	AJ606426
<i>Marmosops pakaraimae</i>	ROM 115129	Voss <i>et al.</i> , 2013	KC954768
<i>Marmosops incanus</i>	CR S279	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437713
<i>Marmosops incanus</i>	MVZ 182061	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437803
<i>Marmosops incanus</i>	JCN893	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437744
<i>Marmosops incanus</i>	UFES-CTA 1087	Loss <i>et al.</i> , 2011	HQ622147
<i>Marmosops incanus</i>	MZUSP 29173	Voss <i>et al.</i> , 2013	KC954770
<i>Marmosops paulensis</i>	EEB1021	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437720
<i>Marmosops paulensis</i>	MZUSP 29185	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437801
<i>Marmosops paulensis</i>	MVZ 183244	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437761
<i>Marmosops paulensis</i>	MP405	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437814

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
<i>Marmosops paulensis</i>	UFES-CTA 891	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437880
<i>Marmosops creightoni</i>	CBF 6552	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437722
<i>Marmosops creightoni</i>	CBF 7641	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437740
<i>Marmosops noctivagus</i>	USNM 545540	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437879
<i>Marmosops noctivagus</i>	USNM 545537	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437877
<i>Marmosops noctivagus</i>	AMNH 72561	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437703
<i>Marmosops noctivagus</i>	AMNH 268937	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437829
<i>Marmosops noctivagus</i>	FMNH 70946	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437737
<i>Marmosops noctivagus</i>	KU 157961	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437845
<i>Marmosops noctivagus</i>	UMMZ 176459	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437779
<i>Marmosops noctivagus</i>	UMMZ 176497	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437781
<i>Marmosops ocellatus</i>	AMNH 261265	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437818
<i>Marmosops ocellatus</i>	USNM 581979	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437719
Galvez	MUSM 13284	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437848
Juruá	MSB 57002	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437821

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

Espécie	Voucher ou número do coletor	Referência	Número de acesso GenBank
Juruá	MVZ 190269	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437810
<i>Marmosops caucae</i>	USNM 560735	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437695
<i>Marmosops caucae</i>	USNM 560732	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437694
<i>Marmosops caucae</i>	FMNH 203324	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437840
<i>Marmosops caucae</i>	MVZ 190270	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437809
<i>Marmosops ucayaliensis</i>	AMNH 76532	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437704
<i>Marmosops ucayaliensis</i>	KU 144090	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437843
Condor	QCAZ 8850	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437717
Condor	QCAZ 8844	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437716
Condor	USNM 581930	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437767
<i>Marmosops handleyi</i>	CTUA 413	Diaz-Nieto <i>et al.</i> , 2016	KT437745

APPENDIX

Gazetteer

Este gazetteer inclui todas as localidades de coletas e espécimes capturados em cada uma delas e suas respectivas datas de capturas. Números correspondem as localidades de coletas listadas na Tabela 3.1. Em negrito estão os nomes completos das localidades. Todas as localidades possuem coordenadas geográficas (Datum WGS 84) e elevação (m). Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santos (UFES-MAM).

BRASIL

Amazonas

Autazes

1A. Área de Desenvolvimento II Trilha morro [3°29'31"S, 58°58'34"O, 28 m]

Proechimys sp. – UFES-MAM 2637 (27 OUT 2013), UFES-MAM 2638 (27 OUT 2013), UFES-MAM 2639 (28 OUT 2013), UFES-MAM 2640 (29 OUT 2013);

Oecomys sp. – UFES-MAM 2642 (01 NOV 2013);

1B. Área de Desenvolvimento II Trilha onça [3°29'04"S, 58°57'36"O, 22 m]

Marmosa (Micoureus) demerarae – UFES-MAM 2707 (02 MAI 2014);

2A. Área de Desenvolvimento I Trilha borda [3°28'41"S, 59°00'28"O, 18 m]

Didelphis marsupialis – UFES-MAM 2641 (30 OUT 2013);

Marmosops ocellatus – UFES-MAM 2643 (01 NOV 2013), UFES-MAM 2654 (03 NOV 2013);

2B. Área de Desenvolvimento I Trilha distante [3°28'28"S, 59°01'08"O, 34 m]

Didelphis marsupialis – UFES-MAM 2709 (05 MAI 2014);

Marmosops ocellatus – UFES-MAM 2711 (06 MAI 2014);

Pequenos mamíferos não-voadores de Autazes, Brasil

3A. Fazenda Vista Alegre trilha bosque [3°29'10"S, 59°03'22"O, 12m]

Didelphis marsupialis – UFES-MAM 2644 (02 NOV 2013), UFES-MAM 2646 (02 NOV 2013);

Marmosa (Micoureus) demerarae – UFES-MAM 2647 (02 NOV 2013), UFES-MAM 2653 (03 NOV 2013), UFES-MAM 2655 (04 NOV 2013);

Marmosops ocellatus – UFES-MAM 2645 (02 NOV 2013), UFES-MAM 2703 (27 ABR 2014);

Metachirus nudicaudatus – UFES-MAM 2704 (27 ABR 2014);

Proechimys aff. kulinae – UFES-MAM 2656 (04 NOV 2013);

Proechimys sp. – UFES-MAM 2648 (02 NOV 2013), UFES-MAM 2660 (06 NOV 2013), UFES-MAM 2702 (27 ABR 2014);

3B. Fazenda Vista Alegre trilha bananal [3°29'12"S, 59°03'14"O, 15 m]

Didelphis marsupialis – UFES-MAM 2650 (02 NOV 2013);

Marmosa (Micoureus) demerarae – UFES-MAM 2651 (03 NOV 2013);

Marmosops ocellatus – UFES-MAM 2657 (04 NOV 2013), UFES-MAM 2659 (05 NOV 2013), UFES-MAM 2706 (02 MAI 2014);

Metachirus nudicaudatus – UFES-MAM 2652 (03 NOV 2013);

Proechimys aff. kulinae – UFES-MAM 2649 (02 NOV 2013), UFES-MAM 2658 (05 NOV 2013), UFES-MAM 2705 (27 ABR 2014);

4A. Margem esquerda rio Madeira trilha madeira [3°31'26"S, 58°54'48"O, 22 m]

Marmosa (Micoureus) demerarae – UFES-MAM 2708 (04 MAI 2014);

4B. Margem esquerda rio Madeira trilha madeira II [3°31'31"S, 58°55'09"O, 26 m]

Marmosa (Micoureus) demerarae – UFES-MAM 2712 (06 MAI 2014);

Proechimys sp. – UFES-MAM 2710 (05 MAI 2014);

4C. Margem esquerda rio Madeira trilha seringal próximo ao furo do Madeira

[3°31'16"S, 58°54'45"O, 21 m]

Marmosa (Micoureus) demerarae – UFES-MAM 2831 (13 DEZ 2014), UFES-MAM 2832 (13 DEZ 2014), UFES-MAM 2840 (16 DEZ 2014);

5A. Distrito de Urucurituba trilha da estrada [3°32'27"S, 58°56'46"O, 36 m]

Marmosops ocellatus – UFES-MAM 2836 (15 DEZ 2014);

Philander opossum – UFES-MAM 2837 (16 DEZ 2014);

Proechimys aff. kulinae – UFES-MAM 2833 (14 DEZ 2014), UFES-MAM 2834 (15 DEZ 2014), UFES-MAM 2835 (15 DEZ 2014);

5B. Distrito de Urucurituba trilha da capoeira [3°32'36"S, 58°56'34"O, 38 m]

Marmosops ocellatus – UFES-MAM 2841 (17 DEZ 2014);

Philander opossum – UFES-MAM 2838 (16 DEZ 2014);

Proechimys aff. kulinae – UFES-MAM 2839 (16 DEZ 2014);

Itacoatiara

6A. Margem direita do rio Madeira [3°33'37"S, 58°54'03"O, 24 m]

Coendou sp. – UFES-MAM 2843 (18 DEZ 2014);

Proechimys quadruplicatus – UFES-MAM 2842 (18 DEZ 2014);

4 - New records of the rare little rufous mouse opossum, *Marmosa lepida*

(Thomas, 1888) (Mammalia, Didelphidae) in southeastern Amazon, Brazil

Roger Rodrigues Guimarães,¹ Ana Carolina Loss,¹ Leonora Pires Costa¹

¹ Universidade Federal do Espírito Santo, Departamento de Ciências Biológicas, Avenida Fernando Ferrari 514, Goiabeiras, CEP 29075-910, Vitória, ES, Brazil

ABSTRACT

Here we present new records of the mouse opossum *Marmosa (Stegomamosa) lepida* (Thomas, 1888) collected in the recently flooded region of the Xingu River during the construction of the Belo Monte hydropower dam in the state of Pará, Brazil. This taxon is rarely captured, and it has often been misidentified as other similar genera of arboreal marsupials, such as *Gracilinanus*. Our specimens were identified morphologically and genetically using partial DNA of the mitochondrial cytochrome b gene. The new records increase the known distribution by about 250 km to the southeast.

Keywords

Didelphimorphia; range extension; *Marmosa (Stegomarmosa)*; marsupial; Xingu river; Belo Monte dam.

INTRODUCTION

The genus *Marmosa* comprises 19 recognized species allocated to 5 subgenera (Voss et al. 2014), widely distributed in the Neotropical region. *Marmosa (Stegomarmosa) lepida*, also known as the little rufous mouse opossum, is rarely captured by conventional sampling methods and its habits are therefore poorly known (Brito and Pozo-Zamora 2015).

Species of this genus are usually nocturnal, arboreal, solitary, and feed mainly on fruits and insects (Creighton and Gardner 2008, Voss 2013). *Marmosa lepida* has a broad distribution in the Amazon region, although only a few specimens deposited in museums are known (Fig. 4.1). It occurs mainly in western Amazonia, in cis-Andean areas from sea level to 1,580 m above sea level (a.s.l.), in Colombia, Venezuela, Ecuador, Peru, Brazil, Suriname, Guyana and French Guiana (Creighton and Gardner 2008, Voss 2013, Voss et al. 2014, Astúa 2015, Brito and Pozo-Zamora 2015).

We present here new records of *M. lepida*, increasing its known distribution area to the state of Pará, Brazil, in eastern Amazonia, to the south of the Amazon river.

MATERIALS AND METHODS

Three dead specimens were collected in 2015 at three locations (Fig. 4.1) on the left bank of the Xingu river in the municipality of Vitória do Xingu, state of Pará, Brazil, by a wildlife rescue company during the flooding of the Belo Monte hydropower dam reservoir. This region is known as the great curve of the Xingu river and encompasses the Xingu-Tapajós moist forest ecoregion (Fig. 4.1), formed by open ombrophilous forests of low-altitude close to sea level (Salomão et al. 2007).

New records of *Marmosa lepida* in southeastern Amazonia

The 3 specimens are deposited and catalogued at the Mammal Collection of the Universidade Federal do Espírito Santo (UFES-MAM). Age criteria were determined by tooth eruption and wear following Voss and Jansa (2009).

The mitochondrial cytochrome b (Cyt b) gene was sequenced for confirmation of taxonomic identification. This marker was chosen because of its efficiency in diagnosing mammals at the species level (Bradley and Baker 2001, Agrizzi et al. 2012). Polymerase chain reactions (PCR) were carried out using 2.5 µl of 10× buffer, 1.0 µl of MgCl₂ at 50 mM, 0.5 µl of deoxynucleotide triphosphate mix (10 mM for each nucleotide), 0.3 µl of each primer at 10 mM, three units of Taq Platinum (Invitrogen Corporation, Carlsbad, California), and 1.0 µl template DNA with the final volume of 25 µL. We used primers MVZ05 and MVZ16 (Smith and Patton 1993) to amplify the first 801 base pairs (bp) of the Cytochrome b gene (Cyt b). PCRs were performed with an initial denaturation temperature of 94 °C for 5 min followed by 39 cycles (30 s denaturation at 94 °C, 45 s annealing at 48 °C and extension for 45 s at 72 °C) and a final extension at 72 °C for 10 min. Samples were sequenced in both directions using the same PCR primers listed before. Sequences were aligned in Geneious R9.1 (Biomatters, Auckland, New Zealand) using ClustalW algorithm and deposited in GenBank (2004) (under accession numbers MG586948, MG586949 and MG586949). We used pairwise p-distance calculated in Geneious to compare sequence divergence to other sequences of *M. lepida* deposited in GenBank (accession numbers HM106376, U34668, AJ606452 and HM106377) and previously identified by experts in the field such as James L. Patton and Robert Voss, as mentioned on the GBIF website (see Table 4.1 for GBIF specimens).

The nomenclature of cranial structures measured followed Voss and Jansa (2009). We took 29 cranial measurements with a digital caliper (Table 4.2).

Capítulo 4

The current distribution area of the species used in the present study follows Cáceres et al. (2016).

RESULTS

New record

Brazil, North Region, state of Pará, left bank of Xingú river (3°20'06" S, 51°47'42" W), an adult female collected on 23 January 2015, UFES-MAM 2921 (field number BM 54809).

Brazil, North Region, state of Pará, left bank of Xingú river (3°13'01" S, 51°45'47" W), an young female collected on 24 February 2015, UFES-MAM 2927 (field number BM 58834).

Brazil, North Region, state of Pará, left bank of Xingú river (3°15'40" S, 51°46'52" W), an sub-adult male collected on 3 June 2015, UFES-MAM 2948 (field number BM 80318)

Identification

We examined the 3 specimens and compared external and cranial morphology with descriptions available in the literature (Creighton and Gardner 2008, Voss et al. 2014, Astúa 2015) to confirm the genetic identification of all 3 individuals (pairwise identity of 98.4% and query cover of 98.33% with reference sequence under Genbank accession number HM106376 for all 3 sequences of *M. lepida* from this study). Significant features of the genus, which distinguish it from other similar genera (e.g. *Gracilinanus* and *Thylamys*), are the presence of a strong supra-orbital process and the absence of an anteromedial process of the alisphenoid portion of the auditory bulla and generally spiral tail scales pattern (Figs 4.2 and 4) (Creighton and Gardner 2008). *Marmosa lepida* is distinguished from other congeners by its smaller size (head and body length 97–120 mm and tail length 140–150 mm) (Table 4.2), brighter reddish dorsal pelage and brighter chestnut fur (Fig. 4.3) (Voss et al. 2014).

Voss et al. (2001) warned about the problems of morphological identification of young individuals, as they could be easily misidentified as *Gracilinanus emilae*. Therefore, our 2 younger specimens (UFES-MAM 2921 and 2948) were analyzed morphologically, with only a few measurements (Table 4.1). The karyotype is unknown, and no sexual dimorphism has been recorded for skull size and shape (Astúa 2015).

DISCUSSION

These new records of *M. lepida* increase the known distribution of the species by about 250 km to the southeast, to the south of Amazon River (Fig. 4.1). This species is currently known from ca. 20 localities (Table 4.1), and they are difficult to capture by conventional methods (Ochoa et al. 2009). Despite a small number of museum specimens of *M. lepida* (Creighton and Gardner 2008), its conservation status in the IUCN red list is Least Concern (Cáceres et al. 2016) because of its wide geographic range (Fig. 4.1).

This arboreal genus occurs in moist forest areas throughout the neotropical region, being replaced by *Gracilinanus*, another genus of arboreal marsupial, in more open and dry areas (e.g., Cerrado of central Brazil). Although *Gracilinanus* also occurs in moist forests, the 2 genera do not appear to co-occur (Creighton and Gardner 2008, Voss et al. 2014). However, we have found one individual of *Gracilinanus emilae* in the same area (BM 63456 = UFES-MAM 2937, Genbank accession number of Cyt-b sequence MG586951), showing that these 2 genera do occur in sympatry and reinforcing the use of reliable taxonomic methods to diagnose them.

The sampling area of the specimens reported here corresponds to the flooded area to impound water for the operation of the Belo Monte hydropower dam. The total flooded area reaches 516 km², spreading across 3 municipalities in the state of Pará, Brazil: Altamira, Vitória do

Capítulo 4

Xingu, and Brasil Novo (Ministério das Minas e energia 2011, Ministério do Meio Ambiente 2017) (Fig. 4.1). This project was very controversial, with low social acceptance, including the scientific community, which argued strongly against the construction of the dam in this region (Nazareno and Lovejoy 2011). The environmental impacts generated by flooding the forest cause not only the loss of habitat, but also changes in flood and droughts dynamics (characteristic of the Amazon region), which directly affect the cycle of the fluvial fauna and the exploitation of the river by local communities and other predators (Winemiller et al. 2016).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Carlos Eduardo Cintra and the field teams of the companies Arcadis and Naturae for collecting and transferring the samples. Juliana de Freitas Justino provided assistance in the molecular laboratory and Ana Heloísa de Carvalho helped with the images. Molecular laboratory work was carried out with the financial support from Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Estado do Espírito Santo (FAPES # 6186431/2013) to LPC. RRG has a PhD scholarship from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). ACL has a postdoctoral fellowship (CAPES/FAPES # 68854315/14). LPC has a fellowship from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

REFERENCES

Agrizzi J, Loss AC, Farro APC, Duda R, Costa LP, Leite YLR (2012) Molecular diagnosis of Atlantic forest mammals using mitochondrial DNA sequences: didelphid marsupials. *The Open Zoology Journal* 5: 2–9. <https://doi.org/10.2174/1874336601205010002>

Astúa D (2015) Order Didelphimorphia. Family Didelphidae (opossums). In: Wilson DE, Mittermeier RA (Eds). Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials. Lynx Edicions, Barcelona, 70–187.

Benson DA, Karsch-Mizrachi I, Lipman DJ, Ostell J, Wheeler DL (2004) GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank). Nucleic Acids Research 33: D34–D38.

<https://doi.org/10.1093/nar/gki063>

Borisenko AV, Lim BK, Ivanova NV, Hanner RH, Hebert PD (2008) DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. Molecular Ecology Resource 8(3): 471–479. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01998.x>

Bradley RD, Baker RJ (2001) A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. Journal of Mammalogy 82: 960–973.

[https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0960:ATOTGS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0960:ATOTGS>2.0.CO;2)

Brito J, Pozo-Zamora G (2015) Ampliación del rango altitudinal de *Marmosa lepida* (Thomas, 1888) (Didelphimorphia: Didelphidae) en el sureste de Ecuador. Graellsia 71(2): e032. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2015.v71.137>

Cáceres N, Solari S, Tarifa T (2016) *Marmosa lepida*. The IUCN Red List of threatened species. Version 2016.3. International Union for Conservation of Nature.

<http://www.iucnredlist.org>. Accessed on: 17-1-2017.

Creighton GK, Gardner AL (2008) Genus *Marmosa* Gray, 1821. In: Gardner AL (Ed) Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats. The University of Chicago Press, Chicago, 51–61.

<https://doi.org/10.7208/chicago/9780226282428.001.0001>

Díaz-Nieto JF, Jansa SA, Voss RS (2015) Phylogenetic relationships of *Chacodelphis* (Marsupialia: Didelphidae: Didelphinae) based on “ancient” DNA sequences. Journal of Mammalogy 97(2): 394–404. <https://doi.org/10.1206/0003->

Capítulo 4

0082(2004)442<0001:OTROMF>2.0.CO;2

Jansa SA, Voss RS (2000) Phylogenetic studies on didelphid marsupials I. Introduction and preliminary results from nuclear IRBP gene sequences. *Journal of Mammalian Evolution* 7(1): 43–77. <https://doi.org/10.1023/A:1009465716811>

Ministério do Meio Ambiente (2017) UHE Belo Monte Perguntas e Respostas. Secretaria de Comunicação Social/PR.

http://www.mma.gov.br/estruturas/182/_arquivos/faq_belomonte_182.pdf. Accessed on: 31-1-2017.

Ministério das Minas e Energia (2011) Projeto da Usina Hidrelétrica de Belo Monte: Fatos e Dados.

<http://www.epe.gov.br/leiloes/Documents/Leilão%20Belo%20Monte/Belo%20Monte%20-%20Fatos%20e%20Dados%20-%20POR.pdf>. Accessed on: 17-2-2017.

Nazareno AG, Lovejoy TE (2011) Energy production: giant dam threatens Brazilian rainforest. *Nature* 478: 37. <https://doi.org/10.1038/478037b>

Ochoa J, García F, Caura S, Sánchez J (2009) Mamíferos de la cuenca del río Caura, Venezuela: listado taxonómico y distribución conocida. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 170: 5–80. <https://doi.org/10.15472/5v3n0h>

Rossi RV, Voss RS, Lunde DP (2010) A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa* part 1. The species in Tate's 'Mexicana' and 'Mitis' sections and other closely related forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 334: 1–83. <https://doi.org/10.1206/334.1>

Salomão RP, Vieira ICG, Suemitsu C, Rosa NA, Almeida SS, Amaral DD, Menezes MPM (2007) The forests of Belo Monte on the great curve of the Xingu River, Eastern Amazon. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi Ciências Naturais* 2(3): 57–153.

Smith MF, Patton JL (1993) The diversification of South American murid rodents:

evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 149–177. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00924.x>

Steiner C, Catzefflis FM (2004) Genetic variation and geographical structure of five mouse-sized opossums (Marsupialia, Didelphidae) throughout the Guiana Region. *Journal of Biogeography* 31(6): 959–973. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01102.x>

Steiner C, Tilak M, Douzery EJP, Catzefflis FM (2005) New DNA data from a transthyretin nuclear intron suggest an Oligocene to Miocene diversification of living South America opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 363–379. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.12.013>

Voss RS, Jansa SA (2009) Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 322: 1–177. <https://doi.org/10.1206/322.1>

Voss RS (2013) *Marmosa lepida* (On-line). Animal Diversity Web http://animaldiversity.org/accounts/Marmosa_lepida/. Accessed on: 25-1-2017.

Voss RS, Lunde DP, Simmons NB (2001) Mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna. Part 2: non-volant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 263: 1–236. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2001\)263<0003:TMOPFG>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2001)263<0003:TMOPFG>2.0.CO;2)

Voss RS, Gutiérrez EE, Solari S, Rossi RV, Jansa SA (2014) Phylogenetic relationships of mouse opossum (Didelphidae, *Marmosa*) with a revised sub-generic classification and notes on sympatric diversity. *American Museum Novitates* 3817: 1–27. <https://doi.org/10.1206/3817.1>

Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, Fluet-Chouinard E, Giarrizzo T, Nam S, Baird IG, Darwall W, Lujan NK, Harrison I, Stiassny MLJ, Silvano RAM, Fitzgerald DB,

Capítulo 4

Pelicice FM, Agostinho AA, Gomes LC, Aberlt JS, Baran E, Petrere M Jr, Zarfl C, Mulligan M, Sullivan JP, Arantes CC, Sousa LM, Koning AA, Hoeninghaus DJ, Sabaj M, Lundberg JG, Armbruster J, Thieme ML, Petry P, Zuanon J, Torrente Vilara G, Snoeks J, Ou C, Rainboth W, Pavanelli CS, Akama A, van Soesbergen A, Sáenz L (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* 351(6269): 128–129. <https://doi.org/10.1126/science.aac7082>

FIGURES

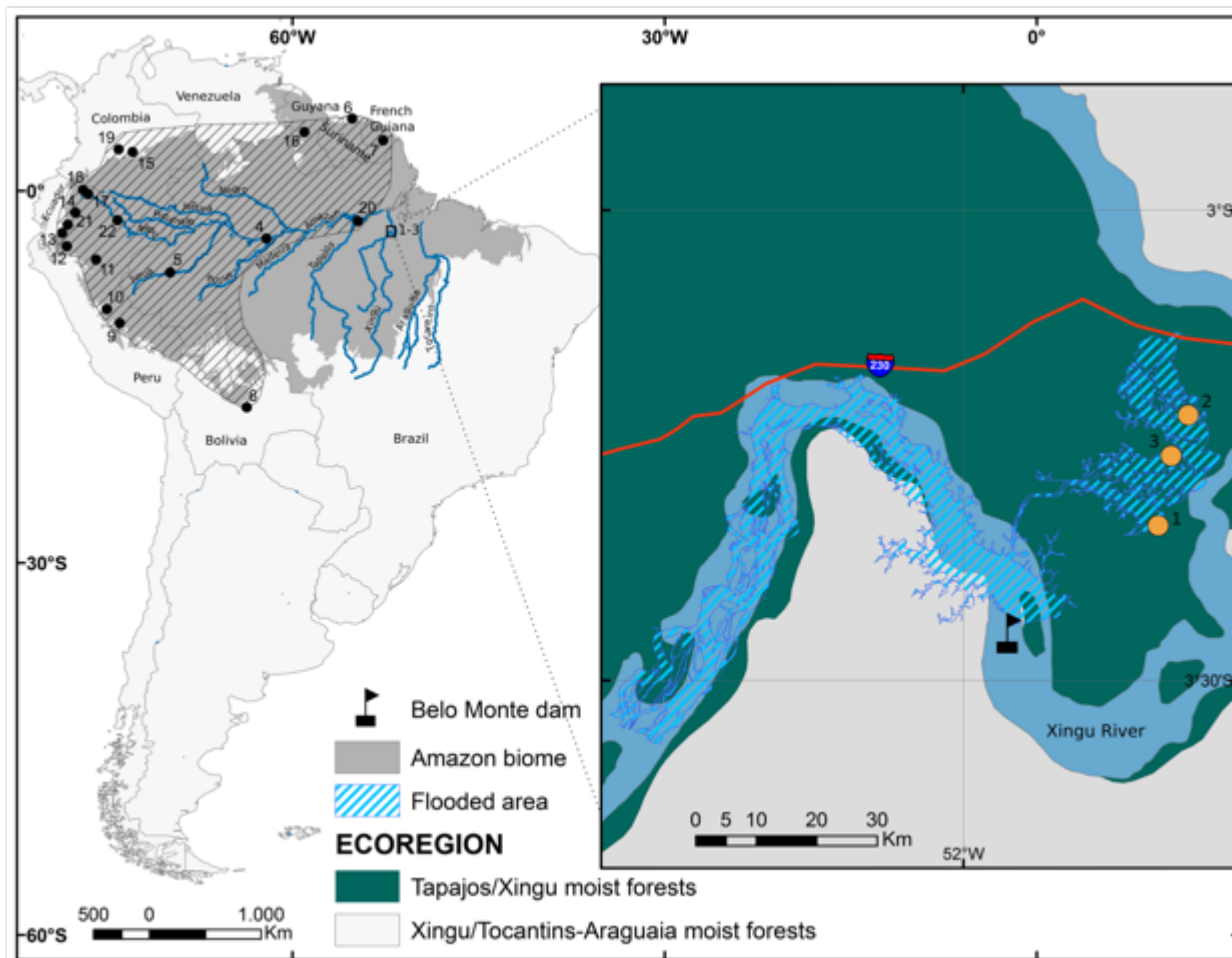


Figure 4.1. Map showing known records occurrence for *Marmosa lepida*. Hatched area represents occurrence range from IUCN red list. Gray area corresponds to Amazonia biome. Black circles correspond to locations of specimens found at online databases (GBIF and GenBank) and/or literature (numbers correspond to localities listed in Table 4.1). Orange circles in the amplified map correspond to collecting localities of the three new specimens of *Marmosa lepida*. Red solid line is the interstate highway (BR-230).

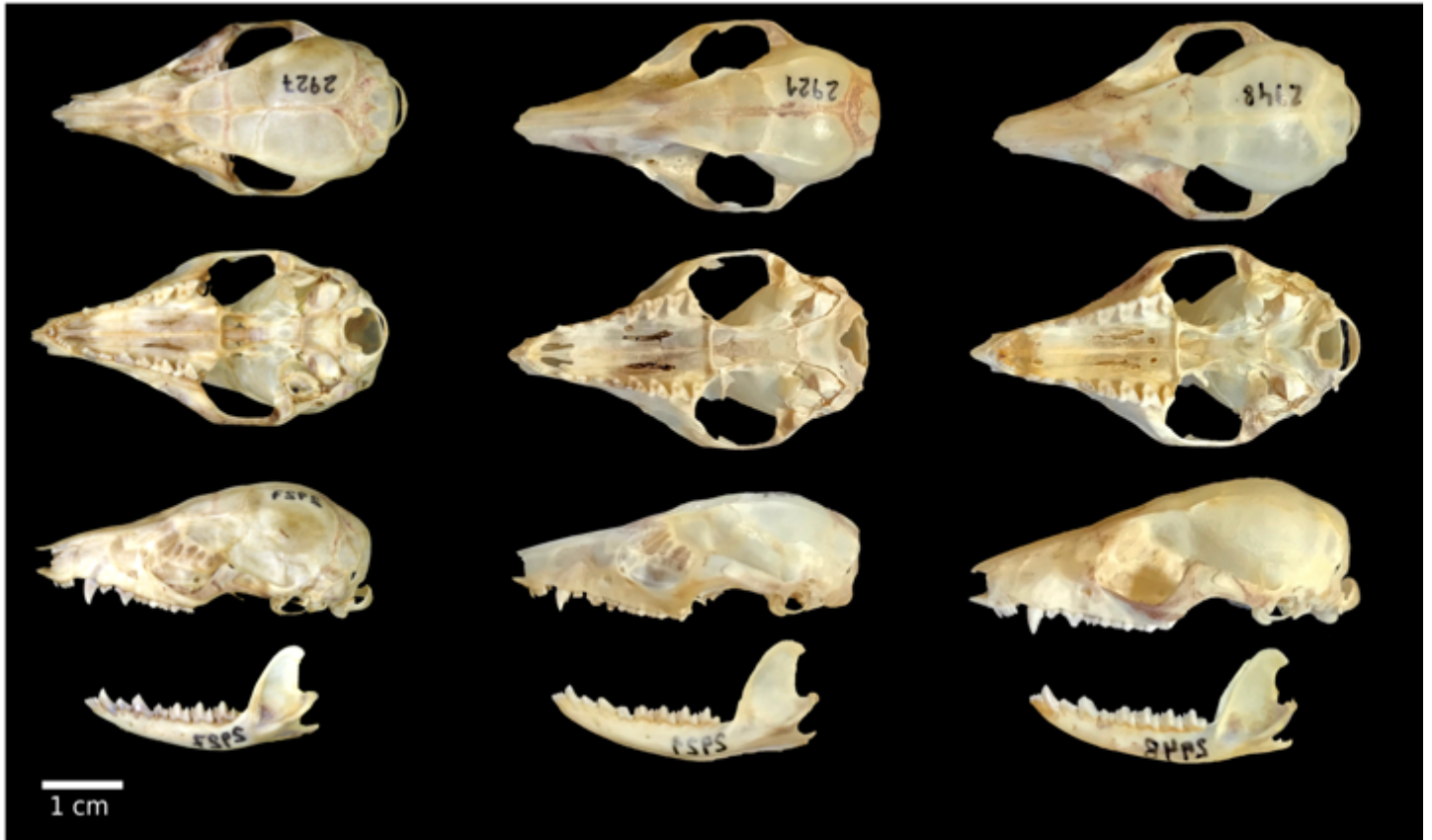


Figure 4.2. Dorsal, ventral and lateral views skulls and mandibles of the three specimens of *Marmosa (Stegomarmosa) lepida* collected at Vitória do Xingu, Pará, Brazil: UFES-MAM 2927 (left), 2921 (middle), 2948 (right).



Figure 4.3. Ventral (above) and dorsal (below) views of two specimens of *Marmosa (Stegomarmosa) lepida* collected at Vitória do Xingu, Pará, Brazil. A) UFES-MAM 2921 and B) UFES-MAM 2948. Scale bar = 1 cm.

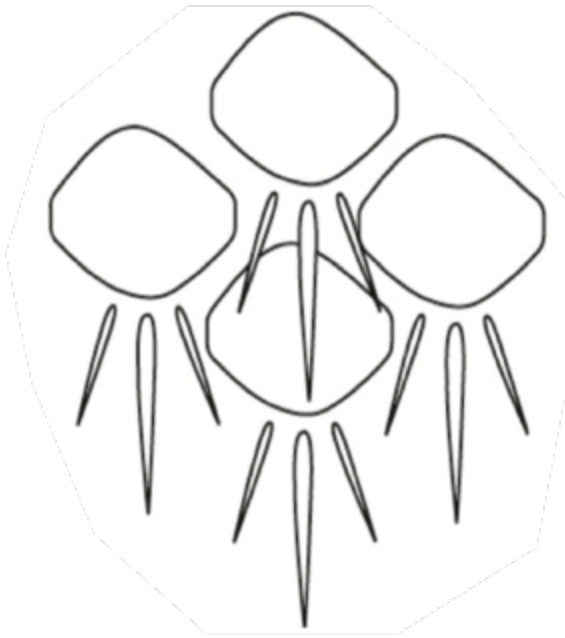


Figure 4.4. Scheme of the scales on the tail and dorsal view of these scales of *Marmosa* (*Stegomarmosa*) *lepida* (UFES-MAM 2921) collected at Vitória do Xingu, Pará, Brazil.

TABLES

Table 4. 1. Records of *Marmosa lepida* sorted according to numbered localities mapped in Figure 4.1, and corresponding reference and/or voucher number and Genbank accession number when available. Global Biodiversity Information Facility = GBIF; Field Museum of Natural History = FMNH; Museum of Vertebrate Zoology = MVZ; Royal Ontario Museum = ROM; Muséum d’histoire naturelle de la Ville de Genève = MHNG; Kansas University Museum = KU; Colección de Mamíferos del Instituto de Ciencias Naturales = ICN-MHN-Ma; University of Michigan Museum of Zoology = UMMZ; Museo de la Escuela Politécnica Nacional = MEPN.

Locality number	Specific locality	Country	Latitude	Longitude	Reference/Voucher/Accession number
1	Left bank of Xingu river	Brazil	03.335 S	051.795 W	This study/ UFES-MAM 2921/(MG586948)
2	Left bank of Xingu river	Brazil	03.217 S	051.763 W	This study/ UFES-MAM 2927 (MG586950)
3	Left bank of Xingu river	Brazil	03.261 S	051.781 W	This study/ UFES-MAM 2948 (MG586949)
4	Codajás	Brazil	03.833 S	062.083 W	Creighton and Gardner (2008)
5	Igarapé Grande	Brazil	06.583 S	069.833 W	Creighton and Gardner (2008)/GBIF: FMNH 140824
6	Paramaribo	Suriname	05.833 N	055.166 W	Creighton and Gardner (2008)

Capítulo 4

7	Les Nouragues	French Guiana	04.083 N	052.666 W	Creighton and Gardner (2008)
8	Buenavista	Bolivia	17.45 S	063.666 W	Creighton and Gardner (2008)
9	Lagarto	Peru	10.66 S	073.900 W	Creighton and Gardner (2008)
10	Puerto Marquez	Peru	09.533 S	074.933 W	Creighton and Gardner (2008)
11	Santa Cruz	Peru	05.55 S	075.800 W	Creighton and Gardner (2008)
12	Amazonas	Peru	04.466 S	078.166 W	Creighton and Gardner (2008); Voss et al. (2014): JLP 7844/GBIF: MVZ 154750, MVZ 154752, MVZ 155245 (HM106378/U34668) and MVZ 181583
13	Galacquiza	Ecuador	03.4 S	078.550 W	Creighton and Gardner (2008)
14	Pastaza	Ecuador	01.733 S	077.483 W	Creighton and Gardner (2008)
15	Meta	Colombia	03.133 N	072.866 W	Creighton and Gardner (2008)
16	Potaro-Siparuni	Guyana	04.75 N	059.02 W	Jansa and Voss (2000); Steiner and Catzeflis (2004); Borisenko et al. (2008); Voss and Jansa (2009); Voss et al. (2014); Díaz-Nieto et al. (2015)/ GBIF: ROM 107034, MHNG-MAM-1705.096

New records of *Marmosa lepida* in southeastern Amazonia

					(EU095427/HM106376/KU171146/ FJ159293/FJ159343/AF257681/AJ606453/AJ606452)
17	San Pablo de Kantesiya	Ecuador	00.26 S	076.44 W	GBIF: MHNG-MAM-1705.096, MHNG-MAM-170.004
18	Santa Cecilia	Ecuador	00.08 N	076.86 W	GBIF: KU 135118, KU 135102
19	Trocha de Guapayita	Colombia	03.35 N	073.99 W	GBIF: ICN-MHN-Ma 1092
20	Near Santarém	Brazil	02.43 S	054.07 W	GBIF: UMMZ 62449
21	Morona Santiago	Ecuador	02.720 S	078.088 W	Brito and Pozo-Zamora (2015)/ MEPN 12313
22	Loreto	Peru	02.366 S	074.083 W	Steiner et al. (2005); Voss et al. (2014)/ AMNH 273186 (HM106377/KM819020/KJ129918/KJ129973/KJ129870/AJ606452/AJ628376/AJ628395/AF257681)

Capítulo 4

Table 4.2. Selected measurements (mm) and weight (g) of three specimens of *Marmosa lepida* from the Belo Monte flooded area, Vitória do Xingu, Pará, Brazil.

	UFES-MAM 2921	UFES-MAM 2927	UFES-MAM 2948
Sex	female	male	male
Age Category	6	3	4
Greatest Length of Skull (GLS)	27.97	23.69	27.78
Condylbasal Length (CBL)	27.28	23.43	26.86
Rostral Length (RL)	10.39	9.32	10.37
Nasal Length (NL)	10.32	8.38	10.75
Palatal Length (PL)	15.97	13.37	15.60
Length of Maxillary Tooth Row (MTR)	11.10	*	11.02
Length of Upper Molar Series (UMS)	5.81	*	5.80
Length of M4 (LM4)	1.37	*	0.87
Width of M2 (WM2)	1.47	*	1.40
Width of M4 (WM4)	2.35	*	1.87

New records of *Marmosa lepida* in southeastern Amazonia

	UFES-MAM 2921	UFES-MAM 2927	UFES-MAM 2948
Height of Upper Canine (HC)	2.15	1.98	1.77
Palatal Breadth (PB)	8.91	*	8.63
Postpalatal Breadth (PPB)	10.63	10.19	10.68
Breadth of Basicranium (BB)	4.12	1.99	3.33
Breadth across Tympanic Bullae (BTB)	8.50	8.84	8.09
Length of Tympanic Bulla (LTB)	4.90	4.57	4.59
Tympanic Bulla Opening (TBO)	1.42	1.62	1.54
Width of Ectotympanic (WET)	2.40	2.18	2.26
Nasal Breadth (NB)	2.82	2.66	3.03
Breadth of Rostrum across Canines (BRC)	4.22	2.44	4.06
Breadth of Rostrum between Jugals (BRJ)	9.76	7.96	7.07
Least Interorbital Breadth (LIB)	4.47	3.92	4.55

Capítulo 4

	UFES-MAM 2921	UFES-MAM 2927	UFES-MAM 2948
Postorbital Constriction (POC)	6.66	4.46	6.30
Breadth of Braincase (BBC)	10.80	10.23	11.24
Zygomatic Breadth (ZB)	15.42	12.45	14.41
Length of Mandible (LM)	19.54	15.93	18.15
Length of Lower Molar Series (LMS)	5.67	*	6.35
Length of m4 (Lm4)	1.28	*	1.78
Width of m2 (Wm2)	0.86	*	0.91
Head-body (H-B)	99	93	99
Tail (T)	142	82	136
Hind Foot (HF)	16	12	16
Ear (E)	17	14	13
Mass (M)	16	6	12

* Measurements not taken.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

1 – Taxonomia integrativa e filogeografia no complexo de espécies *Marmosops pinheiroi*

Nossos dados moleculares mostraram que a diversidade dentro do complexo *M. pinheiroi* é subestimada. No entanto, com base nos resultados dos capítulos 1 e 2, sugerimos manter o cenário conservador com três espécies para o complexo Pinheiroi, incluindo *M. marina*, *M. pinheiroi* e *M. woddalli*. Porém, os cenários com quatro ou cinco espécies não podem ser totalmente descartados. Nesse contexto, a falta de caracteres diagnósticos nas análises morfológicas e morfométricas, incapaz de distinguir a espécie da margem esquerda do Tapajós, foi preponderante para manter a coesão desta espécie *M. marina*. Ainda se destaca a grande variação morfológica intraespecífica e no próprio complexo Pinheiroi.

Sendo assim, sugere-se que futuros trabalhos com o complexo Pinheiroi incluam dados dos cinco clados identificados com dados moleculares, de forma que, não apenas amplie a amostragem do grupo, mas também aumente o esforço amostral ao longo da sua distribuição geográfica. Além disso, para gerar uma nova interpretação nessa incongruência taxonômica observada entre dados moleculares e dados morfológicos, novas linhas de evidência podem ser adicionadas, como por exemplo, dados ecológicos.

A diversificação das espécies do complexo Pinheiroi se iniciou no Mioceno tardio, sendo o evento de cladogênese mais recente ocorrendo no Pleistoceno (margem esquerda do rio Xingú). Entretanto, as diversificações das espécies do complexo ocorreram quase simultaneamente no Plioceno tardio, com os rios Amazonas e Tapajós atuando como barreiras efetivas para a distribuição geográfica e troca de material genético entre os táxons.

Considerações Finais

2 – Inventário faunístico e aumento de distribuição de espécies

Apesar de sua proximidade com a área metropolitana de Manaus, o município de Autazes mostrou-se bastante biodiverso, mesmo com uma riqueza de mamíferos abaixo do esperado. Isso denota o quão pouco conhecemos esse vasto bioma que é a Amazônia e quão necessário se faz ainda estudos básicos de inventariamento. Além de três possíveis novas espécies, foram registradas duas extensões de distribuição conhecida para duas espécies, apontando a relevância de se inventariar inclusive áreas impactadas.

Isso também se mostra verdade para a área inundada da represa de Belo Monte, na grande curva do rio Xingú, onde registramos a rara cuíca *Marmosa lepida* que dificilmente é capturada por métodos convencionais de amostragem e facilmente confundida com outras cuícas.

3 – Perspectivas futuras

Conhecemos muito pouco da biodiversidade Neotropical, e o cenário encontrado para o complexo Pinheiroi aponta como a variedade não está reclusa apenas ao número de espécie, mas também aos padrões e processos geradores de diversidade. Sendo assim, trabalhos como esse elucidam alguns questionamentos perante a complexidade taxonômica do grupo, entretanto abrem novos caminhos para o conhecimento.

Entender a origem da biodiversidade pode nos ajudar elucidar aspectos da história natural das espécies e, como consequência, compreender o seu nicho biológico e as interações com o meio ambiente, fomentando novos estudos, como na escala macroecológica. Sendo assim, novos inventários, coletas e diferentes metodologias científicas, atrelados a estudos de sistemática e taxonomia podem beneficiar imensamente no conhecimento e proteção de nosso imenso patrimônio biótico. Além disso, estudos que contribuam na produção e difusão de dados primários sobre faunas locais ou regionais, são importantes fontes para fomentar

políticas públicas e contribuir para a conservação da biodiversidade, como por exemplo, subsidiando as listas de espécies ameaçadas de extinção.