

**Universidade Federal do Espírito Santo
Centro de Ciências Humanas e Naturais
Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas**

**Variação geográfica, filogenia e sistemática de
Gracilinanus microtarsus (Mammalia:
Didelphimorphia)**

Simone Lóss de Freitas

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

**Vitória, ES
Março, 2007**

**Universidade Federal do Espírito Santo
Centro de Ciências Humanas e Naturais
Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas**

**Variação geográfica, filogenia e sistemática de
Gracilinanus microtarsus (Mammalia:
Didelphimorphia)**

Simone Lóss de Freitas

Orientador:

Yuri Luiz Reis Leite

Vitória, ES

Março, 2007

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

F866v Freitas, Simone Lóss de, 1982-
Variação geográfica, filogenia e sistemática de *Gracilinanus
microtarsus* (Mammalia: Didelphimorphia) / Simone Lóss de
Freitas. – 2007.
78 f. : il.

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

1. Marsupial - Mata Atlântica. 2. Mamífero - Mata Atlântica. 3.
Marsupial - Brasil. 4. Mamífero - Brasil. 5. Marsupial - Filogenia.
6. Zoologia - Classificação. I. Leite, Yuri Luiz Reis. II.
Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências
Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57



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

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "Variação geográfica, filogenia e sistemática de *Gracilinanus microtarsus* (Mammalia: Didelphimorphia)"


AUTORA: SIMONE LÓSS DE FREITAS

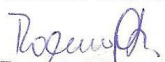
ORIENTADOR: Prof. Dr. Yuri Luiz Reis Leite

Aprovada como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL, pela comissão examinadora:


Dr. Yuri Luiz Reis Leite
Orientador


Dra. Leonora Pires Costa
Membro Interno


Dra. Valéria Fagundes
Membro Interno


Dr. Rogério Vieira Rossi
Membro Externo

DATA DA REALIZAÇÃO: Vitória, 27 de março de 2007.


Presidente da Comissão Examinadora
Prof. Dr. Yuri Luiz Reis Leite

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Yuri Leite, por ter me dado a oportunidade de aprender um pouco dos seus conhecimentos, pela paciência, disponibilidade, ajuda na interpretação e discussão dos resultados ao longo do estudo e por ter me oferecido toda a infra-estrutura física e financeira necessária para a realização deste trabalho.

À Leonora Pires Costa, por ter cedido muitas bibliografias essenciais para o estudo, por ter cedido prontamente todas as seqüências de DNA de *Gracilinanus* usadas em seu doutorado, pelas anotações sobre observações em exemplares observados por ela, pelas discussões de caracteres e principalmente por ter concebido a idéia original deste trabalho.

A todos os professores e funcionários do Programa de Pós-graduação.

Aos curadores e técnicos responsáveis pelas coleções examinadas, pela ajuda durante as visitas, empréstimo de materiais e envio de dados adicionais: Raquel Moura (UFMG), Marlene Hoffmann e Hélio Fernandes (MBML), Márcia Jardim e Daniela Sanfelice (MCNFZB); Edeltrudes Câmara e Fernanda Santiago (PUCMG), Teresa Cristina Castelano Margarido e Gilda Maria Siqueira Tebet (MHNCI), Mario de Vivo e Juliana Barros (MZUSP), João Alves de Oliveira, Stella Franco e Sérgio Maia Vaz (MN), Nílton Caceres (UFMS), Sérgio Luiz Althoff e Elizabeth Rechenberg (FURB). Ao James Patton (MVZ) por olhar cuidadosamente estruturas em exemplares depositados em Berkeley. Agradeço também aos pesquisadores que permitiram analisar espécimes ainda não tombados em coleções: Alexandre Uarth Christoff, Érika Hingst-Zaher, Heitor Cunha, Lena Geise, Leonora Pires Costa, Luciana Guedes Pereira, Yuri Leite e Valéria Fagundes.

À Valéria Fagundes, por ter cedido seu laboratório e todos os reagentes necessários para extração e amplificação de algumas amostras de DNA. À Heloísa Jahn, Eva Dam Jensen e Thora Vinther por terem traduzido uma parte fundamental do trabalho de Winge 1893 de dinamarquês para espanhol e à Maria Guimarães, por ter intermediado todo o contato com elas.

À Fundação de Apoio a Ciência e Tecnologia do Espírito Santo (FAPES) pela concessão da bolsa de mestrado (proc. 35299541/2006) e a American Society of Mammalogists pelo apoio financeiro. O programa Espécies Ameaçadas da Fundação Biodiversitas / CEPAN, CNPQ-Programa Taxonomia (Proc. 563953/05-5) e à FAPES

financiaram projetos do Laboratório de Mastozoologia, que indiretamente auxiliaram o presente trabalho.

A todas as pessoas que de uma forma ou de outra contribuíram para as minhas visitas às coleções: ao Yuri e a Leonora pelo financiamento às viagens, ao Sérgio Lucena Mendes pelo empréstimo do tripé, ao Marcelo Boni por me hospedar e me mostrar lindos pontos turísticos no Rio de Janeiro, à família Andrade Costa (Pedro, Isaura e Clara) por me receber com todo carinho na minha rápida passagem por Belo Horizonte, ao Guilherme Pereira Filho, pela hospedagem em São Paulo, ao Jânio Moreira, por buscar referências na biblioteca do Museu Nacional e por confirmar caracteres em exemplares para mim, à Dione, Claudia Melo e demais funcionárias do MZUSP pela ajuda com as referências, principalmente as obras raras.

Aos amigos de turma: Bárbara, Cecília, Leonardo Baião, Geane, Vaguinho, Danielle, Bruno, Gustavo, Helder, Thieres, Rafael, Cleber, Rômulo e Roberto, pelas discussões, ajudas e questionamentos. Aos queridos amigos do Laboratório de Mastozoologia da UFES: Tafinha, Vilacio, Léo Gomes, Silvia, Marielle, Marcela, Lívia, Ana Carolina, Rafaela, pelas viagens de campo e reuniões de laboratório semanais para discutir artigos.

A minha família querida: meu pai Renato, por me oferecer todo apoio financeiro necessário durante o período sem bolsa, por suas palavras de incentivo, confiança e carinho; a minha mãe Fátima, por estar sempre presente, me apoiar em todas as minhas escolhas, decisões, erros, acertos, e por recarregar minhas baterias sempre que necessário. Aos meus queridos irmãos Renata, Luana e Renatinho pelo carinho, amizade e paciência com o monopólio do computador nos últimos meses. Em especial agradeço a minha querida Vovó Irma, que embora não esteja entendendo muito bem o que está acontecendo na minha vida hoje, consegue me confortar, me passar confiança, carinho, amor e força apenas com seu olhar.

Ao meu namorado, Paulo B. Chaves pela ajuda com as extrações, amplificações e seqüenciamentos de DNA, pelo interesse e discussões sobre as análises filogenéticas, por toda confiança, amor, companheirismo e paciência comigo nesse período final de mestrado. Mesmo morando tão longe você soube estar bem perto em todos os momentos. Obrigada por tudo!!!

SUMÁRIO

Resumo	10
Abstract.....	11
Introdução.....	12
Material e métodos	14
Resultados.....	20
Discussão	31
Sumário taxonômico.....	35
Referências bibliográficas	41
Apêndice	49
Tabelas.....	54
Figuras	61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Matriz de caracteres usada na análise filogenética baseadas em caracteres morfológicos.

Tabela 2. Estatística descritiva das medidas externas e cranianas de machos e fêmeas (idades 5, 6 e 7) dos fenótipos de *G. microtarsus*.

Tabela 3. Contribuição das variáveis, autovalores e porcentagem de contribuição de cada componente na análise de componentes principais de machos de *G. microtarsus*.

Tabela 4. Contribuição das variáveis, autovalores e porcentagem de contribuição de cada componente na análise de componentes principais de fêmeas de *G. microtarsus*.

Tabela 5. Coeficiente de função discriminante padronizado para variáveis cranianas de machos de *G. microtarsus*, autovalores e porcentagem de contribuição de cada função na análise.

Tabela 6. Coeficiente de função discriminante padronizado para variáveis cranianas de fêmeas de *G. microtarsus*, autovalores e porcentagem de contribuição de cada função na análise.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Superfície oclusal da série molar superior direita mostrando as classes dentárias de 2 a 7.

Figura 2. Vista dorsal, ventral e lateral do crânio e vista lateral da mandíbula em *G. microtarsus*.

Figura 3. Pelagem ventral em *G. agilis* e *G. microtarsus* mostrando diferenças taxonômicas na coloração dos pêlos dos braços.

Figura 4. Prancha composta por: vista dorsal do crânio em *Cryptonanus*, *G. microtarsus* ("microtarsus pequeno") e *G. microtarsus* ("microtarsus grande") mostrando diferenças taxonômicas na margem temporal e região interorbital; vista dorsal do crânio em "microtarsus pequeno" e "microtarsus grande" mostrando diferenças na forma da região interorbital; vista ventral em *G. agilis* e *G. microtarsus* mostrando diferenças no tamanho do forâmen pós lateral do palato em relação à fenestra palatina; vista da região ventral anterior do crânio em "microtarsus pequeno" e "ehrharti" mostrando diferenças no tamanho do forâmen incisivo em relação ao canino.

Figura 5. Prancha composta por: vista ventral e lateral da região timpânica esquerda em "microtarsus pequeno" e "microtarsus grande" mostrando diferenças do processo timpânico do alisfenóide; vista lateral do C1-P3 em *G. microtarsus* ("microtarsus pequeno"), *G. agilis* ("centro-oeste") e *Cryptonanus* mostrando diferenças na altura relativa do P2 versus P3; vista ventral do carpo, mão, rádio e ulna em *Gracilinanus microtarsus* mostrando diferenças no tubérculo carpal lateral; vista anterior do úmero em "microtarsus grande" e "microtarsus pequeno" mostrando variação na tuberosidade deltóide e no epicôndilo medial; vista lateral do carpo, mão, rádio e ulna em *Gracilinanus microtarsus* mostrando diferenças na crista radial.

Figura 6. Consenso estrito das três árvores mais parcimoniosas obtido em análise de caracteres morfológicos.

Figura 7. Consenso estrito das 32 árvores mais parcimoniosas obtido em análise de seqüências de citocromo b.

Figura 8. Árvore de máxima verossimilhança mostrando as relações entre as sequências de citocromo b de *Gracilinanus* spp.

Figura 9. Diagrama da análise de componente principal e função discriminante para machos e fêmeas de *G. microtarsus*.

Figura 10. Comparação entre resultados morfológicos e moleculares.

Figura 11. Mapa da região leste do Brasil mostrando os registros conhecidos para *G. microtarsus* baseado nos espécimes analisados.

Figura 12. Vista dorsal e ventral de peles em *G. microtarsus*.

Figura 13. Vista dorsal, ventral e lateral do crânio e vista lateral da mandíbula em *G. microtarsus*.

Figura 14. Vista dorsal e ventral de crânios de "microtarsus pequeno", "microtarsus grande" e "ehrhardti".

RESUMO

A catita *Gracilinanus microtarsus* ocorre principalmente ao longo da Mata Atlântica do leste e sul do Brasil. Estudos prévios relevaram altos níveis de divergência genética entre amostras ao longo de sua distribuição. Nesse trabalho nós analisamos a congruência da variação geográfica entre caracteres moleculares e morfológicos para avaliar se populações identificadas como *Gracilinanus microtarsus* representam mais de uma espécie, como sugerido anteriormente. Nós examinamos 195 espécimes de *G. microtarsus*, 94 de *G. agilis* e 12 de *Cryptonanus* sp., e inferimos a filogenia com base em 25 caracteres morfológicos discretos. Nós comparamos os resultados com uma filogenia baseada em seqüências parciais de citocromo b de 27 espécimes. A monofilia do gênero e das duas espécies *G. microtarsus* e *G. agilis* foram corroboradas pelas análises de dados morfológicos e moleculares. A filogenia molecular mostrou três clados e a filogenia com base em dados morfológicos apresentou três linhagens em *G. microtarsus*, as quais também se segregaram no espaço morfométrico, indicando a possibilidade de existirem três espécies em *G. microtarsus*. No entanto, as filogenias morfológicas e moleculares não se apresentaram completamente congruentes ao serem comparadas e a análise morfológica resultou como parafilética na filogenia molecular. Portanto, nossos resultados sugerem que *G. microtarsus* representa apenas uma espécie, diagnosticável por caracteres morfológicos e moleculares, mostrando forte variação morfológica ao longo de sua distribuição.

Palavras-chave: Mata Atlântica - Brasil - citocromo b - variação intra-específica - mamíferos – marsupiais - Neotrópico.

ABSTRACT

The gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* occurs mainly along the Atlantic forest of eastern and southern Brazil. Earlier studies revealed high levels of genetic divergence among samples across its range. Here, we analyzed the congruence of geographic variation between molecular and morphological characters to evaluate whether the populations that have been segregated by molecular divergence represent more than one species, as previously suggested. We examined 195 specimens of *G. microtarsus*, 94 of *G. agilis*, and 12 of *Cryptonanus* sp., and inferred a phylogeny based on 25 discrete morphological characters. We compared this result with a phylogeny based on partial cytochrome *b* sequences of 27 specimens. The monophyly of the genus, and of both *G. microtarsus* and *G. agilis* were corroborated by morphological and molecular analyses. The molecular phylogeny recovered three clades, and the morphological data indicated three distinct lineages, which also segregated in morphometric space, indicating the possibility of occurrence of three cryptic species within what is currently identified as *G. microtarsus*. However, morphological and molecular phylogenies were not completely congruent, and the morphological classification of the specimens included in the molecular analysis resulted in a paraphyletic group in the molecular phylogeny. Hence, our results suggest that *G. microtarsus* represents one species, diagnosable by morphological and molecular characters, showing strong morphological and molecular variation throughout its distributional range.

Key words: Atlantic forest, Brazil, cytochrome b, intraspecific variation, mammal, marsupials, neotropics.

CAPÍTULO

INTRODUÇÃO

O gênero *Gracilinanus* Gardner e Creighton (1989) pertence à ordem Didelphimorphia, família Didelphidae e compreende parte dos marsupiais com corpo pequeno, cauda longa e preênsil, máscara negra ao redor dos olhos e ausência de marsúpio, vulgarmente conhecidos como cuícas, mucuras ou catitas. São animais arborícolas ou semiarborícolas, alimentam-se de frutos e insetos, são solitários e possuem hábito noturno (Martins & Bonato 2004). Espécies de *Gracilinanus* ocorrem da Venezuela, Colômbia, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Peru, Bolívia, Paraguai, Argentina e Brasil, onde ocorrem ao longo da costa e no interior alcançando a borda sudeste da Amazônia (Hershkovitz 1992; Voss *et al.* 2001; Costa *et al.* 2003). O gênero é aparentemente ausente nas áreas baixas da Amazônia (Patton *et al.* 2000; Patton & Costa 2003).

Gracilinanus microtarsus foi inicialmente descrito como *Didelphys* [sic] *microtarsus* por Wagner (1842), e é a espécie tipo do gênero *Gracilinanus* (Gardner & Creighton 1989). Durante o século XIX, *G. microtarsus* foi classificada em diferentes gêneros, dependendo do autor (ver Tate 1933, para uma revisão). Em 1898, Trouessart apresentou um catálogo de mamíferos vivos e fósseis, e listou *Marmosa microtarsus* (Wagner, 1842) como sinonímia de *Marmosa murina* (Linnaeus, 1758). Após quase quatro décadas, Tate (1933) realizou uma ampla revisão sistemática do gênero *Marmosa* e classificou o gênero *Marmosa* Gray, 1821 em cinco grupos informais: “Cinerea”, “Murina”, “Microtarsus”, “Noctivaga” e “Elegans”. Dentro do grupo “Microtarsus”, propôs duas seções, “Seção Microtarsus” e “Seção Lepida”. A “Seção Microtarsus” era composta por sete espécies e sete subespécies. Cabrera (1958) seguiu a associação das espécies de Tate (1933), exceto para o "Grupo Microtarsus", colocando a "Seção Microtarsus" no subgênero *Thylamys* Gray, 1843 e a "Seção Lepida" no subgênero *Marmosa*.

Gardner e Creighton (1989) reconheceram os gêneros *Marmosa*, *Marmosops* Matschie, 1916, *Micoureus* Lesson, 1842 e *Thylamys* usando os grupos de Tate (1933). Como não havia nenhum grupo associado ao "Grupo microtarsus", descreveram o gênero *Gracilinanus* e associaram as espécies desse grupo a ele. Gardner e Creighton (1989)

listaram oito sinonímias para *G. agilis* (Burmeister, 1854) e duas para *G. microtarsus* (veja Voss *et al.* 2005). Hershkovitz (1992) sugeriu que *G. microtarsus* poderia ser uma subespécie de *G. agilis*. Gardner (1993) reconheceu apenas as espécies listadas por Gardner e Creighton (1989) e sugeriu que *G. agilis* e *G. microtarsus* seriam coespecíficas. Costa *et al.* (2003) reafirmaram que *G. agilis* e *G. microtarsus* são duas espécies distintas, contra suspeitas de Hershkovitz (1992) e Gardner (1993). Em 2005, Gardner reconheceu nove espécies no gênero *Gracilinanus*, e no mesmo ano Voss *et al.* descreveram o gênero *Cryptonanus* Voss *et al.* 2005, composto por espécies anteriormente associadas à *Gracilinanus* (veja Voss *et al.* 2005, para revisão).

De um total de seis espécies de *Gracilinanus*, três espécies ocorrem no Brasil (Rossi 2006): *G. agilis*, *G. microtarsus* e *G. emiliae*. Costa *et al.* (2003) realizaram um estudo sistemático e biogeográfico enfocando *G. microtarsus* e *G. agilis* usando principalmente dados moleculares, o que confirmou a validade desses dois táxons como espécies distintas, sendo *G. agilis* predominante no Cerrado e *G. microtarsus* na Mata Atlântica, com simpatria em Lagoa Santa (Costa *et al.* 2003), estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil. *G. agilis* e *G. microtarsus* diferem por uma média de divergência genética de aproximadamente 15% baseado em seqüências do gene citocromo b (Costa *et al.* 2003). O clado *G. microtarsus* apresentou elevada divergência genética (média de 9,55%) entre exemplares de Minas Gerais e do Rio de Janeiro e São Paulo, sendo a Serra da Mantiqueira o limite que delimitava esses dois grupos filogeográficos (Costa *et al.* 2003).

Embora certos aspectos da classificação dos didelfídeos tenham permanecido estáveis por muitos anos, descobertas recentes mostram que o nosso conhecimento sobre a diversidade filogenética e as relações entre os pequenos marsupiais ainda é muito pequeno (Voss *et al.* 2004). Estudos recentes têm apresentado clados novos e evolutivamente muito divergentes (*e.g.* Voss & Jansa 2003, Voss *et al.* 2004, 2005). Além disso, muitos autores têm suprimido a categoria subespecífica, não se preocupando em entender a diversidade morfológica que deu origem ao grande número de táxons descritos no passado (Vivo 1996). O uso de DNA mitocondrial e nuclear na sistemática biológica tem avançado e aliadas à taxonomia clássica, formam bases mais sólidas para o entendimento da diversidade biológica. Revisões sistemáticas recentes têm demonstrado que vários táxons anteriormente conhecidos como subespécies ou sinonímias são, na verdade, espécies válidas (*e.g.*,

Mustrangi & Patton 1997; Patton *et al.* 2000; Costa *et al.* 2003; Voss *et al.* 2004, 2005). No presente estudo nós analisamos a congruência da variação geográfica entre caracteres moleculares e morfológicos em *Gracilinanus microtarsus* para avaliar se populações identificadas como *G. microtarsus* representam mais de uma espécie, conforme sugerido na literatura (Costa *et al.* 2003).

MATERIAL E MÉTODOS

Nós examinamos 195 espécimes de *G. microtarsus*, 94 de *G. agilis*, 12 de *Cryptonanus* sp., quatro de *Marmosops incanus* (Lund, 1840) e quatro de *Marmosa murina*. Em adição, nós usamos dados moleculares de um espécime de *G. aceramarcae* (Tate, 1931). Os espécimes examinados estão listados no Apêndice e estão depositados nas seguintes instituições (listadas na ordem de abreviação institucional): Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, Santa Catarina, Brasil (FURB), Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Santa Teresa, Espírito Santo, Brasil (MBML), Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil (MCNFZB), Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná, Brasil (MHNCI), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (MN), Universidad Mayor de San Marcos, Lima, Peru (MUSM), Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, California, USA (MVZ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP), Museu de Ciências Naturais, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil (PUCMG), Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Espírito Santo, Brasil (UFES), Coleção de Tecidos Animais da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Espírito Santo, Brasil (UFES-CTA), Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil (UFMG), Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brazil (UFMS). Nós também examinamos espécimes não catalogados coletados por Érika Hingst-Zaher (abreviação de campo UUPI), Heitor Cunha (HC), e Leonora Pires Costa (LPC).

As classes etárias dos espécimes foram determinadas de acordo com o padrão de erupção e desgaste dos dentes descrito por Tribe (1990), com algumas modificações

(Figura 1): 1) dP3M1: terceiro pré-molar decíduo (molariforme) e primeiro molar aparente; 2) dP3M2: terceiro pré-molar decíduo e os dois primeiros molares funcionais em cada ramo da maxila; 3) dP3M3: terceiro pré-molar decíduo e os três primeiros molares funcionais; 4) dP3M4: todos os molares são funcionais, terceiro pré-molar decíduo ou P3 começando a eclodir; 5) P3M4: todos os molares funcionais, terceiro pré-molar permanente completamente eclodido; 6) P3M4, com desgaste no M1 e M2; 7) P3M4, com desgaste P3 e nos quatro molares. Animais que pertencem a classe etária 4 de Tribe possuem dP3 presente e M4 pode estar nascendo; animais que estão na classe etária 5 possuem todos os molares completamente eclodidos, mas dP3 ainda não foi substituído ou P3 está começando a eclodir; animais da classe etária 6 possuem P3 eclodido pela metade ou completamente eclodido e M4 mostra algum desgaste; animais da classe etária 7 possuem P3 completamente eclodido e M4 consideravelmente desgastado. Comparando nossos critérios de classe etária com o de Voss *et al.* (2005), nós definimos as classes etárias 1, 2 e 3 como juvenis, classe etária 4 como juvenil/sub-adulto e as classes etárias 5, 6 e 7 como adultos.

Nós realizamos as análises filogenéticas dos dados moleculares e morfológicos separadamente e combinadas. Determinamos os estados dos caracteres dos dados morfológicos para cada espécime analisado. Com base nos padrões morfológicos compartilhados entre os espécimes, definimos seis Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs). Como sugerido por Voss e Jansa (2003), nós ignoramos as variações raras codificando apenas a condição mais comum para cada UTO. Isso parte do princípio de que a maioria das células da matriz seriam polimórficas se um grande número de amostras de indivíduos coespecíficos fossem analisados, de forma que codificar as variações raras como polimorfismo tornaria obscuras as informações filogenéticas inerentes a condição mais frequente (Voss & Jansa 2003). Três UTOs foram associadas aos espécimes identificados como *G. microtarsus*, nomeadas “microtarsus pequeno” para os espécimes com pequeno tamanho corporal, “microtarsus grande” para os espécimes com grande tamanho corporal e “ehrharti” para os espécimes com cauda unicolor, incluindo o paralectótipo de *Marmosa ehrhardti* Miranda-Ribeiro, 1936 (e não "*Marmosa herhardti*" - um erro de grafia original: veja Sumário Taxonômico, abaixo). Outras três UTOs foram definidas para os espécimes identificados como *G. agilis*: “nordeste” composta por indivíduos pequenos distribuídos no

nordeste do Brasil, “leste” por indivíduos que possuem pêlos da região ventral dos braços com a base cinza e ocorrem na região leste do Brasil, e “centro-oeste” por indivíduos que possuem a base dos pêlos ventral dos braços pura, distribuem-se na região centro-oeste do Brasil. Os nomes das UTOs foram escolhidos após realização das análises e foram baseados no critério de característica marcante no grupo. Nós usamos *Cryptonanus agricolai* como grupo interno para testar a monofilia de *Gracilinanus*, e *Marmosa* e *Marmosops* como grupos externos.

A busca por dados morfológicos foi restrita a análise de caracteres em pele, crânio, pós-crânio e material preservado em meio líquido. A terminologia, definições e modelo de descrição seguiram Voss e Jansa (2003). Nós utilizamos 25 caracteres descritos na Seção Resultados. Caracteres e estados dos caracteres morfológicos foram organizados usando o programa Mesquite, versão 1.12 (Maddison & Maddison 2006). Todas as análises filogenéticas foram realizadas no programa PAUP* 4.0 (Swofford 2003). Para a análise de parcimônia de apenas dados morfológicos, os caracteres foram igualmente pesados e a árvore foi construída utilizando busca exaustiva. Foram calculados o Índice de Consistência (IC, excluindo-se os caracteres não informativos) e o Índice de Retenção (IR) e o suporte interno para os clados foi avaliado através de porcentagens de *bootstrap* (Felsenstein 1985). As análises de *bootstrap* foram realizadas através de busca *branch-and-bound* com 1000 replicações.

As análises filogenéticas dos dados moleculares envolveram seqüências de DNA utilizadas por Costa *et al.* (2003) e duas seqüências novas de amostras do sul do Brasil, totalizando 27 seqüências de *Gracilinanus*. O DNA foi extraído a partir de tecido digerido por proteinase K. A purificação foi feita com acetato de amônio seguido por precipitação por etanol seguindo protocolo de Brufford *et al.* (1992). Amplificamos parte do gene mitocondrial citocromo b (*cit b*) através de *Polymerase Chain Reaction* (PCR) (Saiki *et al.* 1988) utilizando os primers MVZ 05 e MVZ 16 (Smith & Patton 1993). As reações de PCR foram executadas no termociclador PTC-100 (MJ Research Inc., Minnesota, USA), nas seguintes condições: desnaturação inicial a 94 °C/5 minutos, seguido de 94 °C/30 segundos, anelamento a 48 °C/30 seg, extensão a 72 °C/45 seg e 39 ciclos a 94 °C/30 seg, 48 °C/30 seg, 72 °C/45 seg e a extensão final a 72 °C/45 seg. Os produtos de PCR foram purificados usando precipitação com polietileno glicol (20% PEG 8000, 2.5 M NaCl) lavados com

etanol 70% e eluídos em água a 10 µl volume final. As sequências foram geradas no sequenciador automático MegaBACE1000 usando 2.5 pmol de primer MVZ 05, 3 µl de PCR purificado e kit de sequenciamento DYEnamic ET Dye Terminator Cycle (Amersham Biosciences, California, USA), para um volume final de 10 µl, como recomendado pelo fabricante. As seqüências estão depositadas no Genbank com os números de acesso: HQ622146 - HQ622175.

As seqüências variaram de 402 a 801 pares de bases, e foram alinhadas e editadas utilizando o programa MEGA, versão 3.1 (Kumar *et al.* 2004). Para a análise de parcimônia (MP) apenas dos dados moleculares os caracteres foram tratados como não-polarizados, não-ordenados e não tiveram peso atribuído. Realizamos busca heurística utilizando o algoritmo Tree-Bisection-Reconnection (TBR), via adição passo-a-passo aleatória. O suporte para os galhos foi calculado usando os mesmos métodos descritos acima para os dados morfológicos, exceto para o *bootstrap*, o qual foi calculado utilizando busca heurística com 1000 replicações. Nós usamos Modeltest 3.7 (Posada & Crandall 1998) para selecionar o modelo de evolução mais apropriado para a análise de verossimilhança (ML) e Bayesiana. Para ML o modelo de substituição de nucleotídeos escolhido foi *General Time Reversible* (Rodríguez *et al.* 1990) levando em consideração a proporção estimada de sítios invariáveis, e sítios variáveis seguindo uma distribuição gamma (GTR+I+G). O suporte para os clados foi obtido pela análise de *bootstrap* com 1000 replicações, utilizando adição passo-a-passo “rápida” do PAUP*. Para as análises Bayesianas nós especificamos o modelo GTR+I+G e os mesmos MCMC parâmetros detalhados acima. A divergência entre as seqüências foi calculada usando o algoritmo Kimura dois-parâmetros (Kimura 1980) para comparação com trabalhos publicados.

Obtivemos as dimensões corporais externas em milímetros (mm) e o peso em gramas (g) a partir das etiquetas dos espécimes:

HBL	Comprimento cabeça-corpo: medida da ponta do focinho até a base da cauda;
LT	Comprimento da cauda: medida da base da cauda até a ponta;
HF	Comprimento da pata traseira: medida do calcanhar até a extremidade distal do maior dedo da pata traseira, incluindo a garra;

Ear	Comprimento da orelha: maior comprimento obtido da região mais proximal do pavilhão auditivo até a extremidade mais distal;
Wt	Peso.

Obtivemos 21 dimensões cranianas (Figura 2) medidas com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, listadas a seguir:

GSL	Maior comprimento do crânio: medida da margem anterior do osso nasal até a margem posterior do exoccipital;
NL	Comprimento do nasal: medida da extremidade anterior até a posterior do osso nasal;
RL	Comprimento do rosto: medida da margem anterior da órbita até a margem anterior do nasal;
NB	Largura do nasal: distância entre a sutura onde ocorre o encontro do nasal, frontal e maxilar do lado direito e esquerdo do crânio;
IOC	Largura mínima interorbital: largura do ponto mais estreito ao longo do frontal, na região interorbital;
ZB	Largura zigomática: medida do ponto mais largo do arco zigomático;
BB	Largura da caixa craniana: medida do ponto mais largo da caixa craniana;
PL	Comprimento do palato: medida do ponto anterior mais extremo do processo rostral até o ponto posterior mais extremo do palato em sua linha mediana, incluindo o espinho pós-palatino;
M1-M3	Comprimento M1 a M3: medida da margem anterior extraída da base do M1 até a margem posterior do M3;
M1-M4	Comprimento da série molar superior: medida da margem anterior do primeiro molar (M1) extraída da base até a margem posterior do quarto molar (M4);

MTR	Comprimento maxilar dos dentes: medida da margem anterior do canino até a margem posterior do M4;
BR	Largura do rosto: largura do rosto ao nível dos caninos;
WM4	Largura do M ⁴ : medida da região estilar do M4, na margem labial, até o protocone, na margem lingual;
LPB	Largura mínima do pterigóide: distância mínima entre os pterigóides;
PB	Largura do palato: medida entre a margem labial do M4 direito e esquerdo;
BBBB	Largura basal entre as bulas: medida da largura máxima entre a base do processo timpânico do alisfenóide, na região interna ao processo pós-glenóide;
IBBB	Largura interna entre as bulas: distância mínima entre as duas paredes internas do processo timpânico do alisfenóide, na região da ponte da bula do alisfenóide;
PTB	Largura petrosal: medida transversa da parte petrosa da região auditiva;
CD	Altura do crânio: medida vertical entre a margem ventral da bula alisfenóide e o topo do crânio;
LM1	Comprimento da série molar inferior: medida da margem anterior do primeiro molar da mandíbula (m1) até a margem posterior do quarto molar da mandíbula (m4).
MAD	Comprimento da mandíbula: medida da porção anterior mais extrema (excluindo os incisivos) até a porção posterior mais extrema do processo condilóide;

As classes etárias utilizadas nas análises morfométricas foram 5, 6 e 7, que compreendem os indivíduos adultos, com todos os dentes eclodidos. As medidas cranianas foram transformadas em logaritmo na base 10 (\log_{10}) nas análises multivariadas. A análise de componentes principais (PCA) foi feita para verificar como as variáveis contribuem na

variância total. A princípio, realizamos a PCA através das matrizes de correlação e covariância, e, uma vez que os resultados foram semelhantes, optamos por usar a correlação. Espécimes com alguma célula vazia foram excluídos das análises. A análise de função discriminante (DFA) foi realizada para verificar a coesão de grupos determinados *a priori*. Os grupos determinados na DFA foram os mesmos usados na análise filogenética de caracteres morfológicos para *G. microtarsus* citados acima. Usamos machos e fêmeas separadamente, tanto na PCA quanto na DFA e excluimos a medida NL, por ser infreqüente na planilha original de dados. Todas as análises morfométricas foram feitas utilizando o programa Statistica 7.0 (StatSoft, Inc. 2004)

RESULTADOS

DESCRIÇÃO DOS CARACTERES

Caráter 1: *Pêlos do ventre com a base cinza do queixo até a base da cauda (0); ou pêlos do ventre com a base cinza da glândula gular até a base da cauda (1); ou pêlos do ventre com a base cinza das axilas até a base da cauda (2); ou pêlos de coloração pura no ventre formando uma faixa contínua da boca até a base da cauda (3).* O padrão de coloração do ventre é uma característica apresentada por Tate (1933) e reconhecida também por Costa *et al.* 2003 para separar *G. agilis* de *G. microtarsus* (ver Costa *et al.* 2003 e Figura 3). Exemplares de *G. microtarsus* mostram variação nesse caráter. Exemplares de “microtarsus pequeno” e “ehrharti” apresentam a base dos pêlos cinza na região do queixo até a base da cauda, enquanto em “microtarsus grande” (incluindo dois topótipos de Ipanema, São Paulo, Brasil) a base dos pêlos torna-se cinza das axilas até a base da cauda, o que também é observado em *G. agilis*. Em *Cryptonanus*, a base dos pêlos torna-se cinza na região da glândula gular e continua dessa cor até a base da cauda. Em *Marmosa* e *Marmosops*, os pêlos possuem coloração pura no ventre, formando uma faixa contínua.

Caráter 2: *Pêlos do ventre com a base cinza e ponta amarela-amarronzada (0); ou base cinza e ponta creme (1); ou creme puro (2); ou amarelo puro (3).* Os três fenótipos de *G.*

microtarsus, *G. agilis* “leste” e *G. agilis* “centro-oeste” apresentam coloração ventral com aspecto amarelo a levemente marrom. Alguns exemplares de *G. agilis* “nordeste” apresentam ventre bem mais claro, com aspecto creme esbranquiçado, enquanto outros apresentam o padrão de coloração descrito na condição 0. O ventre de *Cryptonanus agricolai* apresenta coloração amarronzada com a base dos pêlos cinza. *Marmosa murina* e *Marmosops incanus* apresentam pêlos de coloração pura, ou seja, da mesma cor da base até a ponta, sendo amarelada em *Marmosa murina* e creme em *Marmosops incanus*.

Caráter 3: *Pêlo ventral dos braços com a mesma coloração da ponta até a base (0); ou com a base cinza e as pontas acompanhando a coloração do ventre (1).* Exemplares pertencentes aos três fenótipos de *G. microtarsus* e *G. agilis* “leste” apresentam a pelagem ventral dos braços com a base cinza e as pontas amarela-amarronzada, seguindo a coloração do ventre. As demais UTO’s apresentam os pêlos dos braços com a mesma coloração da base até as pontas (Figura 3).

Caráter 4: *Pêlos da região dorsal do corpo de cor marrom com base cinza (0); ou uniformemente cinza (1).* Algumas espécies possuem coloração do dorso mais acinzentada do que outras. Esse padrão de coloração varia em virtude do tamanho da porção basal cinza dos pêlos. Todos os *G. microtarsus* e *G. agilis* apresentam a base dos pêlos cinza e as pontas mais claras: marrom avermelhado e marrom claro, respectivamente. *Cryptonanus agricolai* e *Marmosa* apresentam a base cinza e as pontas marrom escuro, dando um aspecto marrom escuro uniforme. Já em *Marmosops*, não existe diferença na coloração da base para as pontas dos pêlos, apresentando uma cor cinza uniforme.

Caráter 5: *Divisão abrupta na coloração dorsal do corpo e rostro (0); ou divisão gradual da coloração (1).* Essa divisão da coloração do rostro em relação ao corpo foi observada por Costa *et al.* 2003 como característica diagnóstica para separar *G. agilis* de *G. microtarsus*. Em todos os *G. microtarsus* analisados o rostro é distintamente mais pálido do que o dorso, aproximadamente da mesma cor das bochechas. Já em *G. agilis*, o rostro não é tão pálido, sendo mais escuro do que as bochechas e a transição entre o rostro e o dorso é gradual (ver Costa *et al.* 2003 [Figuras 5 e 6]). Em *Cryptonanus agricolai*., *Marmosa* e *Marmosops* a coloração do rostro segue o padrão de *G. agilis*.

Caráter 6: *Máscara facial grande, estendendo-se em direção ao focinho e as orelhas (0); ou pequena, contornando os olhos e estendendo-se bem pouco em direção ao focinho e as orelhas (1); ou apenas um anel ao redor dos olhos (2).* A máscara facial é característica presente em diversas espécies de marsupiais didelfídeos . A máscara facial é grande, escura e se estende em direção ao focinho em *G. microtarsus*. Em “microtarsus pequeno” e “microtarsus grande” a máscara segue até as orelhas, enquanto em “ehrhardti” segue em direção as orelhas mas não chega até ela. O estado (0) também é observado em *Marmosa* e *Marmosops*. *G. agilis* e *Cryptonanus agricolai* apresentam os estados (1) e (2), respectivamente. Costa *et al.* 2003 observaram a diferença de tamanho na máscara e utilizaram como caráter diagnóstico entre *G. agilis* e *G. microtarsus* (ver Costa *et al.* 2003 [Figura 6]).

Caráter 7: *Cauda bicolor (0); ou cauda unicolor (1).* Weksler (2006: caráter 11), aborda a coloração da cauda relacionando-a com a coloração da escama e dos pêlos que recobrem a cauda. Segundo ele, a combinação desses dois fatores nos dá a impressão de cauda bicolor ou unicolor. Aqui me refiro a cauda bicolor e unicolor utilizando apenas a coloração das escamas da parte dorsal e ventral da cauda. A coloração dos pêlos é tratada no caráter 9, independentemente. O padrão de coloração bicolor é comum na maioria das espécies de marsupiais didelfídeos. De acordo com Gardner e Creighton (1989), *G. microtarsus* possui cauda de coloração uniforme, enquanto que *G. agilis* apresenta cauda bicolor. Essa afirmação não é sustentada pelos nossos dados, uma vez que os espécimes dos grupos “microtarsus pequeno” e “microtarsus grande” examinados apresentam cauda bicolor e “ehrhardti”, unicolor. *G. agilis*, *Marmosa*, *Marmosops* e *Cryptonanus* sp. possuem cauda bicolor. Esse caráter é melhor observado em exemplares conservados em meio líquido, uma vez que em exemplares taxidermizados o arame que sustenta a cauda pode influenciar a avaliação da sua coloração.

Caráter 8 (Voss & Jansa 2003: caráter 27): *Pêlos da cauda surgindo de cada escama, variando no comprimento mas de espessura homogênea (0); ou pêlo central muito mais grosso do que os pêlos laterais (1).* Os pêlos que emergem da margem posterior de cada escama caudal não são mais grossos, variando somente no comprimento em *G. microtarsus*, *G. agilis* e em *Cryptonanus*, mas são mais grossos em *Marmosops* e *Marmosa* quando comparados às outras UTOs.

Caráter 9: *Pêlos da cauda com coloração marrom (0); pêlos da cauda com coloração marrom e incolor misturados (1).* Os pêlos que recobrem a cauda podem ter coloração uniformemente marrom nos três pêlos que surgem de uma escama, observado em todos os *G. microtarsus*, em *Cryptonanus*, *Marmosa* e *Marmosops*, ou podem ter pêlos incolores e marrons emergindo da mesma escama, como visto em todos os *G. agilis*.

Caráter 10 (Voss & Jansa 2003: caráter 29): *Premaxila não projetada anteriormente além do II (0); ou formando um processo rostral distinto (1).* A premaxila de alguns didelfídeos é curta, terminando abruptamente na frente dos incisivos, sem uma sutura definitiva entre os ossos direito e esquerdo (Voss & Jansa 2003: Figura 4b). Em outros didelfídeos, a premaxila estende-se anteriormente como um processo projetado em forma de prateleira, que expande o rostro além do II e contém uma sutura distinta entre os ossos direito e esquerdo (Voss & Jansa 2003: Figura 4a). Todas as UTOs apresentadas no presente trabalho apresentam processo rostral distinto, exceto *Cryptonanus* e *Marmosops*.

Caráter 11 (Voss & Jansa 2003: caráter 34): *Processo pós-orbital ausente ou indistinto (0); ou presente (1).* O processo pós-orbital do frontal é ausente ou indistinto em todos os exemplares adultos examinados de *G. agilis*, *G. microtarsus*, *Cryptonanus* e *Marmosops*, porém presente nos exemplares de *Marmosa*. A classificação apresentada aqui está de acordo com as observações de Gardner e Creighton (1989) e Voss e Jansa (2003), discordando de Hershkovitz (1992) que notou processo pós-orbital incipiente na maioria dos crânios de *G. agilis* mas não em outras espécies de *Gracilinanus*.

Caráter 12 (Costa, 2006: caráter 8): *Bordas temporais presentes, mas pouco desenvolvidas, margem interorbital angulosa sem cristas ou com uma pequena crista (0); ou bordas temporais presentes, formando uma margem que se projeta na margem interorbital com uma crista pronunciada, que se estende além do parietal e termina na margem supraorbital (1).* De acordo com Tate (1933), o osso frontal, no local onde ele se projeta do plano horizontal do crânio para o plano vertical ou parede lateral da órbita, exhibe várias modificações (Figura 4 A-C). O primeiro estágio acontece quando as faces dorsal e lateral se encontram, formando um ângulo pouco desenvolvido, que pode ser enfatizado por uma borda em relevo que varia de fraca a bem desenvolvida. Tais bordas, por sua vez, podem formar cristas na região frontal ou parietal. Essa condição é observada nos três

fenótipos de *G. agilis*, em “microtarsus pequeno”, “ehrharti”, *Cryptonanus* e *Marmosops*. O segundo estágio acontece quando as faces dorsal e lateral se encontram formando um ângulo bem pronunciado, com uma margem que se projeta na região interorbital formando uma crista bem evidente que segue até a região parietal. Essa condição é observada em exemplares de *Marmosa* e “microtarsus grande”. Costa (2006) descreveu esse caráter em cinco condições, mas apenas as duas descritas acima se aplicam às UTOs estudadas.

Caráter 13: *Região interorbital convergente na região anterior (0); ou reto (1)*. A variação observada ocorre na região anterior do frontal, próxima à junção com o lacrimal (Figura 4 D-E). No primeiro estado (0), a região interorbital começa mais larga próxima a caixa craniana e torna-se mais estreita à medida que se aproxima do lacrimal. Essa condição é observada em dois grupos de *G. microtarsus* (“microtarsus pequeno” e “ehrharti”), *G. agilis* “leste”, “nordeste” e alguns exemplares do “centro-oeste”, em *Cryptonanus* e *Marmosa*. No segundo estado (1), a região interorbital apresenta a mesma largura da região próxima a caixa craniana até quase a região onde o frontal encontra com o lacrimal, apresentando um aspecto reto comparado ao estado (0). O segundo formato é observado nos exemplares do “microtarsus grande”, em alguns exemplares de *G. agilis* do “centro-oeste” e nos exemplares de *Marmosops*.

Caráter 14 (Costa 2006: caráter 2): *Tamanho relativo da fenestra maxilopalatina menor que três molares (0); ou igual ou maior que três molares (1)*. O palato dos didelfídeos normalmente não é completamente ossificado (Hershkovitz 1992). Em algumas espécies, a porção ossificada pode ser delgada ou translúcida, em parte ou como um todo. A ossificação aparentemente procede a partir de todos os lados de segmentos opostos de cada lâmina palatal e fenestras pareadas permanecem nos ossos do palato adulto onde a ossificação dos segmentos opostos de cada lâmina foi incompleta. Reig *et al.* 1987 e Wroe *et al.* 2000 consideraram apenas presença e ausência das fenestras do palato. Voss e Jansa (2003) ressaltam que é importante ter cautela na codificação dos caracteres se comparações não estão ontogeneticamente padronizadas ou se as aberturas no palato são simplesmente classificadas como presentes ou ausentes, sem referência à localização anatômica. De acordo com Costa (2006), o tamanho dessas fenestras deve ser considerado, uma vez que tem se mostrado eficiente na diagnose de alguns grupos, (*e.g.*, Hershkovitz 1992; Musturangi & Patton 1997). Costa (2006: caráter 2) descreveu esse caráter em dois estados:

comprimento menor do que dois molares ou comprimento igual ou maior do que dois molares, mas menor do que três molares. As condições descritas no presente trabalho diferem de Costa (2006) pois se adequam melhor aos táxons estudados. O primeiro estado descrito aqui (0) foi observado em exemplares de *Cryptonanus*, *Marmosa* e *Marmosops*. O segundo estado foi observado em *G. microtarsus* e *G. agilis*.

Caráter 15 (Voss & Jansa 2003: caráter 39): *Fenestra palatina presente (0); ou ausente (1)*. As fenestras palatinas situam-se na região posterior do palato, após as fenestras maxilopalatinas. São irregularmente arredondadas e encontram-se presentes em muitas espécies de didelfídeos, variando em tamanho entre as espécies. A fenestra palatina está presente em *Gracilinanus microtarsus*, *G. agilis*, *Cryptonanus*, *Marmosops* e ausente em *Marmosa*.

Caráter 16 (Voss & Jansa 2003: caráter 40): *Fenestra maxilar presente (0); ou ausente (1)*. Essa fenestra localiza-se entre a fenestra maxilopalatina e a série de dentes da maxila, no nível do M1 e M2, em cada lado do palato. Está consistentemente presente em *G. microtarsus* e *G. agilis*, presente em alguns exemplares de *Cryptonanus agricolai* (MN 67674, MZUSP 6822). Voss *et al.* 2005 comentaram esse polimorfismo de *Cryptonanus*, encontrado inclusive na série tipo de *C. agricolai* e de *C. unduaviensis*. *Marmosa* e *Marmosops* não apresentam fenestra maxilar.

Caráter 17: *Forâmen pós-lateral do palato maior que a fenestra palatina (0); ou menor que a fenestra palatina (1)*. O forâmen pós-lateral do palato é uma abertura localizada no canto lateral da borda posterior do palato em algumas espécies de didelfídeos e sua função é transmitir a artéria menor do palatino da artéria maxilar para a superfície ventral do palato (Archer 1976). Seu tamanho varia entre as espécies de marsupiais. Costa *et al.* 2003 observaram diferenças no tamanho do forâmen pós lateral do palato em relação à fenestra palatina e utilizaram como característica diagnóstica para distinguir *G. agilis* de *G. microtarsus*. O forâmen pós-lateral do palato é maior do que a fenestra palatina nos grupos “leste” e “centro-oeste” de *G. agilis*. O grupo “nordeste” de *G. agilis* assemelha-se mais aos padrões de *G. microtarsus* nesse caráter, com o forâmen pós-lateral do palato menor do que a fenestra palatina (Figura 4 H-I).

Caráter 18 (Costa 2006: caráter 6): *Forâmen incisivo pequeno, alcançando no máximo a borda posterior dos caninos (0); ou moderadamente grande, prolongando-se além das margens posteriores dos caninos, mas não além das margens anteriores do primeiro pré-molar (1)* (Figura 4 F-G). O forâmen incisivo é uma abertura na região anterior ventral do crânio, no nível dos incisivos. Seu comprimento varia entre as espécies, mais precisamente na extensão com que as margens posteriores se prolongam nos ossos maxilares. O forâmen incisivo é pequeno em “microtarsus pequeno”, “microtarsus grande”, nos grupos “centro-oeste” e “leste” de *G. agilis*, além dos exemplares examinados de *Cryptonanus*, *Marmosa* e *Marmosops*. O forâmen incisivo é grande, ultrapassando as margens posteriores dos caninos em “ehrhardti”. O grupo *G. agilis* “nordeste” apresenta polimorfismo.

Caráter 19 (Voss & Jansa 2003: caráter 45): *Curso extracranial do nervo mandibular descoberto (0); ou coberto por uma ponte da bula alisfenóide (1)*. O nervo mandibular trigeminal (V^3) não é coberto por osso em exemplares de *Cryptonanus* e *Marmosa* e é coberto em *Gracilinanus* e *Marmosops*.

Caráter 20: *Processo timpânico do alisfenóide inflado, com a ponte da bula alisfenóide iniciando na porção média do alisfenóide (0); ou processo timpânico do alisfenóide moderadamente inflado, oval, com a ponte da bula alisfenóide iniciando no ápice do alisfenóide (1)*. A região timpânica dos marsupiais foi estudada e ilustrada por Reig *et al.* 1987 e apresenta muitos caracteres importantes utilizados na taxonomia. Ao analisar a região timpânica dos *G. agilis* e *G. microtarsus*, observamos dois estados (Figura 5 A-D), o primeiro (0) observado nos exemplares de “microtarsus pequeno”, “ehrhardti”, em todos os *G. agilis*, em *Cryptonanus* e em *Marmosa* e o segundo (1), observado em *Marmosops* e “microtarsus grande”.

Caráter 21 (Voss & Jansa 2003: caráter 55): *P2 distintamente maior do que P3 (0); ou P2 e P3 praticamente da mesma altura (1); ou P3 distintamente maior do que P2 (2)*. Para descrição detalhada desse caráter, vide Voss e Jansa (2003). Entre as UTOs incluídas na análise, “microtarsus pequeno”, “microtarsus grande”, “ehrhardti”, *Marmosops* e *Marmosa* apresentam P2 distintamente maior do que P3. P2 e P3 são subiguais em *G. agilis* “centro-oeste” e “leste”. Exemplares de *G. agilis* “nordeste” apresentam polimorfismo. P3 é distintamente maior em *Cryptonanus* (Figura 5 E-G).

Caráter 22 (Voss & Jansa 2003: caráter 12): *Tubérculo carpal lateral ausente ou inconspícuo ausente em machos (0); ou machos adultos com tubérculo carpal lateral proeminente suportado internamente pelo pisiforme (1)*. Na maioria dos didelfídeos, o punho de machos e fêmeas é morfologicamente similar, mas um dimorfismo sexual evidente é encontrado em alguns gêneros (Lunde & Schutt 1999). Dois tipos de tubérculo carpal são encontrados entre os pequenos marsupiais: tubérculo carpal lateral (ulnar), suportado por um pisiforme longo e freqüentemente inflado (Lunde & Schutt 1999 [Figura 1a]) ou tubérculo carpal medial (radial), suportado por pré-polex alongado e inflado (Lunde & Schutt 1999 [Figura 3]). As duas condições são externamente perceptíveis e melhor observadas em exemplares conservados em meio líquido ou em esqueletos. O desenvolvimento do tubérculo pode estar associado à ontogenia (Voss & Jansa 2003), pois estão consistentemente presentes nos espécimes maiores e podem estar ausentes em alguns machos coespecíficos menores (provavelmente mais jovens). O tubérculo carpal lateral suportado internamente pelo pisiforme é observado em *G. microtarsus* (Figura 5 H-I). É ausente ou indistinto na maioria dos machos adultos de "microtarsus pequeno" e "ehrharti". Todos machos adultos de "microtarsus grande" examinados apresentaram tubérculo desenvolvido. Nós classificamos esse caráter como indefinido ("?") em *G. agilis* na ausência de espécime conservado em meio líquido ou esqueleto. Os exemplares de *Cryptonanus* em meio líquido examinados por mim não eram adultos e usei a classificação de Voss *et al.* 2005, na qual o tubérculo está presente em machos adultos. *Marmosa* e *Marmosops* não apresentam tubérculo desenvolvido em machos adultos.

Caráter 23: *Crista no rádio bem desenvolvida (0); ou ausente (1)*. A crista óssea desenvolve-se na região lateral do rádio no terço distal, como uma protuberância (Figura 5 L-M). Winge (1893) comenta e ilustra essa característica para um exemplar classificado por ele como *G. microtarsus* (Winge 1893), coletado em Lagoa Santa, Minas Gerais, localidade tipo de *G. agilis* (localidade 32, Apêndice). Esse exemplar possui alguns caracteres associados a *G. microtarsus*, por exemplo: P2 distintamente maior que P3 (veja caráter 21), caracteres no rádio (ver caráter 23), tuberosidade deltóide e epicôndilo medial bem desenvolvidos no úmero (carater 24 e 25) indicando que o exemplar desenhado pertence a *G. microtarsus*. Isso indica que esse exemplar pertence a *G. microtarsus* e corrobora a simpatria entre *G. agilis* e *G. microtarsus* nessa região, já ressaltada por Costa *et al.* 2003.

Segundo Winge (1983), o rádio apresenta uma crista grande, grossa, plana e arredondada, que se pronuncia na região anterior do braço. Assim como o caráter descrito acima, este também pode ser examinado em exemplares conservados em meio líquido e em esqueletos preparados. Além disso, essa estrutura foi encontrada apenas em machos adultos, podendo também estar associada ao dimorfismo sexual e à ontogenia. *G. microtarsus* apresenta polimorfismo em relação a esse caráter pois é ausente na maioria dos exemplares de “microtarsus pequeno” e “ehrhardti”, mas apresentou-se bem desenvolvido em “microtarsus grande”. *Marmosa*, *Marmosops* e *Cryptonanus* foram classificados como crista ausente (1).

Caráter 24: *Tuberosidade deltóide bem desenvolvida no úmero (0); ou pequena (1)*. A tuberosidade deltóide é observada na vista anterior do úmero e é o local de inserção do músculo deltóide (Figura 5 J-K). Winge (1983) menciona a presença de uma tuberosidade deltóide com “contornos mais precisos” (Figura 11). Esse caráter pode ser observado apenas em exemplares com esqueleto pós-craniano e, portanto, só foi possível analisá-lo em “microtarsus grande”, que foi classificado como bem desenvolvida (1) e em “microtarsus pequeno” e *G. agilis* “nordeste”, que foram classificados como pequenos. Essa estrutura foi encontrada apenas em machos adultos, podendo também estar associada ao dimorfismo sexual e à ontogenia.

Caráter 25: *Extensão do epicôndilo medial ultrapassa a fossa coronóide do úmero (0); ou não ultrapassa a fossa coronóide do úmero (1)*. O epicôndilo medial, estrutura óssea que se desenvolve na região lateral medial no úmero, pode ser comprida e ultrapassar a fossa coronóide, como visto em “microtarsus grande” ou pode ser pequena e não ultrapassar a fossa coronóide, como visto em “microtarsus pequeno” e em *G. agilis* “nordeste” (Figura 5 J-K). Como descrito no caráter acima, esse caráter pode apenas ser observado em espécimes esqueleto pós-craniano disponível.

FILOGENIA COM BASE EM CARACTERES MORFOLÓGICOS

A matriz de dados consiste de um conjunto de 25 caracteres, sendo nove baseados na morfologia externa, 11 no crânio, um nos dentes e quatro no esqueleto pós-craniano (Tabela 1). Desses, 16 foram informativos para a parcimônia. A matriz de dados apresentou

225 células, das quais 19 (8,4 %) foram classificados como dados faltosos (?) e seis (2,6 %) como polimórficos.

A busca exaustiva gerou nove árvores mais parcimoniosas de 43 passos (IC = 0.7742; IR= 0.7083; RC= 0.5930). A árvore de consenso estrito da parcimônia e a de *bootstrap* apresentaram a mesma topologia e por isso apresento aqui a árvore consenso (Figura 6), adicionado os valores de *bootstrap*. Nessa árvore, confirma-se a monofilia do gênero *Gracilinanus*, com suporte de 78% de *bootstrap*, apoiada pelos caracteres 1, 14, os quais são sinapomorfias para o gênero. Além disso, tanto *G. microtarsus*, quanto *G. agilis* são grupos monofiléticos com 79% de *bootstrap*. A monofilia de *G. microtarsus* é apoiada pelos caracteres 5, 6, 9. Os fenótipos “ehrharti” agrupou-se com os “microtarsus pequeno”, com suporte fraco (*bootstrap*=63%), com o “microtarsus grande” posicionando-se basal a esse clado. Os três fenótipos de *G. agilis* apresentaram uma tricotomia. *Cryptonanus agricolai* colapsou com os grupos externos devido ao baixo suporte de *bootstrap* (< 50%).

FILOGENIA COM BASE EM CARACTERES MOLECULARES

A análise de parcimônia realizada com 223 caracteres informativos gerou 32 árvores mais parcimoniosas de 713 passos (IC = 0,5240; IR = 0,7685; RC = 0,4484). A árvore de consenso estrito (Figura 7) apresenta *Cryptonanus* como grupo-irmão de *Gracilinanus*, e esse último como sendo gênero monofilético, com *G. aceramarcae* como grupo-irmão de *G. microtarsus*, suporte de *bootstrap* de 69%. Os três grupos são separados por uma divergência genética média de 14,57%. *G. microtarsus* é um grupo monofilético com alto suporte de *bootstrap* e índice de Bremer (93% e 9, respectivamente) e divide-se em três clados: o primeiro composto por indivíduos de Minas Gerais (“MG”), o segundo composto por indivíduos do Rio de Janeiro e São Paulo (“RJ/SP”) e o terceiro composto por indivíduos do sul do Brasil (“sul”). A união “MG” e “RJ/SP” é apoiada por apenas 50% de *bootstrap*, podendo colapsar com apenas dois passos adicionais. O clado “sul” apresenta-se como grupo-irmão dos outros dois, divergindo desses por 10,17%, em média. As três UTOs de *G. agilis* formam outro grupo monofilético com alto suporte de *bootstrap* e índice de decaimento, com uma divergência genética média de 3.92%.

A análise de verossimilhança resultou em uma árvore (Figura 8) com $-\ln L = 4621,4$ (proporção de sítios invariáveis = 0,5362, parâmetro gamma = 1,7386), cuja topologia foi similar à obtida pela análise de parcimônia, diferindo basicamente na posição do clado “sul” em relação aos clados “MG” e “RJ/SP” de *G. microtarsus*. Os clados “RJ/SP” e “sul” agruparam-se com suporte baixo de *bootstrap* (66%), constituindo o grupo irmão do clado “MG”.

MORFOMETRIA CRANIANA

A amostra de indivíduos adultos examinada foi composta por poucos indivíduos adultos de uma mesma localidade para realizar testes estatísticos a fim de verificar o dimorfismo sexual. Diversos trabalhos mostram que existe dimorfismo em muitas espécies de pequenos marsupiais neotropicais (Mustringi & Patton 1997; Costa *et al.* 2003; Astúa de Moraes 2004; Lew *et al.* 2006). Como nós observamos diferenças discretas e contínuas entre machos e fêmeas, assumi que as espécies são sexualmente dimórficas em termos de morfometria e analisei machos e fêmeas separadamente. Apresentamos a estatística descritiva básica das medidas dos fenótipos de *G. microtarsus* na Tabela 2.

A análise de componentes principais (PCA) dos machos separa “microtarsus pequeno” e “microtarsus grande”, porém não os separa de “ehrharti” (Figura 9A). A Tabela 3 mostra os autovalores, a contribuição das variáveis para os componentes e a porcentagem de contribuição de cada componente. O primeiro componente contribui com quase 60% da variância, e todas as variáveis apresentam sinal positivo para esse componente (Figura 9A e Tabela 3) e algumas delas apresentam valores altos (acima de 0.9), tais como GSL, PL, RL, MAD e MTR. Esse componente está associado a variação quanto ao tamanho e separa claramente machos de “microtarsus pequeno” e “microtarsus grande”. O segundo componente (PC-2) apresenta variáveis com sinais negativos e positivos, (Tabela 3 e Figura 9A), seguindo tanto acima quanto abaixo da origem. Esse componente está relacionado à forma, uma vez que os vetores não estão na mesma direção.

PCA das fêmeas não separa “microtarsus pequeno” e “microtarsus grande”, porém separa esses de “ehrharti” (Figura 9B). Os autovalores, a contribuição das variáveis para os componentes e a porcentagem de contribuição de cada componente são apresentadas na Tabela 4.

o primeiro componente contribui com quase 60%, como nos machos. Nós observamos separação no eixo do PC-1 entre os fenótipos “ehrhardti” e “microtarsus grande”. Esse eixo apresenta valores maiores para as variáveis GSL, PL, ZB, BR e MAD. Novamente PC-1 está relacionado ao tamanho e PC-2 à forma (Figura 9B), como nos machos. O fenótipo “ehrhardti” diferencia-se dos outros dois no PC-2, o qual apresenta valores maiores para as medidas relacionadas à série molar, tais como, M1-M3, M1-M4, WM4 e LM1, sugerindo que os fenótipos diferenciam-se na forma dos molares.

Os três fenótipos de *G. microtarsus* apresentaram diferenças marcantes na análise discriminante, tanto dos machos quanto das fêmeas (Figura 9C e 9D). Os autovalores, coeficiente de função discriminante e a contribuição de cada função estão apresentados na Tabela 5 (para machos) e na tabela 6 (para fêmeas). A primeira função discriminante (DF-1) contribui com 74,83% da variação e separa o “microtarsus pequeno” do “microtarsus grande” e “ehrhardti” (Figura 9C). A segunda função discriminante para machos contribui com 25,17% da variação e não separa evidentemente os grupos. A DF-1 contribuiu com 83,20% da variação e separa o “microtarsus grande” do “microtarsus pequeno” e “ehrhardti”, como visto na Figura 9D. A DF-2 contribuiu com 16,80% da variação e separa “ehrhardti” dos outros fenótipos.

DISCUSSÃO

Tanto a árvore de parcimônia com base nos dados morfológicos, quanto às árvores obtidas com dados moleculares, corroboraram a monofilia do gênero *Gracilinanus*, assim como das espécies *G. microtarsus* e *G. agilis*, confirmando os resultados obtidos utilizando dados de citocromo b (Costa *et al.* 2003), genes nucleares (Voss *et al.* 2005; Jansa *et al.* 2006; Gruber *et al.* 2007), e análises combinadas, incluindo dados moleculares e morfológicos ((Voss *et al.* 2005; Jansa *et al.* 2006; Gruber *et al.* 2007). Em nossa filogenia molecular, *G. aceramarcae* aparece como grupo-irmão de *G. microtarsus*, mas com suporte relativamente baixo (69% na análise de parcimônia e 51% na verossimilhança). Os resultados de Voss *et al.* 2005 não suportam nem contradizem esse resultado, pois sempre apresentam uma politomia entre essas três espécies, sendo que *G. emiliae* (não incluída no presente estudo) foi recuperada como irmã de *G. microtarsus* em algumas análises. Novas análises,

incluindo mais representantes de *G. aceramarcae*, *G. dryas*, *G. emiliae* e *G. marica* são necessárias para um hipótese mais robusta sobre a relação entre as espécies de *Gracilinanus*.

Os dados morfológicos indicam três linhagens em *G. microtarsus*, cujas relações são incertas, em função do baixo valor estatístico: 63% de *bootstrap* para o clado (“microtarsus pequeno” + “ehrhardti”). Essas mesmas três linhagens também separaram-se claramente no espaço morfométrico na análise discriminante, confirmando a existência de três fenótipos distintos em *G. microtarsus*. Esses resultados apontam para a possibilidade de reconhecermos três espécies dentro do que hoje chamamos de *G. microtarsus*. Costa *et al.* 2003 já haviam apontado a possível existência de dois táxons nessa espécie. No entanto, quando comparamos as filogenias obtidas com dados morfológicos e moleculares, observamos que os espécimes da UTO “microtarsus pequeno” são parafiléticos na filogenia molecular (ver Figura 10). Nessa última, o clado “RJ/SP”, inclui exemplares da OTU “microtarsus grande” (de Ipanema) e alguns da OTU “microtarsus pequeno” (de Boracéia, Ilha Grande e Intervales), com um suporte alto.

A comparação entre essas filogenias nos levam a abordar quatro possíveis cenários sobre os limites específicos e variação intraespecífica nos exemplares atualmente identificados como *G. microtarsus*:

(1) Uma espécie: os três grupos identificados tanto nas análise filogenética com dados morfológicos quanto na morfométrica consistiriam de apenas uma espécie, com variações intra-específicas representadas através dos padrões morfológicos descritos ao longo do trabalho (“microtarsus grande”, “microtarsus pequeno” e “ehrhardti”).

(2) Três espécies com base nos dados moleculares: as três linhagens indicadas pela filogenia molecular representariam três espécies distintas. *G. microtarsus* seria formada pelos representantes do clado “RJ/SP”, uma segunda espécie ainda sem nome pelo clado “MG” e uma terceira pelo clado “ehrhardti” (revalidando *G. ehrhardti* como espécie).

(3) Três espécies com base nos dados morfológicos: cada uma das UTOs utilizadas nas análises morfológicas seria uma espécie: *G. microtarsus* para “microtarsus grande”, *G. ehrhardti* para “ehrhardti” e “microtarsus pequeno” representaria uma terceira espécie ainda sem nome.

(4) Duas espécies com base em parte dos dados morfológicos e moleculares: *G. ehrhardti* seria representada pelo clado “sul” da análise molecular que corresponde à UTO “ehrhardti” das análises morfológicas (em função da congruência desses conjuntos de dados nesse ponto) e *G. microtarsus* corresponderia aos demais, ou seja, os clados “MG” e “SP/RJ” dos dados moleculares ou as UTOs “microtarsus grande” e “microtarsus pequeno” das análises morfológicas.

Uma decisão taxonômica sobre os limites específicos de *G. microtarsus* depende do conceito de espécie aplicado. No presente trabalho, adoto um conceito filogenético de espécie, onde espécie é um agrupamento monofilético de organismos que possuem pelo menos um caráter diagnóstico para o grupo fixado dentro da espécie e ausente nos outros grupos relacionados (McKittrick & Zink 1988). Em função disso, os cenários (2) e (3) podem ser descartados, pois não há concordância entre as filogenias molecular e morfológica e alguma espécie acabaria sendo parafilética para um dos conjuntos de dados em ambos os casos. Poderíamos assumir que a árvore do citocromo b não corresponde a árvore de espécies (Nichols 2001) revelada pela morfologia e simplesmente aceitar o cenário 3. Essa aparente “parafilia” apresentada pelos clados “MG” e “RJ/SP” da filogenia molecular poderia ser em virtude de problemas com o uso do marcador citocromo b. Alguns estudos (por exemplo, Ballard 2000; Ballard & Rand 2005) discutem o uso do DNA mitocondrial como marcador evolutivo, visto que problemas como amostragem limitada em uma espécie pode abrigar múltiplos tipos de DNA mitocondrial (introgressão), causando viés sistemático. Além desses problemas, quando existe um fluxo gênico entre populações divergentes, o DNA mitocondrial pode ser homogeneizado entre populações mais facilmente do que o DNA nuclear e pode parecer parafilético enquanto que em genes nucleares pode parecer monofilético. No entanto, a ampla utilização desse marcador em determinar os limites específicos de mamíferos, principalmente quando a divergência genética é dessa magnitude (Bradley & Baker 2001) e o número relativamente pequeno de caracteres morfológicos empregados, enfraquecem as críticas ao citocromo b.

Dentre as sinonímias registradas na literatura (*e.g.*, Gardner 2005) para *G. microtarsus*, encontra-se *G. ehrhardti*, descrito originalmente a partir de espécimes de Santa Catarina, sul do Brasil. Comparando os exemplares da série-tipo de *G. ehrhardti* e a descrição dessa espécie aos espécimes de algumas localidades do sul do Brasil, inclusive

dois seqüenciados no presente trabalho, observei concordância entre as características morfológicas dos mesmos. Além de evidências morfológicas, a média de divergência desses em relação ao clado “MG”+”RJ/SP” é próxima àquela encontrada entre as outras espécies do gênero (10,17%, em média). O cenário (4) reconhece a singularidade de *G. ehrhardti*, identificada tanto em termos morfológicos quanto moleculares, mas o seu reconhecimento como espécie deixaria *G. microtarsus* parafilética tanto na filogenia molecular quanto na morfológica, apesar dos resultados serem contraditórios e inconclusivos em função do baixo suporte para qualquer arranjo filogenético. A análise de parcimônia dos dados moleculares foi a única que indicou a possibilidade de *G. microtarsus* ser monofilética, após a exclusão de indivíduos identificados como *G. ehrhardti*, mas o suporte é pífio (*bootstrap*=50%, índice de Bremer=2, vide Figura 7). Além disso, o número de espécimes analisado tanto em termos de morfologia (25) quanto molecular (2) foi muito baixo e amostras adicionais poderiam indicar a parafilia dessa espécie.

Resta o cenário (1), que é o que reflete melhor os resultados encontrados no presente estudo. *Gracilinanus microtarsus* é uma espécie monofilética e diagnosticável tanto por características morfológicas quanto moleculares e amplamente distribuída pela Mata Atlântica do leste do Brasil. Existe uma variação geográfica marcante na morfologia ao longo de sua distribuição, podendo ser reconhecidos três fenótipos distintos. Além disso, sua filogeografia mostra uma discontinuidade marcante na divergência genética e conjuntos de populações estruturadas geograficamente, indicando que barreiras extrínsecas de longo prazo ocorreram ou que houve extinção de genótipos intermediários (Avice *et al.* 1987).

Essa variação geográfica observada ao longo da distribuição de *G. microtarsus* pode ser explicada pela Regra de Bergmann, na qual existe uma correlação positiva entre tamanho corporal e latitude entre indivíduos da mesma espécie ou proximamente relacionados (Brown & Lomolino 2006). Observei que espécimes de *G. microtarsus* aumentam de tamanho de acordo com se aproximam dos pólos, sendo maiores do norte para o sul da sua distribuição, característica observada tanto em análise morfométrica quanto discreta. Essa variação no tamanho corporal e na morfologia pode ser observada quando se grandes séries, ou seja, muitos espécimes coletados na mesma localidade ao longo de sua distribuição.

SUMÁRIO TAXONÔMICO

GRACILINANUS MICROTARSUS (WAGNER 1842)

Didelphys microtarsus Wagner 1842: 359. Localidade tipo: “Ypanema” (= Floresta Nacional de Ipanema, 20 km NW Sorocaba, São Paulo, Brasil, 23°26'7"S 47°37'41"W 701 m; vide Costa *et al.*, 2003) (localidade 53, Figura 11). Espécime tipo: O lectótipo, designado por Tate (1933: tabela 1) é o Vienna 48A, coletado por Johann Natterer em 2 de outubro de 1821 e depositado no Museu de História Natural de Viena, Áustria. Tate (1933) cita que a descrição foi aparentemente baseada em pelo menos três espécimes (Vienna 48, 48A e 48B), enquanto Hershkovitz (1992) menciona uma série de oito espécimes sob o número 48, citando Pelzeln (1883).

Marmosa herhardti [ortografia original incorreta] Miranda-Ribeiro 1936: 382. A ortografia original corrigida é *Marmosa ehrhardti* Miranda-Ribeiro 1936, de acordo com ICZN (1999, Artigo 32.5), uma vez que o autor nomeou a espécie após Mr. Ehrhardt (Miranda-Ribeiro 1936, página 382). Localidade tipo: “Humboldt” (= atual Corupá), Santa Catarina, Brasil (localidade 80, Figura 11). Espécime tipo: O lectótipo, designado por Miranda-Ribeiro (1955) é o MN 1266 (pele e crânio), um macho jovem coletado em 23 de dezembro de 1915, comprado de Ehrhardt (número de origem 1). Paralectótipos: MN1264 e 1265 coletados em 25 de agosto de 1915, MN1262 coletado em 18 de setembro de 1915, MN1259, 1261, 1263 e 1266 coletados em 23 de dezembro de 1915, todos têm o mesmo número de origem (15) e comprados junto com o lectótipo. Não existe certeza na correspondência das peles e do crânio da série tipo, conforme documentado por Langguth *et al.* 1997.

Distribuição geográfica: *Gracilinanus microtarsus* distribui-se pelo leste do Brasil, nos estados da Bahia, leste de Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e norte do Rio Grande do Sul (Figura 11). O limite norte da sua distribuição

era conhecido para o estado do Espírito Santo e expandiu-se para duas localidades na região central da Bahia: município de Lençóis, região da Chapada Diamantina (Pereira & Geise 2007)) e município de São Gonçalo. Ocorre em áreas com altitudes que variam desde o nível do mar até 1800 m e é endêmico ao bioma Mata Atlântica. Ocorre em simpatria com *Gracilinanus agilis* na região de Lagoa Santa, Parque Estadual do Rio Preto e Belo Horizonte, localidades 32, 29 e 36, respectivamente, e com *Cryptonanus* em Ibiúna, São Bernardo do Campo, Piracicaba e São Domingos, localidades 60, 63, 52 e 85, respectivamente. Exemplares identificados como “microtarsus grande” no presente estudo estão presentes em algumas localidades do Rio de Janeiro e São Paulo, com simpatria com “microtarsus pequeno” em Teresópolis, localidade 22. Exemplares referidos a “ehrharti” ocorrem no Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul e o restante da distribuição está representado pelos exemplares referentes a “microtarsus pequeno”.

Descrição emendada: Morfologia externa (Figuras 12): margem ventral do *rinarium* com dois entalhes de cada lado do sulco mediano; máscara facial escura ao redor dos olhos, estendendo-se em direção ao focinho e próximo às orelhas e contrastando com a coloração mais pálida das bochechas e rosto; mancha mais clara sobre os olhos ausente; listra médio-dorsal escura ausente; orelhas grandes, translúcidas, de cor amarela-alaranjada na base e marrom ao longo do comprimento até a ponta; tragus grande; pelagem do rosto mais pálida do que o dorso, semelhante à coloração das bochechas; glândula gular presente, desenvolvida em machos e fêmeas; pelagem dorsal longa (aproximadamente 10 mm), macia e com duas bandas de coloração, região basal cinza escuro e região distal varia de marrom-claro a marrom-avermelhada; pêlos-guarda dorsais médios (aproximadamente 12 mm); pelagem ventral creme-amarelado puro da boca até o queixo (em alguns exemplares vai até as axilas); pelagem ventral do queixo até a base da cauda amarelo com a base cinza (em alguns exemplares segue desde as axilas); pelagem da região ventral dos braços com a base cinza e as pontas amarelas; epitélio dorsal das mãos coberto por pequenos pêlos de cor creme; dígitos III e IV das mãos do mesmo tamanho e mais longos do que os dígitos adjacentes (II e V); garras das mãos curtas, não ultrapassando a extremidade dos dígitos; superfície central da palma das mãos esparsamente tuberculosa; tubérculo carpal lateral sobre o pisiforme desenvolvido em machos adultos; calo na lateral do rádio presente em alguns machos adultos; dígito IV dos pés mais longo dos que os adjacentes III e IV; epitélio

dorsal dos pés coberto por pequenos pêlos que variam de creme a pardo dentro da espécie; bolsa ausente; número de tetas 6-1-6 = 13 (seis tetas em cada lado do ventre, da região torácica até a inguinal e 1 teta central na região inguinal); cloaca presente; cauda bicolor (dorso escuro e ventre claro), ou unicolor (dorso e ventre da mesma cor); cauda coberta por pêlos de mesma espessura (três pêlos por escama da cauda); arranjo anular das escamas caudais; pêlos da cauda com coloração marrom; superfície preênsil da cauda presente.

Crânio e mandíbula (Figura 13): processo rostral da pré-maxila presente; processo palatal da pré-maxila passa por cima da raiz do C1, não abrangendo-o; ponta do nasal estende-se anteriormente ao I1; nasal conspicuamente mais largo posteriormente do que anteriormente; processo pós-orbital ausente ou indistinto; margens temporais presentes, fracas ou bem desenvolvidas; região interorbital angulosa que varia de ausência de crista, até formação de pronunciada crista não convergente que se estende além do parietal e termina no supraoccipital; região interorbital varia de convergente na região anterior a reta, não convergente; crista sagital ausente; forâmen incisivo estende-se até o alvéolo do C1, ultrapassando-o em alguns exemplares; fenestra maxilo-palatina grande, com comprimento relativo igual ou maior do que três molares; fenestra palatina presente; fenestra maxilar presente; forâmen pós-lateral do palato não estende-se até a região lingual do protocone do M⁴; forâmen pós-lateral do palato comparativamente menor que a fenestra palatina; maxilar e alisfenóide separados por parte do parietal; forâmen do canal transversal presente; curso extracranial do nervo mandibular coberto por uma ponte da bula alisfenóide (forma forâmen oval secundário); processo timpânico do alisfenóide moderadamente inflado a inflado, com a ponte da bula alisfenóide iniciando-se ou na metade ou no ápice do alisfenóide, até o forâmen do canal transversal; margem anterior do ectotímpano diretamente ligado ao crânio; margem dorsal do forâmen magno formado pelo supraoccipital e exoccipital; mandíbula com dois forâmens mentais no aspecto lateral de cada hemimandíbula.

Dentição: coroa do I2-I5 simetricamente romboidal, aumentando em largura de frente para trás ($I2 \leq I5$); C1 normalmente sem cristas, mas esta pode estar presente em alguns indivíduos; P1 menor que os demais pré-molares; P2 distintamente maior que P3; molares dilambdodontes e carnassializados; P2 e P3 com cúspides desenvolvidas anterior e posteriormente; M4 mais largo que M1; ectoflexo profundo em M1 e M2 e superficial ou

ausente no M3; pré-protocrista e cíngulo anterolabial unidos formando uma crista única na margem do M3; incisivos inferiores com cúspide lingual distinta; c1 procumbente com pequena cúspide acessória posterior; p2 distintamente maior do que p3; hipoconídeo do m3 labialmente saliente; entoconídeo grande e desenvolvido do m1-m3; hipoconulídeo similar ao entoconídeo.

Esqueleto pós-craniano: tuberosidade deltóide do úmero bem desenvolvida em alguns machos adultos e pouco desenvolvida em fêmeas; epicôndilo medial bem desenvolvido, ultrapassa a fossa coronóide nos machos adultos e não ultrapassa nas fêmeas; astrálagus e calcâneo unidos.

Comentários Até poucos anos atrás, eram reconhecidas duas sinonímias para *G. microtarsus*. A primeira delas, *G. guahybae* (Tate 1931), foi descrita como subespécie de *G. microtarsus* para a Ilha de Guayba (= Guaíba), Rio Grande do Sul e pertenceu ao gênero até a revisão de Voss *et al.* 2005, que a re-alocou para o gênero *Cryptonanus*. A segunda sinonímia, *G. ehrhardti*, foi descrita como espécie por Miranda-Ribeiro (1936) e assim foi considerada até Cabrera (1958) sugerir que deveria tornar-se sinonímia por não se distinguir de *G. microtarsus* por caracteres e por distribuição geográfica. Voss *et al.* 2005 referiram-se ao nome como *incertae sedis* uma vez que eles não examinaram os exemplares da série-tipo, que se encontram no MN. Conforme discutido anteriormente, os dados morfológicos apresentaram incongruência com os dados moleculares e em virtude disso, considero *G. ehrhardti* sinonímia de *G. microtarsus*.

Variação intra-específica *Gracilinanus microtarsus* apresenta variações intra-específicas as quais trato no decorrer do trabalho como três fenótipos, conforme descrito em material e métodos. Algumas características observadas nos fenótipos são: “microtarsus grande” apresentam coloração ventral amarela puro da boca até as axilas, com pêlos de base cinza e ponta amarelada iniciando na região das axilas e seguindo até a base da cauda; em “microtarsus pequeno” e “ehrhardti” os pêlos começam a ter base cinza na região do queixo, seguindo até a base da cauda. A cauda também possui alguns caracteres variáveis. Exemplares de “ehrhardti” apresentam a cauda unicolor enquanto os outros dois padrões morfológicos de *G. microtarsus* possuem cauda bicolor.

Entre as diferenças no crânio observadas nos fenótipos de *Gracilinanus microtrassus*, a maioria delas concentrada na região interorbital (Figura 14). Margens temporais fracamente desenvolvidas, margem interorbital angulosa sem a formação de cristas ou com a formação de uma pequena crista sobre o parietal foram observadas em indivíduos “microtarsus pequeno” e “ehrharti”. Os indivíduos “microtarsus grande” possuem bordas temporais desenvolvidas formando uma margem que se projeta na região interorbital com a formação de uma crista pronunciada que se estende além do parietal e termina na região supraoccipital. Essa característica é mais evidenciada em exemplares machos adultos. Além disso, em “microtarsus grande” a região interorbital apresenta aspecto reto, não convergente, enquanto que em “microtarsus pequeno” e “ehrharti” a região interorbital é convergente, sendo mais fina na porção anterior da região interorbital. O forâmen incisivo varia no tamanho entre os fenótipos. Espécimes representantes de “microtarsus pequeno” e “microtarsus grande” possuem o forâmen incisivo que atinge a linha do alvéolo do canino, sem ultrapassar, ao passo que em “ehrharti”, o forâmen incisivo ultrapassa o alvéolo do canino, podendo chegar próximo ao primeiro pré-molar. O processo timpânico do alisfenóide é moderadamente inflado, com a ponte da bula alisfenóide iniciando-se na metade do alisfenóide delineando um aspecto inflado nos exemplares do “microtarsus pequeno” e “ehrharti”. Nos exemplares “microtarsus grande” a ponte da bula alisfenóide parte do ápice do alisfenóide, formando uma pequena quina que reflete um aspecto oval na bula (Figura 5 A-D).

Diagnose *G. microtarsus* e *G. agilis* distinguem-se por características sutis, descritas por Costa *et al.* 2003 e por serem muito semelhantes ainda são identificadas erroneamente por alguns coletores. *G. agilis* possui a coloração ventral dos pêlos amarelada, com a base dos pêlos cinza das axilas até a base da cauda e as pontas amarelas, a máscara ao redor dos olhos é menor, a divisão de coloração do focinho para o rostro é gradual, o tamanho do forâmen pós-lateral do palato em relação à fenestra palatina é comparativamente maior em *G. agilis*. P2 e P3 possuem tamanhos semelhantes em *G. agilis* enquanto que P2 é distintamente maior do que P3 em *G. microtarsus* (Figura 5 E-G).

Dimorfismo sexual Machos adultos de algumas localidades (Lençóis, na Bahia; Pedra Roxa - Caparaó, no Espírito Santo; Ibiúna, Piedade e Ipanema, em São Paulo) apresentam um calo ósseo bem desenvolvido no rádio e um tubérculo ulnar em forma de

triângulo, que se localiza sobre o pisiforme. As fêmeas apresentam o rádio plano, sem nenhuma elevação óssea e não apresentam tubérculo desenvolvido sobre o pisiforme. Os machos possuem tuberosidade deltóide e epicôndilo medial mais desenvolvidos do que as fêmeas.

História natural: Existem poucos trabalhos que tratam exclusivamente da espécie *G. microtarsus*, sendo a maioria deles envolvendo o gênero como um todo. *G. microtarsus* se reproduz na estação de maior pluviosidade, que vai de outubro a março (Passamani 2000) ou de setembro a março (Martins *et al.* 2006a). Apresenta semelparidade parcial registrada para machos, conforme Martins *et al.* 2006b. Tate (1933), sugeriu que o grupo *microtarsus* tem hábitos terrestres, com garras e patas pequenas. Trabalhos ecológicos realizados posteriormente com o gênero *Gracilinanus* utilizando armadilhas no sub-bosque e no estrato terrestre mostraram que esses animais são preferencialmente arborícolas (Grelle 2003; Vieira & Monteiro-Filho 2003, Vieira 2006) e podem ir ao chão em busca de alimento quando este torna-se escasso no seu habitat. O uso do estrato arborícola pelo gênero também foi documentado por Astúa de Moraes (2004), que verificou características na lâmina escapular que podem estar relacionadas à locomoção.

Estudos sobre hábitos alimentares sugerem que o gênero possui hábito alimentar onívoro (Vieira & Astúa de Moraes 2003; Martins & Bonato 2004, Santori & Astúa de Moraes 2006) e segundo esses autores, embora tenha sido comumente documentado como insetívoro, estudos tem confirmado a presença de sementes, algumas vezes com sucesso de germinação elevado (Leite *et al.* 1996; Vieira & Izar 1999). Além de se alimentarem de insetos e frutos, alimentam-se de aracnídeos e eventualmente moluscos, conforme Martins & Bonato (2004).

A amplitude do nicho alimentar para machos e fêmeas de *G. microtarsus* varia de acordo com as estações do ano. Na estação quente e úmida, quando insetos são abundantes, a amplitude do nicho alimentar é similar em machos e fêmeas, bem ampla, enquanto que na estação fria e seca, quando insetos são menos abundantes, a amplitude do nicho alimentar torna-se menor (Martins *et al.* 2006c).

Ainda existe muito para se conhecer sobre a taxonomia, distribuição e história natural de *Gracilinanus microtarsus*. A espécie ainda é pouco amostrada em coleções e isso

pode ser atribuído à sua baixa densidade nas localidades ao longo de sua distribuição, como também pode ser em virtude de metodologias não adequadas utilizadas na captura. Estudos utilizando DNA nuclear como ferramenta comparativa ao DNA mitocondrial e complementar à sistemática e coletas de maior número de exemplares ao longo da sua distribuição seriam úteis para re-avaliar as variações observadas em *G. microtarsus* e as decisões taxonômicas propostas no presente estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Archer, M. (1976) Basicranial region of marsupicarnivores (marsupialia), interrelationships of carnivorous marsupials, and affinities of insectivorous marsupial peramelids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 59, 1-217.
- Astúa de Moraes, D. (2004) *Evolução morfológica do crânio e elementos pós-cranianos dos marsupiais americanos (Didelphimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria)*. Universidade de São Paulo, São Paulo. 462 pp.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., et al. (1987) Intraspecific phylogeography - the mitochondrial-dna bridge between population-genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 489-522.
- Ballard, J. W. O. & Rand, D. M. (2005) The population biology of mitochondrial DNA and its phylogenetic implications. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 621-642.
- Bradley, R. D. & Baker, R. J. (2001) A test of the genetic species concept: Cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*, 82, 960-973.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society*, 10, 295-304.
- Brown, J. H. & Lomolino, M. V. (2006) *Biogeografia* (2nd ed.). Ribeirão Preto: FUNPEC. 691 pp.

- Brufford, M. W., Hanotte, O., Brookfield, J. F. Y. & Burke, T. (1992) Single locus and multilocus DNA fingerprinting. *In: A. R. Hoelzel (Ed), Molecular Genetics Analysis of Populations: a Practical Approach*. IRL Press, Oxford, pp. 227-229.
- Burmeister, H. (1854) Systematische uebersicht der thiere Brasiliens, welche während einer reise durch die provinzen von Rio de Janeiro und Minas Geraës gesammelt oder beobachtet wurden von Dr. Hermann Burmeister. *Säugethiere (Mammalia), I*, 1-342.
- Cabrera, A. (1958) Catalogo de los mamiferos de America del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Ciencias Zoológicas, 4*, 1-307.
- Costa, L. P. (2006) Filogenia de marsupiais didelfídeos e implicações para taxonomia. *In: N. C. Cáceres & E. L. A. Monteiro-Filho (Eds), Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, pp. 667-731.
- Costa, L. P., Leite, Y. L. R. & Patton, J. L. (2003) Phylogeography and systematic notes on two species of gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* (Marsupialia : Didelphidae) from Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington, 116*, 275-292.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence-limits on phylogenies with a molecular clock. *Systematic Zoology, 34*, 152-161.
- Gardner, A. L. (1993) Order Didelphimorphia. *In: D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds), Mammal species of the world*. Smithsonian Institute Press, Washington, pp. 15-23.
- Gardner, A. L. (2005) Order Didelphimorphia. *In: D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds), Mammal species of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 3-18.
- Gardner, A. L. & Creighton, G. K. (1989) A new generic name for Tate's (1933) *microtarsus* group of South-American mouse opossums (Marsupialia, Didelphidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington, 102*, 3-7.
- Gray, J. E. (1821) On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository, Monthly Journal and Review, 15*, 296-311.

- Gray, J. E. (1843) *List of the specimens of Mammalia in the collection of the British Museum* (Vol. xxviii). London: British Museum (Natural History). 216 pp.
- Grelle, C. E. V. (2003) Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38, 81-85.
- Gruber, K. F., Voss, R. S. & Jansa, S. A. (2007) Base-compositional heterogeneity in the RAG1 locus among didelphid marsupials: Implications for phylogenetic inference and the evolution of GC content. *Systematic Biology*, 56, 83-96.
- Hershkovitz, P. (1992) The South American gracile mouse opossum, genus *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989 (Marmosidae, Marsupialia): a taxonomic review with notes on general morphology and relationships. *Fieldiana, Zoology*, 70, 1-55.
- ICZN (1999) *International code of zoological nomenclature* (4 ed.). London: International Trust for Zoological Nomenclature. 98 pp.
- Jansa, S. A., Forsman, J. F. & Voss, R. S. (2006) Different patterns of selection on the nuclear genes IRBP and DMP-1 affect the efficiency but not the outcome of phylogeny estimation for didelphid marsupials. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 363-380.
- Kimura, M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide-sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111-120.
- Kumar, S., Tamura, K. & Nei, M. (2004) MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics*, 5, 150-163.
- Langguth, A., Limeira, V. L. A. G. & Franco, S. (1997) Novo catálogo do material-tipo da coleção de mamíferos do Museu Nacional. *Publicações Avulsas do Museu Nacional*, 70, 1-29.
- Leite, Y. L. R., Costa, L. P. & Stallings, J. R. (1996) Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 435-440.

- Lesson, R. P. (1842) *Nouveau tableau du regne animal mammiferes*. Paris. 204 pp.
- Lew, D., Perez-Hernandez, R. & Ventura, J. (2006) Two new species of *Philander* (Didelphimorphia, Didelphidae) from northern South America. *Journal of Mammalogy*, 87, 224-237.
- Lunde, D. P. & Schutt, W. A. (1999) The peculiar carpal tubercles of male *Marmosops parvidens* and *Marmosa robinsoni* (Didelphidae : Didelphinae). *Mammalia*, 63, 495-503.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. (2006) Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. 1.12 version. Available from: <http://mesquiteproject.org>.
- Martins, E. G. & Bonato, V. (2004) On the diet of *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia, Didelphidae) in an Atlantic Rainforest fragment in southeastern Brazil. *Mammalian Biology*, 69, 58-60.
- Martins, E. G., Bonato, V., da-Silva, C. Q. & dos Reis, S. F. (2006a) Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia : Didelphidae) in a Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 461-468.
- Martins, E. G., Bonato, V., da-Silva, C. Q. & dos Reis, S. R. F. (2006b) Partial semelparity in the neotropical didelphid marsupial *Gracilinanus microtarsus*. *Journal of Mammalogy*, 87, 915-920.
- Martins, E. G., Bonato, V., Pinheiro, A. & dos Reis, S. F. (2006c) Variation in the food-niche width of *Gracilinanus microtarsus* (Didelphimorphia : Didelphidae) in a cerrado remnant in south-eastern Brazil. *Mammalian Biology*, 71, 304-308.
- Matschie, P. (1916) Bemerkungen über die gattung *Didelphis* L. *Sitzungsberichte der gesellschaft naturforschender freunde u Berlin*, 8, 259-272.
- McKittrick, M. C. & Zink, R. M. (1988) Species concepts in ornithology. *Condor*, 90, 1-14.
- Miranda-Ribeiro, A. d. (1936) Didelphia ou Mammalia- Ovovivipara. *Revista do Museu Paulista*, 20, 245-424.

- Miranda-Ribeiro, A. d. (1955) Tipos das espécies e subespécies do Prof. Alípio de Miranda Ribeiro depositados no Museu Nacional. *Arquivos do Museu Nacional*, 42, 389-417.
- Mustrangi, M. A. & Patton, J. L. (1997) Phylogeography and systematics of the slender opossum *Marmosops* (Marsupialia, Didelphidae). *University of California Publications in Zoology*, 130, 1-86.
- Nichols, R. (2001) Gene trees and species trees are not the same. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 358-364.
- Passamani, M. (2000) Análise da comunidade de marsupiais em Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 11/12, 215-228.
- Patton, J. L. & Costa, L. P. (2003) Molecular phylogeography and species limits in rainforest didelphid marsupials of South America. *In*: M. Jones, C. Dickman & M. Archer (Eds), *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 63-81.
- Patton, J. L., Da Silva, M. N. F. & Malcolm, J. R. (2000) Mammals of the Rio Jurua and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 244, 1-306.
- Pelzen, A. v. (1883) Brasilische Säugethiere: resultate von Johann Natterer's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. *Verhandlugen Kaiserliche Königliche Zoologischbotanischen Gesellschaft*, 33, 1-140.
- Pereira, L. G. & Geise, L. (2007) Karyotype composition of some rodents and marsupials from Chapada Diamantina (Bahia, Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 67, 509-518.
- Posada, D. & Crandall, K. A. (1998) MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14, 817-818.
- Reig, O. A., Kirsch, J. A. W. & Marshall, L. G. (1987) Systematic relationships of the living and Neocenoic american "opossum-like" marsupials (Suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the cretaceous and Paleogene new world and european metatherians. *In*: M. Archer

- (Ed), *Possums and opossums: studies in evolution*. Surrey Beatty & Sons and the Royal Zoological Society of New Wales, Sydney, pp. 1-89.
- Rodriguez, F., Oliver, J. L., Marin, A. & Medina, J. R. (1990) The general stochastic-model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology*, 142, 485-501.
- Rossi, R. V., Bianconi, G. V. & Pedro, W. A. (2006) Ordem Didelphimorphia. In: N. R. Reis, A. L. Peracchi, W. A. Pedro & I. P. Lima (Eds), *Mamíferos do Brasil*. Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos do Paraná, Curitiba, p. 1-437.
- Saiki, R. K., Gelfand, D. H., Stoffel, S., Scharf, S. J., Higuchi, R., Horn, G. T., et al. (1988) Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA-Polymerase. *Science*, 239, 487-491.
- Santori, R. T. & Astúa de Moraes, D. (2006) Alimentação, nutrição e adaptações alimentares de marsupiais brasileiros. In: N. C. Cáceres & E. L. A. Monteiro-Filho (Eds), *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. UNIDERP e Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, pp. 241-254.
- Smith, M. F. & Patton, J. L. (1993) The diversification of South-American murid rodents - evidence from mitochondrial-DNA sequence data for the Akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50, 149-177.
- Statsoft, I. (2004) STATISTICA (data analysis software system). 7.0 version. Available from: www.statsoft.com
- Swofford, D. L. (2003) PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). In. Sinauer Associates, Sunderland.
- Tate, G. H. H. (1931) Brief diagnoses of twenty-six apparently new forms of *Marmosa* (Marsupialia) from South America. *American Museum novitates*, 1-14.
- Tate, G. H. H. (1933) A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*, with a discussion of the adaptive radiation of the murine opossums (*Marmosa*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 66, 1-246.

- Thomas, O. (1898) New mammals from Ecuador and Venezuela. *Annals and Magazine of Natural History*, 7, 455-456.
- Thomas, O. (1909) New species of *Oecomys* and *Marmosa* from Amazonia. *Annals and Magazine of Natural History*, 8, 378-380.
- Tribe, C. J. (1990) Dental age classes in *Marmosa-incana* and other didelphoids. *Journal of Mammalogy*, 71, 566-569.
- Trouessart, E. L. (1898) *Catalogous mammalium tam viventium quam fossilium* (Vol. II). 1238-1242.
- Vieira, E. M. (2006) Padrões de uso vertical do habitat por marsupiais brasileiros. In: N. C. Cáceres & E. L. A. Monteiro-Filho (Eds), *Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, pp. 441-466.
- Vieira, E. M. & Astúa de Moraes, D. (2003) Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. In: M. Jones, C. Dickman & M. Archer (Eds), *Predators with pouches: the biology os carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 267-280.
- Vieira, E. M. & Izar, P. (1999) Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology*, 145, 75-82.
- Vieira, E. M. & Monteiro, E. L. A. (2003) Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 501-507.
- Vivo, M. d. (1996) How many species of mammals are there in Brazil? In: C. E. M. Bicudo & N. A. Menezes (Eds), *Biodiversity in Brazil: a first approach*. CNPQ, Campos do Jordão, pp. 313-321.
- Voss, R. S., Fleck, D. W. & Jansa, S. A. (in press) On the diagnostic characters, ecogeographic distribution, and phylogenetic relationships of *Gracilinanus emiliae* (Didelphimorphia: Didelphidae: Thylamyini). *Mastozoologia Neotropical*.

- Voss, R. S. & Jansa, S. A. (2003) Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: Separate and combined analyses of didelphine relationships with denser taxon sampling. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 276, 1-82.
- Voss, R. S., Lunde, D. P. & Jansa, S. A. (2005) On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid marsupials. *American Museum Novitates*, 3482, 1-34.
- Voss, R. S., Lunde, D. P. & Simmons, N. B. (2001) The mammals of Paracou, French Guiana: A neotropical lowland rainforest fauna - part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 263, 3-236.
- Voss, R. S., Tarifa, T. & Yensen, E. (2004) An introduction to *Marmosops* (Marsupialia : Didelphidae), with the description of a new species from Bolivia and notes on the taxonomy and distribution of other Bolivian forms. *American Museum Novitates*, 3466, 1-40.
- Wagner, A. (1842) Diagnosen neuer Arten Brasilischer Säugethiere. *Archiv für Naturgeschichte*, 8, 359-360.
- Weksler, M. (2006) Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea : Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 296, 3-149.
- Winge, H. (1893) Jordfundne og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, 2, 1-132 + 134 pls.
- Wroe, S., Ebach, M., Ahyong, S., de Muizon, C. & Muirhead, J. (2000) Cladistic analysis of dasyuromorphian (Marsupialia) phylogeny using cranial and dental characters. *Journal of Mammalogy*, 81, 1008-1024.

APÊNDICE

Gazetteer das localidades de coleta e espécimes examinados. As localidades de *Gracilinanus microtarsus* estão numeradas de norte para sul e o número em negrito correspondem as mesmas localidades numeradas no mapa (Figura 11). Estados são listados em negrito, caixa alta, seguidos por municípios em negrito, localidade específica, latitude, longitude e altitude em metros (quando disponível). Para os espécimes sublinhados foram utilizados dados de citocromo *b*. Espécimes de *G. agilis*, *G. aceramarcae*, *Cryptonanus*, *Marmosa* e *Marmosops* estão inclusos no Gazetteer, porém sem coordenadas geográficas e não estão presentes no mapa. Para siglas de museus e outras abreviações, veja o texto.

Gracilinanus microtarsus

BAHIA (BA): Lençóis: 1. Remanso, 12°36'S 41°21'W (CD 122); **São Gonçalo dos Campos: 2.** 30 km SW Feira de Santana, 12°39'S 38°33'W (MN 11715, 11716, 11718, 11719, 11720); **Jussari: 3.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Teimoso, 15°9'S 39°32'W, 200 m (MZUSP 29735, 29778); **Una: 4.** Vila Brasil, 15°18'S 39°04'W (MZUSP 32567); **Serrinha: 5.** Fazenda Umburama, 15°12'S 41°27'W (MN17166); **Guaratinga: 6.** Fazenda Bela Vista, 16°33'24"S 39°34'W (UFMG 2054). **ESPÍRITO SANTO (ES): Águia Branca: 7.** Fazenda do Zequinha Manduca, Águas Claras, 18°52'29"S 40°48'50"W, 373 m (YL 515); **8.** Fazenda Lacerda, Águas Claras, 18°53'23"S 40°49'36"W, 329 m (YL 484, 493); **9.** Mata dos Galiano, Águas Claras, 18°54'58"S 40°49'27"W, 300 m (YL 475); **10.** Fazenda Pedra Redonda, 18°58'24"S 40°46'14"W, 207 m (YL 379); **11.** Mata da Lagoa, Sítio Krok, 18°58'47"S 40°44'49"W, 160 m (YL 358, 419, 420, 428, 438, 439, 475); **Pancas: 12.** Mata dos Stur, Córrego Palmital, 19°12'16"S 40°47'43"W, 158 m (LPC 934, 942, 951); **13.** Mata da Pedra do Camelo, 19°14'15"S 40°47'49"W, 135 m (LPC 950, 955, 956, 961, 963, 972); **Santa Teresa: 14.** Estação Biológica de Santa Lúcia, 19°57'54"S 40°32'23"W (MBML 190); **Domingos Martins: 15.** Parque Estadual de Pedra Azul, 20°24'S 40°58'W (YL 240); **Castelo: 16.** Fazenda Forno Grande, 20°31'S 41°6'W (MBML 2548); **Muniz Freire: 17.** Muniz Freire, 20°28'S 41°25'W (MBML 2292); **Ibitirama: 18.** Parque Nacional do Caparaó, Pedra Roxa, 20°23'46"S 41°44'W (LGA 1599, 1600); **19.** Parque Nacional do Caparaó, Pedra Menina, 20°28'48"S 41°49'54"W, 1838 m (LGA 1291, 1326). **RIO DE JANEIRO (RJ):**

Teresópolis: 20. Fazenda Boa Fé, 22°26'S 42°59'W (MN 7218, 7220, 7241); **21.** Fazenda C. Guinle, 22°26'S 42°59'W (MN 7243); **22.** Teresópolis, 22°26'S 42°59'W (MN 1258, 1260); **Cachoeiras de Macacu: 23.** Papucaia, 22°28'S 42°38'59"W (MN 8275); **Angra dos Reis: 24.** Angra dos Reis, 23°0'S 44°18'W, 2 m (MZUSP 1977); **25.** Ilha Grande, 23°08'59"S 44°13'59"W (MN 24678); **26.** Vila Dois Rios, Ilha Grande, 23°09'S 44°14'W (LP 40); **Parati: 27.** Pedra Branca, 23°13'S 44°43'W (MN 8205). **MINAS GERAIS (MG): Almenara: 28.** COPASA, 16°11'S 40°42"W (UFMG 1465); **São Gonçalo do Rio Preto: 29.** Parque Estadual do Rio Preto, 15 km S São Gonçalo do Rio Preto, 18°09'S 43°23'W (UFMG 2494); **Marliéria: 30.** Parque Estadual do Rio Doce, 19°30'S 42°31'W (BAC 28, MVZ 197587); **31.** Rio Doce, 19°30'S 42°31'W (UFMG 1166); **Lagoa Santa: 32.** Fazenda das Bicas, 7,8 km SSE (by road), 19°38'S 43°53'W (MN 31445); **Mateus Leme: 33.** Serra Azul, 20°4'S 44°25'59"W (UFMG 1494); **Nova Lima: 34.** Nova Lima, 19°59'S 43°51'W (PUCMG 119, 742); **Belo Horizonte: 35.** Bairro Taquaril, 19°55'S 43°56'W (UFMG 2361); **36.** COPASA, Mata do Barreiro, 19°55'S 43°56'W (PUCMG 656); **37.** Parque Aggeo Pio Sobrinho, 19°55'S 43°56'W (LPC 915); **38.** Parque das Mangabeiras, 19°55'S 43°56'W (PUCMG 299); **Santa Bárbara: 39.** Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Peti, 19°57'34"S 43°24'55"W (MN31447, UFMG 1411, 1412, 1413); **40.** Parque do Caraça, 25 km SW Santa Bárbara, 20°8'S 43°30'W (UFMG 1927); **41.** Caraça, 20°8'S 43°30'W (UFMG 777); **Jurumirim: 42.** Jurumirim, 20°8'S 42°41'W (PUCMG 394); **Abre Campo: 43.** Abre Campo, 20°18'S 42°29'W (PUCMG 393); **Ritópolis: 44.** Floresta Nacional de Ritópolis, 21°03'22"S 44°16'36"W (MBML 2523); **Além Paraíba: 45.** Fazenda São Geraldo, 21°52'S 42°41'W (MN 7570, 7895); **Santa Rita de Jacutinga: 46.** Cruzeiro, 8 km NE Santa Rita de Jacutinga, 22°05'S 44°02'W (UFMG 1813); **Lambari: 47.** Parque Estadual Nova Baden, 21°56'35"S 45°19'2"W (MZUSP 32257, 32258, 32259). **SÃO PAULO (SP): Olímpia: 48.** Olímpia, 20°44'S 48°54'W (MZUSP 3739); **Castilho: 49.** Fazenda Arizona, 20°52'S 51°28'W (UFMS 91); **Jaboticabal: 50.** Jaboticabal, 21°16'S 48°19'W (MZUSP 483); **Pederneiras: 51.** Pederneiras, 22°22'59"S 48°46'0"W (MHNCI 4423, 4424, 4425); **Piracicaba: 52.** Piracicaba, 22°43'S 47°38'W (MZUSP 1542); **Sorocaba: 53.** Floresta Nacional de Ipanema, 20 km NW Sorocaba, 23°26'7"S 47°37'41"W, 701 m (type locality of *G. microtarsus*) (UFMG 2534, 2535, 2536, 2537); **Ribeirão Grande: 54.** C. C. Nassau,

Córrego Barracão, 23°40'S 48°02'59"W (MHNCI 4262); **55.** C. C. Nassau, Mato da Mina, 23°40'S 48°02'59"W (MHNCI 4278); **56.** Mato da Mina, CBE, 23°40'S 48°02'59"W (MHNCI 5122, 5126); **Piedade: 57.** Piedade, 23°43'S 47°25'W (MZUSP 31080, 31129, 31176, 31198, 31199); **Ibiúna: 58.** Fragmento Reizinho, Caucaia do Alto, 23°41'23"S 47°5'27"W (MZUSP 32652, 32655); **59.** Fragmento Tereza, Caucaia do Alto, 23°42'30"S 47°04'19"W (MZUSP 32654); **60.** Fragmento Lila, Caucaia do Alto, 23°43'49"S 47°07'04"W (MZUSP 32657, 32661); **61.** Fragmento Zezinho, Caucaia do Alto, 23°45'42"S 47°05'23'W (MZUSP 32659); **Itapevi: 62.** Itapevi, 23°33'S 46°55'59"W (MZUSP 11846, 11847); **São Bernardo do Campo: 63.** Riacho Grande, 23°42'S 46°33'W (MZUSP 30641, 30657, 30660, 30669, 30670, 30671, 30676, 30694, 30706, 30717, 30745, 30749, 30752, 30777); **São Paulo: 64.** Butantan, 23°32'S 46°37'W (MZUSP 6675, 11850, 11851); **Sapopemba: 65.** Vila Sapopemba, 23°36'S 46°30'W (MZUSP 7785); **Salesópolis: 66.** Estação Biológica de Boracéia, 23°39'S 45°54'W (MZUSP 29162, 29163, 29164); **Ilhabela: 67.** Ilha Vitória, 23°45'S 45°01'W (MZUSP 2143); **67.** Ilha dos Búzios, 23°48'S 45°08'W (MZUSP 11848, 12739); **Buri: 69.** Buri, 23°48'S 48°34'59"W (MZUSP 30972, 30996, 31009, 31023, 31045); **Capão Bonito: 70.** Parque Estadual de Intervales, 24°20'S 48°26'W, 700 m (MVZ 182056, MZUSP 29158, 29159, 29160, 29165, 29161, MN 50244); **Cananéia: 71.** Cananéia, 25°01'S 47°57'W (MZUSP 8202). **PARANÁ (PR): Venceslau Braz: 72.** Venceslau Braz, 23°51'S 49°48'W, 704 m (MZUSP 31815); **Arapoti: 73.** Horto Barra Mansa, 24°10'S 49°40'W, 871 m (MHNCI 5345, 5384, 5392); **74.** Horto São Nicolau, 24°10'S 49°40'W, 871 m (MHNCI 5367); **Campo Largo: 75.** Chácara Professor Lange, Camarinhas, 25°26'S 49°32'W (MHNCI 4773, 4774, 4775, 4776); **Quatro Barras: 76.** Fazenda Três Pinheiros, 25°22'S 49°05'W, 900 m (MHNCI 4606); **Piraquara: 77.** Marmeleiro, 25°26'32"S 49°03'48"W (MHNCI 2793); **Morretes: 78.** Serra da Graciosa, 25°28'S 48°49'W (MHNCI 4317); **Fazenda Rio Grande: 79.** Fazenda Gralha Azul, 25°39'30"S 49°18'30"W (MHNCI 4322, 4323, 4324, 4325). **SANTA CATARINA (SC): Corupá: 80.** Humboldt (atual Curupá), 26°26'S 49°14'W, 62 m (type locality of *G. herhardti*) (MN 1259, 1261, 1262, 1263, 1264, 1265, 1266); **Ipuacú: 81.** Ipuacú, 26°34'S 52°27'W (FURB 6287); **Indaial: 82.** Parque das Nascentes, Vale do Espingarda, 26°55'S 49°13'59"W (FURB 5017, 5288, 5293, 5912, 5986); **83.** Indaial, 26°55'S 49°13'59"W (FURB 9663); **Blumenau: 84.** Bairro Badenfurt, 26°56'S 49°03'W

(FURB 5142); **São Domingos: 85.** São Domingos, 27°07'S 53°16'59"W (FURB 6875, 6878, 6879, 6880, 6881, 6882, 6889, 6890). **RIO GRANDE DO SUL (RS): São Francisco de Paula: 86.** São Francisco de Paula, 29°27'S 50°35'W (MCNFZB 1634). **UNKNOWN LOCALITY:** (PUCMG 859).

Gracilinanus agilis

CEARÁ (CE): Crato: Chapada do Araripe, 7 km SW Crato (UFMG 2501, 2502, 2503, 2504, 2505, 2506, 2507, 2508, 2509, 2510). **PIAUI (PI): Bom Jesus:** Estação Ecológica Uruçuí-Una (MZUSP 30467, 30468, 30470, 30484, 30495). **PERNAMBUCO (PE): Garanhuns:** Garanhuns (MN 17168); Fazenda Lagoa da Porta (MN 17163). **BAHIA (BA): Andaraí:** Fazenda Santa Rita, 8 km E Andaraí (UFMG 2496). **MINAS GERAIS (MG): Belo Horizonte:** COPASA, Mata do Barreiro, (PUCMG 688); **Bocaiúva:** Fazenda Corredor, Distrito de Carne Seca (UFMG 2433, 2434, 2435); **Brasilândia de Minas:** Brasilândia de Minas (UFMG 2377, 2378, 2379, 2380, 2381, 2382, 2383, 2384, 2385); **Buritizero:** Fazenda Triângulo Formoso (UFMG 1697); **Coromandel:** Fazenda Figueirada (UFMG 1661); Fazenda Marques (UFMG 1664); Poço Verde (UFMG 2495); **Coronel Murta:** Ponte do Colatino, margem esquerda do Rio Jequitinhonha (UFMG 2495); **Felixlândia:** Fazenda Santa Cruz (UFMG 2365); **Ijaci:** Ijaci (PUCMG 1024); **Indianópolis:** Usina Hidrelétrica Miranda (PUCMG 138, 139, 179, 180); Indianópolis (UFMG 1984); **Itinga:** Telemig (UFMG 1464); **Jaíba:** Parque Florestal de Jaíba (MN 34393); **Lassance:** Fazenda São Francisco (UFMG 1696); **Matozinhos:** Fazenda Império (UFMG 2312); **Nova Ponte:** Fazenda Senhor Vasco Naves (UFMG 1709); Fazenda Capão da Onça, 11 km E Nova Ponte (UFMG 2499); Mata do João Lindolfo, 8 km NW Nova Ponte (UFMG 2524, 2525, 2527, 2528, 2529, 2530, 2531, 2532), Mata do Vasco, 12 km W Nova Ponte (MVZ 197832, UFMG 2511, 2512, 2513, 2514, 2515, 2516, 2517, 2518, 2519, 2520, 2522, 2523); Reserva Particular do Patrimônio Natural Jacob (UFMG 1985); **Santana do Riacho:** Vargem do Retiro, Ribeirão Mascates, Parque Nacional da Serra do Cipó (MN 31396); **São Gonçalo do Rio Preto:** Parque Nacional do Rio Preto, 15 km S São Gonçalo do Rio Preto (UFMG 2493); **Paracatu:** Paracatu (PUCMG 79); **Pedrinópolis:** Capoeira dos Adolfos (UFMG 1762); **Perdizes:** Cerrado de João Alonso (UFMG 1763); **Taiobeiras:** Taiobeiras (PUCMG 729). **GOIÁS (GO): Catalão:** Rio Verde, Contendas (UFMG 1660); **Cavalcante:** Fazenda Fiandeiras, Parque Nacional

Chapada dos Veadeiros, 65 km SSW (MN 46545, 46546, 46551); **Davinópolis:** Fazenda Neuzinha (UFMG 1665); **Minaçu:** Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa (UHESM 1759); **Teresina de Goiás:** Fazenda Vão dos Bois (MN 42981, 42987); **Caldas Novas:** Usina Hidrelétrica de Corumbá, 30 km SE (UHECO, 4722). **MATO GROSSO (MT): Barra dos Garças:** Fazenda Lagoa Bonita, 36 km N Barra do Garças (UFMG 2498); **Poconé:** Base de Pesquisas do Pantanal, CENAP/IBAMA, 110 km SSW Poconé (UFMG 2497). **SÃO PAULO: Igarapava:** Igarapava (UFMG 1622). **MATO GROSSO DO SUL (MS): Miranda:** Rio Miranda, above Passo do Lontra (UFMG 2500, 2533); **Três Lagoas:** Estância Figueira (UFMS 82, 87).

Gracilinanus aceramarcae

PERU: Junín: La Convención (Camp 1), Cordillera de Vilcabamba (MUSM 13002).

Cryptonanus agricolai

PIAUI (PI): Uruçuí: Estação Ecológica Uruçuí-Una (UUPI 167). **BAHIA (BA): Palmeiras:** Campos de São João, Chapada Diamantina (MNRJ 67674). **MINAS GERAIS (MG): Arcos:** Arcos (MBML 288); **Bocaiúva:** Fazenda Corredor, V&M Florestal (HC 2511); **Indianópolis:** Usina Hidrelétrica Miranda (PUCMG 181, 183, 650). **TOCANTINS (TO): Porto Nacional:** Ilha do Bananal (MZUSP6822). **GOIÁS:** Ponte Ipê Arcado (MZUSP1448).

Marmosa murina

BAHIA (BA): Caravelas: Fazenda Espada Ilha, Ilha da Cassumba (SLF 68); **Nova Viçosa:** Fazenda Elma (SLF 75). **ESPÍRITO SANTO (ES): Vitória:** Parque Estadual da Fonte Grande (YL 264). **MATO GROSSO (MT): Ribeirão Cascalheira:** Fazenda Noirumbá, 34 km NW Ribeirão Cascalheira (UFMG 2597).

Marmosops incanus

ESPÍRITO SANTO: Águia Branca: Fazenda Pedra Redonda (YL 381); Mata Norte, Sítio Krok (YL 441); **Governador Lindenberg:** Governador Lindenberg (YL 314); **Santa Teresa:** Estação Biológica de Santa Lúcia (YL 251).

TABELAS

TABELA 1. Matriz de caracteres utilizada na análise filogenética com base em caracteres morfológicos. ? = dado não disponível.

UTOs	Caracteres																								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>G. microtarsus</i>																									
“microtarsus pequeno”	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
“microtarsus grande”	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
“ehrdardi”	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	?	?
<i>G. agilis</i>																									
“leste”	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?
“centro-oeste”	2	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0/1	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?
“nordeste”	2	0/1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0/1	0	0	0	0/1	?	?	1	1
<i>Cryptonanus</i>	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	1	0	2	1	?	?	?
<i>Marmosa</i>	3	3	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	?	0	1	0	1	0	1	?	?
<i>Marmosops</i>	3	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	?	?

TABELA 2. Estatística descritiva das medidas externas e cranianas de machos e fêmeas adultos (idades 5, 6 e 7) dos fenótipos de *Gracilinanus microtarsus*. As abreviações das variáveis estão em material e métodos. Medidas em milímetros e o peso em gramas. Os valores representam média \pm desvio padrão (tamanho da amostra) e mínimo–máximo.

Variável	Machos			Fêmeas		
	“microtarsus pequeno”	“microtarsus grande”	“ehrhardti”	“microtarsus pequeno”	“microtarsus grande”	“ehrhardti”
HBL	100.06 \pm 11.94 (58) 72–127	116.22 \pm 6.22 (9) 105–123	110.8 \pm 8.16 (5) 99–120	98.80 \pm 20.14 (30) 67–185	259 \pm 0.00 (2) 259	103.33 \pm 3.51 (3) 100–107
LT	144.80 \pm 16.33 (59) 70–175	161.11 \pm 8.46 (9) 150–177	148.6 \pm 4.50 (5) 142–153	143.33 \pm 13.55 (30) 110–171	152 \pm 12.72 (2) 143–161	139.33 \pm 4.61 (3) 134–142
HF	17.10 \pm 1.65 (60) 13–20	18.33 \pm 2.06 (9) 16–23	18.4 \pm 1.51 (5) 16–20	16.95 \pm 2.53 (29) 13–27	17 \pm 0.00 (2) 17	16.66 \pm 0.57 (3) 16–17
EAR	19.78 \pm 1.91 (54) 14–22	21.11 \pm 2.14 (9) 17–22	20.2 \pm 0.83 (5) 19–21	18.94 \pm 2.31 (28) 13–22	18.5 \pm 2.12 (2) 17–20	18.66 \pm 0.57 (3) 18–19
Weight	23.71 \pm 7.16 (52) 12–50	40.68 \pm 3.26 (8) 35–45	30.4 \pm 2.50 (5) 27–34	21.61 \pm 9.01 (27) 12–58	39.5 \pm 3.53 (2) 37–42	16.33 \pm 2.51 (3) 14–19
GSL	29.09 \pm 1.14 (65) 26.26–31.29	31.61 \pm 0.58 (12) 30.48–32.59	30.67 \pm 0.68 (6) 29.6–31.5	28.43 \pm 1.31 (33) 25.8–30.70	29.77 \pm 0.14 (4) 29.42–30.24	28.47 \pm 0.95 (3) 27.52–29.42
NL	11.79 \pm 0.81 (61) 10.05–13.97	13.11 \pm 0.56 (10) 12.38–14.18	13.53 \pm 0.49 (5) 12.91–14.05	11.47 \pm 0.90 (31) 9.93–13.42	12.53 \pm (1) 12.53	11.80 \pm 0.07 (3) 11.74–11.88
RL	14.72 \pm 0.59 (65) 13.00–15.90	15.65 \pm 0.41 (12) 15.11–16.27	15.30 \pm 0.41 (6) 14.72–15.97	14.56 \pm 0.55 (34) 13.52–15.58	14.83 \pm 0.24 (4) 14.61–15.15	14.59 \pm 0.66 (3) 14.16–15.36
NB	3.32 \pm 0.30 (65) 2.65–4.04	3.87 \pm 0.32 (12) 3.19–4.32	3.72 \pm 0.18 (6) 3.55–4.00	3.30 \pm 0.27 (35) 2.72–3.98	3.64 \pm 0.35 (4) 3.16–4.06	3.32 \pm 0.18 (3) 3.17–3.52
IOC	4.96 \pm 0.22 (65) 4.40–5.37	5.50 \pm 0.13 (12) 5.27–5.78	5.38 \pm 0.14 (6) 5.16–5.62	4.88 \pm 0.23 (35) 4.39–5.42	5.14 \pm 0.23 (4) 4.97–5.30	5.04 \pm 0.22 (3) 4.82–5.26
ZB	15.77 \pm 0.84 (63) 14.45–17.98	17.56 \pm 0.26 (12) 17.21–17.99	16.77 \pm 0.26 (6) 16.40–17.15	15.60 \pm 0.95 (33) 14–17.46	16.64 \pm 0.79 (4) 15.88–17.01	15.59 \pm 0.27 (3) 15.33–15.87
BB	11.56 \pm 0.35 (64) 10.62–12.39	11.74 \pm 0.21 (12) 11.35–12.09	11.61 \pm 0.23 (6) 11.44–12.05	11.37 \pm 0.42 (35) 9.94–11.96	11.30 \pm 0.47 (4) 10.86–11.57	12.63 \pm 2.55 (3) 10.71–15.53
PL	15.66 \pm 0.74 (62) (13.48–17.10)	17.06 \pm 0.26 (12) (16.63–17.49)	16.63 \pm 0.40 (6) (15.99–17.08)	15.28 \pm 0.75 (34) (13.78–16.89)	15.95 \pm 0.38 (3) (15.55–16.42)	15.41 \pm 0.63 (3) (14.84–16.09)
M1-M3	4.80 \pm 0.16 (65) (4.41–5.31)	4.88 \pm 0.11 (12) (4.67–5.07)	4.74 \pm 0.17 (6) (4.47–4.94)	4.83 \pm 0.16 (35) (4.50–5.18)	4.90 \pm 0.16 (4) (4.71–5.06)	4.82 \pm 0.35 (3) (4.53–5.21)

(cont.)

TABELA 2. Continuação.

Variável	Males			Females		
	“microtarsus pequeno”	“microtarsus grande”	“ehrharti”	“microtarsus pequeno”	“microtarsus grande”	“ehrharti”
M1-M4	5.68 ± 0.18 (65) (5.24–6.10)	5.80 ± 0.13 (12) (5.49–5.99)	5.61 ± 0.25 (6) (5.23–5.99)	5.72 ± 0.17 (35) (5.41–6.11)	5.77 ± 0.07 (4) (5.61–5.93)	5.64 ± 0.39 (3) (5.33–6.09)
MTR	11.10 ± 0.38 (65) (10.05–11.89)	11.68 ± 0.21 (12) (11.41–12.13)	11.39 ± 0.42 (6) (11.06–12.18)	11.04 ± 0.32 (35) (10.47–11.91)	11.26 ± 0.06 (4) (11.03–11.53)	10.92 ± 0.74 (3) (10.44–11.79)
BR	4.32 ± 0.26 (64) (3.84–4.98)	4.87 ± 0.17 (12) (4.57–5.14)	4.57 ± 0.10 (6) (4.38–4.65)	4.38 ± 0.32 (35) (3.81–5.09)	4.65 ± 0.15 (4) (4.44–4.93)	4.32 ± 0.12 (3) (4.19–4.44)
WM4	1.84 ± 0.08 (65) (1.65–2.12)	1.86 ± 0.06 (12) (1.74–1.99)	1.87 ± 0.05 (6) (1.81–1.95)	1.89 ± 0.08 (35) (1.68–2.07)	1.85 ± 0.00 (4) (1.82–1.89)	1.86 ± 0.11 (3) (1.78–1.99)
LPB	3.26 ± 0.26 (64) (2.74–4.08)	3.51 ± 0.14 (12) (3.28–3.71)	3.45 ± 0.25 (6) (3.27–3.83)	3.21 ± 0.25 (35) (2.75–3.92)	3.44 ± 0.10 (4) (3.32–3.55)	3.26 ± 0.06 (3) (3.20–3.32)
PB	8.78 ± 0.32 (64) (8.11–9.59)	9.41 ± 0.18 (12) (9.13–9.74)	9.01 ± 0.33 (6) (8.68–9.45)	8.88 ± 0.38 (35) (8.31–9.77)	9.18 ± 0.24 (4) (8.96–9.33)	8.66 ± 0.19 (3) (8.45–8.82)
BBBB	10.19 ± 0.35 (62) (9.02–11.03)	10.58 ± 0.26 (12) (10.08–10.93)	10.17 ± 0.20 (5) (9.94–10.45)	10.14 ± 0.36 (34) (9.51–10.91)	10.31 ± 0.06 (4) (10.19–10.40)	10.01 ± 0.26 (3) (9.75–10.27)
IBBB	5.04 ± 0.29 (56) (4.06–5.66)	5.49 ± 0.25 (12) (5.07–5.90)	5.13 ± 0.25 (6) (5.72–5.31)	5.06 ± 0.37 (31) (4.31–5.90)	5.27 ± 0.20 (4) (5.03–5.49)	4.85 ± 0.10 (3) (4.73–4.94)
PTB	8.68 ± 0.36 (61) (7.82–9.56)	9.21 ± 0.27 (12) (8.84–9.67)	8.68 ± 0.41 (6) (8.17–9.36)	8.67 ± 0.31 (34) (8.17–9.36)	9.19 ± 0.19 (4) (8.95–9.32)	8.24 ± 0.19 (3) (8.09–8.46)
CD	9.97 ± 0.30 (57) (9.28–10.63)	10.33 ± 0.20 (12) (9.92–10.66)	10.06 ± 0.16 (6) (9.89–10.35)	9.80 ± 0.31 (31) (9.24–10.55)	9.90 ± 0.06 (4) (9.75–10.05)	9.79 ± 0.37 (3) (9.37–10.07)
LM1	6.06 ± 0.20 (64) (5.22–6.53)	6.08 ± 0.16 (12) (5.83–6.33)	5.8 ± 0.48 (6) (4.89–6.32)	6.22 ± 0.25 (34) (5.64–6.73)	6.06 ± 0.25 (4) (5.85–6.21)	5.86 ± 0.57 (3) (5.33–6.48)
MAD	20.54 ± 0.99 (63) (18.56–22.77)	22.72 ± 0.56 (12) (21.55–23.55)	21.60 ± 0.55 (6) (20.83–22.31)	20.06 ± 1.04 (34) (18.20–21.83)	21.50 ± 0.19 (4) (21.08–22.14)	19.92 ± 0.91 (3) (19.03–20.85)

TABELA 3. Contribuição das variáveis, autovalores e porcentagem de contribuição de cada componente na análise de componentes principais para machos de *Gracilinanus microtarsus*. Os valores das variáveis cranianas foram transformados em \log_{10} .

Variável	PC-1	PC-2	PC-3
GSL	0.942183	0.243111	-0.026887
RL	0.924841	-0.034907	-0.049811
NB	0.713886	0.456924	-0.094902
IOC	0.864458	0.163643	-0.204480
ZB	0.888828	0.337900	0.030857
BB	0.572362	-0.144661	-0.224391
PL	0.931239	0.165201	-0.051869
M1-M3	0.522634	-0.692783	0.082069
M1-M4	0.497839	-0.753434	0.106569
MTR	0.904533	-0.195980	-0.011908
BR	0.846864	0.357593	0.096804
WM4	0.258201	-0.031759	0.885087
LPB	0.679628	-0.228983	-0.131724
PB	0.898076	0.080102	0.182737
BBBB	0.732529	-0.037180	0.233654
IBBB	0.777763	-0.217356	0.073732
PTB	0.825535	-0.252850	-0.101715
CD	0.764139	-0.128771	-0.159342
LM1	0.113912	-0.439873	-0.248192
MAD	0.922678	0.239747	0.000480
Autovalores	11.647	2.112	1.127
Contribuição (%)	58.23	10.56	5.63

TABELA 4. Contribuição das variáveis, autovalores e porcentagem de contribuição de cada componente na análise de componentes principais para fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*. Os valores das variáveis cranianas foram transformados em \log_{10} .

Variável	PC-1	PC-2	PC-3
GSL	-0.965094	-0.038711	-0.052498
RL	-0.898026	0.150217	-0.186086
NB	-0.673128	-0.310686	0.294941
IOC	-0.769474	-0.330979	-0.117803
ZB	-0.897356	-0.221720	0.183191
BB	-0.727352	-0.249948	-0.001444
PL	-0.904520	0.072313	-0.168899
M1-M3	-0.601575	0.483515	-0.431331
M1-M4	-0.444343	0.773231	-0.228647
MTR	-0.850235	0.438454	-0.067195
BR	-0.894760	-0.105869	0.181454
WM4	0.019035	0.677713	0.535614
LPB	-0.543832	-0.129027	-0.664808
PB	-0.868040	0.023437	0.172874
BBBB	-0.844860	-0.178354	0.164273
IBBB	-0.777101	-0.014206	0.310320
PTB	-0.751938	0.075247	0.147804
CD	-0.791268	-0.268635	0.061984
LM1	-0.213210	0.738652	0.204983
MAD	-0.945571	-0.008401	-0.007379
Autovalores	11.51668	2.51413	1.42589
Contribuição (%)	57.58	12.57	7.12

TABELA 5. Coeficiente de função discriminante padronizado para variáveis cranianas de machos de *Gracilinanus microtarsus*, autovalores e porcentagem de contribuição de cada função na análise. Os valores das variáveis foram transformados para \log_{10} .

Variável	DF-1	DF-2
GSL	-0.165939	-0.026933
RL	0.595171	-0.609662
NB	-0.263277	-0.332022
IOC	1.206090	-0.279336
ZB	1.211290	-0.270386
BB	-0.448994	0.127019
PL	0.117512	0.040826
M1-M3	-0.223829	0.492613
M1-M4	0.367920	-0.201023
MTR	-0.825246	-0.217122
BR	-0.045833	0.509463
WM4	0.106615	-0.346023
LPB	-0.122872	-0.694520
PB	0.057087	0.909039
BBBB	-0.303713	-0.008199
IBBB	0.371577	-0.047091
PTB	-0.423475	1.055016
CD	-0.516053	0.113996
LM1	0.168701	0.455936
MAD	-0.148640	-0.063539
Autovalores	2.383708	0.801607
Contribuição (%)	74.83	25.17

TABELA 6. Coeficiente de função discriminante padronizado para variáveis cranianas de fêmeas de *Gracilinanus microtarsus*, autovalores e porcentagem de contribuição de cada função na análise. Os valores das variáveis foram transformados para \log_{10} .

Variável	DF-1	DF-2
GSL	-0.92604	0.60522
RL	3.42582	-1.24350
NB	1.20212	-0.86467
IOC	-1.87490	0.29066
ZB	-3.07035	-3.26572
BB	5.06121	-0.20476
PL	-1.19218	-0.25946
M1-M3	-0.48662	-0.09302
M1-M4	0.58047	0.17787
MTR	0.58693	-0.12870
RW	0.91419	0.68310
WM4	0.52785	-0.57852
LPB	-2.15651	-0.39940
PB	1.12791	2.27630
BULB	-0.26975	-0.36010
BULBi	-1.05465	-0.01550
PTB	-2.21748	1.48223
CD	-0.39270	0.58707
LM1	-0.97861	0.71366
MAD	0.32364	0.77020
Autovalores	11.37347	2.29501
Contribuição (%)	83.20	16.80

FIGURAS

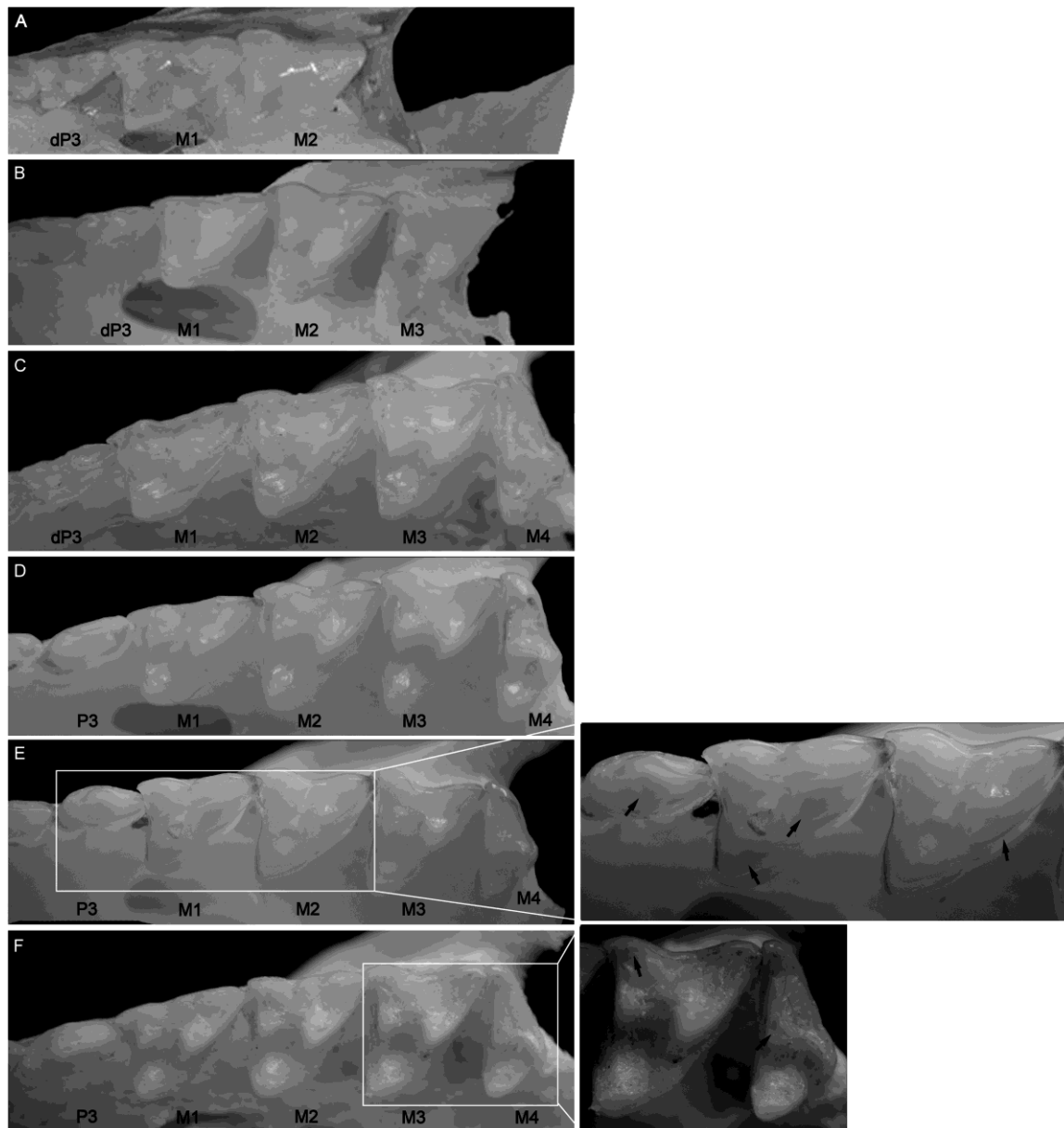


FIGURA 1. Superfície oclusal da série molar direita mostrando as classes etárias 2 a 7. **A.** Classe etária 2: terceiro pré-molar decíduo (dP3) e M2 eclodido; **B.** Classe etária 3: dP3 decíduo e M3 eclodido; **C.** Classe etária 4: dP3 decíduo e M4 eclodido; **D.** Classe etária 5: pré-molar permanente (P3), cingulo do P3 completamente aparente e M4 eclodido, sem desgastes; **E.** Classe etária 6: P3, M1 e M2 com desgaste; **F.** Classe etária 7: P3 e todos os molares desgastados. Os desgastes nas classes etárias 6 e 7 são indicados pelas setas.

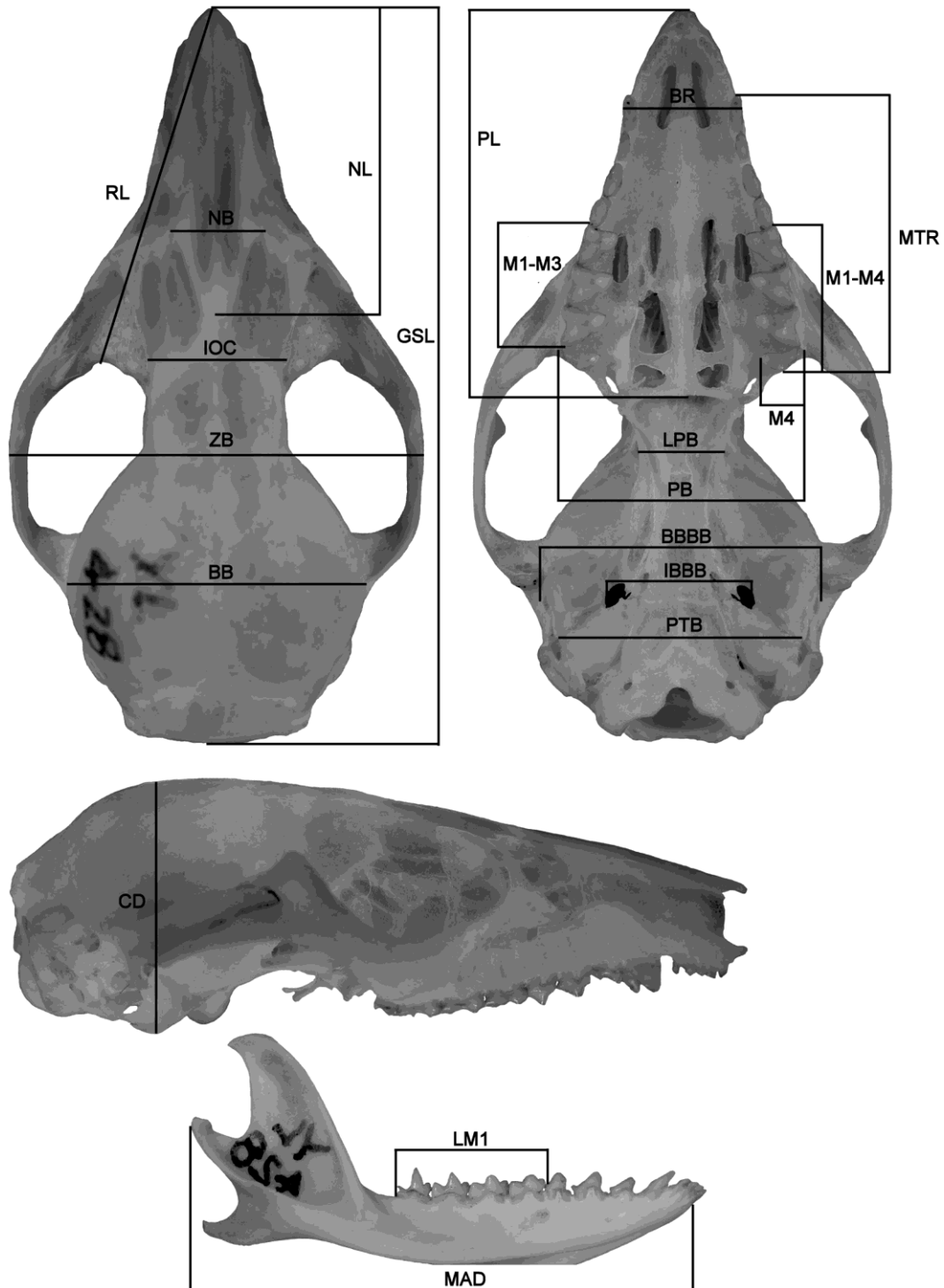


FIGURA 2. Vista dorsal, ventral e lateral do crânio e mandíbula de *Gracilinanus microtarsus* mostrando as medidas descritas no texto. Escala = 5mm.



FIGURA 3. Vista da pelagem corporal ventral de *G. agilis* (“centro-oeste”, **A**, UFMG 2497) e *G. microtarsus* (“microtarsus grande”, **B**, UFMG 2535) mostrando diferenças taxonômicas na coloração dos pêlos dos braços e da região peitoral . Escala = 10mm.



FIGURA 4. A-C Vista dorsal do crânio em *Cryptonanus* (A, MHNCI 4841), *G. microtarsus* ("microtarsus pequeno") (B, MZUSP 29164) e *G. microtarsus* ("microtarsus grande") (C, UFMG 2536) mostrando diferenças taxonômicas na margem temporal e região interorbital em machos adultos. Escala = 5mm; D-E Vista dorsal do crânio em "microtarsus pequeno" (D, MZUSP 29164) e "microtarsus grande" (E, UFMG 2535) mostrando diferenças na forma da região interorbital em machos adultos. Escala = 5mm; F-G Vista da região ventral anterior do crânio em "microtarsus pequeno" (F, UFMG 1166) e

"ehrharti" (**G**, MNHCI 6287) mostrando diferenças no tamanho do forâmen incisivo em relação ao canino Escala = 1mm; **H-I** Vista ventral em *G. agilis* (**H**, UFMG 2497) e *G. microtarsus* (**I**, UFMG 2536) mostrando diferenças no tamanho to forâmen pós lateral do palato (**plfp**) em relação à fenestra palatina (**p**) em machos adultos. Escala = 1mm.

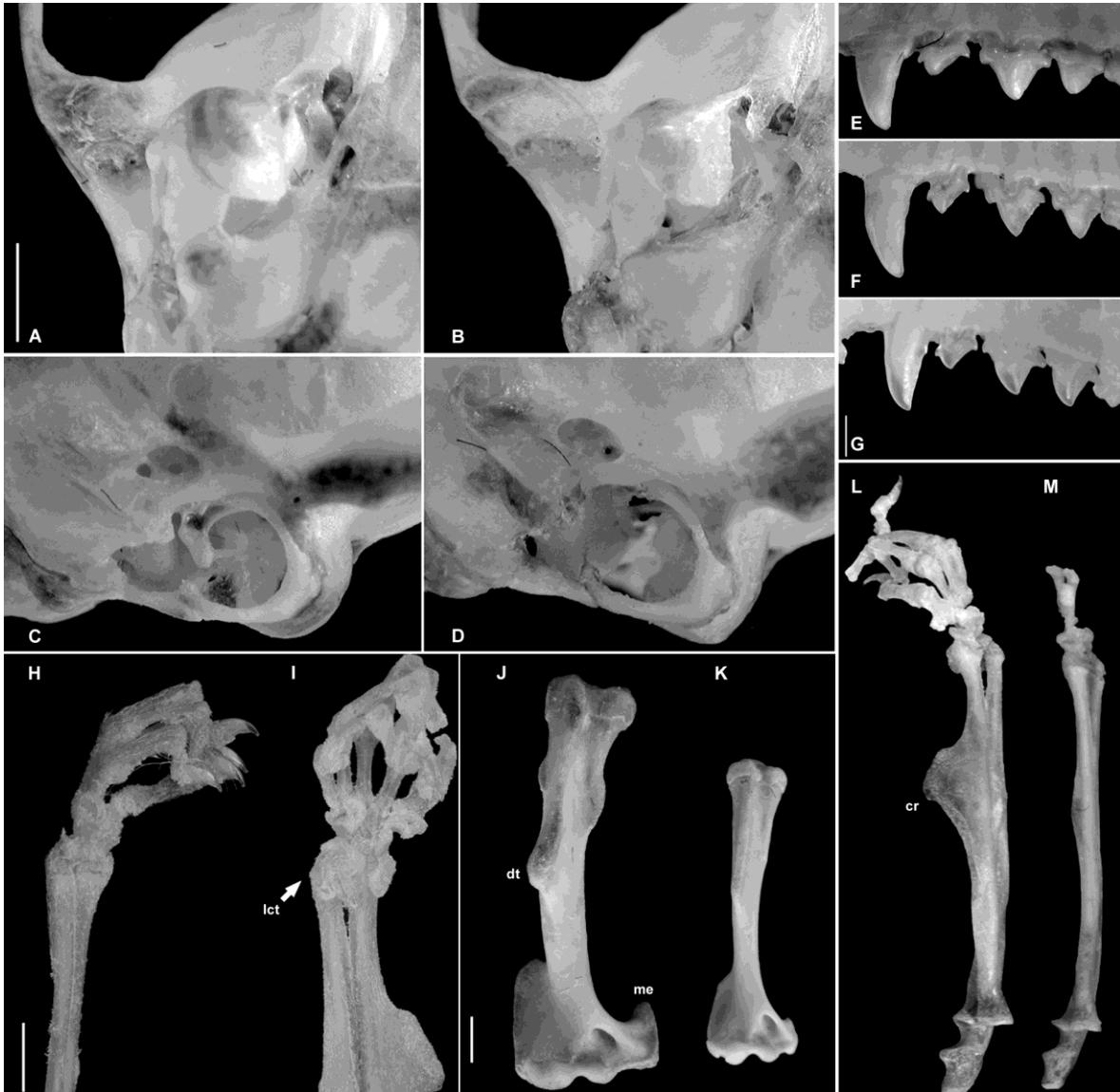


FIGURA 5. A-D Vista ventral e lateral da região timpânica esquerda em "microtarsus pequeno" (A e C, MZUSP 29159) e "microtarsus grande" (B e D, UFMG 2535) mostrando diferenças do processo timpânico do alisfenóide em machos adultos. Escala = 2mm; E-G Vista lateral do C1-P3 em *G. microtarsus* ("microtarsus pequeno") (E, MZUSP 29159), *G. agilis* ("centro-oeste") (F, UFMG 2487) e *Cryptonanus* (G, FURB 9362) mostrando diferenças na altura relativa do P2 versus P3 em machos adultos. Escala = 1mm; H-I Vista ventral do carpo, mão, rádio e ulna em *Gracilinanus microtarsus* mostrando diferenças no tubérculo carpal lateral (**lct**). Espécimes de "microtarsus pequeno"(H, MZUSP 31009) e "microtarsus grande" (I, MZUSP 30717), ambos machos adultos. Escala = 2mm; J-K; vista anterior do úmero em "microtarsus grande" (J, MZUSP 30641) e "microtarsus pequeno"

(**K**, MZUSP 29161) mostrando variação na tuberosidade deltóide (**dt**) e no epicôndilo medial (**me**) em machos adultos. Escala = 2mm; **L-M** Vista lateral do carpo, mão, rádio e ulna em *Gracilinanus microtarsus* mostrando diferenças na crista radial (**rc**). Espécimes de “microtarsus grande” (**L**, MZUSP 30717) e “microtarsus pequeno” (**M**, MZUSP 31009), ambos machos adultos. Escala = 2mm.

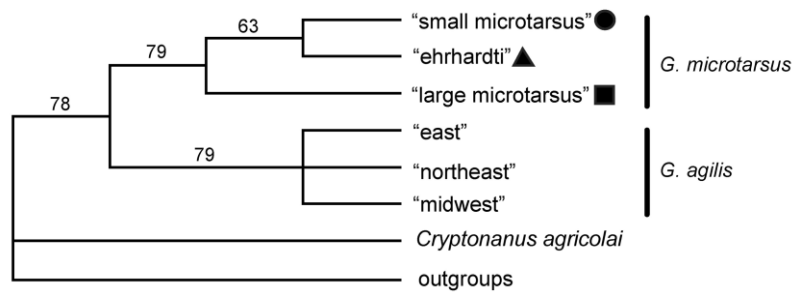


FIGURA 6. Consenso estrito das nove árvores mais parcimoniosas obtido em análise de caracteres morfológicos mostrando a monofilia de *G. microtarsus* e *G. agilis* e as relações entre os fenótipos. Valores de *bootstrap* são apresentados acima de cada ramo. Os símbolos representam: (●) “microtarsus pequeno”, (■) “microtarsus grande” e (▲) “ehrhardti”.

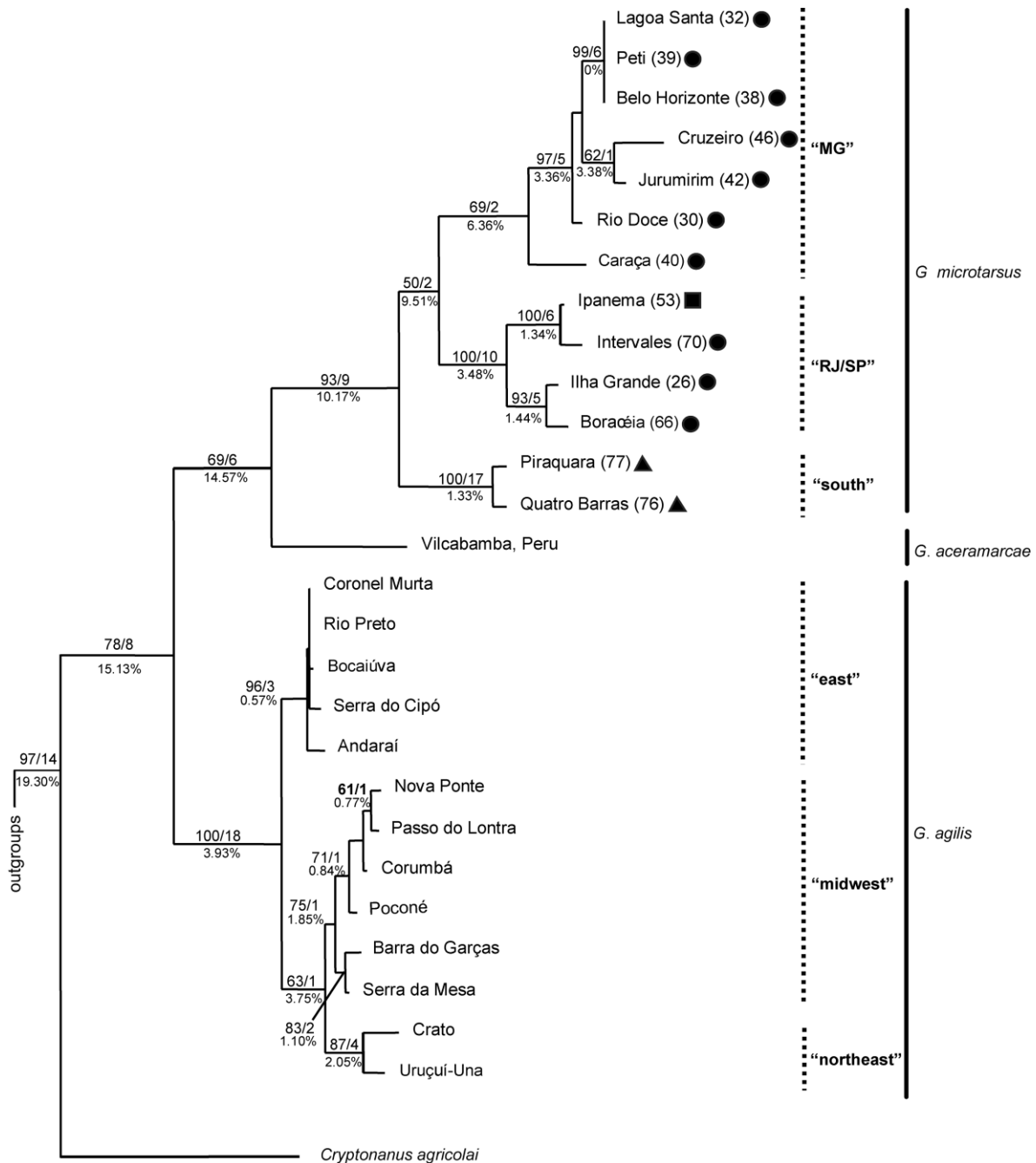


FIGURA 7. Consenso estrito das 32 árvores mais parcimoniosas obtido em análise de seqüências de citocromo b. Os valores de *bootstrap* são fornecidos acima de cada ramo e a divergência genética média K2p é apresentada abaixo de cada ramo. Os números ao lado das localidades correspondem aos mesmos números observados no mapa (Figura 11). Os símbolos representam: (●) “microtarsus pequeno”, (■) “microtarsus grande” e (▲) “ehrharti”.

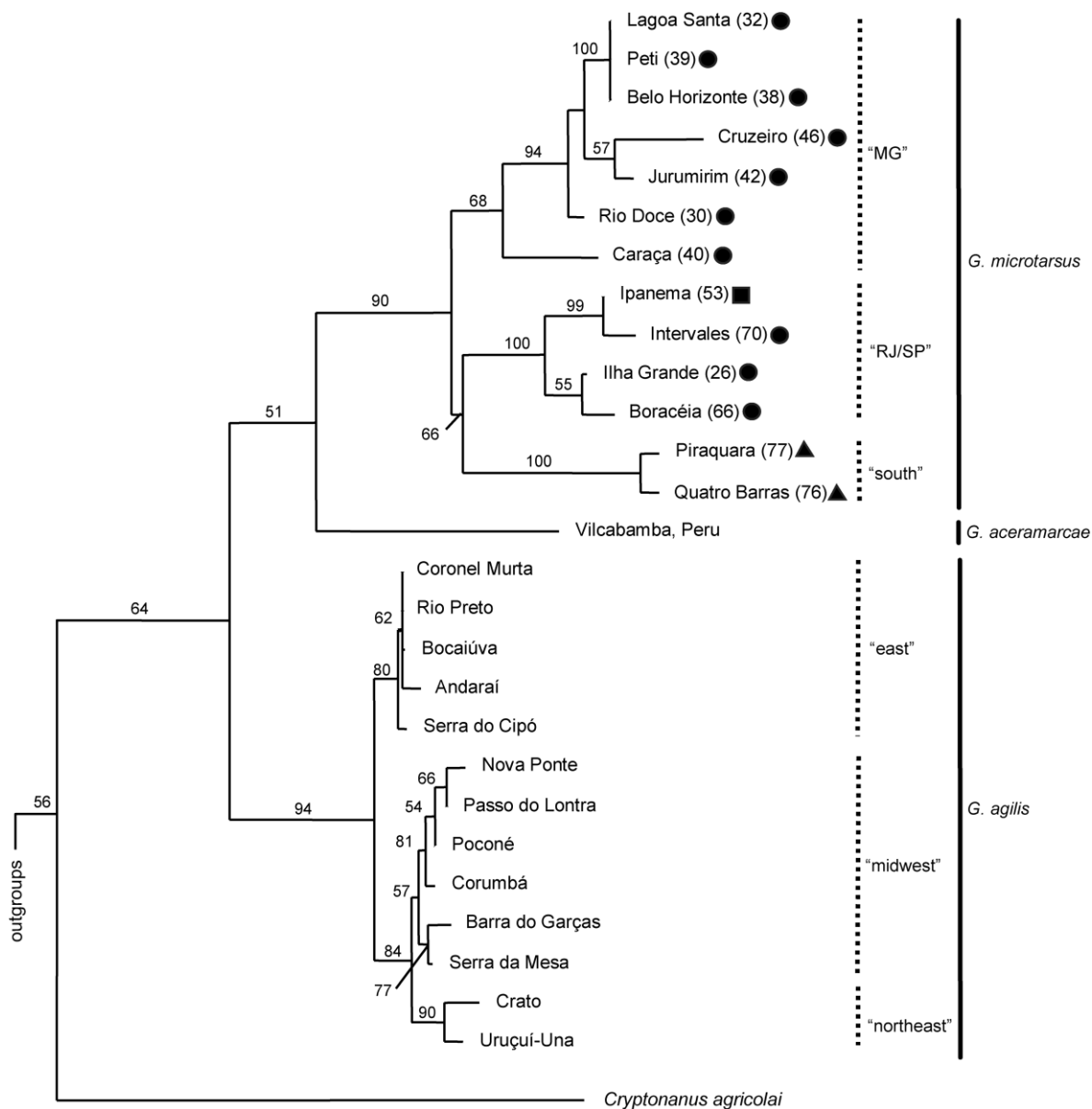


FIGURA 8. Árvore de máxima verossimilhança mostrando as relações entre as seqüências de citocromo b de *Gracilinanus* spp. Os valores de *bootstrap* são fornecidos acima de cada ramo. Os números ao lado das localidades correspondem aos mesmos números observados no mapa (Figura 11). Os símbolos representam: (●) “microtarsus pequeno”, (■) “microtarsus grande” e (▲) “ehrharti”.

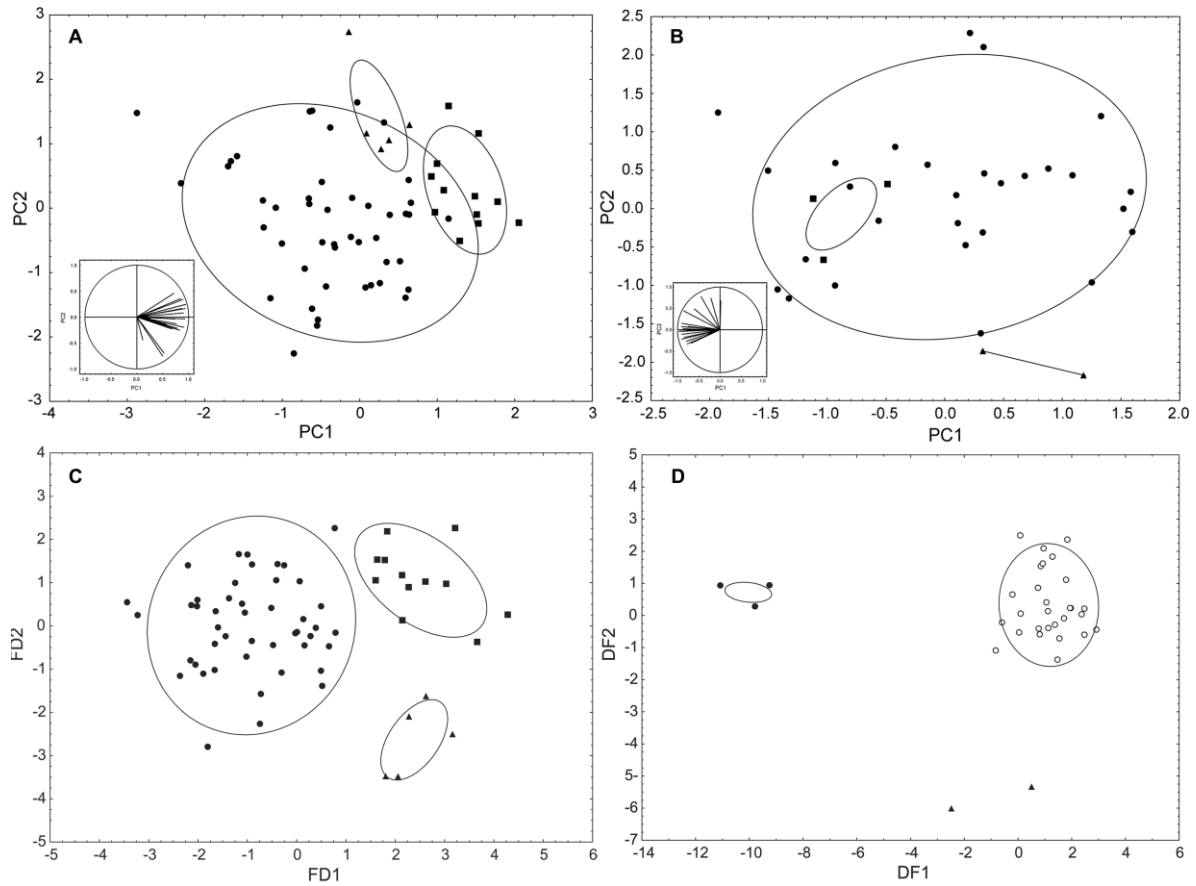


FIGURA 9. A-B Diagrama da análise de componentes principais de *Gracilinanus microtarsus*, primeiro componente (PC-1) versus segundo componente (PC-2) para machos adultos (A) e fêmeas adultas (B). A inserção mostra a projeção das variáveis no PC-1 e PC-2. C-D Diagrama da análise discriminante, primeira função (FD-1) versus segunda função (DF-2) para machos (C) e fêmeas (D). Os símbolos representam: (●) “microtarsus pequeno”, (■) “microtarsus grande” e (▲) “ehrharti”.

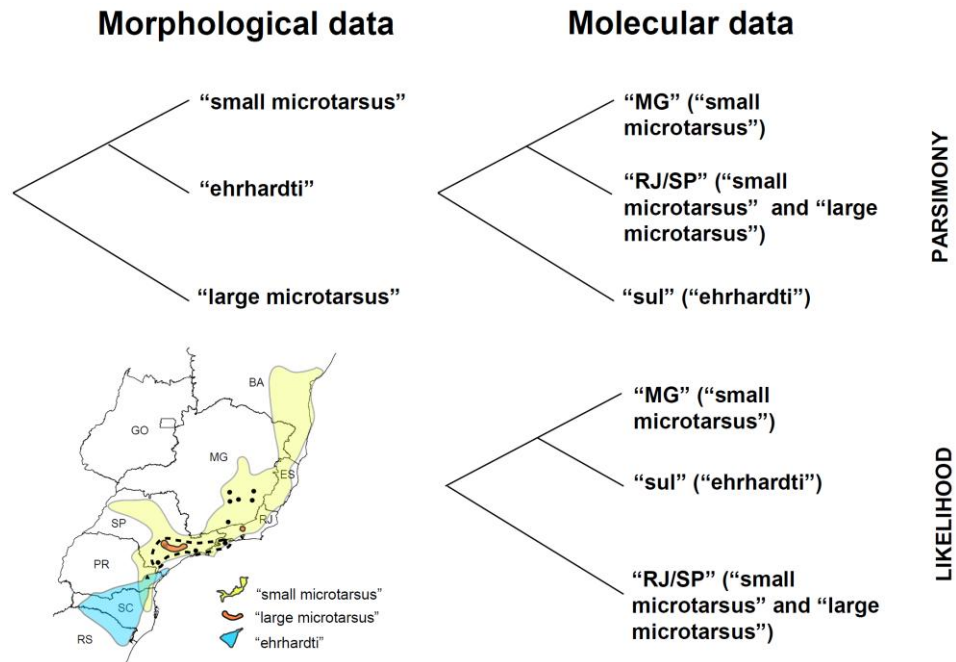


FIGURA 10. Comparação entre resultados morfológicos e moleculares. Observe a parafilia presente em "microtarsus pequeno", grupo presente tanto nos clados "MG" e "RJ/SP" da filogenia molecular. A parafilia em "RJ/SP" marcada em círculos pontilhados no mapa. Os símbolos representam: (●) “microtarsus pequeno”, (■) “microtarsus grande” e (▲) “ehrhardtii”.

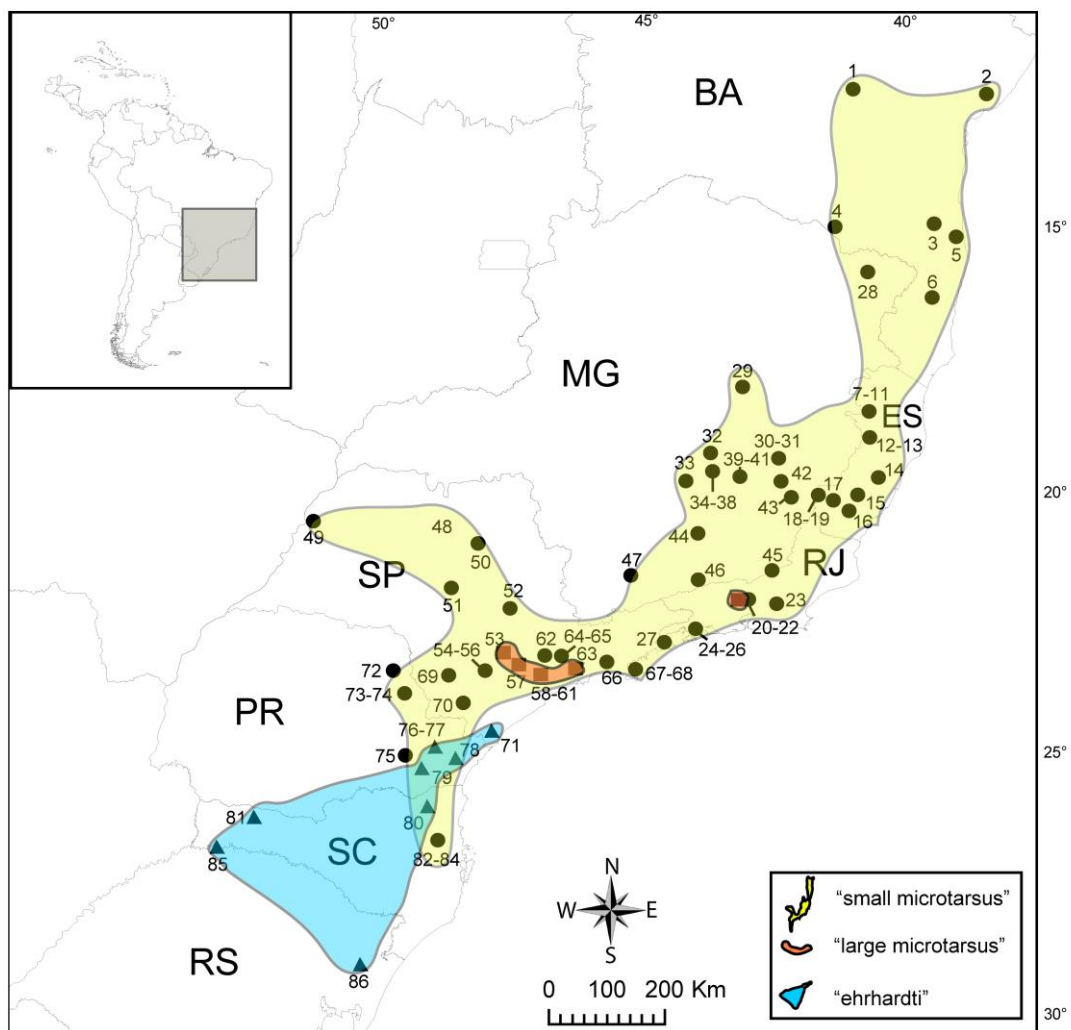


FIGURA 11. Mapa da região leste do Brasil mostrando os registros conhecidos para *G. microtarsus* baseado nos espécimes analisados. As localidades estão numeradas de acordo com o Apêndice. Os símbolos representam: (●) “microtarsus pequeno”, (■) “microtarsus grande” e (▲) “ehrharti”.



FIGURA 12. Vista dorsal e ventral de peles em *G. microtarsus*. A e C, MZUSP 29159, B e D, UFMG 2536. Escala= 10mm.



FIGURA 13. Vista dorsal, ventral e lateral do crânio e vista lateral da mandíbula em *G. microtarsus* (UFMG 2536). Escala = 5mm.

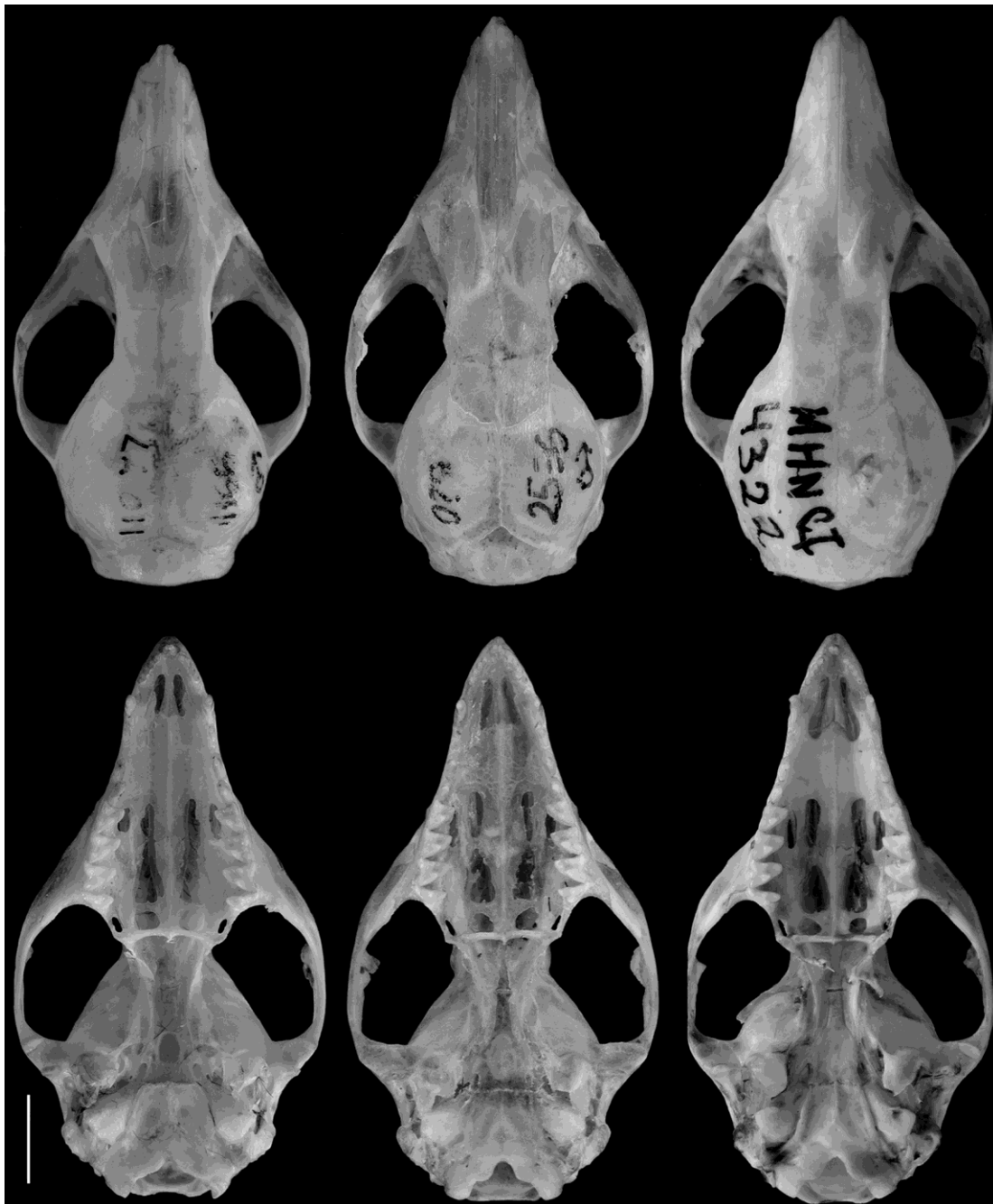


FIGURA 14. Vista dorsal e ventral de crânios de "microtarsus pequeno" (esquerda, MZUSP 29164), "microtarsus grande" (meio, UFMG 2536) e "ehrharti" (direita, MNHCI 4322). Escala = 5mm.



Prancha de exemplar de *Gracilinanus microtarsus* de Natterer obtida em Wagner (1855).