

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

**Sistemática molecular, biogeografia e diversificação de
Brucepattersonius (Rodentia: Sigmodontinae)**

DAYSE DIAS

**Vitória, ES
Março, 2016**

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

**Sistemática molecular, biogeografia e diversificação de
Brucepattersonius (Rodentia: Sigmodontinae)**

Dayse Dias
Orientador: Yuri Luiz Reis Leite

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

**Vitória, ES
Março, 2016**

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

D541s Dias, Dayse, 1990-
Sistemática molecular, biogeografia e diversificação de
Brucepattersonius (Rodentia: Sigmodontinae) / Dayse Dias.
– 2016.
62 f. : il.

Orientador: Yuri Luiz Reis Leite.
Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e
Naturais.

1. Filogeografia. 2. Roedor - Mata Atlântica. 3. Filogenia. 4.
Biogeografia. 5. Marcadores moleculares. I. Leite, Yuri Luiz
Reis. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de
Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

DAYSE DIAS

**“Sistemática Molecular, biogeografia e diversificação de
Brucepattersonius (Rodentia: Sigmodontinae)”**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Animal.

Aprovada em 31 de março de 2016.

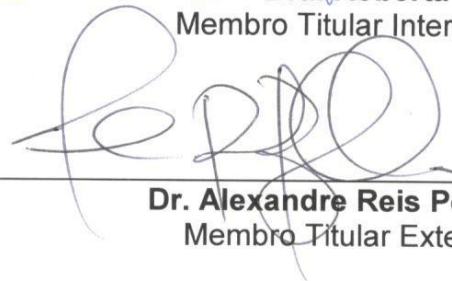
Comissão Examinadora:



Dr. Yuri Luiz Reis Leite
Orientador e Presidente da Comissão - UFES



Dra. Roberta Paresque
Membro Titular Interna - UFES



Dr. Alexandre Reis Percequillo
Membro Titular Externo - USP

Dedico este trabalho ao Thiony Simon, pesquisador jovem e cheio de sonhos que deixou este mundo cedo demais.

AGRADECIMENTOS

Meu primeiro e grande agradecimento vai aos meus pais, que me apoiaram e me motivaram a buscar o que me fizesse feliz profissionalmente. Foram meus companheiros em todas as horas e, inclusive, parceiros em campo.

Minha aventura pelo Espírito Santo começou em Portugal, quando conheci uma pesquisadora que muito admiro e considero uma amiga atenciosa e carinhosa. Obrigada Ritinha, você foi indispensável nos primeiros ensinamentos, no incentivo para vir desenvolver meu mestrado no LaMaB e foi minha parceira querida de cinemas, histórias e tapiocas em Vitória.

Também não seria a "menina dos Bruces" se não tivesse sido acolhida pelo Yuri. Ele não é só um orientador dedicado a quem você sempre pode recorrer, mas é um dos mentores de um laboratório alicerçado no conhecimento sólido, na busca pelo aperfeiçoamento e na responsabilidade por uma pesquisa de excelência, além de um amigo em que posso confiar.

E do LaMaB, o que posso falar? Esse laboratório, cheio de gente diferente, virou minha segunda casa por 2 anos. Como era bom estar aí! Trabalhar ficou tão fácil ao lado dessas pessoas especiais com quem pude discutir ideias, trocar informações, fazer campo, confraternizar em congressos, tomar cafés, dividir risadas, resolver cruzadinhas. Minha pesquisa foi sempre cheia de inconstâncias e vocês não hesitaram em dispor um tempinho de suas vidas para me ajudar: Rafa, Jê, Lelê, Vitim, Mattheus, Monique, João, Rici, Edú, Paulo Victor, Rodrigo, Renato, Matheus, Léo, Thabata, Thamilla, Bruna, Sarah. Um obrigada ainda mais especial àquelas pessoas que acompanharam de perto minha trajetória e estiveram sempre presentes para compartilhar minhas angústias e me auxiliar de modo abnegado: Ju, Roger, Rita, Ana e Carol.

No trajeto entre LaMaB e Núcleo, algumas portas se abriram e conheci mais pessoas incríveis, com que eu dividi muitos almoços, conversas, dúvidas e mistérios moleculoides. Elas trouxeram harmonia àquele lugar: Jhow, Jardel, Tuca, Andrezão, Diego, Victor, Thaís, Duds, Isa, Dani, Lu, Juan, Felipão, Thiony e todos aqueles que a memória falhou e não permitiu apontar. A Kamila, por ter me recebido de modo tão acolhedor em Vitória. Sinto que cresci muito nesses dois anos, tanto na esfera

profissional, por ter acesso a tantas experiências e instrumentos novos, quanto pessoal, por conhecer e partilhar momentos com pessoas queridas.

Meu obrigada também aos professores dedicados com quem tive aula e que me mostraram que ensinar é realmente uma arte.

Agradeço ainda às coleções e aos pesquisadores que dispuseram de tecidos e dados que permitiram a realização deste trabalho; em especial, ao Jorge Cherem por me acreditar neste projeto e me incentivar a contribuir para o conhecimento da mastofauna do sul do Brasil.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo a Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) pelos recursos que subsidiaram os custos dos equipamentos e reagentes necessários para os experimentos junto ao Núcleo de Genética Aplicado à Conservação da Biodiversidade. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado que permitiu o desenvolvimento desse trabalho.

Aos componentes da banca, pela disponibilidade em avaliar e contribuir para melhoria deste trabalho.

A minha família, por ser meu ponto de apoio e fonte de carinho eternos. Ao Léo, por me apresentar Vitória, seu mundo e me dar amor e suporte durante o período do mestrado. A todos que passaram por minha vida e que de algum modo contribuíram para que eu estivesse concluindo mais esta parte do percurso.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO _____	1
2. MATERIAIS E MÉTODOS _____	4
2.1. Obtenção do material genético _____	4
2.2. Análises filogenéticas e estimativas de tempos de divergência interespecíficas _____	5
2.3. Análises demográficas e estimativas de tempo de divergência intraespecíficas _____	7
3. RESULTADOS _____	9
3.1. Relações filogenéticas e tempo de divergência entre espécies de <i>Brucepattersonius</i> _____	9
3.2. Diversidade genética e diferenciação populacional intraespecífica	11
4. DISCUSSÃO _____	14
4.1. Identidade taxonômica das espécies de <i>Brucepattersonius</i> _____	14
4.2. Relações filogenéticas entre as espécies de <i>Brucepattersonius</i> _____	15
4.3. Biogeografia de <i>Brucepattersonius</i> _____	16
4.4. Diversidade genética e diferenciação populacional intraespecífica	21
5. CONCLUSÕES _____	26
6. REFERÊNCIAS _____	28
TABELAS _____	38
FIGURAS _____	49

RESUMO

Brucepattersonius Hershkovitz compreende roedores cricetídeos de hábitos terrestres e semi-fossoriais que ocupam predominantemente regiões de florestas e campos subtropicais e áreas de maior altitude em zonas tropicais da América do Sul. A descrição do gênero é muito recente (1998) e muitos aspectos de sua distribuição geográfica, relações filogenéticas e processos evolutivos são pouco conhecidos. O presente estudo buscou avaliar a diversidade molecular e as relações de *Brucepattersonius* e inferir processos históricos ligados à diversificação do gênero a partir de uma hipótese filogenética com dados de cinco loci. Quatro linhagens evolutivas foram identificadas: três foram associadas a espécies descritas (*Brucepattersonius griserufescens*, *Brucepattersonius soricinus*, *Brucepattersonius iheringi*) e uma não apresenta forma nominal estabelecida (*Brucepattersonius* sp.). Além disso, os dados sugerem que *Brucepattersonius igniventris* é provavelmente um sinônimo-júnior de *B. soricinus*. Foi possível reconhecer dois clados supraespecíficos, um com distribuição no sudeste (*B. griserufescens* + *Brucepattersonius* sp.) e outro (*B. soricinus* + *B. iheringi*) encontrado na região sul e sudeste da Mata Atlântica. A diversificação do gênero ocorreu principalmente durante o Plioceno-Pleistoceno e sua história evolutiva parece estar relacionada à complexidade topográfica, às alterações na cobertura vegetal moduladas pelas mudanças climáticas pleistocênicas e aos movimentos neotectônicos. Os dados genéticos revelaram padrões filogeográficos idiossincráticos para as espécies. *Brucepattersonius griserufescens* figura como uma espécie relictual sujeita a gargalos populacionais e efeitos fundadores em ambientes alto-montanos do Parque Nacional do Caparaó. *Brucepattersonius* sp. e *B. soricinus* têm fraca estruturação demográfica associada à topografia complexa das áreas montanhosas do sudeste. Já *B. iheringi* apresenta sinais de expansão populacional recentes em latitudes mais ao sul da distribuição do bioma. Futuras investigações relacionadas a *Brucepattersonius* devem focar na descrição de novas espécies e na melhor diagnose morfológica das unidades evolutivas moleculares.

Palavras-chave: Akodontini, ciclos climáticos, filogeografia, Mata Atlântica, montanhas tropicais.

ABSTRACT

Brucepattersonius Hershkovitz comprises terrestrial and semi-fossorial cricetid rodents, which occupy forests and montane grasslands in the Atlantic Forest of South America. The genus was recently described (1998) and many aspects of its geographic distribution, phylogenetic relationships, and evolutionary processes are still poorly known. In this study, we aimed to evaluate genetic diversity and the relationships of *Brucepattersonius* and infer historical processes related to the genus diversification based on phylogenetic hypothesis from a five loci matrix. Four distinct lineages were recovered: three were associated to species already named (*Brucepattersonius griserufescens*, *Brucepattersonius soricinus*, *Brucepattersonius iheringi*) and one was not attributed to any nominal form and it may represent a new species (*Brucepattersonius* sp.). Also, *Brucepattersonius igniventris* is apparently a junior synonym of *B. soricinus*. Two supraspecific clades were recognized: (*B. griserufescens* + *Brucepattersonius* sp.) distributed along southeastern, and (*B. soricinus* + *B. iheringi*), occurring both in southern and southeastern portions of Atlantic Forest Biome. The diversification of this genus occurred mainly during Pliocene-Pleistocene and its evolutionary history appears to be connected to topographic complexity, forest cover distribution during Pleistocene climatic cycles, and neotectonic activity. Additionally, genetic data revealed idiosyncratic phylogeographic patterns for the species. *Brucepattersonius griserufecens* is relictual on the mountaintop of Caparaó National Park, comprising a small population subject to bottlenecks and founder effects. *Brucepattersonius soricinus* and *Brucepattersonius* sp. showed a weak genetic structure associated to the topographic complexity of mountain areas in southeastern Brazil. *Brucepattersonius iheringi* showed signs of recent population expansions in southern latitudes of the Atlantic Forest. Further investigations on *Brucepattersonius* should focus on the description of the new molecular lineages and a better morphological diagnosis for the other species.

Keywords: Akodontini, Atlantic Forest, climatic cycles, phylogeography, tropical mountains.

1. INTRODUÇÃO

Brucepattersonius Hershkovitz 1998 é um roedor sigmodontíneo endêmico da Mata Atlântica (Bonvicino et al., 2008). Encontra-se distribuído na região sul do bioma desde o nível do mar até regiões montanhosas e, na porção sudeste ocorre de forma disjunta em áreas de maior altitude (Vilela et al., 2015). Sua descrição é muito recente (Hershkovitz, 1998) e foi realizada a partir de caracteres morfológicos externos e craniodentários e inclui *B. iheringi* (anteriormente atribuída ao gênero *Oxymycterus*) e 4 novas espécies: *B. soricinus*, *B. igniventris*, *B. griserufescens* e *Brucepattersonius albinasus* (Hershkovitz, 1998). *Brucepattersonius griserufescens* é encontrada no Parque Nacional do Caparaó (divisa entre Minas Gerais e Espírito Santo); *Brucepattersonius iheringi* tem uma distribuição mais ampla, que abrange desde o norte do Paraná até o Rio Grande do Sul; *Brucepattersonius igniventris* ocupa o sudeste de São Paulo; e *Brucepattersonius soricinus* do leste de São Paulo ao Paraná (Hershkovitz, 1998; Vilela et al., 2015).

Espécimes de Misiones, Argentina, atribuídos a *Oxymycterus iheringi* por Massoia (1963) e Massoia e Fornes (1969), foram tratados por Hershkovitz (1998) como uma possível nova espécie de *Brucepattersonius*. A partir da análise da morfologia externa, craniana, dentária, cromossômica e dados morfométricos, Mares e Braun (2000) descreveram as espécies *Brucepattersonius guarani*, *Brucepattersonius misionensis* e *Brucepattersonius paradisus*, com base em apenas um espécime cada (designados como holótipos) que foram coletados em localidades muito próximas na província de Misiones, nordeste da Argentina.

Brucepattersonius era considerado estreitamente relacionado ao gênero *Oxymycterus* (ver Hershkovitz, 1998). No entanto, redefinições nos agrupamentos de gêneros de Sigmodontinae, baseados em análises filogenéticas utilizando marcadores moleculares, mostraram que ele está mais próximo dos gêneros *Blarinomys* e *Lenoxus*, da tribo Akodontini (Barros et al., 2009; D'Elía, 2003; Leite et al., 2014; Smith e Patton, 1999). *Brucepattersonius* é grupo-irmão de *Blarinomys* com base em sequências do gene mitocondrial citocromo b e pela análise concatenada com o gene nuclear IRBP (D'Elía, 2003; Leite et al., 2014; Parada et al., 2013; Salazar-Bravo et al., 2013; Smith e Patton, 1999).

Dados moleculares também permitiram reconhecer *B. albinasus* como sinônimo-júnior de *B. griserufescens* (Vilela et al., 2006), espécies anteriormente consideradas simpátricas na localidade-tipo, o Parque Nacional do Caparaó. As duas características morfológicas externas diagnósticas da espécie, a região clara ao redor do rinário e tufo de pelos na ponta da cauda (Hershkovitz, 1998), não foram suficientes para distingui-las, dada a grande similaridade genética (Vilela et al., 2006).

Brucepattersonius possui outras incertezas taxonômicas quanto à delimitação de suas espécies. Por exemplo, diferenças morfológicas diagnósticas de *B. igniventris* possivelmente representam mudanças ontogenéticas de *B. soricinus* (Abreu-Júnior et al., 2012), indicando que constituam uma única entidade evolutiva (Vilela, 2005). Do mesmo modo, as características utilizadas para propor uma nova espécie de *Brucepattersonius* por Hershkovitz (1998) e diagnosticar outras três para a região Misiones por Mares e Braun (2000) podem ser apenas variações ontogenéticas de *B. iheringi*.

Ao explorar as relações filogenéticas dentro de Sigmodontinae, Smith e Patton (1999) verificaram a ocorrência de duas linhagens geneticamente distintas de *Brucepattersonius* em amostras de localidades em São Paulo e Minas Gerais, com suas ocorrências simpátricas em um dos locais (Brejo da Lapa, Itamonte, MG). Estas duas linhagens também são referidas por Vilela (2005) e atribuídas, respectivamente, a *B. soricinus*, espécie-tipo do gênero, e a outra espécie não associada a qualquer das formas nominais.

Há um desconhecimento dos limites da distribuição geográfica das espécies de *Brucepattersonius*, das relações filogenéticas entre elas e dos processos históricos responsáveis pela restrição do fluxo gênico nesse gênero. A distribuição de *Brucepattersonius* em regiões de clima frio e o seu padrão altitudinal de distribuição são um indicativo de que suas populações possam ter respondido às mudanças na cobertura vegetal durante o Pleistoceno e que seja responsável pela diversificação de linhagens evolutivas recentes. Entretanto, vários eventos parecem ter moldado a diversificação na Mata Atlântica (Costa, 2003) e para espécies que habitam florestas e campos montanos, a diferenciação entre as comunidades não parece estar ligada somente a episódios de disjunção de habitats austrais frios e úmidos (Gonçalves et al., 2007).

Os objetivos do presente estudo foram: I) inferir uma filogenia de *Brucepattersonius* spp. a partir de uma matriz de dados moleculares de 5 loci; II) estimar os tempos de divergência entre as espécies de *Brucepattersonius* e associar os eventos de especiação aos processos históricos; III) examinar padrões de diversidade genética ao longo da distribuição geográfica das amostras de *B. soricinus* e *B. iheringi* e inferir processos de diferenciação intraespecífica; IV) Comparar a história de diversificação de *Brucepattersonius* com a de outros organismos da Mata Atlântica, em busca de padrões evolutivos para o bioma.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Obtenção do material genético

Amostras de tecidos de 112 exemplares (Tabela 1) de *Brucepattersonius* foram obtidas das Coleções de Mamíferos da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Universidade Regional de Blumenau (FURB), Laboratório de Genética Animal da UFES (LGA), *Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley* (MVZ), Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e diretamente dos pesquisadores Ana Cláudia Delciellos, Marcelo Passamani e Renata Pardini. Espécimes e sequências disponíveis no *GenBank* utilizados como grupos externos estão listados na Tabela 2.

A extração do DNA foi realizada através da digestão do tecido com proteinase K seguida de extração salina (Bruford et al., 1992). Os produtos foram quantificados no espectrofotômetro NanoDrop ND-1000 (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA) e utilizados em uma diluição máxima de 100 ng/μL.

A qualidade do DNA extraído foi verificada em gel de agarose 1%. Amostras que apresentaram DNA degradado, tiveram os tecidos submetidos à nova extração com incubação a 65°C em resina *Chelex* 5% ou com o *kit DNeasy Blood & Tissue* (QIAGEN Inc., Valencia, CA), seguindo as instruções do fabricante. Amostras retiradas de peles de museu, ossos ou tecidos de músculos secos em crânios foram submetidos a um protocolo de extração descrito por Bi et al. (2013) com o *kit DNeasy Blood & Tissue* em uma sala estéril.

Foram amplificados através da reação em cadeia da polimerase (PCR) cinco loci: o gene mitocondrial citocromo b (CitB) (Smith e Patton, 1993) e fragmentos de quatro genes nucleares, o íntron 7 do β-fibrinogênio (βfib) (Matocq et al., 2007), o segundo íntron da pré-pró-insulina 1 (Ins) (Cañón et al., 2014), o segundo íntron da álcool desidrogenase (Adh) (Amman et al., 2006) e o primeiro éxon da proteína de ligação do interfotorreceptor retinoide (IRBP) (Stanhope et al., 1992), através de *primers* e condições específicas (Tabela 3). Sequências de Adh e IRBP foram produzidas somente para indivíduos que apresentaram haplótipos distintos e pertenciam a clados diferentes na árvore de CitB.

Cada PCR teve um volume de reação de 13 µl, composto por 9,05 µl de ddH₂O, 1,25 µl de 10x-*buffer*, 0,5 µl de MgCl₂ (50 mM), 0,25 µl de dNTP (10 mM), 0,15 µl de cada *primer* (10 µM), 0,15 µl de Taq DNA polimerase (Invitrogen Life Technologies, Waltham, MA) e 1 µl de DNA extraído.

Os produtos amplificados foram purificados com as enzimas ExoSAP-IT (Affymetrix, Santa Clara, CA). A detecção das sequências foi feita no sequenciador automático ABI 3500 (Applied Biosystems Inc., Foster City, CA) com cada primer utilizado na amplificação, a fim de comparar as sequências complementares e aumentar a confiabilidade da sequência final.

Os eletroferogramas foram analisados e as sequências editadas manualmente e alinhadas utilizando o algoritmo de alinhamento do Geneious R7 v. 7.1.2 (Kearse et al., 2012). Para CitB e IRBP, as sequências foram traduzidas, a fim de verificar se constituíam cópias ortólogas com quadros de leitura abertos.

Os picos duplos nos dois sentidos da sequências dos marcadores nucleares foram codificados como sítios ambíguos de acordo com código da IUPAC (*International Union of Pure and Applied Chemistry*). A separação dos haplótipos nos indivíduos heterozigotos foi realizada utilizando o algoritmo PHASE (Stephens e Donnelly, 2003) executado na configuração padrão no DnaSP v.5 (Librado e Rozas, 2009). Os haplótipos dos heterozigotos indel foram separados na plataforma online Champuru v.1.0 (Flot, 2007).

2.2. Análises filogenéticas e estimativas de tempos de divergência interespecíficas

As relações filogenéticas entre os haplótipos de cada marcador foram estimadas através da Inferência Bayesiana (IB) no programa MrBayes v.3.2.3. (Ronquist e Huelsenbeck, 2003) e pela Máxima Verossimilhança (MV) no programa RaxML (Stamatakis, 2014). O modelo mais apropriado de substituição nucleotídica foi inferido no Partition Finder (Lanfear et al., 2012) usando o critério de informação de Akaike (AIC) e com os grupos externos na matriz de dados. Os melhores modelos de substituição nucleotídica classificados pelo AIC na análise concatenada foram para CitB, GTR+I+G; Ins, HKY+G; e βfib, Adh e IRBP, GTR+G.

A árvore de espécies foi estimada através de um modelo coalescente multi-espécies no *BEAST (Heled e Drummond, 2010) com os 5 loci gênicos e modelos não-ligados. As possíveis espécies foram atribuídas com base nos haploclosos resultantes da análise de individual da matriz de CitB. As árvores foram amostradas a cada 10.000 gerações em 100.000.000 percorridas.

Os valores de *bootstrap* para suporte dos clados na análise de MV foram calculados usando 1.000 pseudoreplicações. As árvores de haplótipos da IB foram amostradas a cada 1.000 gerações em 10.000.000 percorridas. A distribuição estacionária das cadeias de Markov foi verificada através do TRACER v.1.6 (Rambaut e Drummond, 2013) e as árvores consenso foram obtidas após um *burn-in* de 10%, gerando as probabilidades posteriores bayesianas (PPB) para cada nó. As árvores foram enraizadas com sequências de cada marcador dos gêneros *Akodon*, *Bibimys* e *Blarinomys*. As filogenias foram inferidas tanto para cada marcador individualmente quanto para matrizes concatenadas, com modelos inferidos para cada partição dos dados referente aos diferentes marcadores. Os suportes das MV foram considerados altos acima de 75%, moderados para valores entre 50% e 75% e baixos para valores menores de 50%. Para a IB, foram considerados de elevado suporte os nós com valores de probabilidade posterior iguais ou maiores que 0,95.

As distâncias genéticas médias par-a-par dentre e entre os clados foram calculadas a partir do modelo de distância p não-corrigida (p -dist) no MEGA v.6 (Tamura et al., 2013) e expressas em porcentagem.

O tempo de divergência entre os clados (tempo para o ancestral comum mais recente, t_{ACMR}) foi estimado a partir da matriz concatenada dos cinco loci gênicos utilizando o relógio molecular relaxado com taxas log-normal não-correlacionadas no BEAST v.2.0 (Bouckaert et al., 2014), permitindo que as taxas evolutivas variem entre os ramos da árvore. Os dados faltantes na matriz com 4.055 pb compreendem marcadores não sequenciados para os grupos externos a *Brucepattersonius*, cujos dados disponíveis foram obtidos no GenBank (Tabela 2), além de gaps resultantes do alinhamento dos íntrons. A utilização de vários loci gênicos que segregam independentemente procurou minimizar a variação associada às estimativas de tempo de divergência pela replicação independente do processo de coalescência (Arbogast et al., 2002).

Foram definidos 3 pontos de calibração com os fósseis *Scapteromys hershkovitzi* (2,2 Ma) (Quintana, 2002), *Oxymycterus cf. rufus* (1,0 Ma) e *Akodon s.l.* (2,7 Ma) (Pardiñas et al., 2002). Para estes pontos foi designada a distribuição log-normal como *prior*, já que ela atribui maior probabilidade a uma idade nodal mais antiga que a idade do fóssil (Ho e Phillips, 2009). Foram utilizados pontos de calibração próximos a *Brucepattersonius* e apenas para nós da árvore com suporte e cuja evidência fóssil apresentasse robusta identificação taxonômica e dos membros de seu clado (ver Leite et al., 2014). Todos os nós foram restringidos com base na árvores de Sigmodontinae disponíveis na literatura mais recente (Leite et al., 2014; Leite et al., 2015; Parada et al., 2015) e com as relações obtidas na árvore de espécies de *Brucepattersonius*. As análises realizadas no MrBayes v.3.2.3 e BEAST v.2.0 foram executadas na plataforma CIPRES (<https://www.phylo.org/portal2>).

2.3. Análises demográficas e estimativas de tempo de divergência intraespecíficas

A fim de avaliar os padrões históricos de tamanho populacional de *B. iheringi* e *B. soricinus*, foram construídos *Bayesian skyline plots* (BSP) a partir dos dados de CitB, utilizando a taxa de mutação encontrada para estas espécies na árvore de datação deste gene, através de um relógio molecular relaxado log-normal no BEAST v.2.0. Esta taxa de mutação também foi estabelecida para estimar o tempo de divergência entre os clados de *B. soricinus*.

A estruturação geográfica da variação genética dentro das espécies foi analisada qualitativamente através de uma rede de haplótipos por agrupamento com base na mediana a partir de matrizes de dados de CitB e β fib no Network v.4.6 (Bandelt et al., 1999).

A fim de identificar grupos populacionais homogêneos entre as localidades amostradas de *B. iheringi* e *B. soricinus*, foi realizada uma análise espacial da variância molecular no SAMOVA v.1.0 (Dupanloup et al., 2002). Foram estimados os valores de F_{CT} , F_{ST} e F_{SC} para diferentes agrupamentos ($K = 2-7$ em *B. soricinus*; $K = 2-9$ em *B. iheringi*), a fim de se verificar a porcentagem de variação entre grupos, entre populações de cada grupo e dentro das populações, respectivamente. A avaliação destes agrupamentos buscou um valor máximo de F_{CT} e o menor número

de grupos com populações únicas. A significância de uma única população foi testada através de uma análise molecular de variância (AMOVA) no ARLEQUIN v.3.5 (Excoffier e Lischer, 2010). Caso o valor de F_{ST} fosse menor que 0,25, considerou-se a população panmítica com diferenciação moderada. O p-valor foi estimado com 10.000 permutações.

O número de haplótipos (h), sítios polimórficos, diversidades haplotípica (Hd) e nucleotídica (Π) foram estimados no DnaSP v.5. Desvios à neutralidade foram verificados através dos testes D de Tajima (1989) e o F_s de Fu (1997). Simulações coalescentes foram realizadas para testar cenários de expansão demográfica e as análises foram consideradas significativas para expansão quando $p < 0,05$ em 1.000 pseudoréplicas.

Eventos de expansão demográfica recente nas populações de *B. iheringi* e *B. soricinus* foram analisadas através das distribuições *mismatch* executadas no DnaSP v.5 (Librado e Rozas, 2009). Distribuições multimodais são esperadas para populações em equilíbrio com tamanho estável, enquanto distribuições unimodais indicam populações experimentaram expansões demográficas recentes (Harpending, 1994).

A fim de verificar a correlação entre as distâncias genéticas (F_{ST} pareados) e geográficas, foi realizado o teste de Mantel na plataforma online *Isolation by Distance web service* v.3.23 (Jensen et al., 2005). A matriz de distância geográfica foi obtida a partir das coordenadas decimais das localidades no *Geographic Distance Matrix Generator* (Ersts, 2014).

3. RESULTADOS

Foram obtidas sequências de CitB de 111 amostras, de β fib de 104 amostras, de Ins de 61 amostras de *Brucepattersonius*, o que compreende um total de 41 haplótipos de CitB, 53 de β fib e 23 de Ins. Das 62 amostras sequenciadas para Adh foram encontrados 25 haplótipos e das 44 amostras de IRBP foram obtidos 26 haplótipos. A matriz de dados de CitB somente de *Brucepattersonius* inclui sequências de 801 pb com 67 sítios variáveis. O alinhamento da matriz de dados de β fib apresentou 673 pb, com 69 sítios polimórficos e apenas um sítio com gap. A matriz de dados do alinhamento de Ins correspondeu a 635 pb com 42 sítios variáveis e 45 sítios com gaps. Já o alinhamento de IRBP apresentou 1.248 pb com 59 sítios polimórficos. E Adh teve um alinhamento de 667 pb com 38 sítios polimórficos e 5 sítios com gaps.

Para 36 espécimes (Tabela 1), resultaram somente sequências parciais de CitB (443 pb), dada a identificação de ambiguidades na codificação de bases utilizando a combinação dos primers MVZ05 e MVZ16, que podem estar associadas a pseudogenes.

3.1. Relações filogenéticas e tempo de divergência entre espécies de *Brucepattersonius*

De modo geral, as relações entre as espécies de *Brucepattersonius* recuperada nas árvores dos diferentes genes, na árvore concatenada e na árvore de espécies foram distintas. O monofiletismo de *Brucepattersonius* foi recuperado com elevado suporte na árvore de espécies (PPB = 0,998) e sua topologia foi utilizada para comparação com as outras árvores (Fig. 1). As árvores dos genes Adh (PPB = 0,99; SB = 93) e IRBP (PPB = 0,96; SB = 79) também evidenciaram o monofiletismo do gênero, utilizando os dois critérios de otimização (Fig. 2 e 3, respectivamente). O monofiletismo de *Brucepattersonius* também foi recuperado na árvore concatenada com todos os marcadores (Fig. 4), mas sem suporte (PPB = 0,86). *Blarinomys* ficou interno a *Brucepattersonius* nas árvores de IB e MV da matriz de dados de CitB (Fig. 5) e β fib (Fig. 6), onde aparece em uma politomia com algumas linhagens de *Brucepattersonius*. Esse gênero foi recuperado parafilético em relação a *Blarinomys*

com elevado suporte (PPB = 0,99; SB = 76) somente na análise da matriz de Ins (Fig. 7).

Dentre as árvores de genes, somente a da matriz de CitB evidenciou as quatro linhagens evolutivas independentes correspondentes às espécies de *Brucepattersonius*. A árvore de espécies (Fig. 1) recuperou as relações entre estas quatro linhagens evolutivas distintas com robusto suporte. Três linhagens foram identificadas como *B. iheringi*, *B. soricinus*, *B. griserufescens*. Um dos clados não pôde ser associado a nenhuma das formas nominais descritas e pode representar uma nova espécie para o gênero, como já mencionado na literatura (Vilela, 2005). A identidade taxonômica foi conferida aos clados através da observação de caracteres morfológicos diagnósticos em alguns dos exemplares amostrados (descritos em Abreu-Júnior, 2013; Hershkovitz, 1998; Jung and Christoff, 2003; Vilela, 2005), bem como, pela proximidade em relação às localidades-tipo (Fig. 8).

A topologia da árvore de espécies revelou dois clados supraespecíficos e irmãos bem diferenciados (A e B, Fig. 1): (*B. iheringi* + *B. soricinus*) e (*B. griserufescens* + *Brucepattersonius* sp.). As sequências de β fib e Ins também estão estruturadas nestes dois clados, mas as árvores não resolveram a relação entre eles. As 3 linhagens correspondentes a *B. soricinus*, *Brucepattersonius* sp. e *B. griserufescens* aparecem na árvore de Adh, mas os haplótipos de *B. iheringi* não estão agrupados. A árvore de IRBP recuperou todas as linhagens e a relação entre os clados A e B, apesar de ter apresentado baixo suporte estatístico tanto para o clado de *B. iheringi* (PPB = 0,65; SB = 53), quanto para a linhagem B (PPB = 0,71; SB = 53).

As distâncias par-a-par entre os haplótipos das espécies de *Brucepattersonius* dentro dos grupos A e B foram menores do que entre espécies de linhagens distintas (Tabela 4). As divergências genéticas de CitB entre as espécies de *Brucepattersonius* (Tabela 4) foram relativamente altas (p-dist = 6,10–8,86%) quando comparadas às divergências em relação a *Blarinomys* (p-dist = 9,09–9,98%) e os outros grupos externos (*Akodon* e *Bibimys*, p-dist = 11,5 – 13,9%).

Os indivíduos de *B. griserufescens* encontraram-se restritos à localidade-tipo, o Parque Nacional do Caparaó (MG/ES, localidade 1, Fig. 8). *Brucepattersonius* sp. apresentou amostras nos maciços da Serra do Mar (Serras dos Órgãos e da

Bocaina, localidades 2 e 3, respectivamente, na Fig. 8) e Serra da Mantiqueira (localidades 4 e 5 na Fig. 8). *Brucepattersonius soricinus* encontra-se distribuído desde os planaltos do Paraná (localidade 20, Fig. 8) até a porção nordeste da Serra do Mar, na região sul do Rio de Janeiro (localidade 3, Fig. 8). A ocorrência simpátrica de *Brucepattersonius* sp. e *B. soricinus* foi registrada na localidade de Paraty (RJ, localidade 3, Fig. 8). As três espécies com distribuição predominante a sudeste do Brasil ocorreram em áreas de altitude elevada (maiores que 1.000 m). Já *B. iheringi* forma um clado com haplótipos distribuídos em regiões de 100 a 1.000 m de altitude nos estados de Santa Catarina, sul do Paraná e norte do Rio Grande do Sul.

O t_{ACMR} entre *Brucepattersonius* e *Blarinomys* foi estimado em 3,21 Ma (2,27–4,39 Ma), correspondendo ao Plioceno Superior (Fig. 9). A divergência das linhagens de *Brucepattersonius* aconteceram predominantemente durante o Pleistoceno Médio. A cladogênese inicial de *Brucepattersonius*, que resultou em duas linhagens A e B, foi estimada para 2,46 Ma (1,68–3,36 Ma), ou seja na transição Plioceno-Pleistoceno. A diferenciação entre *Brucepattersonius* sp. e *B. griserufescens* aconteceu há 1,65 Ma (0,99–2,38 Ma), enquanto *B. iheringi* e *B. soricinus* divergiram mais recentemente há 1,25 Ma (0,78–1,79 Ma).

3.2. Diversidade genética e diferenciação populacional intraespecífica

Foram encontrados apenas dois haplótipos de CitB entre as 11 amostras de *B. griserufescens*, o que se refletiu na baixa divergência genética da espécie ($0,52 \pm 0,3$ %). Além disso, todos os indivíduos analisados compartilharam o mesmo haplótipo tanto de β fib quanto de Ins.

Brucepattersonius sp. apresentou uma divergência genética um pouco maior ($1 \pm 0,3\%$), todavia o baixo número amostral não permitiu fazer inferências sobre a estruturação populacional da espécie.

A diversidade haplotípica do CitB foi alta tanto para *B. iheringi* ($H_d = 0,90$) quanto *B. soricinus* ($H_d = 0,874$). *Brucepattersonius iheringi* apresentou diversidade nucleotídica um pouco mais baixa ($\pi = 0,00735$) que *B. soricinus* ($\pi = 0,01092$) e a divergência genética intraespecífica foi baixa tanto para *B. iheringi* ($1,05 \pm 0,25\%$) quanto *B. soricinus* ($1,27 \pm 0,34\%$). Dos 25 haplótipos de *B. iheringi*, 11 foram

compartilhados por mais de um indivíduo e os haplótipos mais frequentes foram o H5 e H11 (Tabela 1). Já para *B. soricinus*, dos 9 haplótipos de CitB, 6 foram compartilhados por mais de um indivíduo.

As diversidades haplotípica ($H_d = 0,677$) e nucleotídica ($\pi = 0,00658$) de β fib de *B. iheringi* foram relativamente mais baixas que de *B. soricinus* ($H_d = 0,942$; $\pi = 0,01156$).

A árvore de CitB (Fig. 5) mostrou um subclado em *B. iheringi* formado pelas amostras das localidades de Blumenau (loc. 14) e Doutor Pedrinho (loc. 21) na região nordeste de Santa Catarina. A diferenciação destas amostras poderia estar relacionada a uma estruturação das populações de *B. iheringi* entre as vertentes Atlântica (leste de Santa Catarina) e do interior (centro e oeste de Santa Catarina). Essas duas regiões possuem o relevo bastante diferenciado: a região leste de Santa Catarina é caracterizada por baixadas litorâneas e formações de encostas da Serra do Mar e Serra Geral, enquanto na região oeste predomina uma paisagem suavizada pelo planalto. Entretanto, estas populações não foram identificadas nos dados de CitB e o compartilhamento de haplótipos de CitB e β fib entre as duas vertentes (Fig. 10), associado à baixa divergência genética intraespecífica ($1,05 \pm 0,25\%$) são indicativos da baixa estruturação geográfica. Apesar disso, a população não pode ser considerada única e panmítica ($F_{ST} = 0,3061$).

Para *B. soricinus*, as árvores da IB e MV de CitB revelaram dois cladogramas intraespecíficos (Fig. 5), que correspondem a dois dos grupos de populações encontrados no SAMOVA ($K = 4$, Tabela 5). A população norte compreende amostras de Paraty e Salesópolis (localidades 3 e 6, respectivamente, Fig. 8) e a população sul-1 é formada por amostras de Morro Grande e Tapiraí (localidades 3 e 8, respectivamente, Fig. 8). As amostras de Ribeirão Grande e Capão Bonito não apareceram como um clado nas árvores de IB e MV, mas revelaram-se um grupo populacional distinto no SAMOVA (população sul-2). As amostras de São Mateus do Sul compreendem a última população (sul-3), que foi recuperada monofilética na árvore de datação de *B. soricinus* (Fig. 11). Apesar de estarem próximas geograficamente, as populações norte e sul-1 são bastante divergentes e os haplótipos mais próximos estão separadas por seis passos mutacionais. A região de separação entre os dois cladogramas principais, norte e sul-1, é coincidente com o vale do rio Tietê. Já a região de diferenciação em grupos populacionais do sul de São Paulo,

sul-1 e 2, coincide com o lineamento do Guapiara na bacia do rio Ribeira do Iguape. Estas populações de *B. soricinus* são distinguíveis na rede de haplótipos (Fig. 12), mas a relação entre elas não ficou evidenciada na árvore de IB de CitB (Fig. 5).

Os valores tanto dos testes D de Tajima quanto de F_s de F_u para *B. iheringi* ($D = -1,392$; $p > 0,1$; $F_s = -1,64152$; $p > 0,1$) e *B. soricinus* ($D = 0,27736$; $p > 0,1$; $F_s = 0,238$; $p > 0,1$) não foram significativos. No entanto, a distribuição mismatch de *B. iheringi* foi unimodal (Fig. 13A) e a BSP mostrou uma expansão populacional constante nos últimos 60 mil anos (Fig. 14A). Já *B. soricinus* apresentou distribuição mismatch bimodal (Fig. 13B) e uma leve expansão a partir dos 70 mil anos (Fig. 14B).

O teste de Mantel mostrou uma correlação entre as distâncias genética e geográfica ($r = 0,1641$; $p = 0,014$) em *B. iheringi* indicando isolamento por distância, mas não em *B. soricinus* ($r = 0,3132$; $p = 0,0790$).

4. DISCUSSÃO

4.1. Identidade taxonômica das espécies de *Bucepattersonius*

A árvore de espécies de *Bucepattersonius* evidenciou as relações entre as quatro linhagens que correspondem a quatro espécies, três delas identificadas como *B. iheringi*, *B. soricinus* e *B. griserufescens*, e uma linhagem que não corresponde a nenhuma das formas nominais reconhecidas (*sensu* Hershkovitz, 1998), e cuja morfologia foi descrita por Vilela (2005) e Abreu-Júnior (2013). Estes clados de *Bucepattersonius* já haviam sido recuperados em uma análise anterior (Vilela, 2005), mas com uma amostragem bem menor, tanto de genes quanto de indivíduos e localidades. Vilela (2005) propôs que os exemplares de Aratiba (RS) e Urugua-í-Iguazú (Misiones, Argentina) formam uma linhagem morfológica distinta dos exemplares de Santo Amaro da Imperatriz (SC) e Torres (RS). Entretanto, no presente estudo, os haplótipos analisados de Santo Amaro da Imperatriz (SC) e Itá (SC), que está a cerca de 20 km de Aratiba (RS), agruparam-se em um único clado de baixa divergência genética identificado como *B. iheringi*.

Vilela (2005) também considerou a ocorrência de dois grupos morfológicamente distintos na região de Misiones (Argentina). Um é composto por espécimes das localidades de Dos de Mayo e Serra de La Vitoria, que apresentaram morfometria craniana mais próxima dos exemplares de *B. soricinus* de São Paulo (MVZ183250 e MVZ183036). O outro grupo é formado por indivíduos de Urugua-í-Iguazú, com medidas mais similares aos espécimes de Aratiba (RS) (Vilela, 2005), os quais se tratam provavelmente de *B. iheringi*. Pereira et al. (2005) salientaram caracteres intermediários aos descritos por Mares e Braun (2000) nos *Bucepattersonius* de Urugua-í-Iguazú. Ademais, os dados genéticos apresentados no presente estudo alocam um indivíduo de Derrubadas (RS), cidade fronteiriça à localidade-tipo de *B. misionensis*, no clado de *B. iheringi*. Dado que Mares e Braun (2000) não tiveram acesso à variação morfológica de *B. iheringi*, uma vez que não analisaram exemplares desta espécie (Jung e Christoff, 2003), é necessário reavaliar os exemplares-tipo das espécies descritas pelos autores, a fim verificar se de fato constituem espécies distintas daquelas já descritas por Hershkovitz (1998), como *B. iheringi* e *B. soricinus*.

Nossos dados permitiram compreender um pouco melhor os limites de distribuição dos táxons de *Brucepattersonius*. Foi confirmado o endemismo de *B. griserufescens* ao Parque Nacional do Caparaó (MG/ES) e seus registros anteriores para a Serra do Itatiaia (MG) por Bonvicino et al. (1998) podem ser atribuídos à *Brucepattersonius* sp.. Novos registros para a localidade de São Mateus do Sul (PR), expandem a distribuição de *B. soricinus* mais ao sul. E a ocorrência de *B. iheringi* em Candói (PR) salienta a necessidade de mais amostras do Paraná, a fim de estabelecer os limites da distribuição destas duas espécies. Além disso, a simpatria de *Brucepattersonius* sp. e *B. soricinus* foi registrada pela primeira vez em Paraty (RJ), mostrando que estas duas espécies de clados distintos ocorrem simpatricamente nas regiões montanhosas próximas ao vale do rio Paraíba do Sul, como Passa Quatro (MG) (Smith e Patton, 1999; Vilela, 2005) e Bananal (SP) (Abreu-Júnior, 2013).

Foi recuperado somente um clado de baixa divergência no estado de São Paulo, com espécimes de localidades muito próximas àquela do exemplar-tipo de *B. igniventris*. Acreditamos que este nome seja sinônimo-júnior de *B. soricinus* e que as diferenças morfológicas entre espécimes de São Paulo, como coloração da pelagem (Abreu-Júnior 2013, Vilela et al. 2015), estejam associadas a diferenças ontogenéticas de *B. soricinus* (Abreu-Júnior et al., 2012). Atestamos, portanto, a existência de quatro espécies de *Brucepattersonius* no Brasil, distribuídas de norte para sul: *B. griserufescens* (= *B. albinasus*), *Brucepattersonius* sp., *B. soricinus* (= *B. igniventris*) e *B. iheringi*. Ao que tudo indica, os três nomes descritos com base em espécimes da Argentina (*B. guarani*, *B. misionensis* e *B. paradisus*) são provavelmente sinônimos de *B. iheringi* e/ou *B. soricinus*.

4.2. Relações filogenéticas entre as espécies de *Brucepattersonius*

O monofiletismo de *Brucepattersonius* foi recuperado na árvore de espécies, mas não nas árvores de alguns genes. Tal discordância pode estar relacionada à homoplasias nas sequências gênicas devido a fatores como duplicação (resultando em genes parálogos), retenção de polimorfismo ancestral e transferência horizontal (Page e Charleston, 1997). A heterogeneidade dos dados de diferentes loci gênicos pode levar a resultados deturpados quando simplesmente concatenados (Song et

al., 2012). Portanto, novos métodos baseados em coalescência que estimam a filogenia das espécies através de uma gama de árvores de genes, levam à hipóteses mais consistentes e bem resolvidas das relações entre unidades evolutivas (Song et al., 2012). As árvores filogenéticas dos marcadores nucleares β fib e Ins não recuperaram os limites das espécies, o que geralmente está ligado a suas taxas de mutações mais lentas, retenção de polimorfismo ancestral, assim como tamanho populacional efetivo e tempos de coalescência maiores em relação a marcadores mitocondriais (Awise, 2009; Song et al., 2012; Thomé et al., 2010). Todavia, os marcadores IRBP e Adh recuperaram algumas linhagens relativas às espécies com robusto suporte.

A árvore de espécies mostrou dois clados, A (*B. soricinus* + *B. iheringi*) e B (*B. griserufescens* + *Brucepattersonius* sp.), os quais já estavam presentes na hipótese filogenética molecular de Vilela (2005), que através de uma análise de agrupamento de vizinhos, recuperou *Brucepattersonius* sp. e *B. griserufescens* como grupo-irmão de uma linhagem formada por espécimes de *Brucepattersonius* de Urubici (SC). Esse grupo, por sua vez, é irmão de uma linhagem composta por *B. iheringi* (haplótipo do exemplar de Aratiba, RS) e *B. soricinus* (haplótipos de São Paulo).

4.3. Biogeografia de *Brucepattersonius*

A relação evolutiva estreita entre os gêneros de Sigmodontinae da Mata Atlântica e dos Andes, assim como a recuperação da área leste da América do Sul como ancestral de Akodontini em estudos filogenéticos recentes, evidenciam a conexão entre estas duas porções do continente em múltiplos eventos durante a diversificação desta subfamília (Leite et al., 2014; Parada et al., 2015). *Brucepattersonius* e *Blarinomys* (ambos endêmicos da Mata Atlântica) formam o clado-irmão de *Lenoxus*, que é endêmico de floresta nebulosa da encosta leste dos Andes (Leite et al., 2014; Smith e Patton, 1999). A proximidade filogenética entre táxons de áreas altas da Mata Atlântica do sudeste brasileiro e dos Andes (e.g. Percequillo et al., 2011) deve-se ao contato mantido entre as duas florestas até o Plioceno-Pleistoceno, quando o espessamento da crosta andina boliviana levou à formação de planícies savânicas e a uma barreira entre as duas faunas (Batalha-Filho et al., 2012b; Costa, 2003; Valderrama et al., 2014). O período entre o final do

Plioceno e início do Pleistoceno é estimado para a divergência entre os gêneros *Brucepattersonius* e *Blarinomys* (Leite et al., 2014), o que implica em uma diversificação recente destes dois gêneros. A falta de resolução de *Brucepattersonius* para alguns genes pode estar ligada a uma divergência rápida entre os dois gêneros durante a colonização da área leste da América do Sul.

A divergência basal de *Brucepattersonius* levou a duas linhagens ancestrais que apresentam espécies com ocorrência no sudeste do Brasil, indicando esta região como possível área ancestral para o gênero. Dada a complexidade intrínseca da ecofisiologia dos organismos da Mata Atlântica, é pouco provável que um único mecanismo de diversificação possa explicar os padrões biogeográficos de suas espécies (D'Horta et al., 2011).

Em áreas de complexa topografia, como as montanhas andinas e as cadeias na costa leste da América do Sul, existem condições propícias para a seleção disruptiva, ligadas principalmente a um gradiente de habitats (Giarla, 2013; Lara et al., 2005). A importância da diversificação parapátrica em um gradiente altitudinal já foi evidenciada para espécies do roedor arborícola *Phyllomys* na Mata Atlântica (Loss e Leite, 2011). Contudo, a especiação de vertebrados de montanhas tropicais envolve pouca divergência ecológica e a diferenciação de suas populações geralmente ocorre em alopatria, inculindo em restrições ecológicas para a dispersão mais relacionadas ao conservadorismo de nicho do que à seleção em um gradiente altitudinal (Caro et al., 2013; ver Merckx et al., 2015 para conservadorismo de nicho em especiação parapátrica). Apesar de existir a seleção ao longo de uma variação ambiental, ela não está necessariamente ligada à especiação ecológica nos neotrópicos (e.g., Caro et al., 2013; Giarla, 2013; Patton and Smith, 1992). Este modelo não parece aplicável às espécies *Brucepattersonius*, que não apresentam distribuição parapátrica clara, ocorrendo em sintopia e simpatria em algumas localidades (Abreu-Júnior, 2013; Smith e Patton, 1999; Vilela, 2005), e não parecem ter forte diferenciação de nicho, pois apresentam morfologia (Vilela, 2005) e hábitos muito semelhantes, além de não exibirem diferenças genéticas associadas às fitofisionomias vegetais que ocupam (evidenciada pela homogeneidade genética em *B. iheringi*, que ocupa pelo menos três formações da Mata Atlântica no sul do Brasil).

Brucepattersonius está associado primariamente às florestas ombrófila densa, ombrófila mista e estacional decidual não perturbadas e não fragmentadas (Jung e

Christoff, 2003; Pardini et al., 2005; Vilela et al., 2015), mas também é encontrado em um mosaico com campos de altitude (Bonvicino et al., 1997). O gênero mostra um padrão congruente com um histórico de diversificação ligado a flutuações climáticas: sua distribuição é disjunta, ocupando os topos de montanhas tropicais e regiões de clima subtropical da Mata Atlântica. Seu principal período de diversificação, o Quartenário, foi dominado por glaciais, cujos efeitos variaram de acordo com a latitude e topografia (Hewitt, 2004).

São propostos dois modelos de condições de umidade durante as flutuações climáticas pleistocênicas e sua influência na distribuição das florestas úmidas montanas neotropicais (para uma revisão, Bennett e Provan, 2008; Ramírez-Barahona e Eguiarte, 2013). A primeira aponta para o estabelecimento de habitats pluviais montanos em regiões mais baixas durante períodos glaciais, promovendo a conectividade entre as populações que o habitam, e o isolamento destas florestas em regiões altas durante períodos interglaciais, oportunizando eventos vicariantes. Este modelo leva em conta a manutenção de condições climáticas úmidas durante os glaciais. Já a segunda hipótese considera que os períodos glaciais pleistocênicos foram acompanhados de grande aridez, fazendo com que as florestas úmidas montanas ficassem restritas a refúgios nas áreas mais baixas e as espécies a ela associadas tivessem sua expansão demográfica durante períodos mais quentes e úmidos.

São identificadas duas regiões bioclimáticas distintas na Mata Atlântica, uma com distribuição a norte e outra ao sul desse bioma (Carnaval et al., 2014). Essas regiões passaram por distintos processos que moldaram sua história de diversificação. A dinâmica das florestas ao sul inclui um forte componente montano e subtropical e mostra que táxons mais tolerantes a condições amenas foram capazes de persistir em áreas florestadas mais ao sul durante períodos glaciais, enquanto as espécies típicas de áreas baixas foram forçadas a retrair suas distribuições para latitudes menores (e.g., Grazziotin et al., 2006; Cabanne et al., 2007; Thomé et al., 2010; D’Horta et al., 2011; Amaro et al., 2012; Valdez e D’Elía, 2013; Carnaval et al., 2014).

A Floresta Atlântica, portanto, não é considerada uma unidade climática, já que existiram diversos paleoclimas ao longo do tempo com intensidades de períodos úmidos e secos distintos (Thomé et al., 2014). A variabilidade dos últimos 250 mil

anos, por exemplo, sugere que a região sul passou por um período mais úmido no Último Glacial Máximo (UGM) (Cruz et al., 2006; Sylvestre, 2009), em consonância com as florestas andinas e do oeste da Amazônia (Carnaval et al., 2014). Teria sido um período de estabilidade das condições úmidas e da persistência de microrefúgios nas regiões próximas ao oceano (Cabanne et al., 2008; Carnaval et al., 2014; Fouquet et al., 2012; Thomé et al., 2010), refutando a hipótese anterior de fragmentação das florestas e colonização recente do sul a partir de um grande refúgio ao norte (Carnaval e Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009). Essa área de estabilidade na região sudeste/sul do Brasil não havia sido anteriormente prevista, devido a uma limitação metodológica do modelo de refúgios da Mata Atlântica ligada ao seu poder conjectural estar intrinsecamente associado à distribuição das espécies (Porto et al., 2013). Desta forma, o modelo de Carnaval e Moritz (2008) era fraco para táxons com ocorrência em clima frio (Porto et al., 2013).

Os dados paleoecológicos sugerem que, nos períodos glaciais do Quaternário, faixas de florestas de Araucárias seguiam os cumes de espigões e serranias do sudeste (Paranapiacaba, Campos do Jordão e Bocaina, Centro-Sul de Minas, Espinhaço Meridional), as quais, hoje, seriam áreas residuais nos topos de montanhas no sudeste de uma floresta antes mais extensa (Ab'Saber, 1977). Em contraponto, os dados palinológicos das regiões ao sul da Mata Atlântica sugerem um cenário mais restrito, com condições climáticas frias, mas também secas durante os períodos glaciais (Behling e Lichte, 1997; Behling, 2002). Extensas áreas de formações campestres cobriam as regiões de baixas elevações, enquanto áreas de florestas estariam restritas às proximidades dos cursos dos rios, encostas litorâneas e vales bem drenados (Behling e Lichte, 1997; Behling, 2002; Behling et al., 2004). Inclusive, modelagens paleovegetais de florestas estacionais decíduas, adaptadas a estresse hídrico, propõe que estas também tenham sofrido fragmentação durante o UGM e expansão em períodos mais quentes e úmidos (Werneck, 2011). Em compensação, outras evidências palinológicas, nas regiões tropicais, mostram as coníferas em expansão durante as glaciações, quando o clima se tornou frio e úmido o suficiente para o seu desenvolvimento (Ledru et al., 2007). A exceção são as regiões temperadas a sul da Mata Atlântica, em que esta expansão ocorreu nos interglaciais devido às menores temperaturas em latitudes maiores (Ledru et al.,

2007). Logo, os períodos de temperatura mais elevada, obrigaram as florestas de coníferas tropicais a adotarem refúgios (Ledru et al., 2007).

Para Leite et al. (2016), as variações climáticas podem ter impactado a Mata Atlântica de modo distinto ao paradigma dos refúgios. Os períodos glaciais teriam levado à diminuição dos níveis dos oceanos e à exposição da plataforma continental, a qual seria uma grande área adequada à manutenção de ambientes florestais estáveis (Leite et al., 2016). Para espécies especialistas de floresta, haveria expansões populacionais tanto nos períodos de glaciais quanto interglaciais. Durante os períodos glaciais, suas distribuições estariam deslocadas predominantemente ao norte da Mata Atlântica e, nos interglaciais, a sul (Leite et al., 2016). A demografia das populações seria, então, modulada nos interglaciais principalmente por fragmentações dos habitats ligadas às complexidades climática e da paisagem da região sul da Mata Atlântica (Leite et al., 2016). Essa nova proposta traz luz à conectividade durante os períodos glaciais das populações de espécies florestais montanas, como *Brucepattersonius*, as quais não estariam em zonas de refúgio, mas em uma área propícia à sua expansão.

Para alguns roedores sigmodontíneos, possíveis condições frias e secas dos glaciais teriam proporcionado a conexão entre populações que hoje estão restritas aos topos de montanha no sudeste e ao longo da região sul da Mata Atlântica, expressa, por exemplo, na distribuição disjunta de *Akodon paranaensis* no Itatiaia e em habitats austrais, como a Floresta de Araucárias (Gonçalves et al., 2007). Para outros táxons, tais condições climáticas estariam associadas a conexões recentes entre áreas de Cerrado e campos de altitude, a exemplo, os eventos vicariantes que promoveram a diferenciação entre *A. mystax* e *A. lindberghi* (Gonçalves et al., 2007). Já espécies florestais como *A. montensis* e *Delomys dorsalis*, apresentariam um padrão mais congruente com eventos de fragmentação das florestas ombrófilas montanas e a manutenção de áreas de florestas estáveis mais ao sul, as quais proporcionariam eventos de expansão populacional mais recentes (Gonçalves, 2006; Valdez e D'Elía, 2013).

O primeiro evento de diversificação entre as linhagens A e B ocorreu entre 1,68 e 3,36 Ma. A linhagem B foi a primeira a divergir entre 0,99 e 2,38 Ma, dando origem a *B. griserufescens* e *Brucepattersonius* sp. O padrão disjunto entre estas espécies pode ter envolvido a extinção de populações ao longo de uma distribuição

anteriormente mais ampla da linhagem B e a quebra de fluxo gênico entre populações de maciços adjacentes: o norte da Serra do Mar, Mantiqueira e Caparaó. Mesmo possíveis eventos posteriores de reconexão entre os habitats montanos destes maciços, que impediram o monofiletismo recíproco em *D. altimontanus* (Gonçalves, 2006), parecem não terem sido suficientes para restabelecer o fluxo gênico entre as populações de *Brucepattersonius*. Portanto, *B. griserufescens* pode ser uma população relictual do gênero. A diversificação entre *B. iheringi* e *B. soricinus* é mais recente, entre 0,78 e 1,79 Ma e parece estar relacionada a colonização de habitats com distribuições latitudinais mais ao sul.

4.4. Diversidade genética e diferenciação populacional intraespecífica

A ação combinada dos eventos de oscilações climáticas do Pleistoceno e os eventos orogenéticos do Plioceno/ Mioceno podem ter contribuído para a diversidade atual e a distribuição das linhagens na América do Sul (Turchetto-Zolet et al., 2013). Apesar das mudanças climáticas pleistocênicas não serem motores principais da especiação, exercem influência na demografia histórica e distribuição das espécies na América do Sul (Thomé et al., 2014; Turchetto-Zolet et al., 2013)

Brucepattersonius griserufescens ocorre endemicamente no Parque Nacional do Caparaó e apresenta reduzida diversidade genética. Sua população pode ter passado por um gargalo populacional duradouro, múltiplos eventos de gargalo com a perduração de um baixo número de indivíduos ou um efeito fundador seguido de extinções, os quais levam à fixação de poucos haplótipos. Pequenas populações em refúgios interglaciais estão mais sujeitas à deriva gênica e a constituírem espécies endêmicas (Bonatelli et al., 2014). *Brucepattersonius griserufescens* compõe a linhagem que primeiro divergiu, possui a distribuição mais ao norte do gênero e ocorre somente em altitudes acima de 1.800 m, indicando restrições de nicho que podem, em algum grau, estar associadas a um isolamento duradouro.

As outras três espécies de *Brucepattersonius*, apesar de exibirem uma distribuição mais ampla, têm baixa divergência intraespecífica. Espécies adaptadas a climas frios que persistiram em refúgios interglaciais, exibem baixa divergência entre populações e uma estrutura filogeográfica mais fraca, já que passaram por

períodos de isolamento mais curtos (interglaciais) e períodos de expansão e contato mais longos (Garcia et al., 2011).

Foram obtidas poucas sequências de quatro localidades de *Brucepattersonius* sp., o que não permitiu fazer muitas inferências sobre sua história evolutiva. Vilela (2005) propõe dois agrupamentos geográficos para esta espécie: um na Serra da Mantiqueira e outro na Serra dos Órgãos. Na inferência bayesiana concatenada, indivíduos de *Brucepattersonius* sp. da Serra da Bocaina agrupam-se àqueles distribuídos na Mantiqueira. Na região fronteira entre São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais, existe um alto topográfico que interliga as regiões elevadas de Passa Quatro, Itatiaia e Planalto da Bocaina (Riccomini et al., 2010) e que pode ter conectado essas populações, promovendo um monofiletismo recíproco em relação aos indivíduos da Serra do Órgãos, os quais encontram-se em uma paisagem de relevo assimétrico, com escarpas atravessadas por importantes vales lineares, fortemente entalhados (Hartwig e Riccomini, 2010).

Apesar da baixa diversidade genética, *B. soricinus* apresentou estruturação geográfica para os dados de CitB, que não ficou evidenciada pelo marcador nuclear β fib. Os dados mitocondriais de *B. soricinus* mostram que populações da espécie seguiram trajetórias evolutivas distintas através vale do rio Tietê. Este rio nasce em Salesópolis e desce para a planície interior de São Paulo através desta região planáltica entre as duas porções da Serra do Mar no estado. A região do litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro é caracterizada por escarpas íngremes entremeada por vales curtos e profundos, junto a uma planície litorânea curta (DaSilva e Pinto-Rocha, 2010). Enquanto a região a sul do Tietê é composta por escarpas que formam cristas e espigões, as quais se iniciam muito próximas da linha de costa e, mais ao sul, estão afastadas do mar por extensas planícies flúvio-marinhas (DaSilva e Pinto-Rocha, 2010). Essa topografia parece estar ligada aos movimentos tectônicos, que se iniciaram no Mioceno, em uma falha tectônica no sudeste e levaram a um soerguimento da porção ao sul e rebaixamento da porção ao norte do vale do Tietê e a uma alteração na dinâmica hidrográfica destas regiões (Riccomini, 1989). Os dados são incertos, mas apontam que as consequências das atividades nesta falha continuaram ao longo do Plioceno e Pleistoceno (Riccomini, 1989).

Já a divisão entre as populações sul 1 e 2 é coincidente com o lineamento estrutural de Guapiara, uma zona de fissura com 20 a 60 km de largura no vale do rio Ribeira do Iguape, que também sofreu movimentos neotectônicos até o Pleistoceno Superior e apresenta baixas altitudes (Saadi et al., 2002), podendo ter funcionado como barreira geográfica para espécies montanas.

As áreas centrais de São Paulo, como o vale do Tietê e a falha do Guapiara, já haviam sido identificadas como quebras filogeográficas para outros táxons da Mata Atlântica (e.g. Cabanne et al., 2007; Batalha-Filho et al., 2010; Amaro et al., 2012; Thomé et al., 2014), as quais são congruentes no espaço mas não no tempo. *Brucepattersonius soricinus* parece ter se diversificado predominantemente entre o Pleistoceno Superior e Médio, enquanto foram registrados períodos de divergência de táxons nestas regiões para o Plioceno (Grazziotin et al., 2006), entre o Pleistoceno Inferior e Médio (Amaro et al., 2012) e períodos mais recentes do Pleistoceno Médio (Batalha-Filho et al., 2010; Cabanne et al., 2007).

A região sudeste do Brasil é caracterizada por um cinturão de cadeia de montanhas próximas ao Atlântico, que atuam como divisores hidrográficos. Os rios e seus vales funcionam como barreiras geográficas primárias ou regiões de contato secundário entre populações vicariantes (Moritz et al., 2000). Seus papéis como barreira para a Mata Atlântica são frequentemente questionados, pois o período de formação dos vales não coincide com os eventos de divergência (Cabanne et al., 2007; Thomé et al., 2014). Entretanto, eles estão situados em paisagens complexas e podem consistir em barreiras parciais mais recentes (Cabanne et al., 2008; Thomé et al., 2014). Apesar das características topográficas serem relativamente estáveis ao longo de um tempo geológico, elas podem modular alterações na cobertura vegetal determinadas por flutuações climáticas (Cabanne et al., 2008).

Brucepattersonius iheringi apresentou uma grande homogeneidade genética, apesar de estar amplamente distribuída (Vilela et al., 2015), ocupar diversas altitudes e formações florestais da Mata Atlântica, além de exibir grande diversidade morfológica (Jung e Christoff, 2003).

Para populações de espécies terrestres montanas, são esperados sinais de isolamento durante o Último Interglacial (UIG) e uma expansão demográfica no período de menores temperaturas entre o UIG e o UGM, com declínio logo após o

UGM (Giarla, 2013). Tanto a distribuição mismatch quanto a BSP indicaram uma expansão demográfica de *B. iheringi* depois do UIG. Entretanto, a hipótese inicial não foi corroborada plenamente, já que a expansão de *B. iheringi* foi constante a partir dos 60 mil anos e não houve declínio no presente período interglacial, quando as condições são desfavoráveis para a espécie.

Segundo a Hipótese dos Gradientes Latitudinais, populações de latitudes maiores experimentaram mudanças drásticas no tamanho efetivo de suas populações e exibem sinais de recente expansão demográfica e baixa estruturação genética (D'horta et al., 2011). Da mesma forma, na Hipótese dos Refúgios da Mata Atlântica, as populações ao sul apresentam baixa diversidade genética e assinaturas de crescimento populacional recente, devido a baixa estabilidade das florestas nessa região (Cabanne et al., 2008, 2007; Gonçalves, 2006; Grazziotin et al., 2006; Valdez e D'Elía, 2013).

A ausência de estrutura filogeográfica pode ser uma indicação de histórico de dispersão e de uma área de distribuição livre de barreiras para o fluxo gênico (Barracough e Nee, 2001) para *B. iheringi*. A história demográfica desta espécie pode estar associada ao fato do seu habitat preferencial, florestas úmidas em clima frio, não ter diminuído em extensão na região sul. Apesar destas florestas terem sofrido uma grande redução nos glaciais na região sudeste do Brasil, tornaram-se disponíveis em distintas elevações em latitudes maiores nos interglaciais, principalmente, com a expansão de florestas ombrófilas mistas (Ab'Saber, 1977). No entanto, esta hipótese não está em sincronia com os dados palinológicos, que evidenciam uma expansão das florestas de Araucárias em períodos mais recentes e quentes, como o final do Holoceno (Behling et al., 2004; Ledru et al., 2007). A possibilidade de uma extensa área florestada na região da plataforma continental com o recuo do oceano Atlântico nos glaciais (Leite et al., 2016) ofereceria uma hipótese de expansão anterior.

Populações de espécies de diversos grupos de vertebrados com distribuição na Mata Atlântica também tiveram eventos de expansões na região sul (e.g., Grazziotin et al., 2006; Cabanne et al., 2007; Carnaval et al., 2009; Valdez e D'Elía, 2013; Brunet et al., 2015). Aumentos demográficos congruentes com o de *B. iheringi* foram estimados entre 50 e 60 mil anos por Giarla (2013) para uma espécie florestal montana de marsupial dos Andes (*Thyllamys pallidior*) e por Grazziotin et al. (2006)

para o clado de ocorrência ao sul da Mata Atlântica de jararaca (*Bothrops jararaca*), indicando histórias evolutivas semelhantes para espécies com distribuição em latitudes maiores. Ademais, a distância geográfica esteve relacionada a uma divergência genética em *B. iheringi*, indicando eventos de dispersão, os quais não foram suficientes para promover uma forte estruturação das populações da espécie.

Colonizações recentes da região leste de Paraná e Santa Catarina foram demonstradas para *Rhinella crucifer*, cujas populações do clado geográfico a sul da Mata Atlântica apresentaram relativa estabilidade demográfica, apenas com sinais de migrações para as florestas de araucárias (Thomé et al., 2014). Essa estabilidade é inferida como um processo de gargalo seguido de reduzida expansão populacional também para clado sul do inseto *Melipona quadrifasciata* (Batalha-Filho et al., 2010).

Entretanto, vertebrados mais plásticos e tolerantes a fragmentação, como a ave *Basileuterus leucoblepharus*, apresentam uma história evolutiva distinta, com relativa estabilidade demográfica durante o UGM e diversidade genética maior para clado ao sul (Batalha-Filho et al., 2012a). Outras espécies de aves, como *Schiffornis virescens*, apesar de serem especialistas de florestas, tiveram baixa diversidade genética e fraca estrutura filogeográfica na Mata Atlântica, que podem estar relacionadas à diversificação recente da espécie no final do Pleistoceno (Cabanne et al., 2013).

Diferentes regiões da Mata Atlântica podem reagir em direções opostas no mesmo período climático, gerando pulsos assíncronicos de expansão (e coalescência) e retração (e fragmentação) de habitats, levando, ao mesmo tempo, cenários favoráveis de isolamento e contato entre populações (D'horta et al., 2011). O fraco sinal de expansão percebido na BSP de *B. soricinus* pode também estar ligado às expansões da espécie para florestas ao sul, já que ela apresenta um componente em latitudes maiores, no planalto paranaense. Ao mesmo tempo, esta espécie apresentou uma distribuição mismatch bimodal, que pode ser explicada por uma contração para regiões de topo de montanha do seu componente a sudeste no presente interglacial. A divergência genética não esteve ligada à distância geográfica, dado que sua diferenciação está mais relacionada à redução da distribuição de habitats favoráveis em alguns períodos climáticos.

5. CONCLUSÕES

Brucepattersonius apresentou quatro grandes linhagens moleculares. Três delas foram atribuídas a espécies já descritas, cujas diagnoses morfológicas ainda não estão bem delimitadas: *B. griserufescens*, *B. soricinus* e *B. iheringi*. Uma linhagem não foi associada a nenhuma forma nominal e sua descrição ainda está pendente. Além disso, não foram verificadas evidências moleculares que corroborassem *B. igniventris* como uma espécie distinta de *B. soricinus*.

A filogenia de *Brucepattersonius* mostrou dois clados supraespecíficos: um com distribuição na porção sudeste da Mata Atlântica formado por *B. griserufescens* e *Brucepattersonius* sp.; o outro clado formado por *B. iheringi* e *B. soricinus* com distribuição no sul e sudeste do Bioma. Há simpatria entre *B. soricinus* e *Brucepattersonius* sp. na região de altitudes elevadas do entorno do rio Paraíba do Sul, a qual provavelmente se trata de um contato secundário entre as duas espécies.

As estimativas de tempos de divergência e mudanças demográficas permitiram verificar que *Brucepattersonius* surgiu e se diversificou predominantemente no período Plio-Pleistocênico. A colonização da área leste da América do Sul pelo ancestral andino se deu provavelmente na região sudeste da Mata Atlântica. O eventos de diversificação do gênero parecem estar relacionados à complexidade topográfica, a alterações na cobertura vegetal moduladas pelas mudanças climáticas pleistocênicas e a movimentos neotectônicos, os quais levaram a reconfigurações no relevo em regiões como o vale do rio Tietê e o lineamento do Guapiara. A história evolutiva de *Brucepattersonius* contrapõe a teoria original dos refúgios na Mata Atlântica que propunha grandes áreas florestadas estáveis mais ao norte do Bioma durante os períodos glaciais, as quais seriam fonte da diversidade durante períodos de expansão nos interglaciais. A diversificação de *Brucepattersonius* aconteceu predominantemente na região ao sul e suas expansões demográficas aconteceram, principalmente, nos períodos pós-interglaciais.

As espécies de *Brucepattersonius* apresentaram padrões demográficos idiossincráticos: *B. griserufescens* é relictual em montanhas ao norte da distribuição do gênero, *Brucepattersonius* sp. e *B. soricinus* tiveram fraca estruturação

demográfica na região sudeste, e as populações *B. iheringi* apresentaram expansão recente relacionada a eventos de colonização das áreas planálticas de latitudes mais ao sul.

Brucepattersonius está associado principalmente a ambientes florestais de clima frio e é pouco tolerante à fragmentação. Os dados palinológicos sugerem que uma ampla área de campos teria dominado as áreas no sul e sudeste da Mata Atlântica durante os períodos glaciais. Enquanto, a proposta de refúgios na Mata Atlântica, apesar de associar um componente montano aos seus cenários, indicando áreas florestadas estáveis na região mais ao sul, não comporta períodos glaciais de expansão, nos quais os ambientes florestais estariam fragmentados. Portanto, uma nova hipótese que propõe a manutenção de grande áreas florestais na Mata Atlântica durante os períodos glaciais na região da plataforma continental convém às particularidades de nicho de *Brucepattersonius*.

6. REFERÊNCIAS

- Abreu-Júnior, E.F., 2013. Pequenos mamíferos não voadores da Estação Ecológica de Bananal, SP. Dissertação (Mestrado em Ciências), Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, São Paulo. 376p.
- Abreu-Júnior, E.F., Prado, J.R., Percequillo, A.R., 2012. Variação morfológica em uma população de *Brucepattersonius* (Hershkovitz, 1998) do nordeste de São Paulo, Brasil, in: II Congresso Latinoamericano de Mastozoología. pp. 57–58.
- Amaro, R.C., Rodrigues, M.T., Yonenaga-Yassuda, Y., Carnaval, A.C., 2012. Demographic processes in the montane Atlantic rainforest: Molecular and cytogenetic evidence from the endemic frog *Proceratophrys boiei*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 62, 880–888.
- Amman, B.R., Hanson, J.D., Longhofer, L.K., Hooper, S.R., Bradley, R.D., 2006. Intron 2 (Adhl-12) of the alcohol dehydrogenase gene: a potential nuclear DNA phylogenetic marker for mammals. *Occas. Pap. Museum Texas Tech Univ.* 256, 1–16.
- Arbogast, B.S., Edwards, S. V., Wakeley, J., Beerli, P., Slowinski, J.B., 2002. Estimating Divergence Times From Molecular Data on Phylogenetic and Population Genetic Timescales. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 707–740.
- Avise, J.C., 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *J. Biogeogr.* 36, 3–15.
- Bandelt, H.J., Forster, P., Röhl, A., 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 16, 37–48.
- Barracough, T.G., Nee, S., 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16, 391–399.
- Barros, M.C., Sampaio, I., Schneider, H., Langguth, A., 2009. Molecular phylogenies, chromosomes and dispersion in Brazilian akodontines (Rodentia, Sigmodontinae). *Iheringia, Sér. Zool.* 99, 373–380.
- Batalha-Filho, H., Cabanne, G.S., Miyaki, C.Y., 2012a. Phylogeography of an Atlantic forest passerine reveals demographic stability through the last glacial maximum. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65, 892–902.
- Batalha-Filho, H., Fjeldså, J., Fabre, P.-H., Miyaki, C.Y., 2012b. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *J. Ornithol.* 154, 41–50.
- Batalha-Filho, H., Waldschmidt, A.M., Campos, L.A.O., Tavares, M.G., Fernandes-Salomão, T.M., 2010. Phylogeography and historical demography of the neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie* 41, 534–547.

- Behling, H., 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: A synthesis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 177, 19–27.
- Behling, H., Lichte, M., 1997. Evidence of Dry and Cold Climatic Conditions at Glacial Times in Tropical Southeastern Brazil Geologic and Geomorphic Background. *Quat. Res.* 48, 348–358.
- Behling, H., Pillar, V.D., Orlóci, L., Bauermann, S.G., 2004. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 203, 277–297.
- Bennett, K., Provan, J., 2008. What do we mean by “refugia”? *Quat. Sci. Rev.* 27, 2449–2455.
- Bi, K., Linderoth, T., Vanderpool, D., Good, J.M., Nielsen, R., Moritz, C., 2013. Unlocking the vault: Next-generation museum population genomics. *Mol. Ecol.* 22, 6018–6032.
- Bonatelli, I.A.S., Perez, M.F., Peterson, A.T., Taylor, N.P., Zappi, D.C., Machado, M.C., Koch, I., Pires, A.H.C., Moraes, E.M., 2014. Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: Phylogeography and palaeodistributional reconstructions for *Pilosocereus aurisetus* and allies. *Mol. Ecol.* 23, 3044–3063.
- Bonvicino, C.R., Langguth, A., Lindbergh, S.M., De Paula, A.C., 1997. An elevational gradient study of small mammals at Caparao National Park, South eastern Brazil. *Mammalia* 61, 547–560.
- Bonvicino, C.R., Oliveira, J.A., D’Andrea, P.S., 2008. Guia dos roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS, Rio de Janeiro. 120p.
- Bonvicino, C.R., Penna-Firme, V., Seuánez, H.N., 1998. The karyotype of *Bucepattersonius griserufescens* Hershkovitz, 1998 (Rodentia, Sigmodontinae) with comments on distribution and taxonomy. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, Jena 63, 329–335.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A., Drummond, A.J., 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Comput. Biol.* 10.
- Bruford, M.W., Hanotte, O., Brookfield, J.F.Y., Burke, T., 1992. Single-locus and multilocus DNA fingerprinting, in: *Molecular Genetics Analyses of Populations*. pp. 225–269.
- Brunes, T.O., Thomé, M.T.C., Alexandrino, J., Haddad, C.F.B., Sequeira, F., 2015.

- Ancient divergence and recent population expansion in a leaf frog endemic to the southern Brazilian Atlantic forest. *Org. Divers. Evol.* 15, 695–710.
- Cabanne, G.S., D’Horta, F.M., Sari, E.H.R., Santos, F.R., Miyaki, C.Y., 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematics implications. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49, 760–773.
- Cabanne, G.S., Santos, F.R., Miyaki, C.Y., 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biol. J. Linn. Soc.* 91, 73–84.
- Cabanne, G.S., Sari, E.H.R., Meyer, D., Santos, F.R., Miyaki, C.Y., 2013. Matrilineal evidence for demographic expansion, low diversity and lack of phylogeographic structure in the Atlantic forest endemic Greenish Schiffornis *Schiffornis virescens* (Aves: Tityridae). *J. Ornithol.* 154, 371–384.
- Cañón, C., Mir, D., Pardiñas, U.F.J., Lessa, E.P., D’Elía, G., 2014. A multilocus perspective on the phylogenetic relationships and diversification of rodents of the tribe Abrotrichini (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zool. Scr.* 43, 443–454.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T., Moritz, C., 2009. Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science* 323, 785–789.
- Carnaval, A.C., Moritz, C., 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *J. Biogeogr.* 35, 1187–1201.
- Carnaval, A.C., Waltari, E., Rodrigues, M.T., Rosauer, D., VanDerWal, J., Damasceno, R., Prates, I., Strangas, M., Spanos, Z., Rivera, D., Pie, M.R., Firkowski, C.R., Bornschein, M.R., Ribeiro, L.F., Moritz, C., 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 1471–2954.
- Caro, L.M., Caycedo-Rosales, P.C., Bowie, R.C.K., Slabbekoorn, H., Cadena, C.D., 2013. Ecological speciation along an elevational gradient in a tropical passerine bird? *J. Evol. Biol.* 26, 357–74.
- Costa, L., 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J. Biogeogr.* 30, 71–86.
- Cruz, F.W., Burns, S.J., Karmann, I., Sharp, W.D., Vuille, M., 2006. Reconstruction of regional atmospheric circulation features during the late Pleistocene in subtropical Brazil from oxygen isotope composition of speleothems. *Earth Planet. Sci. Lett.* 248, 494–506.
- D’Elía, G., 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae),

- with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics* 19, 307–323.
- D’Horta, F.M., Cabanne, G.S., Meyer, D., Miyaki, C.Y., 2011. The genetic effects of Late Quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic Forest passerine. *Mol. Ecol.* 20, 1923–1935.
- DaSilva, M.B., Pinto-Rocha, R., 2010. História Biogeográfica da Mata Atlântica: Opiliões (Arachnida) como Modelo para sua Inferência, in: Carvalho, J.B. de, Almeida, E.A.B. (Eds.), *Biogeografia Da América Do Sul: Padrões E Processos*. ROCA, São Paulo, pp. 221–239.
- Dupanloup, I., Schneider, S., Excoffier, L., 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Mol. Ecol.* 11, 2571–2581.
- Ersts, P.J., 2014. Geographic Distance Matrix Generator (version 1.2.3). Am. Museum Nat. Hist. Cent. Biodivers. Conserv. American Museum of Natural History, Center for Biodiversity and Conservation. Disponível em http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg.
- Excoffier, L., Lischer, H.E.L., 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 564–567.
- Flot, J.F., 2007. CHAMPURU 1.0: A computer software for unraveling mixtures of two DNA sequences of unequal lengths. *Mol. Ecol. Notes* 7, 974–977.
- Fouquet, A., Recoder, R., Teixeira, M., Cassimiro, J., Amaro, R.C., Camacho, A., Damasceno, R., Carnaval, A.C., Moritz, C., Rodrigues, M.T., 2012. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 62, 826–838.
- Fu, Y.X., 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147, 915–925.
- Garcia, J.T., Mañosa, S., Morales, M.B., Ponjoan, A., García de la Morena, E.L., Bota, G., Bretagnolle, V., Dávila, J.A., 2011. Genetic consequences of interglacial isolation in a steppe bird. *Mol. Phylogenet. Evol.* 61, 671–676.
- Giarla, T.C., 2013. Systematics, Biogeography, and Phylogeography of *Thylamys* Mouse Opossums, a Recent Radiation of Neotropical Marsupials. Tese (Doutorado de Filosofia), University of Minnesota, Minnesota. 163p.
- Gonçalves, P.R., 2006. Diversificação dos roedores sigmodontíneos em formações alto-montanas da Mata Atlântica. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 277p.

- Gonçalves, P.R., Myers, P., Vilela, J.F., Oliveira, J.A., 2007. Systematics of species of the genus *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) in southeastern Brazil and implications for the biogeography of the Campos de Altitude. *Misc. Publ. Museum Zool. Univ. Michigan* 197, 1–24.
- Grazziotin, F.G., Monzel, M., Echeverrigaray, S., Bonatto, S.L., 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Mol. Ecol.* 15, 3969–3982.
- Harpending, H.C., 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Hum. Biol.* 66, 591–600.
- Hartwig, M.E., Riccomini, C., 2010. Análise Morfotectônica Da Região Da Serra Dos Órgãos, Sudeste Do Brasil. *Rev. Bras. Geomorfol.* 1, 11–20.
- Heled, J., Drummond, A.J., 2010. Bayesian Inference of Species Trees from Multilocus Data. *Mol. Biol. Evol.* 27, 570–580.
- Hershkovitz, P., 1998. Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brazil with description of a new genus and six new species. *Bonner Zool. Beiträge* 47, 193–256.
- Hewitt, G.M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 359, 183–195.
- Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., 2009. Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Syst. Biol.* 58, 367–380.
- Jensen, J.L., Bohonak, A.J., Kelley, S.T., 2005. Isolation by distance, web service. *BMC Genet.* 6, 13.
- Jung, D.M.H., Christoff, A.U., 2003. Caracterização Morfológica e ocorrência de *B. iheringi* no Rio Grande do Sul. *Rev. Iniciação Científica da Univ. Luter. do Bras.* 1, 35–44.
- 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., Meintjes, P., Drummond, A., 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28, 1647–1649.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S., 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.* 29, 1695–1701.
- Lara, M.C., Geise, L., Schneider, C.J., 2005. Diversification of small mammals in the Atlantic forest of Brazil: testing the alternatives., in: *Mammalian Diversification:*

- From Chromosomes to Phylogeography (A Celebration of the Career of James L. Patton). pp. 311–334.
- Ledru, M.P., Salatino, M.L.F., Ceccantini, G., Salatino, A., Pinheiro, F., Pintaud, J.C., 2007. Regional assessment of the impact of climatic change on the distribution of a tropical conifer in the lowlands of South America. *Divers. Distrib.* 13, 761–771.
- Leite, R.N., Kolokotronis, S.-O., Almeida, F.C., Werneck, F.P., Rogers, D.S., Weksler, M., 2014. In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS One* 9, e100687.
- Leite, Y.L.R., Costa, L.P., Loss, A.C., Rocha, R.G., Batalha-Filho, H., Bastos, A.C., Quaresma, V.S., Fagundes, V., Paresque, R., Passamani, M., Pardini, R., 2016. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 1008–1013.
- Leite, Y.L.R., Kok, P.J.R., Weksler, M., 2015. Evolutionary affinities of the “Lost World” mouse suggest a late Pliocene connection between the Guiana and Brazilian shields. *J. Biogeogr.* 1–10.
- Librado, P., Rozas, J., 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25, 1451–1452.
- Loss, A.C., Leite, Y.L.R., 2011. Evolutionary diversification of *Phyllomys* (Rodentia: Echimyidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *J. Mammal.* 92, 1352–1366.
- Mares, M., Braun, J., 2000. Three new species of *Brucepattersonius* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones Province, Argentina. *Occas. Pap. Sam Noble Oklahoma Museum Nat. Hist.* 9, 1–13.
- Massoia, E., 1963. *Oxymycterus iheringi* (Rodentia-Cricetidae), nueva especie para la Argentina. *Physis* 24, 130–136.
- Massoia, E., Fornes, A., 1969. Caracteres comunes y distintivos de *Oxymycterus nasutus* (Waterhouse) y *O. iheringi* Thomas (Rodentia-Cricetidae). *Physis* 28, 315–321.
- Matocq, M.D., Shurtliff, Q.R., Feldman, C.R., 2007. Phylogenetics of the woodrat genus *Neotoma* (Rodentia: Muridae): Implications for the evolution of phenotypic variation in male external genitalia. *Mol. Phylogenet. Evol.* 42, 637–652.
- Merckx, V.S.F.T., Hendriks, K., Arumugam, N., Chung, A.Y.C., Geml, J., Janssens, S.B., Joan, Lens, F., Pereira, T., Shim, P.-S., Sugau, J.B., Katja, Tuh, F.Y.Y., Boer, H. de, Dow, R., Gravendeel, B., Jocqué, M., Biun, A., Feijen, F.A.A., Beentjes, K.K., Buang, M.M., Feijen, H., Geurts, R., Hovenkamp, P., Majapun,

- R.J., Rahman, H., Smit, H., Suleiman, M., Yahya, B.E., Peijnenburg, T.C.A., Kappes, H., Morgado, L.N., Sabran, S., Schwallier, R., Sol, N., Sumail, S., Mennes, C.B., Khoo, E., Neupane, S., Sawang, A., Spait, M., Thomas, D.C., Nais, J., Repin, R., Lakim, M., Menno, S., 2015. Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature* 524, 347–350.
- Moritz, C., Patton, J.L., Schneider, C.J., Smith, T.B., 2000. Diversification of rainforest faunas: An Integrated Molecular Approach. *Annu. Rev. Ecol. Sys* 31, 533–563.
- Page, R.D., Charleston, M. a, 1997. From gene to organismal phylogeny: reconciled trees and the gene tree/species tree problem. *Mol. Phylogenet. Evol.* 7, 231–240.
- Parada, A., D'Elía, G., Palma, R.E., 2015. The influence of ecological and geographical context in the radiation of Neotropical sigmodontine rodents. *BMC Evol. Biol.* 15, 172.
- Parada, A., Pardiñas, U.F.J., Salazar-Bravo, J., D'Elía, G., Palma, R.E., 2013. Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* 66, 960–968.
- Pardiñas, U.F.J., D'Elía, G., Ortiz, P.E., 2002. Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: Estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotrop.* 9, 209–252.
- Pardini, R., De Souza, S.M., Braga-Neto, R., Metzger, J.P., 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biol. Conserv.* 124, 253–266.
- Patton, J.L., Smith, M.F., 1992. mtDNA Phylogeny of Andean Mice: A Test of Diversification Across Ecological Gradients. *Evolution* 46, 174–183.
- Percequillo, A.R., Weksler, M., Costa, L.P., 2011. A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zool. J. Linn. Soc.* 161, 357–390.
- Pereira, J., Teta, P., Fracassi, N., 2005. Sigmodontinos (Rodentia, Cricetidae) de la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (provincia de Misiones, Argentina), con la confirmación de la presencia de "*Akodon*" *serrensis* en la Argentina. *Mastozoología Neotrop.* 12, 83–89.
- Porto, T.J., Carnaval, A.C., da Rocha, P.L.B., 2013. Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: a case study with 14 Brazilian species. *Divers. Distrib.* 19, 330–340.

- Quintana, C.A., 2002. Roedores cricétidos del Sanandresense (Plioceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. *Mastozoología Neotrop.* 9, 263–275.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., 2013. Tracer V1.6. Disponível em <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ramírez-Barahona, S., Eguiarte, L.E., 2013. The role of glacial cycles in promoting genetic diversity in the Neotropics: the case of cloud forests during the Last Glacial Maximum. *Ecol. Evol.* 3, 725–738.
- Riccomini, C., 1989. O Rift continental do sudeste brasileiro. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar). Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 319p.
- Riccomini, C., Grohmann, C.H., Sant’Anna, L.G., Hiruma, S.T., 2010. A captura das cabeceiras do Rio Tietê pelo Rio Paraíba do Sul, in: Modenesi-Gauttieri, M.C., Bartorelli, A., Mantesso-Neto, V., Carneiro, C.D.R., Lisboa, M.B.A.L. (Eds.), *A Obra de Aziz Nacib Ab’Sáber*. Becca, São Paulo, pp. 157–169.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572–1574.
- Saadi, A., Machette, M.N., Haller, K.M., Dart, R.L., Bradley, L., Souza, A.M.P.D., 2002. Map and database of Quaternary faults and lineaments in Brazil, USGS Open-File Report.
- Salazar-Bravo, J., Pardiñas, U.F.J., D’Elía, G., 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zool. Scr.* 42, 250–261.
- Smith, M.F., Patton, J.L., 1999. Phylogenetic Relationships and the Radiation of Sigmodontine Rodents in South America: Evidence from Cytochrome b. *J. Mamm. Evol.* 6, 89–128.
- Smith, M.F., Patton, J.L., 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for Akodontine tribe. *Biol. J. Linn. Soc.* 50, 149–177.
- Song, S., Liu, L., Edwards, S. V., Wu, S., 2012. Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 14942–14947.
- Stamatakis, A., 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30, 1312–1313.
- Stanhope, M.J., Czelusniak, J., Si, J.S., Nickerson, J., Goodman, M., 1992. A molecular perspective on mammalian evolution from the gene encoding interphotoreceptor retinoid binding protein, with convincing evidence for bat monophyly. *Mol. Phylogenet. Evol.* 1, 148–160.

- Stephens, M., Donnelly, P., 2003. A comparison of bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data. *Am. J. Hum. Genet.* 73, 1162–1169.
- Sylvestre, F., 2009. Moisture Pattern During the Last Glacial Maximum in South America, in: Vimeux, F., Sylvestre, F., Khodri, M. (Orgs.), *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions*. Springer, p. 3–27.
- Tajima, F., 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123, 585–595.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., FilipSKI, A., Kumar, S., 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30, 2725–2729.
- Thomé, M.T.C., Zamudio, K.R., Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Baldissera, F.A., Alexandrino, J., 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Mol. Phylogenet. Evol.* 55, 1018–1031.
- Thomé, M.T.C., Zamudio, K.R., Haddad, C.F.B., Alexandrino, J., 2014. Barriers, rather than refugia, underlie the origin of diversity in toads endemic to the Brazilian Atlantic Forest. *Mol. Ecol.* 23, 6152–6164.
- Turchetto-Zolet, A.C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., Palma-Silva, C., 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Mol. Ecol.* 22, 1193–1213.
- Valderrama, E., Pérez-Emán, J.L., Brumfield, R.T., Cuervo, A.M., Cadena, C.D., 2014. The influence of the complex topography and dynamic history of the montane Neotropics on the evolutionary differentiation of a cloud forest bird (*Premnoplex brunnescens*, Furnariidae). *J. Biogeogr.* 41, 1533–1546.
- Valdez, L., D'Elía, G., 2013. Differentiation in the Atlantic Forest: phylogeography of *Akodon montensis* (Rodentia, Sigmodontinae) and the Carnaval–Moritz model of Pleistocene refugia. *J. Mammal.* 94, 911–922.
- Vilela, J.F., 2005. Filogenia molecular de *Brucepattersonius* (Sigmodontinae: Akodontini) com uma análise morfométrica craniana do gênero. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 67p.
- Vilela, J.F., Gonçalves, P.R., Oliveira, J.A., 2015. Genus *Brucepattersonius* Hershkovitz, 1998, in: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J., D'Elía, G. (Eds.), *Mammals of South America, Vol. 2. Rodents*. University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 211–219.
- Vilela, J.F., Oliveira, J.A., Bonvicino, C.R., 2006. Taxonomic status of

Brucepattersonius albinasus (Rodentia: Sigmodontinae). Zootaxa 1199, 61–68.

Werneck, F.P., 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. Quat. Sci. Rev. 30, 1630–1648.

TABELAS

Tabela 1: Lista de espécimes de *Brucepattersonius* analisados neste estudo com o número de coletor e/ou tombo em museu (amostra e voucher), local de coleta, cidade, estado, número referente à figura 7 e identificação do haplótipo de CitB correspondente. Nomes com asteriscos (*) indicam amostras das quais foram obtidas sequências de CitB com apenas 443pb.

Amostra	Voucher	Localidade	Município, Estado	ID local	H
LGA1650	UFES1127	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1653	UFES1128	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1651	UFES1129	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1644	UFES1130	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1663	UFES1131	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1671	UFES1132	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1729	UFES1134	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1496	UFES1161	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H32
LGA1655	UFES1162	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1665	UFES1164	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
LGA1733	UFES1165	Parque Nacional do Caparaó	Dores do Rio Preto, ES	1	H31
RF211		Parque Nacional da Serra dos Órgãos	Teresópolis, RJ	2	H30
RF77		Parque Nacional da Serra dos Órgãos	Teresópolis, RJ	2	H30
BOCA346		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H6
BOCA588		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H6
BOCA589		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H7
BOCA594		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H6
BOCA661		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H7

Amostra	Voucher	Localidade	Município, Estado	ID local	H
BOCA667		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H8
BOCA40		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H7
BOCA777		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H6
BOCA795		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H9
BOCA802		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H7
BOCA1001		Parque Nacional da Serra da Bocaina	Paraty, RJ	3	H6
MP481			Itamonte, MG	4	H28
MF12	UFMG1891	Fazenda do Itaguaré, 16 km SW Passa Quatro	Passa Quatro, MG	5	H27
	MVZ183036	Estação Ecológica de Boraceia	Salesópolis, SP	6	H7
	MVZ183037	Estação Ecológica de Boraceia	Salesópolis, SP	6	H7
	MVZ191469	Estação Ecológica de Boraceia	Salesópolis, SP	6	H7
352		Reserva Florestal de Morro Grande	Morro Grande, SP	7	H2
AB201			Tapiraí, SP	8	H3
AB221			Tapiraí, SP	8	H4
AB224			Tapiraí, SP	8	H4
AB263			Tapiraí, SP	8	H4
AB269			Tapiraí, SP	8	H4
FB1050			Tapiraí, SP	8	H3
TAP2136			Tapiraí, SP	8	H3
	MVZ183250	Fazenda Intervalles	Capão Bonito, SP	9	H1
	MVZ191467	Fazenda Intervalles	Capão Bonito, SP	9	H29
	MVZ191468	Fazenda Intervalles	Capão Bonito, SP	9	H29
1059			Ribeirão Grande, SP	10	H1
RG1972			Ribeirão Grande, SP	10	H1
	UFSC3933*	Ilhota	Itapema, SC	11	H10
	UFSC3425	Caldas da Imperatriz	Santo Amaro da Imperatriz, SC	12	H5
	UFSC4894*	Caldas da Imperatriz	Santo Amaro da Imperatriz, SC	12	H39

Amostra	Voucher	Localidade	Município, Estado	ID local	H
	UFSC708*	Caldas da Imperatriz	Santo Amaro da Imperatriz, SC	12	H10
	UFSC726	Caldas da Imperatriz	Santo Amaro da Imperatriz, SC	12	H5
	UFSC3283*	Caldas da Imperatriz	Santo Amaro da Imperatriz, SC	12	H33
	UFSC3694*	Alto da Boa Vista	Rancho Queimado, SC	13	H34
	FURB15201	Itoupavazinha	Blumenau, SC	14	H15
	FURB6872*	Parque das Nascentes	Blumenau, SC	14	H24
	FURB9596	Parque das Nascentes	Indaial, SC	15	H10
	FURB9737	Parque das Nascentes	Indaial, SC	15	H10
	FURB15211*		Vidal Ramos, SC	16	H5
	FURB15863	Reserva Biológica Sassafrás	Doutor Pedrinho, SC	17	H17
	FURB15897	Reserva Biológica Sassafrás	Doutor Pedrinho, SC	17	H18
	FURB20061		Doutor Pedrinho, SC	17	H21
	UFSC4921*	Rodovia SC 450	Praia Grande, SC	18	H5
	UFSC4922	Rodovia SC 450	Praia Grande, SC	18	H5
AS03*		Parque Nacional de Aparados da Serra	Cambará do Sul, RS	19	H5
	FURB18808	Fazenda Topell	São Mateus do Sul, PR	20	H20
	UFSC4692*	Unidade de Industrialização do Xisto - Petrobras	São Mateus do Sul, PR	20	H38
	UFSC4203		Canoinhas, SC	21	-
	UFSC5488	Usina Hidrelétrica de São Roque	Vargem, SC	22	H40
	UFSC5489*	Usina Hidrelétrica de São Roque	Vargem, SC	22	H40
	UFSC5808	Usina Hidrelétrica de São Roque	Vargem, SC	22	H41
	UFSC5809	Usina Hidrelétrica de São Roque	Vargem, SC	22	H11
	UFSC5810	Usina Hidrelétrica de São Roque	Vargem, SC	22	H41
	UFSC4482	Reserva Epagri/Embrapa	Caçador, SC	23	H36
	UFSC4483*	Reserva Epagri/Embrapa	Caçador, SC	23	H37
	UFSC4880	Pequena Central Hidrelétrica Salto Góes	Tangará, SC	24	H37
	UFSC4882*	Pequena Central Hidrelétrica Salto Góes	Tangará, SC	24	H37

Amostra	Voucher	Localidade	Município, Estado	ID local	H
UFSC4884*		Pequena Central Hidrelétrica Salto Góes	Tangará, SC	24	H37
FURB18395*		Usina Hidrelétrica Fundão	Candói, PR	25	H19
FURB15428		Pequena Central Hidrelétrica Santa Luzia Alto	São Domingos, SC	26	H16
FURB18017		Pequena Central Hidrelétrica Santa Luzia Alto	São Domingos, SC	26	H5
FURB20277		Pequena Central Hidrelétrica Santa Luzia Alto	São Domingos, SC	26	H16
FURB9316*		Aproveitamento Hidrelétrico Quebra-Queixo	São Domingos, SC	26	H25
FURB5075		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H5
FURB5089		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H22
FURB5097*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H5
FURB5269*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H23
FURB5277*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H13
FURB5351*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H11
FURB5933*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H11
FURB5935*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H11
FURB6065		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H11
FURB6119*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H11
FURB681*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H14
FURB750		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H25
FURB979		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H11
FURB980*		Usina Hidrelétrica Itá	Itá, SC	27	H26
FURB12687		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xanxerê, SC	28	H5
UFSC3765*		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xanxerê, SC	28	H12
UFSC3767		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xanxerê, SC	28	H35
UFSC3764*		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xanxerê, SC	28	H12
FURB12036*		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H10
FURB12732*		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H11
FURB12967		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H12

Amostra	Voucher	Localidade	Município, Estado	ID local	H
FURB12970*		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H11
FURB12990		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H5
FURB12991*		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H13
FURB12999		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H14
UFSC3766		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H11
UFSC3807		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H11
UFSC3875		Pequena Central Hidrelétrica Alto Irani	Xavantina, SC	29	H11
UFSC4809*		Pequena Central Hidrelétrica Arvoredo	Xaxim, SC	30	H5
UFSC4013		Lajeado Grande	Alpestre, RS	31	H5
FURB15310*		Aproveitamento Hidrelétrico Foz do Chapecó	Chapecó, SC	32	H11
UFSC3934*		Barra do Monte Alegre	Chapecó, SC	32	H5
UFSC4012			Rio dos Índios, RS	33	H11
UFSC592*		Parque Estadual de Turvo	Derrubadas, RS	34	H5

Tabela 2: Lista dos roedores sigmodontíneos utilizados na inferência filogenética de máxima credibilidade com calibração fóssil. Os espécimes dos quais foram obtidos as sequências ou os números de acesso do GenBank (sublinhados) estão listados de acordo com respectivo táxon e marcador.

Espécies	IRBP	CitB	Ins	Adh	βfib
<i>Akodon montensis</i>	RF401	RF401	RF401	-	RF401
" <i>Akodon</i> " <i>serrensis</i>	UFES884	UFES884	UFES884	-	UFES884
<i>Bibimys</i>	FURB5219	FURB5219	FURB5219	FURB5219	FURB5219
<i>Blarinomys</i>	LGA2786	LGA2786	LGA2786	LGA2786	LGA2786
<i>Juscelinomys</i>	<u>AY277453</u>	<u>JQ898084</u>	-	-	-
<i>Kunsia</i>	<u>AY277454</u>	<u>AY445526</u>	-	-	-
<i>Lenoxus</i>	<u>AY277456</u>	<u>U03541</u>	-	-	-
<i>Necromys</i>	<u>EF626801</u>	<u>EF531684</u>	-	-	-
<i>Oxymycterus delator</i>	UFES1411	UFES1411	UFES1411	UFES1411	UFES1411
<i>Oxymycterus nasutus</i>	<u>AY277468</u>	<u>EF661854</u>	-	-	-
<i>Scapteromys</i>	TAI61	TAI61	BUJ02	TAI61	BUJ02
<i>Thaptomys</i>	<u>AY277482</u>	<u>KF815393</u>	-	-	-
<i>Brucepattersonius iheringi</i>	FURB12732	FURB12732	FURB12732	FURB12732	FURB12732
<i>Brucepattersonius soricinus</i>	MVZ183250	MVZ183250	MVZ183250	MVZ183250	MVZ183250
<i>Brucepattersonius</i> sp.	MP481	MP481	MF12	MP481	MP481
<i>Brucepattersonius griserufescens</i>	UFES1132	UFES1132	UFES1128	UFES1132	UFES1132

Tabela 3: Primers (*forward* e *reverse*) e protocolos utilizados para amplificar sequências de um marcador mitocondrial e quatro nucleares de *Bucepattersonius*. Os protocolos de PCR consistem em um passo de desnaturação, seguido de ciclos de desnaturação, anelamento e extensão e, por fim, uma extensão final.

<i>Locus</i>	<i>Primers</i>	<i>N° de pares de bases</i>	<i>Sequências</i>	<i>Referência</i>	<i>Protocolo de PCR</i>
CitB	MVZ 05 MVZ 16	801pb	5' CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG 3' 5' AAATAGGAARTATCAYTCTGGTTTRAT 3'	Smith & Patton 1993	94 °C – 5 min 39x { 94 °C – 30 s 48 °C – 45 s 72 °C – 45 s
	CitB-165F CitB-618R	443 pb	5' TCAGACACAGCCACAGCATT 3' 5' GGTTGTTGGAGCCTGTTTCG 3'	Este estudo	72 °C – 5 min
βfib	β17-mammL βfib-mammU	677pb	5' ACCCCAGTAGTATCTGCCGTTTGGATT 3' 5' CACAACGGCATGTTCTTCAGCAC 3'	Matocq et al., 2007	94 °C – 3 min 30x { 94 °C – 1 min 58 °C – 45 s 72 °C – 1 min 72 °C – 7 min

Locus	Primers	N° de pares de bases	Sequências	Referência	Protocolo de PCR
Ins	InsB-F InsA-R	633pb	5' TGGTGTGTGGGGAGCGTGGCTTCTTCTACA 3' 5' GAGCGAGCAGATGCTGGTGCAGCACTGATC 3'	Cañón et al., 2014	94 °C – 3 min 35x { 94 °C – 1 min 62 °C – 45 s 72 °C – 1 min 72 °C – 7 min
Adh	2340-I 2340-II	672pb	5' GTAATCAAGTGCAAAGCAGCTG 3' 5' TAACCACGTGGTCATCTGAGCG 3'	Amman et al., 2006	94 °C – 3 min 35x { 94 °C – 30 s 64 °C – 45 s 73 °C – 45 s 73 °C – 4 min
IRBP	+IRBP217 - IRBP1531	1248pb	5" ATGGCCAAGGTCCTCTTGGATAACTACTGCTT 3' 5" CGCAGGTCCATGATGAGGTGCTCCGTGTCCTG 3'	Stanhope et al., 1992	94 °C – 5 min 39x { 94 °C – 30 s 61 °C – 1 min 30s 72 °C – 3 min 72 °C – 5 min

Tabela 4: Divergência genética par-a-par (distância p, em %) entre as espécies de *Brucepattersonius* (*B. soricinus*, *Brucepattersonius* sp., *B. iheringi* e *B. griserufescens*), *Blarinomys*, *Bibimys* e *Akodon*.

	<i>Brucepattersonius</i> sp.	<i>B. soricinus</i>	<i>B. iheringi</i>	<i>B. griserufescens</i>
<i>Brucepattersonius</i> sp.	-	-	-	-
<i>B. soricinus</i>	8,44 ± 1,24	-	-	-
<i>B. iheringi</i>	8,86 ± 1,34	6,47 ± 1,13	-	-
<i>B. griserufescens</i>	6,10 ± 1,13	7,95 ± 1,29	8,41 ± 1,38	-
<i>Blarinomys</i>	9,26 ± 1,41	9,09 ± 1,36	9,98 ± 1,44	9,47 ± 1,47
<i>Bibimys</i>	12,42 ± 1,63	12,78 ± 1,61	14,71 ± 1,76	12,77 ± 1,60
<i>Akodon</i>	13,97 ± 1,46	14,88 ± 1,52	14,96 ± 1,54	14,88 ± 1,47

Tabela 5: Grupos de populações de *Brucepattersonius soricinus* na análise espacial de variância molecular baseados na matriz de CitB.

K	F _{CT}	Grupos	Localidades
4	0,65	norte	Paraty (RJ), Salesópolis (SP)
		sul-1	Morro Grande (SP), Tapiraí (SP)
		sul-2	Capão Bonito (SP), Ribeirão Grande (SP)
		sul-3	São Mateus do Sul (PR)

Tabela 6: Tabela das localidades de coleta de *Brucepattersonius* e dos exemplares tipo do gênero, estados, país e respectivas coordenadas geográficas, além da identificação numérica (ID Local) na figura 7.

Localidade	Estado	País	Longitude	Latitude	ID Local
Dores do Rio Preto	Espírito Santo	Brasil	-41,8	-20,4	1, A
Teresópolis	Rio de Janeiro	Brasil	-43,0	-22,4	2
Paraty	Rio de Janeiro	Brasil	-44,8	-23,2	3
Itamonte	Minas Gerais	Brasil	-44,9	-22,3	4
Passa Quatro	Minas Gerais	Brasil	-45,0	-22,5	5
Salesópolis	São Paulo	Brasil	-45,8	-23,5	6
Morro Grande	São Paulo	Brasil	-47,0	-23,7	7
Tapiraí	São Paulo	Brasil	-47,5	-24,0	8
Capão Bonito	São Paulo	Brasil	-48,4	-24,0	9
Ribeirão Grande	São Paulo	Brasil	-48,4	-24,2	10
Itapema	Santa Catarina	Brasil	-48,6	-27,1	11
Santo Amaro da Imperatriz	Santa Catarina	Brasil	-48,8	-27,7	12
Rancho Queimado	Santa Catarina	Brasil	-48,9	-27,7	13
Blumenau	Santa Catarina	Brasil	-49,1	-26,9	14
Indaial	Santa Catarina	Brasil	-49,2	-26,9	15
Vidal Ramos	Santa Catarina	Brasil	-49,4	-27,4	16
Doutor Pedrinho	Santa Catarina	Brasil	-49,5	-26,7	17
Praia Grande	Santa Catarina	Brasil	-50,0	-29,2	18
Cambará do Sul	Rio Grande do Sul	Brasil	-50,0	-28,8	19
São Mateus do Sul	Paraná	Brasil	-50,4	-25,9	20
Canoinhas	Santa Catarina	Brasil	-50,4	-26,2	21
Vargem	Santa Catarina	Brasil	-51,0	-27,5	22
Caçador	Santa Catarina	Brasil	-51,0	-26,8	23
Tangará	Santa Catarina	Brasil	-51,2	-27,1	24

Localidade	Estado	País	Longitude	Latitude	ID Local
Candói	Paraná	Brasil	-51,9	-25,5	25
São Domingos	Santa Catarina	Brasil	-52,1	-26,5	26
Itá	Santa Catarina	Brasil	-52,3	-27,3	27
Xanxerê	Santa Catarina	Brasil	-52,4	-27,0	28
Xavantina	Santa Catarina	Brasil	-52,4	-27,1	29
Xaxim	Santa Catarina	Brasil	-52,5	-27,0	30
Alpestre	Rio Grande do Sul	Brasil	-52,6	-27,2	31
Chapecó	Santa Catarina	Brasil	-52,6	-27,1	32
Rio dos Índios	Rio Grande do Sul	Brasil	-52,9	-27,3	33
Derrubadas	Rio Grande do Sul	Brasil	-53,7	-27,2	34
Ribeirão Fundo	São Paulo	Brasil	-47,7	-24,3	B
Iporanga	São Paulo	Brasil	-48,5	-24,5	C
Taquara	Rio Grande do Sul	Brasil	-50,7	-29,5	D
Parque Provincial Moconá	Misiones	Argentina	-53,8	-27,0	E
Arroyo Paraíso	Misiones	Argentina	-54,2	-26,9	F
Departamento Guaraní,	Misiones	Argentina	-54,3	-26,9	G

FIGURAS

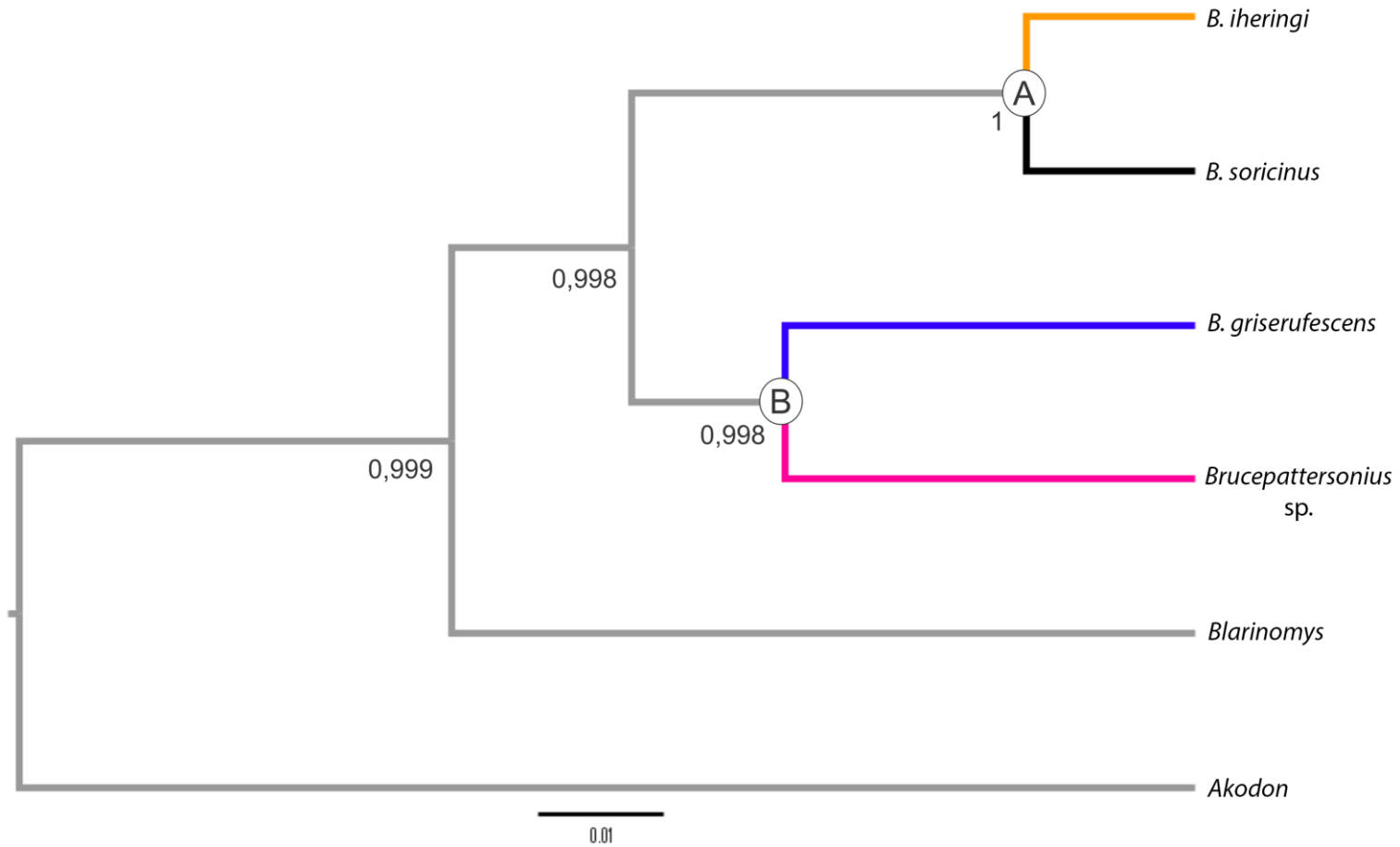


Figura 1: Árvore de espécies de *Brucepattersonius* inferida através de um modelo coalescente baseado em árvores de genes de 5 loci gênicos independentes (CitB, Bfib, Ins, Adh e IRBP). Os valores correspondem à probabilidade posterior bayesiana (PPB).

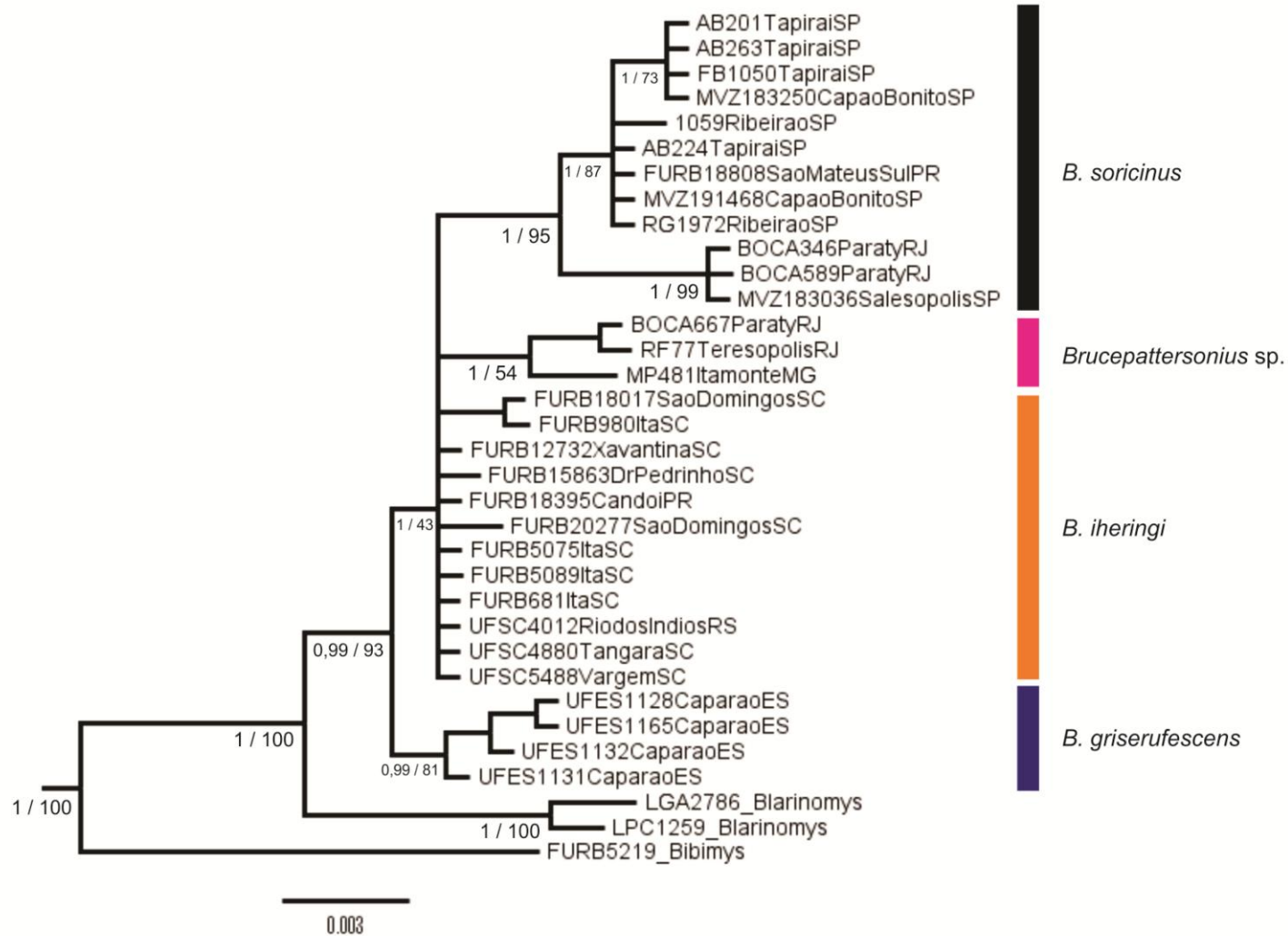


Figura 2: Relações filogenéticas entre haplótipos de Adh de *Brucepattersonius* recuperada na inferência bayesiana. O valores de probabilidade posterior bayesiana (PPB) e suporte de bootstrap da análise de máxima verossimilhança (SB), respectivamente, estão abaixo dos ramos.

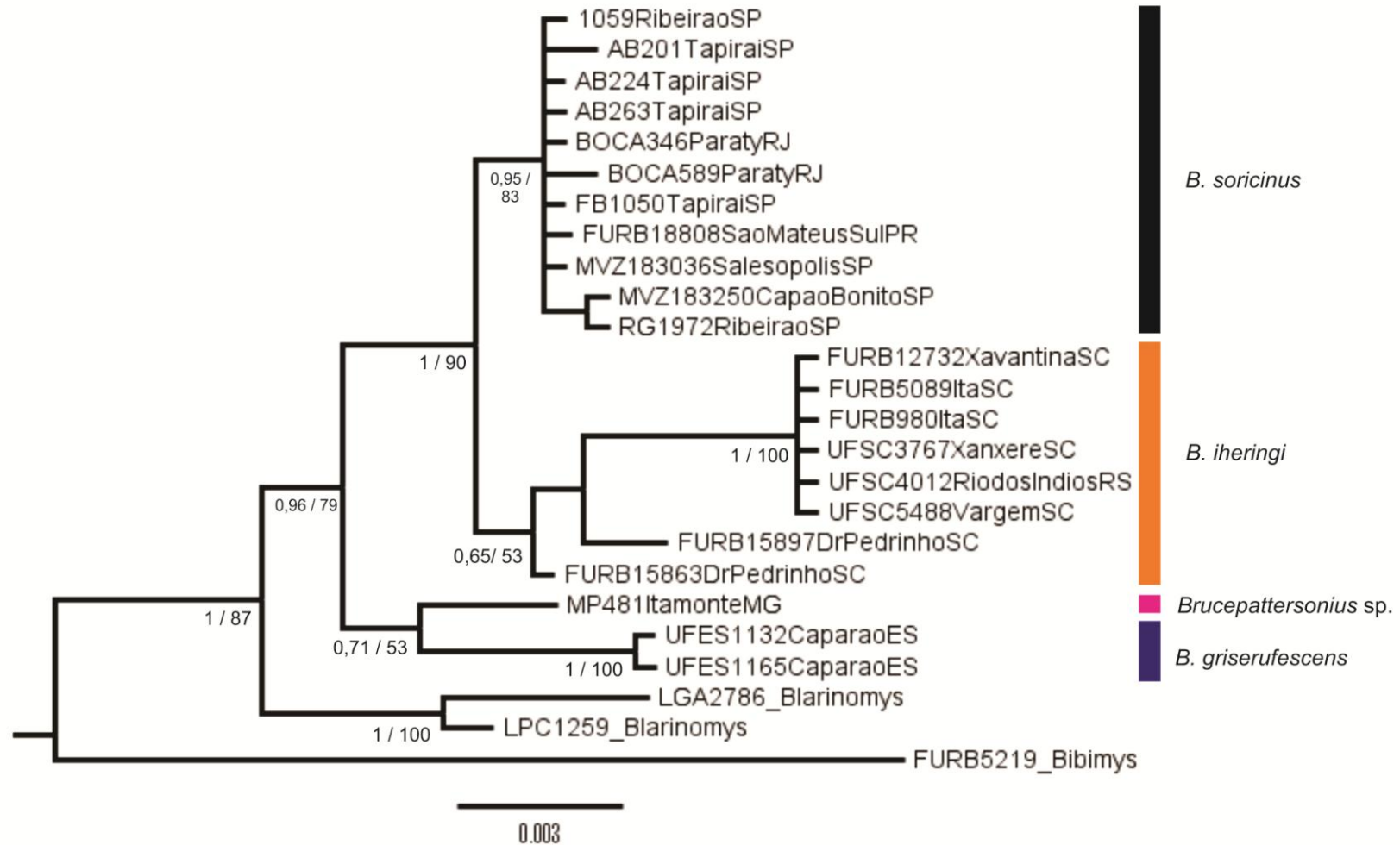


Figura 3: Relações filogenéticas entre haplótipos de IRBP de *Brucepattersonius* recuperada na inferência bayesiana. O valores de probabilidade posterior bayesiana (PPB) e suporte de bootstrap da análise de máxima verossimilhança (SB), respectivamente, estão à esquerda e abaixo dos nós dos ramos.

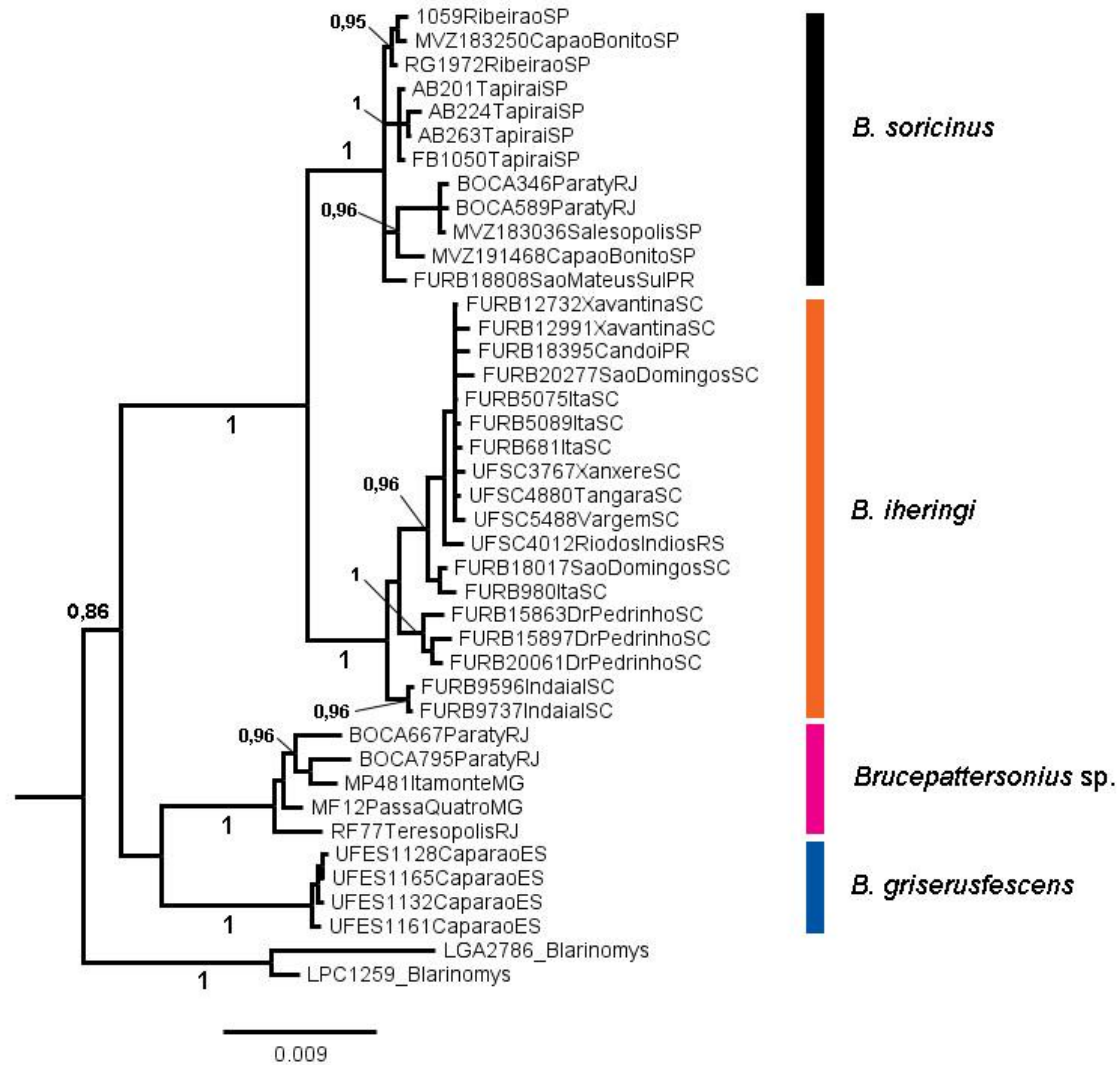


Figura 4: Relações filogenéticas entre sequências de 5 loci gênicos independentes (CitB, Bfib, Ins, Adh e IRBP) de indivíduos de *Brucepattersonius* recuperada na inferência bayesiana. O valores de probabilidade posterior bayesiana (PPB) nos nós dos ramos.

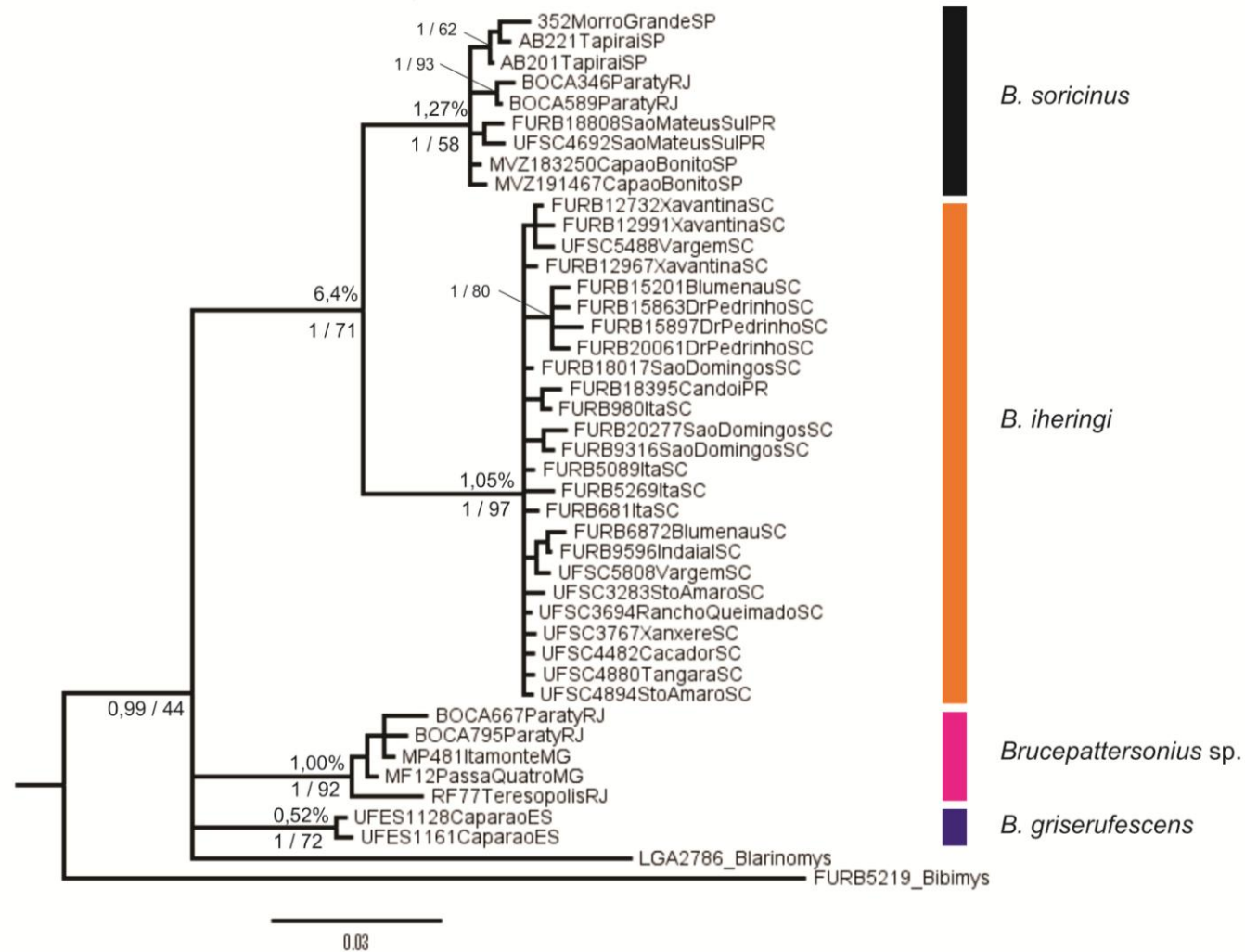


Figura 5: Relações filogenética entre haplótipos de CitB de *Brucepattersonius* recuperada na inferência bayesiana. O valores de probabilidade posterior bayesiana (PPB) e suporte de bootstrap da análise de máxima verossimilhança (SB), respectivamente, estão à esquerda e abaixo dos nós dos ramos e os valores de distância p (%) média par-a-par estão à esquerda e acima.

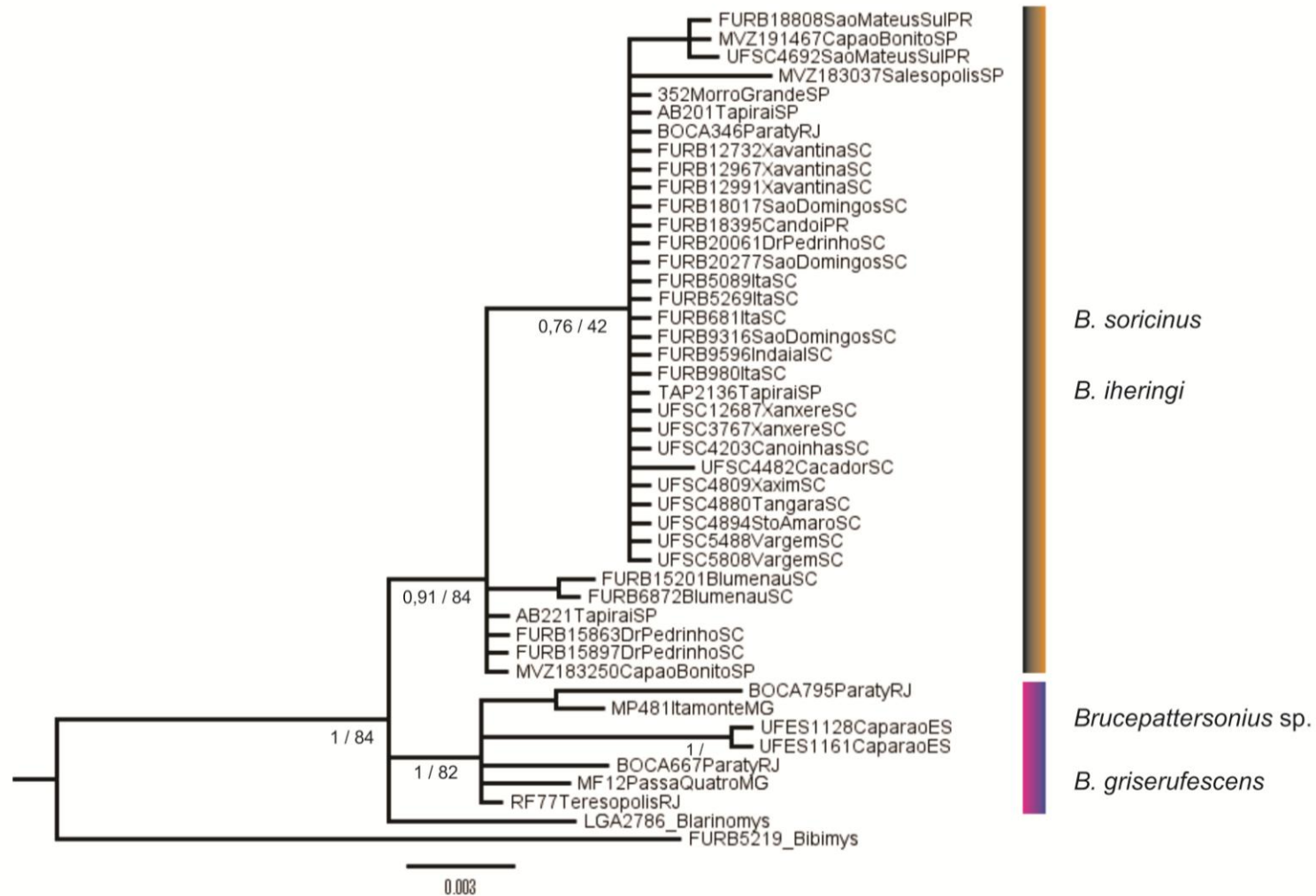


Figura 6: Relações filogenéticas entre haplótipos de β fib de *Brucepattersonius* recuperada na inferência bayesiana. O valores de probabilidade posterior bayesiana (PPB) e suporte de bootstrap da análise de máxima verossimilhança (SB), respectivamente, estão à esquerda e abaixo dos nós dos ramos.

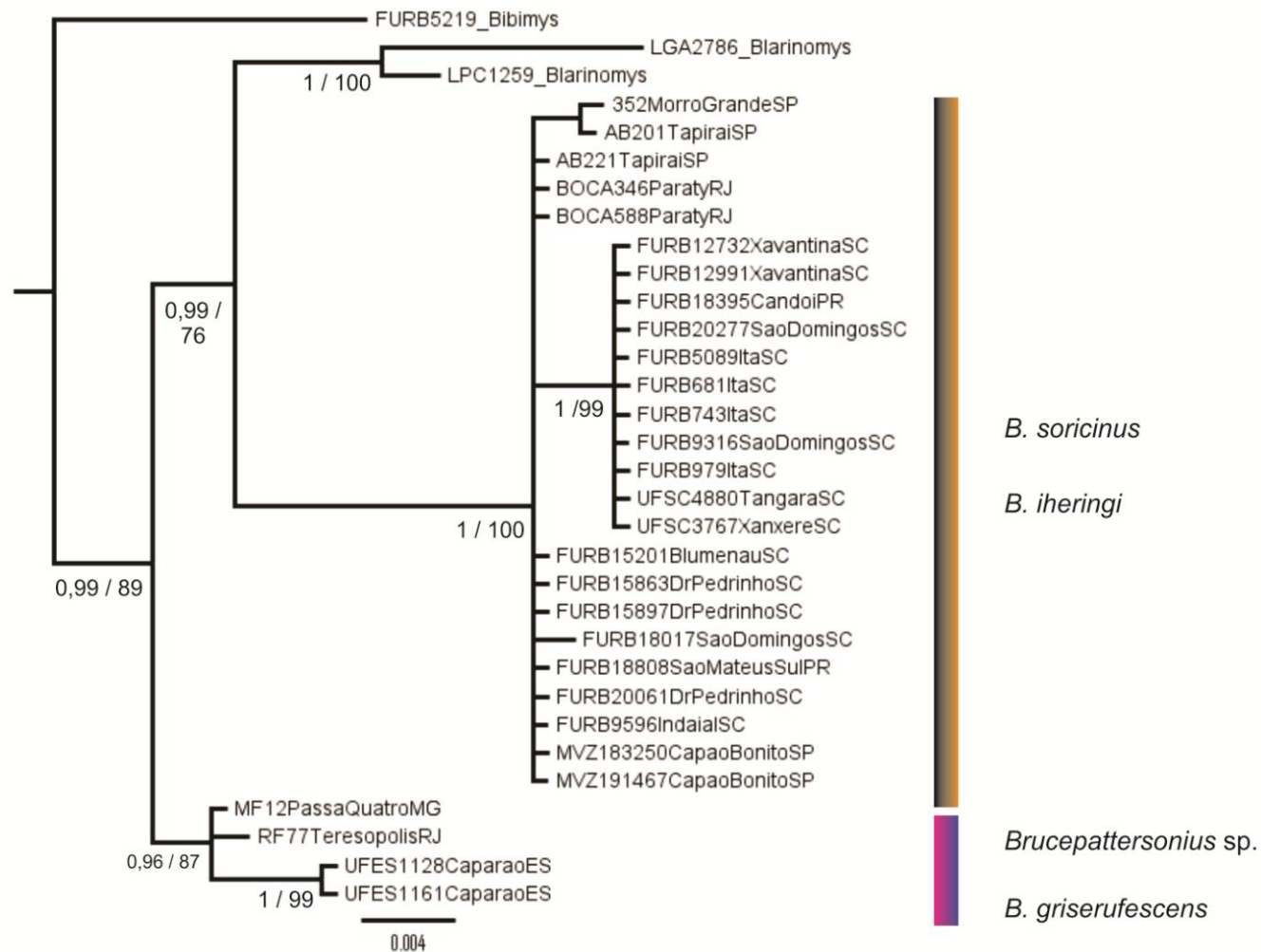


Figura 7: Relações filogenéticas entre haplótipos de Ins de *Brucepattersonius* recuperada na inferência bayesiana. O valores de probabilidade posterior bayesiana (PPB) e suporte de bootstrap (SB), respectivamente, estão à esquerda e abaixo dos nós dos ramos.

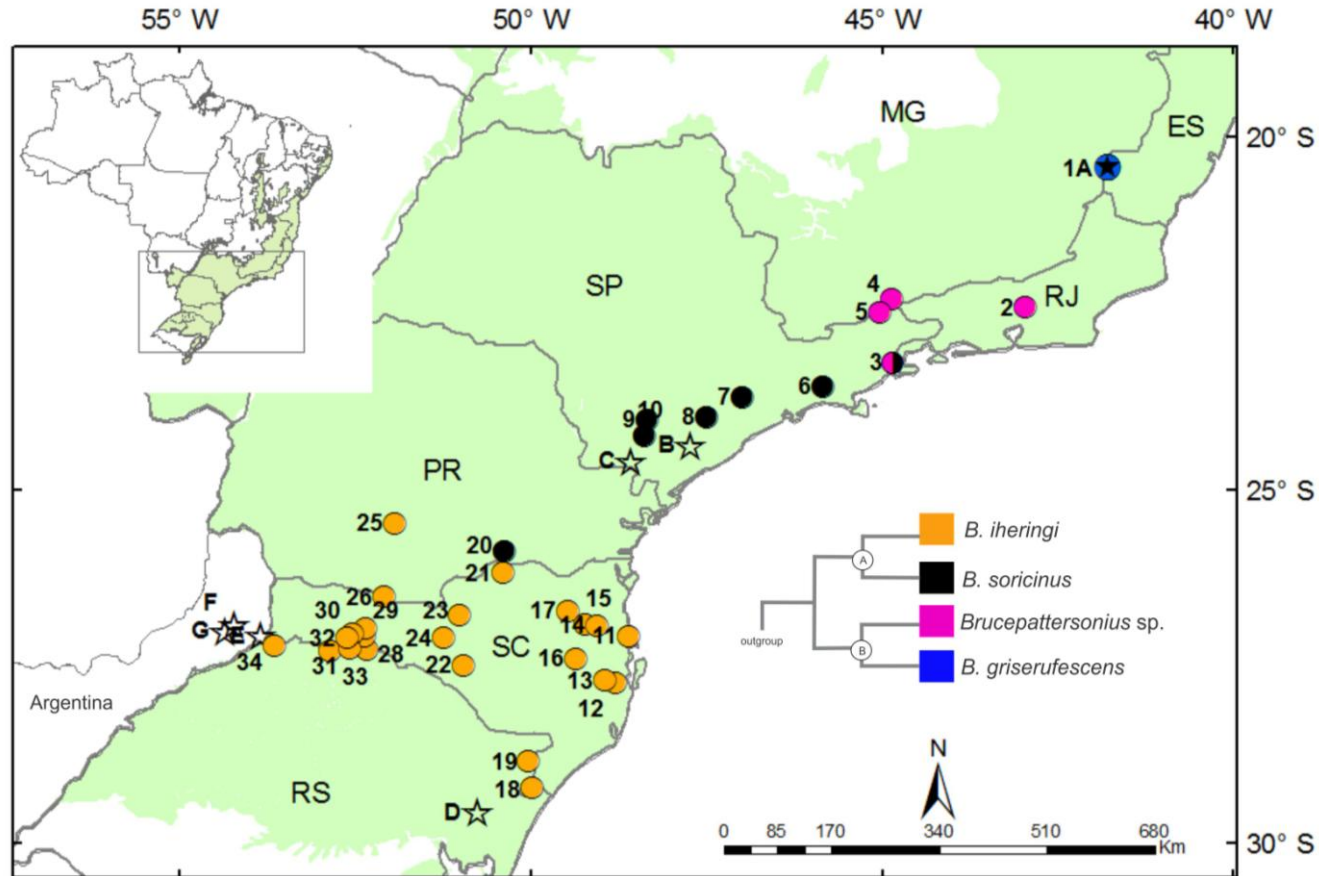


Figura 8: Mapa com as localidades de coleta das amostras de *Bucepattersonius* na Mata Atlântica brasileira (verde claro). As localidades estão diferenciadas de acordo com cada espécie por cores. Localidades-tipo das espécies estão identificadas com estrelas: *B. griserufescens* (A), *B. soricinus* (B), *B. igniventris* (C), *B. iheringi* (D), *B. misionensis* (E), *B. paradisus* (F) e *B. guarani* (G). Informações detalhadas sobre as localidades na tabela 6. Siglas são utilizadas para as Unidades Federativas (UF) brasileiras: Espírito Santo (ES), Minas Gerais (MG), Rio de Janeiro (RJ), São Paulo (SP), Paraná (PR), Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS).

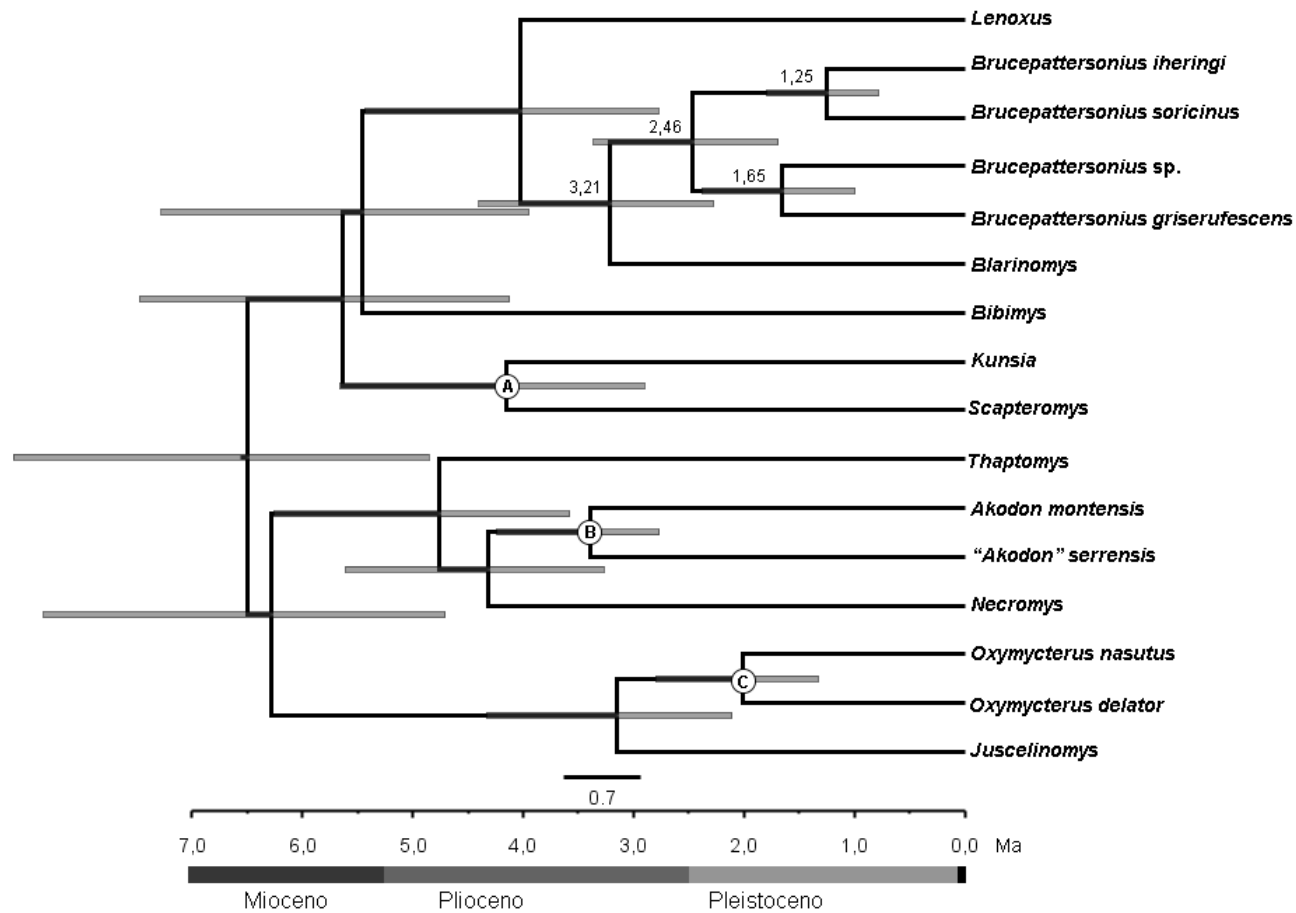


Figura 9: Árvore filogenética de inferência bayesiana com calibração fóssil da relação entre alguns roedores sigmodontíneos. O tempo de divergência médio entre *Blarinomys* e *Brucepattersonius* e dos eventos de cladogênese do gênero estão apontados do lado de cada nó. O eixo horizontal indica tempo em milhões de anos (Ma) e barras cinzas indicam intervalo de confiança de 95 % da estimativa do tempo de divergência para cada nó. As letras nos nós correspondem aos pontos de calibração fóssil: A, *Scapteromys hershkovitzi* (2,2 Ma); B, *Akodon* s.l. (2,7 Ma); C, *Oxymycterus* cf. *rufus* (1,0 Ma).

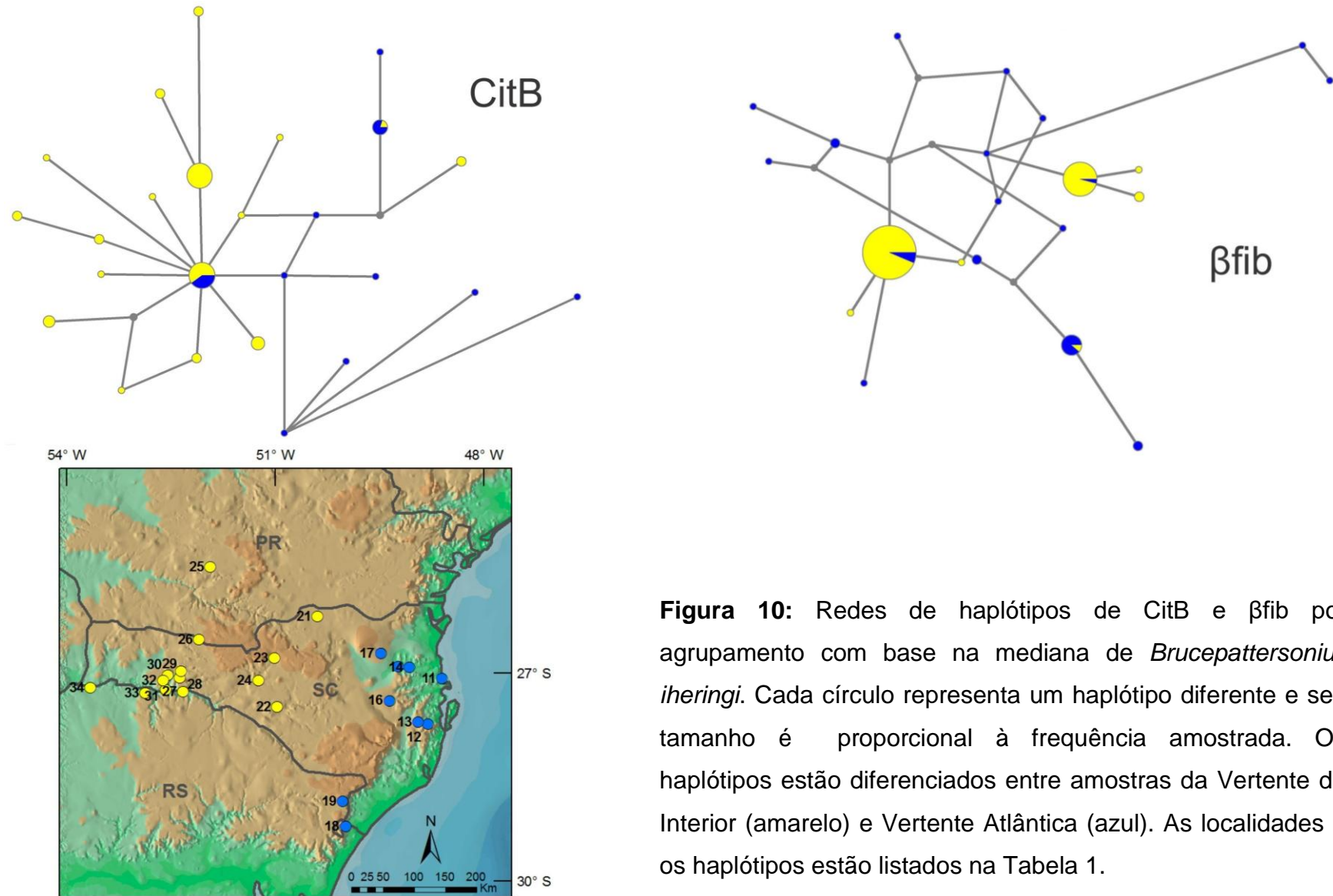


Figura 10: Redes de haplótipos de CitB e β fib por agrupamento com base na mediana de *Brucepattersonius iheringi*. Cada círculo representa um haplótipo diferente e seu tamanho é proporcional à frequência amostrada. Os haplótipos estão diferenciados entre amostras da Vertente do Interior (amarelo) e Vertente Atlântica (azul). As localidades e os haplótipos estão listados na Tabela 1.

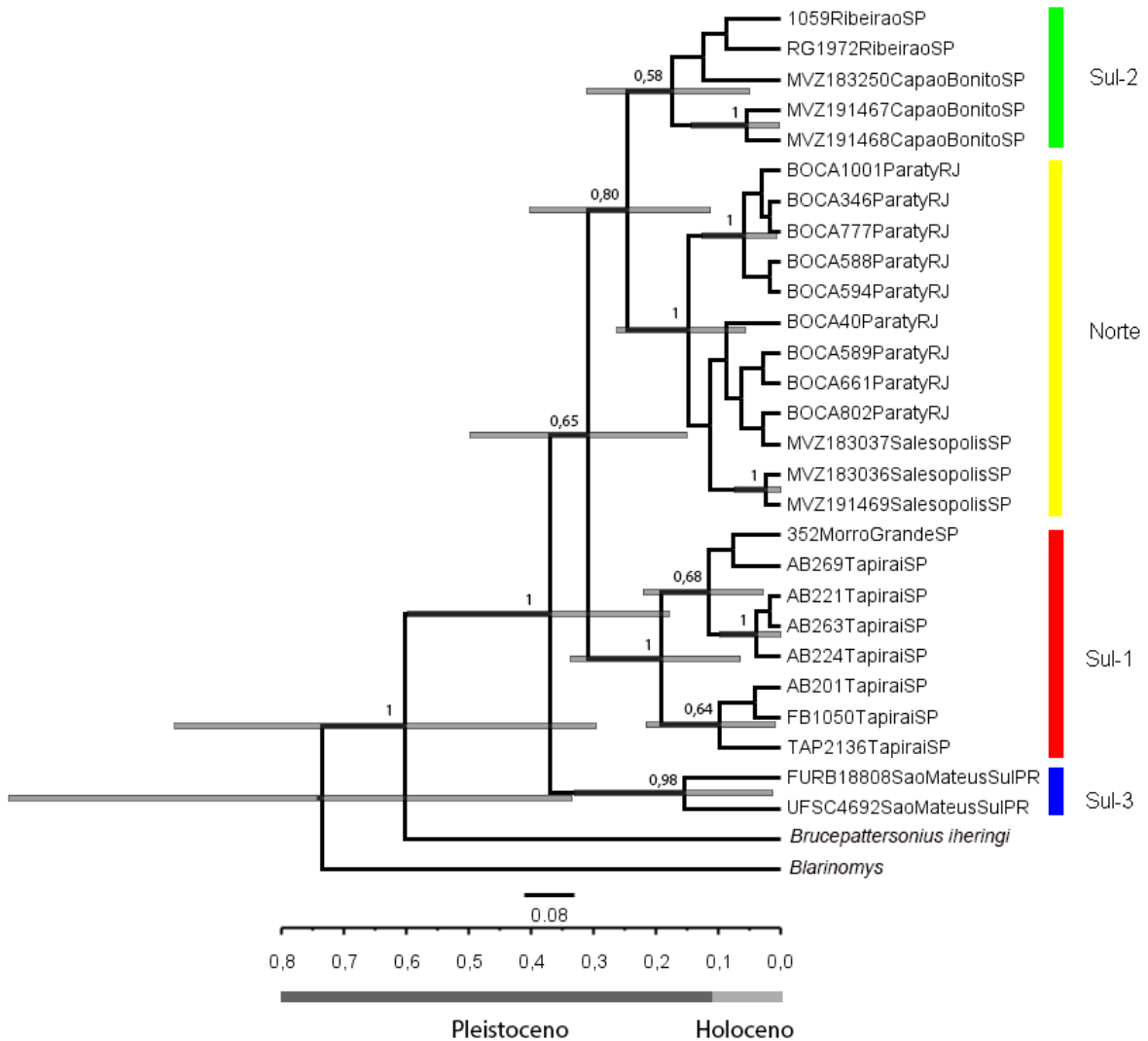


Figura 11: Topologia recuperada na análise de inferência bayesiana das sequências de CitB de *Brucepattersonius soricinus*. Foram utilizados *B. iheringi* e *Blarinomys* como grupos externos. Números indicam a probabilidade posterior bayesiana dos clados. Eixo horizontal indica tempo em milhões de anos (Ma) e barras cinzas indicam intervalo de confiança de 95 % da estimativa do tempo de divergência para cada nó.

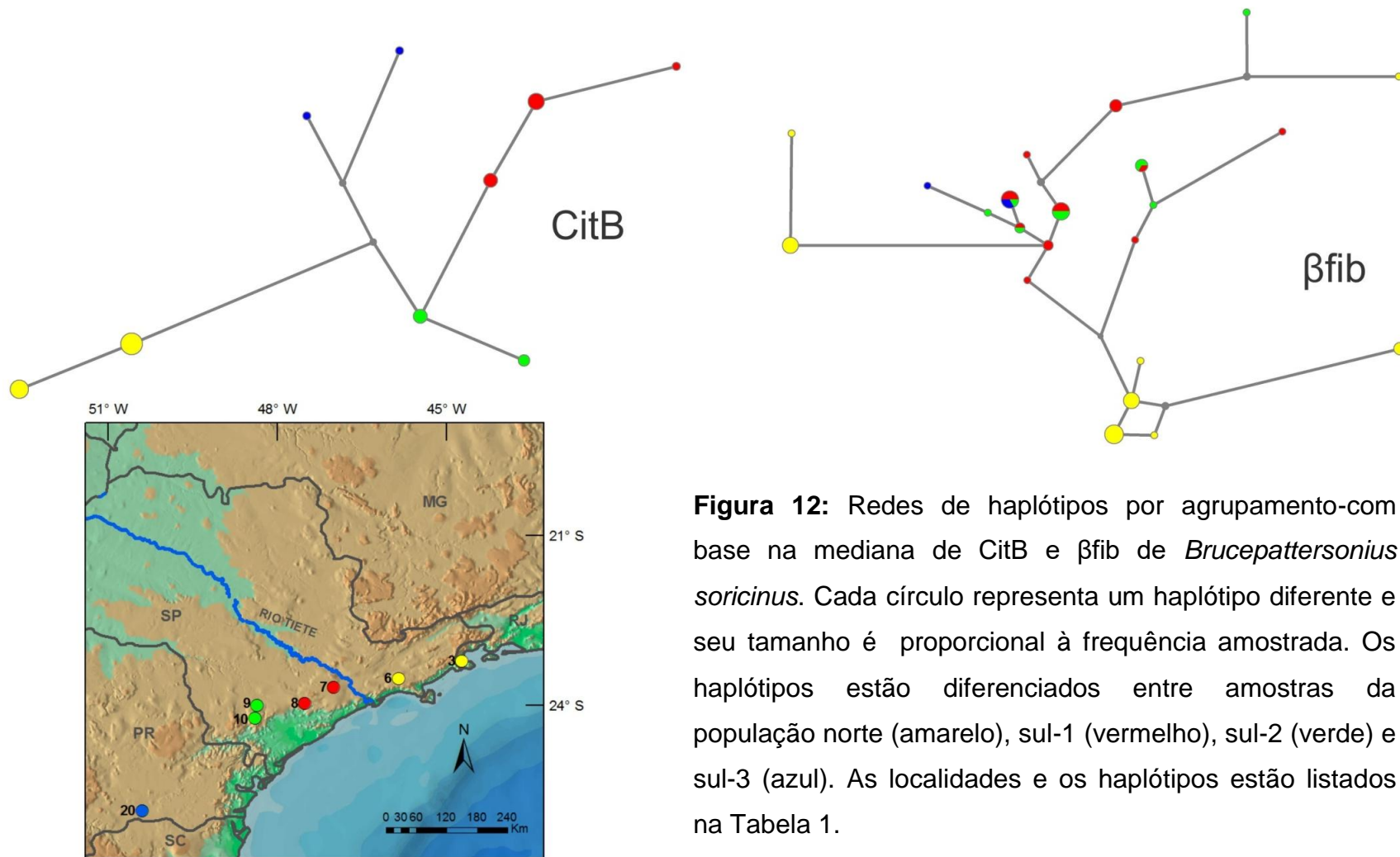


Figura 12: Redes de haplótipos por agrupamento-com base na mediana de CitB e β fib de *Brucepattersonius soricinus*. Cada círculo representa um haplótipo diferente e seu tamanho é proporcional à frequência amostrada. Os haplótipos estão diferenciados entre amostras da população norte (amarelo), sul-1 (vermelho), sul-2 (verde) e sul-3 (azul). As localidades e os haplótipos estão listados na Tabela 1.

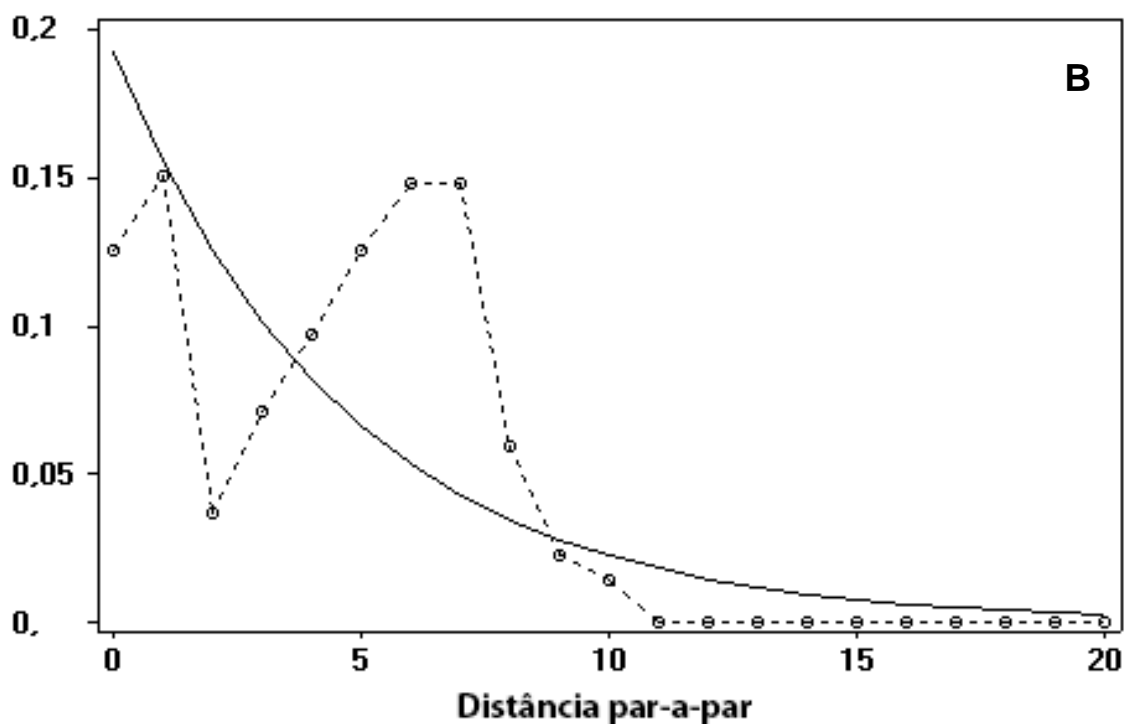
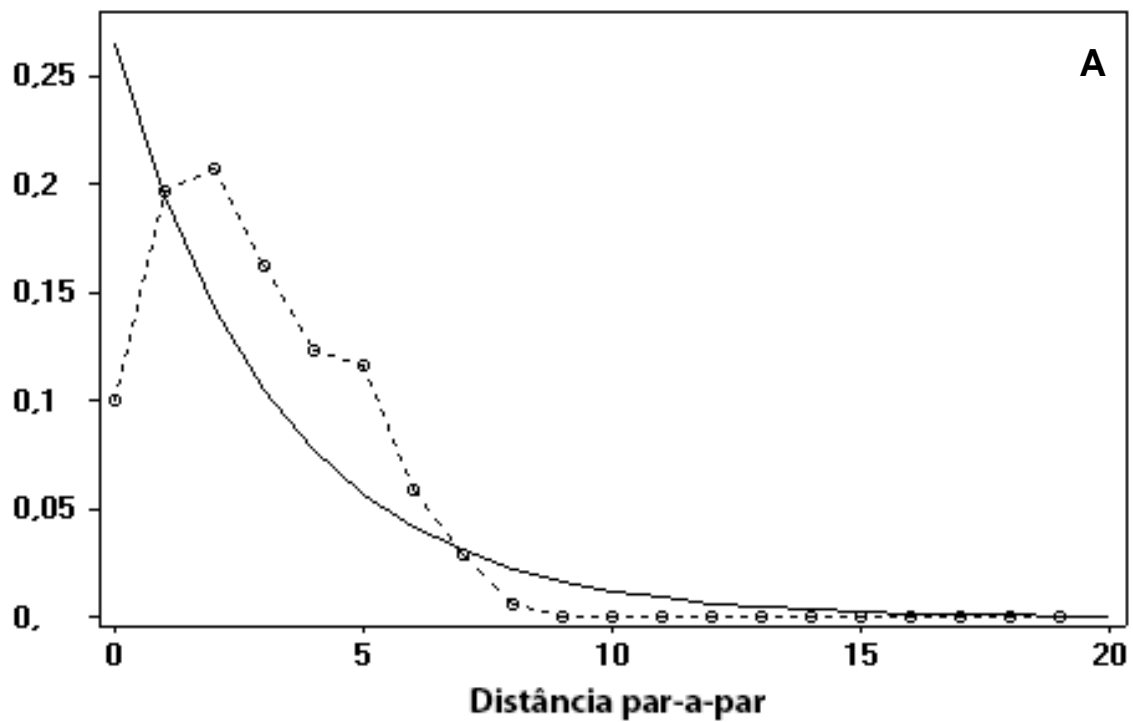


Figura 13: Gráfico de distribuição mismatch de seqüências de citocromo B de *Brucepattersonius iheringi* (A) e *B. soricinus* (B). As linhas pontilhadas nos gráficos representam a frequência esperada para populações em crescimento constante, e a linha contínua a frequência observada.

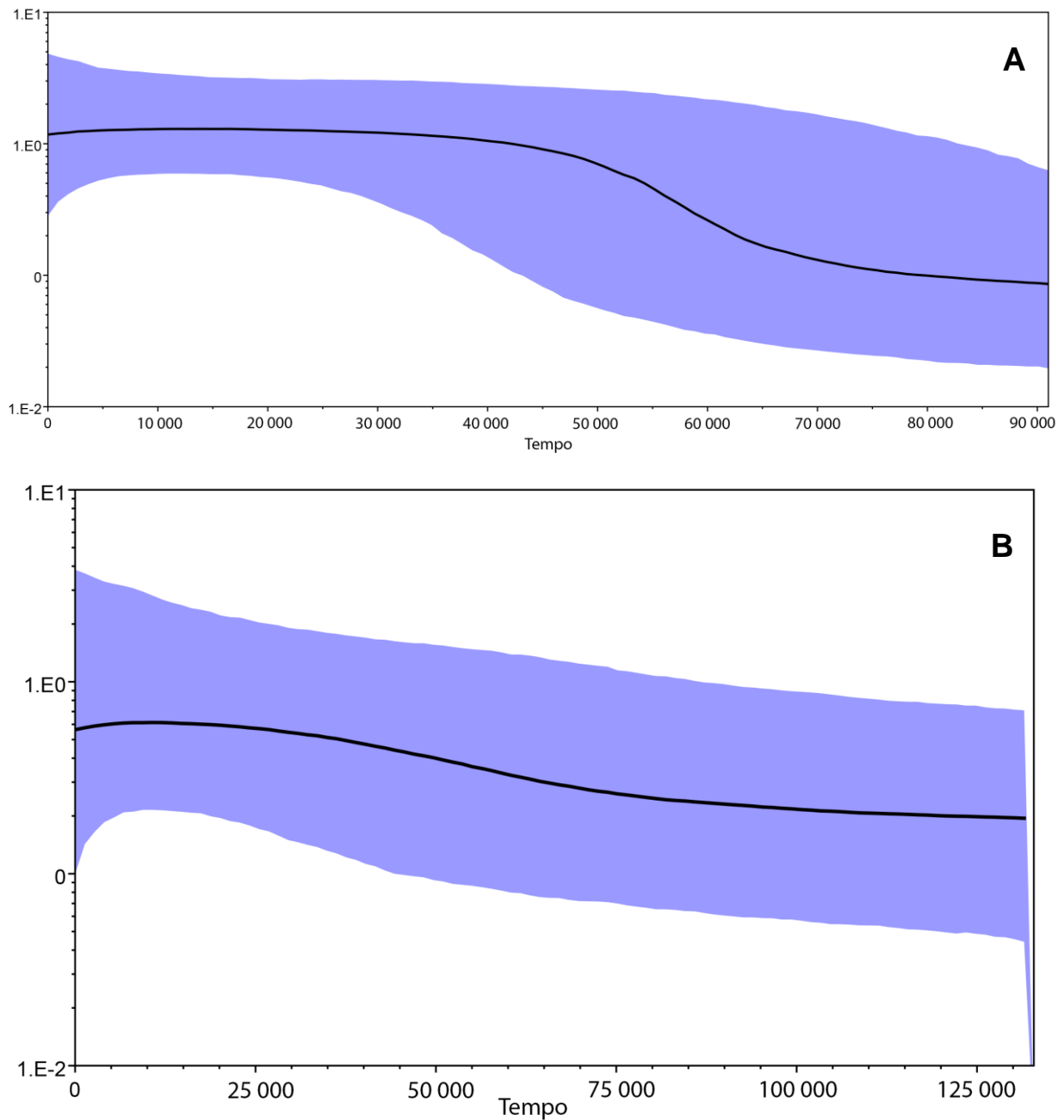


Figura 14: *Bayesian Skyline Plot* (BSP) de *Bucepattersonius iheringi* (A) e *B. soricinus* (B), mostrando na linha em preto a estimativa média do crescimento populacional ao longo do tempo com base na matriz de dados de CitB (intervalo de confiança de 95% em azul). A escala de tempo está em anos atrás.